

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
D'*HERIADES TRUNCORUM* L.**

(HYMENOPTERA; APOIDEA; MEGACHILIDAE)*

III - ASPECT ÉTHOLOGIQUE

Maria de Lourdes MACIEL DE ALMEIDA CORREIA**

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

RÉSUMÉ

L'abeille solitaire *Heriades truncorum* L. accepte remarquablement bien les pièges, ainsi que les dispositifs de confinement (compartiment de serre de 23 m³ et cage grillagée de 1 m³) utilisés dans l'étude expérimentale du comportement de nidification.

L'adaptation à la cage des insectes issus de l'élevage en étuve sous des conditions de température contrôlées est meilleure si les individus sont transférés dans le milieu de confinement à l'état de nymphe noire.

L'adaptation des insectes récoltés dans la nature est favorisée s'ils sont stockés pendant 3 à 4 heures à une température de 5 °C. Ce traitement qui les engourdit légèrement, permet une meilleure adaptation par la suite. Toutefois, l'adaptation de ces insectes est très bonne, si le transfert s'effectue le soir, après l'arrêt de leur activité journalière. La reprise de l'activité est obtenue dès le lendemain matin.

Les observations en cage confirment que les femelles prélèvent leur matériau de construction sur certains Conifères : *Pinus laricio* L., *Pinus sylvestris* L., *Pseudotsuga douglasii* Carr., *Abies alba* Mill. et *Picea abies* (L.) avec une nette préférence pour *Pseudotsuga douglasii* Carr. La résine de Cyprès n'est pas recherchée.

La succession des différentes opérations d'édification de la cellule et qui caractérisent l'espèce sont suivies en détail. Lorsque l'on considère le temps passé à l'intérieur du nid et celui qui est passé à l'extérieur en phase de construction, on peut mettre en évidence un rythme d'activité. La séquence « extérieur + intérieur » étant égale à 1, 2, 3, 4 ou 5 minutes.

* 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.

INTRODUCTION

Les Apoïdes qui ont mérité le plus d'attention et suscité le plus grand nombre d'études concernant leur mode de vie sont les abeilles sociales. Or, le plus grand nombre d'abeilles sauvages, sont plutôt des abeilles solitaires. Ces abeilles ont la particularité de construire et d'approvisionner leur propre nid, indépendamment, sans aucune aide de la part d'autres individus de l'espèce. L'abeille solitaire *Heriades truncorum* L. construit son nid dans une cavité à l'intérieur de laquelle la femelle aménage progressivement de 1 à 6 cellules disposées linéairement et séparées par des cloisons très fines. A l'intérieur de chaque cellule la femelle dépose un mélange de pollen et de nectar. Au sommet de cette provision, elle pond un seul œuf. De cet œuf éclos une larve qui consomme la nourriture, se transforme en nymphe puis en adulte qui émerge, généralement l'année suivante. C'est un nouveau cycle biologique qui commence. Après la ponte, la femelle n'a plus de contact avec sa progéniture et meurt avant que sa descendance n'émerge.

Après avoir confirmé le caractère solitaire d'*Heriades truncorum* L., nous avons étudié quelques traits de son comportement.

Deux protocoles ont été mis en place, afin d'étudier le comportement en conditions naturelles et le comportement en captivité, sous conditions semi-naturelles (élevage en compartiment aéré de 23 m³ et en cage grillagée de 1 m³).

La mise en place de ces deux protocoles (en milieu naturel et en captivité), bien qu'entraînant d'éventuelles modifications dans le rythme d'activité, permet d'une part de suivre en détail tout le cycle biologique de l'espèce, et d'autre part de déceler la succession des différentes opérations lors de l'édification de la cellule. A l'aide de deux chronomètres, un pour le comptage du temps passé à l'intérieur du nid, l'autre pour le comptage du temps passé à l'extérieur du nid, sont mesurés très précisément les temps correspondant à chacune des activités.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

COMPORTEMENT DE NIDIFICATION EN MILIEU NATUREL

Protocole expérimental

L'activité de vol et celles qui lui sont liées, en particulier la construction et l'approvisionnement des nids ont été observés de manière très régulière. Afin de repérer les insectes, un marquage très léger a été effectué. Le marquage et l'observation de la période d'activité ont été effectués selon le schéma suivant :

Marquage : le soir après l'arrêt de leur activité, on repérait les nids en construction; chaque femelle était alors marquée sur le mésothorax avec un point de peinture. Après marquage, chaque femelle était replacée dans son nid dans sa position initiale. L'entrée du tube était alors fermée jusqu'au lendemain pour éviter que l'insecte ne s'échappe.

Observation durant la période d'activité : à l'aide de deux chronomètres nous avons fait à des intervalles réguliers, toute une série de mesures et d'observations :

- 1) Heure de départ du nid et heure d'arrivée.

2) Conditions climatiques — toutes les heures.

3) Temps passé à l'extérieur (vol, récolte de pollen et de nectar, récolte de résine, repos) et temps passé à l'intérieur du nid (construction des bouchons ou cloisons, approvisionnement, repos).

Afin de contrôler les différentes opérations de construction et d'approvisionnement du nid, nous employons la méthode suivante : nous séparons avec beaucoup de précautions les deux parties inégales du tube, réunies et maintenues en place par un lien élastique. Cette observation doit, bien sûr, être effectuée en l'absence de la femelle, et très rapidement, avant son retour au nid. Puis nous remettons le tube en place très exactement dans la position primitive, puisque un léger déplacement pourrait éventuellement entraîner une modification dans le comportement de la femelle ou un refus du nid.

COMPORTEMENT DE NIDIFICATION EN CAPTIVITÉ

L'observation des insectes en milieu naturel ne permettant pas d'apprécier toutes les particularités du comportement de nidification, nous l'avons complétée par une étude dans des conditions de claustration.

Deux dispositifs de confinement sont utilisés : la captivité en serre de 23 m³ et la captivité en cage de 1 m³ environ.

Les insectes employés dans cette étude, sont d'une part issus de notre élevage en étuve, d'autre part, obtenus à partir de nids naturels en cours de construction.

Après leur achèvement les nids sont transférés dans une étuve maintenue à température constante de 22 °C et à 60 % d'humidité relative. Tout le développement jusqu'à la phase de filage du cocon s'effectue sous ces conditions contrôlées. Ensuite, pour simuler la période d'hivernage, ces mêmes nids sont mis dans un réfrigérateur à 5 °C, pendant des périodes qui varient de 1 à 5 mois. Par la suite, nous leur faisons subir une période de réactivation selon le schéma suivant : 8 jours à 17 °C, et ensuite 22 °C constants jusqu'à obtention de l'imago. Deux fois par jour chaque nid est individuellement observé pendant toute la durée du développement.

Lorsque les insectes émergent nous transférons les nids et les plaçons dans les trous des blocs nichoirs-pièges qui sont accrochés ou déposés sur une étagère de la cage d'élevage. Afin de tester leur adaptation à l'enceinte et pouvoir évaluer la mortalité, certains insectes sont transférés dans la cage, avant d'attendre le stade adulte, soit au stade de nymphe noire.

Le transfert des insectes récoltés dans les nichoirs-pièges s'effectue dans des tubes en plastique fermés par des bouchons grillagés permettant l'aération. Ces insectes sont préalablement stockés à une température de 5 °C pendant 3 à 4 heures avant la mise en captivité. Cela dans le but de provoquer un engourdissement temporaire évitant des vols désordonnés qui affaiblissent l'insecte et retardent le début de l'activité de nidification.

La nourriture est essentiellement assurée par des fleurs de Composées à floraisons étagées cultivées dans des caissettes en bois. Compte tenu des préférences florales mises en évidence par les analyses polliniques, cinq plantes sont introduites régulièrement dans les cages : *Inula*, *Senecio*, *Picris*, *Lagoseris* et *Lamp-sana*.

Pour assurer la construction des nids, on introduit chaque jour des branches et des poches de résine de Conifères dans les enceintes d'élevage. Sont ainsi testés *Pseudotsuga menziesii* (Mich.) Franco (= *P. douglasii* Carr.), *Abies alba* Mill. = *A. pectinata* (Lam.) D.C., *Pinus laricio* Poir. et *Picea abies* (L.) Kars = *P. excelsa* (Lam.) Link. Compte tenu de la difficulté d'accès à la résine de *Pinus laricio*, celle-ci n'a pu être fournie en cage en quantité suffisante.

De façon à établir les temps mis pour chacune des opérations tout au long de l'activité des femelles, un chronométrage est effectué. A l'aide de deux chronomètres, un pour le comptage du temps passé à l'intérieur du nid, l'autre pour le comptage du temps passé à l'extérieur du nid, nous avons pu mesurer très précisément le temps correspondant à chacune des phases. Le déclenchement synchronisé manuellement des deux montres permet un minimum d'erreur dans les mesures effectuées.

Captivité en serre

Des compartiments de serre de 3 × 3 × 2 m sont utilisés, après avoir bouché tous les interstices pour éviter que les insectes ne s'échappent.

Captivité en cage

Des cages en bois de $1,55 \times 1,40 \times 0,80$ m sont placées dans les compartiments de serre non climatisée (photo 1). Chaque cage possède trois parois grillagées permettant une ventilation convenable. Ce système facilite également l'élevage individuel et permet l'expérimentation. Durant les journées chaudes, une certaine climatisation peut être obtenue avec les dispositifs de ventilation du compartiment.

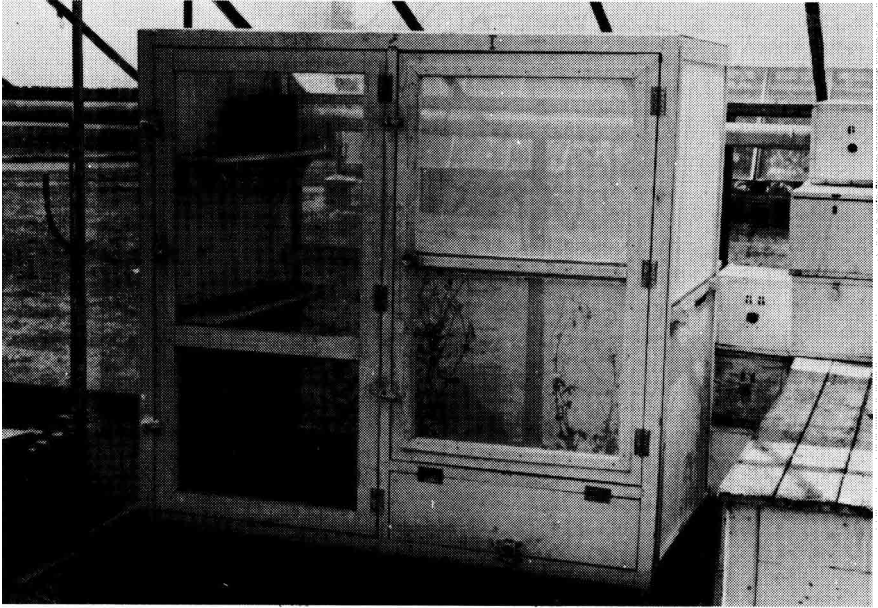


PHOTO 1. — Cage d'élevage en bois de $1,55 \times 1,40 \times 0,80$ m. Trois parois de la cage sont grillagées permettant une ventilation convenable et un panneau vitré permet une bonne observation des insectes.

PHOTO 1. — Rearing cages in wood ($1,55 \times 1,40 \times 0,80$ m). Three sides are in screen and thus allow a convenient ventilation; the fourth side is made of glass to permit observation of insects.

Les dispositifs de nidification, nichoirs identiques à ceux qui sont employés en conditions naturelles, sont disposés sur deux étagères latérales. Afin d'empêcher le dessèchement des œufs, les blocs nichoirs sont protégés par des plaques de polystyrène expansé.

Le marquage individuel des insectes s'est révélé mauvais. Les petites marques de peinture ont fait mourir les 5 femelles alors que dans les conditions naturelles cette technique a donné de bons résultats chez 7 femelles. Cette différence ne peut être expliquée. Ainsi, nous sommes amenés à mettre une femelle par cage et dans certains cas 3 ou 4 au maximum. Au total, 25 femelles et 10 mâles sont observés dans ces conditions d'élevage.

Protocole expérimental

1. Femelles venant de l'extérieur

Afin de tester leur possibilité de nidification dans des conditions semi-naturelles, deux protocoles sont mis en place.

1.1. Femelles n'ayant jamais nidifié auparavant

Pour les distinguer de celles qui ont commencé à nidifier, deux critères sont employés : l'absence de pollen dans la brosse ventrale et le bon état des ailes.

Les femelles se trouvant dans ce cas, sont transportées dans les tubes d'origine, conservées à basse température pendant 1 heure et mises dans les cages. Ensuite, nous les sortons des tubes et nous les plaçons directement sur les fleurs, afin de faciliter l'adaptation.

1.2. Femelles en cours de nidification

Les femelles sont introduites dans les cages à l'intérieur de leur nid, quel que soit l'état d'avancement de ces derniers.

Le transfert s'effectue toujours en fin de soirée, lorsque la femelle est au repos. Les nids sont transportés au laboratoire et après une observation détaillée sont placés dans les nichoirs à l'intérieur des cages. Pour quelques-uns, nous respectons la place du tube à l'intérieur du bloc-piège, de façon à réduire les problèmes d'orientation.

2. Femelles provenant d'hibernation contrôlée

Cet élevage a deux grands avantages : il évite l'attaque parasitaire et permet de réactiver les femelles à une période déterminée. Deux types d'individus sont employés : femelles et mâles ayant achevé leur développement en étuve à température constante et femelles et mâles à l'état de nymphe noire, issus de l'élevage en étuve, comme précédemment signalé.

Afin de déceler une éventuelle parthénogénèse arrhénotoque, nous plaçons dans une cage deux femelles non fécondées. La nidification se produit normalement.

RÉSULTATS

De nos observations, il ressort que l'adaptation des insectes aux compartiments de serre s'est révélée déficiente. Les rares femelles qui ont commencé à s'alimenter, n'ont jamais nidifié. Par contre, l'adaptation aux cages d'élevage s'est montrée très bonne.

Dès leur introduction dans les cages, les insectes volent très activement en recherchant plutôt les coins ou la toiture grillagée. De temps en temps, ils restent posés sur les feuilles, l'abdomen relevé et ils commencent à étaler les ailes.

Nous avons constaté que si le transfert se fait en pleine journée, les insectes volent contre le grillage des cages, d'une façon désordonnée. Les femelles s'accrochent aux fils du grillage à l'aide de leurs mandibules et y restent une période assez longue dans une inactivité totale. Chez les insectes transférés le soir dans leur propre tube en fin d'activité journalière, et chez ceux qui ont fait un séjour au froid, l'adaptation est assez rapide et la plupart reprennent leur activité en cage dès le lendemain matin. Pour les femelles n'ayant jamais nidifié, l'adaptation demande un peu plus de temps et l'activité de nidification débute un ou deux jours après leur introduction en enceinte fermée.

En ce qui concerne les femelles provenant d'hibernation contrôlée, malgré tous les soins nécessaires tendant à faciliter l'adaptation (mise des individus directement sur les fleurs, transfert des nids le soir), elles ne nidifient jamais. Toutefois, celles qui sont transférées au stade de nymphe noire s'adaptent mieux et la nidification est correctement obtenue.

Une fois l'adaptation effectuée, les femelles commencent à inspecter les tubes de nidification. Cette opération dure en moyenne 1 à 3 heures mais peut prendre 5 à 6 heures dans le cas d'une femelle âgée.

Les mâles et les femelles passent généralement la nuit dans les tubes : il y a toujours un individu par nid. La position des femelles est très particulière; couchées sur le dos, les pattes repliées et l'abdomen vers la sortie. Nous avons cependant remarqué que certaines femelles se cachent dans les fissures des caissettes en bois ou près des tiges des plantes y passant la nuit. Pour éviter des accidents, l'arrosage des caissettes contenant les plantes doit être effectué après la reprise d'activité.

Au fur et à mesure que la température augmente dans la matinée, les femelles quittent leur position de repos nocturne. Elles se retournent et inspectent la sortie du tube avec leurs antennes. Quand le temps est un peu humide, elles font plusieurs tentatives de sortie avant de s'envoler pour aller prendre leur nourriture. Les femelles s'envolent en général très rapidement et s'orientent vers les fleurs. Les mâles, par contre restent longtemps accrochés au grillage.

Lorsque le choix du tube est fait, la femelle commence la construction de son nid. Tout d'abord, à l'aide de ses mandibules et parfois de la première paire de pattes elle ramasse de petits morceaux de résine (photo 2). Ces morceaux sont ensuite déposés à

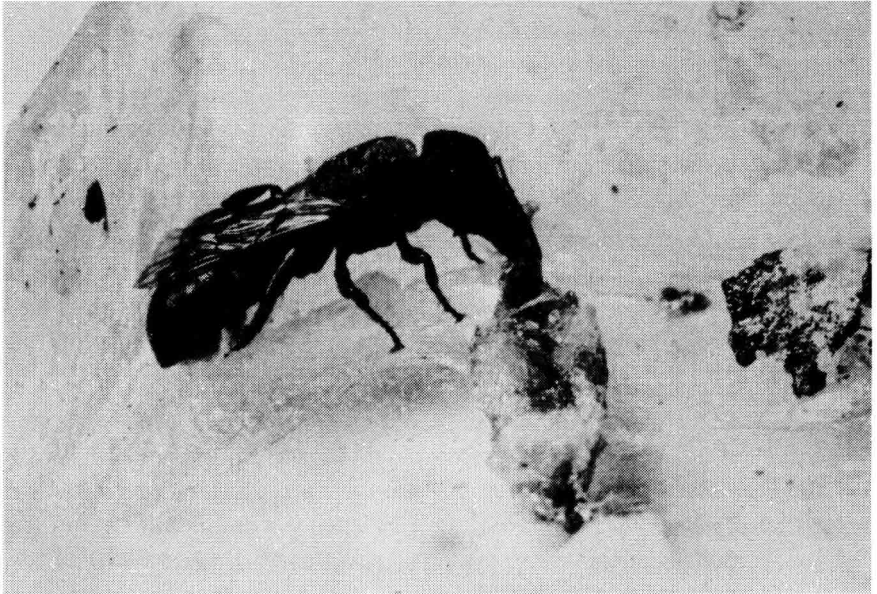


PHOTO 2. — Femelle d'*Heriades truncorum* L. en train de ramasser de la résine de *Pseudotsuga douglasii* Carr.

Remarquer la position de la première paire de pattes et la taille du morceau de résine entre les mandibules.

PHOTO 2. — *Heriades truncorum* L. female collecting resin from *Pseudotsuga douglasii* Carr.

Note the position of the first pair of legs and the size of the resin piece between the mandibles.

l'extrémité postérieure du tube pour former le bouchon initial. Cette opération dure en moyenne 1 à 2 heures et demande 20 à 40 voyages. Chaque ramassage de résine dure en moyenne 15 à 30 secondes. Dès que le bouchon initial est terminé, la femelle tapisse les bords latéraux du tube en bambou, à l'endroit de jonction des deux parties. Ensuite, elle commence à approvisionner la cellule. Arrivée à la moitié de l'approvisionnement, elle commence la construction de la cloison, puis reprend l'approvisionnement. Le cloisonnement se fait par le dépôt de petits morceaux de résine, disposés en cercle; elle laisse juste un passage pour pénétrer à l'intérieur du tube. Après la ponte, la femelle revient une à deux fois à la cloison pour l'achever. Pour l'ensemble de la cloison chaque femelle travaille de 1 à 3 heures et effectue en moyenne 30 voyages. Une fois les cellules approvisionnées et cloisonnées, la femelle bouche le nid. Volant très activement du nid vers la résine et vice-versa, la femelle travaille sans interruption. Cette opération dure en moyenne de 1 à 2 heures et demande 30 à 45 voyages. La durée et le nombre de voyages au cours de la nidification sont schématisés sur la figure 1.

En présence des résines fournies en cage, 60 % des femelles montrent une nette préférence pour la résine de *Pseudotsuga douglasii* Carr., 15 % pour celle d'*Abies pectinata* (Lam.) D.C. Pendant nos expériences un fait curieux a attiré notre attention : quelques femelles emploient comme matériau de construction le « Gutta », produit servant à boucher les trous ou jointures de la cage.

Après avoir construit le bouchon initial, la femelle s'envole vers les fleurs et se nourrit de pollen. Puis, elle entreprend l'approvisionnement en pollen du nid. La tête enfoncée dans la partie centrale de la fleur, elle tourne en cercle, tout en effectuant des mouvements avec son abdomen. Lorsque sa brosse ventrale est chargée de pollen elle retourne dans le nid pour le déchargement.

Elle rentre alors la tête en avant et y reste entre 45 et 60 secondes, très probablement pour régurgiter le nectar. Ensuite, elle sort du tube, se retourne et rentre à nouveau pour se débarrasser du pollen transporté.

Une fois l'approvisionnement terminé, la femelle dépose l'œuf sur le pollen.

L'approvisionnement total d'une cellule n'est presque jamais effectué en une seule journée. Cela dure 5 à 7 heures et demande entre 30 et 50 voyages. Pendant chaque voyage la femelle visite en moyenne, 15 fleurs et passe sur chacune, un temps qui varie de 7 à 12 secondes. Souvent elle retourne sur les fleurs déjà visitées.

Le comportement des femelles en conditions naturelles est observé dès la première sortie du matin, jusqu'à l'arrêt du travail journalier. Généralement elles sortent du nid vers 11 h 30 a.m. et cessent leur activité entre 17 h 30 et 18 h 30*. En moyenne leur activité journalière dure 6 à 7 heures sous des conditions climatiques favorables.

Normalement la femelle passe la nuit dans le tube, la tête orientée vers le bouchon initial. Avant de sortir, le matin, elle se retourne et à l'entrée du tube agite ses antennes.

* Note : heure légale en avance de 1 h sur le soleil.

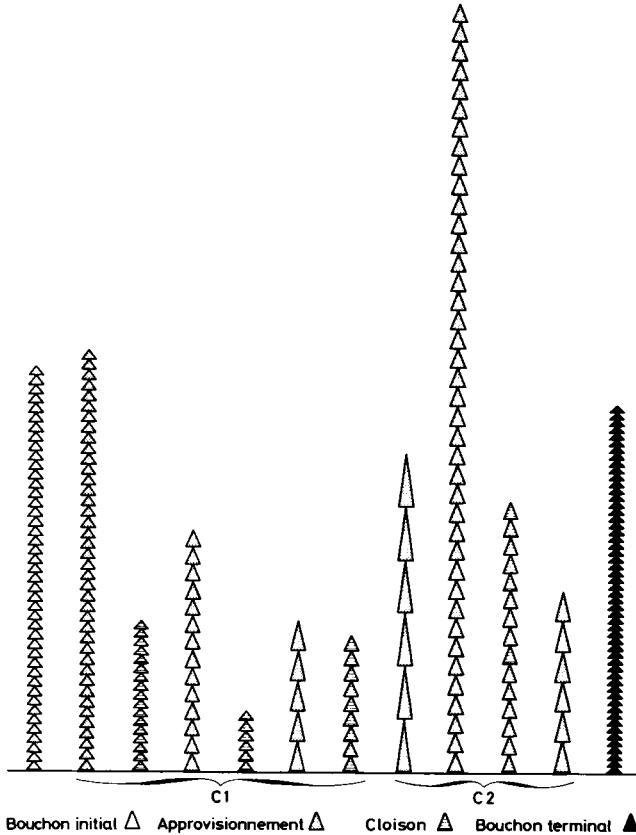


FIG. 1. — *Durée et nombre de voyages au cours de la nidification.*

Chaque triangle représente un voyage, sa hauteur étant proportionnelle à la durée du voyage.

Chaque colonne représente une opération, sa hauteur le temps total (minutes) mis pour la réaliser.

Le nombre de triangles est égal au nombre de voyages effectués pour chacune des opérations.

FIG. 1. — *Length and number of trips during nesting.*

Each triangle represents a trip, its height is proportional to the length of the trip.

Each column represents an operation, its height is equal to the whole time (mn) spent to carry it out.

The number of triangles is equal to the number of trips made for each operation.

From left to right : preliminary plug; provisioning; closing plug.

Parfois elle rentre et revient à la sortie du tube 4 ou 5 fois avant de se décider à s'envoler. Pour d'autres femelles, nous avons observé que le comportement était différent : une fois près de la sortie, elles s'envolaient rapidement dans une direction déterminée. S'il s'agissait de la récolte de résine, elles s'envolaient haut toujours du côté gauche du nichoir. S'il s'agissait de l'approvisionnement, elles partaient vers le sol, pour s'élever plus loin et disparaître.

Sur la figure 2, nous avons représenté l'activité de nidification concernant la construction et l'approvisionnement de huit cellules effectués par 7 femelles en

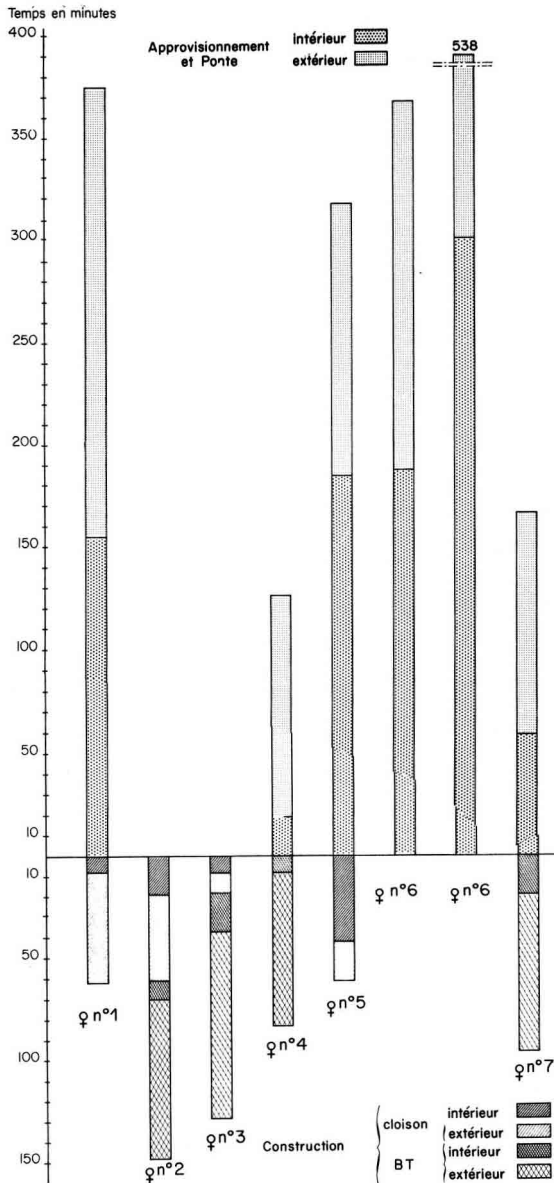


FIG. 2. — *Activité de nidification concernant huit cellules d'Heriades truncorum L. en conditions naturelles. Femelles 1, 2, 3, 4 et 5 : année 1975. Femelles 6 et 7 : année 1976. On a représenté la somme des durées des voyages correspondant à chacune des activités mentionnées.*

FIG. 2. — *Nesting activity concerning 8 cells of Heriades truncorum L. in the field. Females 1, 2, 3, 4 and 5 : year 1975. Females 6 and 7 : year 1976. The sum of trip lengths corresponding to each mentioned activity is represented. In the upper part : provisioning and egg laying. inside [dots] outside [white] In the lower part : building. Partition inside [diagonal lines] outside [white] Closing plug inside [cross-hatch] outside [diagonal lines]*

conditions naturelles. Un fait a attiré notre attention : dans les activités de construction des bouchons ou cloisons et d'approvisionnement les femelles passent en général plus de temps à l'extérieur qu'à l'intérieur du nid. Deux femelles, la numéro 5 et la numéro 6 (approvisionnement de la première cellule) ne suivent pas cette règle.

Afin d'étudier ce fait, nous avons analysé six périodes d'activité. Les temps moyens en secondes nécessaires pour accomplir chacune des activités sont consignés dans le tableau I. Les temps moyens du cycle (temps passé à l'intérieur + temps passé à

TABLE 1. — Temps moyens en secondes nécessaires aux activités d'approvisionnement et de construction des nids de six femelles en conditions naturelles.

TABLE 1. — Mean times (in seconds) required for provisioning and nest building activities of 6 females in the field.

Approvisionnement des nids

Numéro de l'observation	Nombre de voyages	I = temps à l'intérieur du nid	E = temps à l'extérieur du nid	I + E = Cycle	$\frac{E}{I}$
Observation number	Number of trips	I = time spent inside the nest	E = time spent outside the nest	I + E = Cycle	$\frac{E}{I}$
1 ♀ ¹	29	195	455	650	2,3
2 ♀ ⁴	45	23	142	165	6,2
3 ♀ ⁵	43	142	217	358	1,5
4 ♀ ⁷	22	205	399	604	1,9
5 ♀ ⁶	24	147	270	417	1,8
6 ♀ ⁴	39	22	81	103	3,6
\bar{X}	33,66	122,33	260,66	382,83	2,8

Construction des nids

Numéro de l'observation	Nombre de voyages	I = temps à l'intérieur du nid	E = temps à l'extérieur du nid	I + E = Cycle	$\frac{E}{I}$
Observation number	Number of trips	I = time spent inside the nest	E = time spent outside the nest	I + E = Cycle	$\frac{E}{I}$
1 ♀ ²	17	30	284	314	9,4
2 ♀ ³	43	30	139	170	4,6
3 ♀ ⁴	33	14	138	151	9,8
4 ♀ ⁶	20	58	227	286	3,9
5 ♀ ¹	26	19	125	144	6,5
6 ♀ ²	10	86	232	318	2,6
\bar{X}	24,83	39,50	190,83	230,5	6,1

l'extérieur) ainsi que le nombre de voyages effectués pour chacune des opérations sont notés.

Pour l'approvisionnement les femelles passent en moyenne 2 minutes à l'intérieur et 4 minutes à l'extérieur du nid. La longueur du cycle est donc de 6 minutes.

● *Mise en évidence d'un rythme dans les activités de construction*

Pour la construction les femelles passent en moyenne moins de temps à l'intérieur 40 secondes et à l'extérieur 3 minutes. La longueur du cycle est de 4 minutes. Selon la femelle observée, le rapport : temps passé à l'extérieur sur temps passé à l'intérieur est très variable. Dans le cas de l'approvisionnement, ce rapport varie de 1,5 à 6,2 (moyenne 2,8). Dans le cas de la construction, il varie de 2,6 à 9,8 (moyenne 6,1). La femelle 4 est celle qui passe proportionnellement le plus de temps à l'extérieur dans ses activités d'approvisionnement comme de construction.

Nous avons mesuré les temps consacrés par les femelles aux deux phases de la construction des cloisons ou bien des bouchons initiaux et terminaux; la première phase consiste à récolter le matériau, la seconde à le décharger et à le façonner à l'intérieur du nid.

TABL. 2. — *Temps en secondes correspondant à 30 opérations successives de récolte de la résine (extérieur) et de déchargement (intérieur) par une femelle en cours de construction du bouchon terminal. Femelle observée en milieu naturel.*

TABL. 2. — *Times (in seconds) corresponding to 30 successive operations of resin collecting (outside) and unloading (inside) by a female building the closing plug. Female observed in the field.*

Temps passé à l'extérieur (E) du nid	Temps passé à l'intérieur (I) du nid	Cycle = E + I	Cycle = I + E
Time spent outside the nest (E)	Time spent inside the nest (I)	Cycle = E + I	Cycle = I + E
(1) 130	(2) 50	1 + 2 : 180	2 + 3 : 175
(3) 125	(4) 55	3 + 4 : 180	4 + 5 : 265
(5) 210	(6) 30	5 + 6 : 240	6 + 7 : 355
(7) 325	(8) 35	7 + 8 : 360	8 + 9 : 610
(9) 575	(10) 85	9 + 10 : 660	10 + 11 : 345
(11) 260	(12) 40	11 + 12 : 300	12 + 13 : 150
(13) 110	(14) 10	13 + 14 : 120	14 + 15 : 155
(15) 145	(16) 35	15 + 16 : 180	16 + 17 : 329
(17) 294	(18) 6	17 + 18 : 300	18 + 19 : 296
(19) 290	(20) 10	19 + 20 : 300	20 + 21 : 120
(21) 110	(22) 10	21 + 22 : 120	22 + 23 : 365
(23) 355	(24) 5	23 + 24 : 360	24 + 25 : 123
(25) 118	(26) 2	25 + 26 : 120	26 + 27 : 249
(27) 247	(28) 53	27 + 28 : 300	28 + 29 : 362
(29) 309	(30) 51	29 + 30 : 360	

Chiffres entre parenthèses : rang de l'opération.

E + I = Extérieur + Intérieur.

Figures between parentheses : rank of the operation.

A titre d'exemple le tableau II indique les temps correspondant à 30 opérations successives de chargement et de déchargement de résine par une femelle en cours de construction du bouchon terminal, observée en conditions naturelles. Ainsi l'opération (2) consiste à décharger la résine récoltée au cours de l'opération (1). Nous avons considéré que (1) + (2) d'une part et (3) + (4) d'autre part, et ainsi de suite, cycles : « Extérieur + Intérieur » étaient les séquences unitaires de la construction. Nous constatons sur ce tableau que ces cycles sont multiples de la minute. Cependant, il faut noter que la sommation de 2 demi-cycles consécutifs (cycle = Intérieur + Extérieur) ne donne plus ce résultat.

En schématisant (Fig. 3) le temps passé à l'extérieur en fonction du temps passé à l'intérieur pour chaque opération de construction et pour les cinq femelles, on obtient des points (à quelques exceptions près) groupés selon des droites de pente = (-1) . Cela signifie que les sommes des deux temps (extérieur + intérieur) gardent des valeurs constantes. On constate en outre que ces valeurs sont multiples d'une valeur minimale de 60 secondes. La séquence de construction d'*Heriades truncorum* L. dans les conditions naturelles (cycle : Extérieur + Intérieur) s'effectue en 1, 2, 3, 4 ou 5 minutes. Les valeurs intermédiaires sont très rares, on est donc en présence d'un rythme biologique. Ce rythme s'efface presque totalement lorsque les femelles sont dans une enceinte de volume réduit (nos cages d'observation). En outre, nous supposons que seul le cycle : Extérieur + Intérieur a une signification biologique. C'est du moins ce que l'on peut affirmer pour le comportement de construction. Par contre, aucun rythme dans le cycle : « Intérieur + Extérieur » n'a été mis en évidence dans le comportement total d'approvisionnement. A peine quelques séquences montrent une ébauche de ce même rythme. Cependant certaines femelles auraient tendance à adopter un rythme de 60, 120, 180 secondes pour les cycles « Intérieur + Extérieur ».

● La ponte

Avant la ponte, la femelle passe une très longue période à l'extérieur se nourrissant copieusement de pollen et de nectar et se reposant sur les feuilles ou tiges des plantes. Cette période dure en moyenne 20 à 30 minutes. Puis elle rentre dans le nid, la tête en avant; y reste environ 50 à 150 secondes (sur 12 observations la moyenne est de 90 secondes), se retourne, orientant l'abdomen vers la provision et rentre à reculons. Le temps passé dans cette posture varie de 45 à 97 secondes (la moyenne sur 8 observations est de 74 secondes). Nous pensons toutefois que le dépôt de l'œuf lui-même (temps compris entre le moment où la pointe de l'abdomen touche la provision et le début des contractions de l'abdomen) dure à peine 1 à 2 secondes. Ensuite, sans sortir à l'extérieur la femelle se retourne à nouveau, la tête vers la provision. Elle achève la cloison obturant ainsi la cellule. Le temps passé pour le faire varie de 2 à 4 minutes (moyenne sur 8 observations = 3,5 minutes).

Trois femelles ont un comportement un peu différent. Avant la ponte, elles passent une période assez longue à l'intérieur du nid (15 à 20 minutes) se retournant une ou plu-

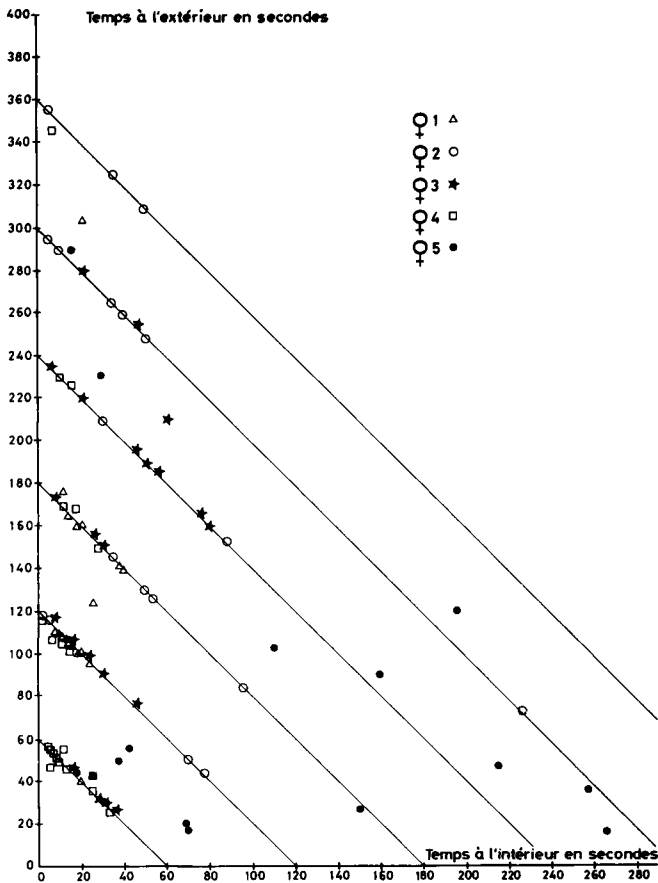


FIG. 3. — *Activité de construction de cinq femelles en conditions naturelles.*

N.B. — Les temps de récolte de la résine (temps à l'extérieur du nid) comme les temps de travail dans le nid (temps à l'intérieur) varient de 40 secondes à 4 ou 5 minutes, mais les durées des séquences d'apport de résine (récolte de la résine plus étalement de ce matériau dans le nid) sont presque toujours égales à 60 secondes ou un multiple de la minute (2, 3, 4 ou 5 minutes). Seuls une dizaine d'apports sur 97 ne suivent pas ces rythmes.

FIG. 3. — *Nesting activity of 5 females in the field.*

N.B. — Times of resin collecting (outside the nest) and times of work in the nest (inside) vary from 40 s to 4 or 5 mn, but lengths of sequences of resin deposit (resin collecting and its spreading in the nest) are nearly always equal to 60 s or to a multiple of the minute (2, 3, 4 or 5 mn). Only about ten deposits amongst 97 do not follow these rhythms. X-axis : time outside, in s. Y-axis : time inside, in s.

sieurs fois. D'après nos observations, nous supposons qu'elles cloisonnent la cellule.

Nous avons observé des femelles travaillant en conditions défavorables (température de 18 °C et temps nuageux ou pluvieux) pour terminer l'approvisionnement en cours et déposer l'œuf. La ponte n'est jamais observée pendant la matinée. En général, elle a lieu entre 12 h 50 et 18 heures, plus fréquemment entre 15 et 17 heures.

5 cm de long. Dans ces conditions, le nombre de nids construits, calculé sur 22 femelles, varie de 1 à 6 (moyenne = 3 nids par femelle). Le nombre de cellules construites et d'œufs pondus varie de 2 à 16 (moyenne = 8 cellules par femelle).

Sur le tableau III sont consignés les résultats concernant le nombre d'insectes élevés en serre, le nombre de nids et de cellules construites, ainsi que le nombre d'œufs pondus. On constate que le nombre de cellules construites est toujours inférieur au nombre de jours d'activité. L'apport de nourriture et de résine étant très régulier il nous semble que cela est dû uniquement au rythme d'activité de cette espèce.

● *Nombre de cellules construites et d'œufs pondus*

Le nombre de cellules construites dans un seul nid est en partie fonction de la longueur et du diamètre des tubes proposés. Nous avons cependant uniformisé nos conditions d'élevage en leur proposant seulement des tubes de 3 mm de diamètre et de

TABLE 3. — *Activité de nidification en élevage artificiel.*

TABLE 3. — *Nesting activity in artificial rearing.*

* Females that have previously nested in open field.

** Females from controlled hibernation.

Females without asterisk come from the field but have never nested previously.

Numéros d'identification	Date d'entrée dans la cage Dernier jour où l'insecte a été aperçu	Nombre de jours d'activité	Nombre de nids	Nombre de cellules	Nombre d'œufs pondus
Identification numbers	Date of introduction into the cage Last day when the insect was seen	Number of activity days	Number of nests	Number of cells	Number of eggs laid
1	26/07-20/08 1976	22	4**	6	6
2	6/08-17/08 1976	10	1**	3	3
3	10/08-30/08 1976	20	5**	9	9
4	3/08-09/08 1977	6	1*	3	3
5	12/08-21/08 1977	8	1*	3	3
6	13/08-26/08 1977	13	2**	5	5
7	21/08-09/09 1977	19	4	12	12
8	21/08-09/09 1977	10	1	6	6
9	21/08-04/10 1977	43	6	12	12
10	24/08-04/10 1977	35	2	5	5
11	24/08-05/10 1977	33	5	13	13
12	25/08-03/10 1977	38	5	16	16
13	25/08-03/10 1977	35	1	3	3
14	25/08-02/09 1977	18	5	12	12
15	26/08-19/09 1977	22	4	11	11
16	27/08-14/09 1977	18	4*	12	12
17	27/08-01/10 1977	30	2**	7	7
18	27/08-05/10 1977	36	6	15	15
19	28/08-13/09 1977	15	3	6	6
20	27/09-03/10 1977	6	1*	2	2
21	28/09-19/10 1977	20	3*	9	9
22	28/09-23/10 1977	25	3**	5	5
Total			69	175	175

* Femelles ayant déjà nidifié en pleine nature.

** Femelles provenant d'hibernation contrôlée.

Les femelles sans astérisque proviennent de l'extérieur, mais n'ont jamais nidifié auparavant.

● *Mise en évidence de la succession des activités*

Dans ce but, nous schématisons l'activité de nidification d'une femelle éclosée en cage. Le nombre de voyages effectués par jour ainsi que la succession des différentes opérations sont représentés sur la figure 4. Le nid contenant une femelle et deux mâles

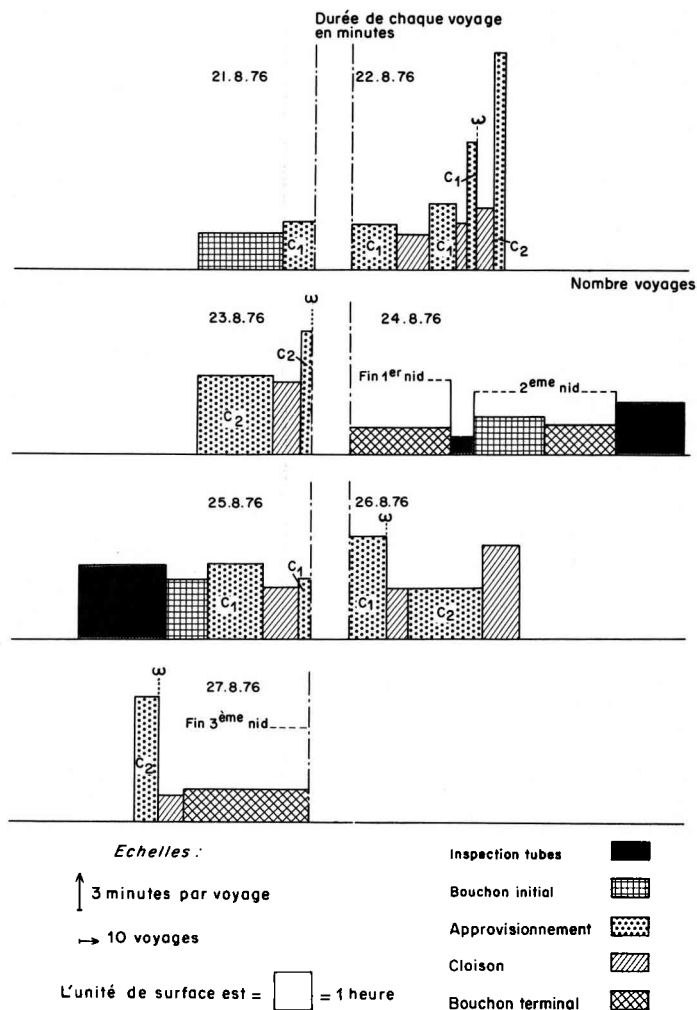


FIG. 4. — *Activité de nidification d'une femelle en conditions semi-artificielles.*

C₁ = première cellule du nid.
 C₂ = deuxième cellule du nid.
 ω = ponte.

FIG. 4. — *Nesting activity of a female in half-artificial conditions.*

C₁ = first cell in the nest.
 C₂ = second cell in the nest.
 ω = egg laying.

X-axis : length of each trip in mn. Y-axis : number of trips.
 examination of borings. preliminary plug. provisioning.
 partition. closing plug. Surface unit : = 1 hour.

est conservé à 5 °C pendant l'hiver et une partie du printemps. Fin avril, le nid est placé à 22 °C et 60 % d'humidité relative. Au stade de nymphe noire le nid est transféré dans la cage. Le 16 août, la femelle commence à se nourrir et à inspecter les nouveaux tubes. Elle est fécondée alors qu'elle se nourrit de nectar sur des *Inula*. Le 21 août, elle commence la construction du premier nid. Son activité dure 15 jours pendant lesquels elle construit 3 nids : deux nids contenant chacun deux cellules et un nid sans cellule formé uniquement d'un bouchon initial et d'un bouchon terminal. La température moyenne durant la période d'activité est de 32 °C.

La succession des activités à l'échelle de la cellule peut se schématiser ainsi :

— Bouchon initial	résine
— Approvisionnement, Cellule n° 1 (C ₁)	pollen
— Tapissage bords du tube et cloison	résine
— Approvisionnement C ₁	pollen
— Cloison cellule	résine
— Approvisionnement C ₁ + ponte	pollen
— Cloison cellule	résine
— Bouchon terminal	résine

De façon à pouvoir comparer et analyser globalement l'activité de nidification nous avons élevé dans les mêmes conditions trois femelles différentes :

— *Femelle 1* : provenant de Jazeneuil et transportée en cours d'approvisionnement.

Transférée dans son propre nid, après l'arrêt du travail journalier, elle reprend son activité d'approvisionnement de la première cellule le lendemain vers 14 heures. Au total cette femelle construit 3 nids soit 5 cellules contenant chacune un œuf.

— *Femelle 2* : provenant de Jazeneuil et ayant terminé son premier nid formé de 3 cellules complètes. Mise en cage le 17 août au soir, elle reprend son activité de nidification le 19 août. En captivité, elle construit 3 nids (dont un avec seulement le bouchon initial et le bouchon terminal) soit 4 cellules contenant 4 œufs. Au total cette femelle construit 4 nids soit 7 cellules contenant 7 œufs. Son adaptation en milieu confiné a cependant été plus longue.

— *Femelle 3* : provenant de l'hibernation contrôlée et transférée en cage à l'état adulte. L'adaptation est très longue et elle construit un seul nid formé d'une cellule et pond un œuf. Cette femelle n'a pas été fécondée.

On note aussi que les femelles 1 et 2 effectuent pour l'ensemble de l'approvisionnement un nombre de voyages plus élevé pour le premier nid que pour les nidifications suivantes. En ce qui concerne la construction (apport de résine) c'est juste l'inverse qui se produit.

● *Activité journalière*

En conditions semi-naturelles, elle commence vers 10 h 30 et se termine vers 19 heures. La température seuil de début d'activité est 21 °C. Les mâles sont plus matinaux et le seuil d'activité est de l'ordre de 18-19 °C.

Afin de comparer l'activité journalière, trois femelles sont observées individuellement. Les conditions d'élevage sont uniformisées grâce à un apport de nourriture et de résine identique, et une même orientation de la cage à l'Est. La première et la troisième femelle présentent une grande activité. Celle de la première est en moyenne de 6 h 30 mn par une température de l'ordre de 34 °C. Cette femelle (Fig. 5) construit 4 nids soit 6 cellules contenant 6 œufs pendant une période d'activité de 17 jours. L'activité journalière de la troisième femelle est de 6 h 40 mn et la température moyenne de 32 °C. Pendant les 7 jours de son activité, elle construit 3 nids (dont à peine 2 sont complets) soit 4 cellules contenant 4 œufs. La deuxième femelle travaille uniquement 6 jours et par une température moyenne de 34 °C, durant 2 h 30 mn, chaque jour. Pendant la période d'activité, un seul nid est construit, soit une seule cellule approvisionnée contenant un œuf. Cette femelle est restée en cage pendant 15 jours sans nidifier. Après dissection, nous avons constaté que ses ovaires étaient bien développés et contenaient deux œufs mûrs. On peut supposer que la température élevée a inhibé la ponte.

● *Effet de l'âge sur la nidification*

Lorsque les insectes passent plus de trois semaines en cage, leur comportement change. Le vieillissement visible d'après l'usure des ailes entraîne un changement dans la durée et le nombre de voyages effectués pour chacune des opérations. Cependant nous constatons que le rapport : temps passé à l'extérieur sur temps passé à l'intérieur est toujours respecté (temps passé à l'extérieur supérieur au temps passé à l'intérieur).

Le nombre de cellules par nid décroît, passant de deux à une. Dès qu'une femelle vieillit, elle vole dans toutes les directions d'une manière désordonnée. Elle pénètre dans plusieurs tubes et construit uniquement des bouchons initiaux ou terminaux. Son activité de nidification cesse complètement et sa mort survient en moyenne 2 ou 3 jours après.

Afin d'étudier le rythme d'activité et l'effet de l'âge sur la nidification, une jeune femelle de Jazeneuil est mise dans une cage orientée à l'Est. Cette femelle qui n'a pas encore commencé à nidifier est mise en cage le 26 juillet à 18 heures et s'adapte rapidement au milieu. Morte le 20 août, elle construit au total 4 nids soit 6 cellules contenant 6 œufs. L'ensemble de ses activités sont représentées sur la figure 6. On note qu'elle choisit toujours des tubes placés dans la même rangée du nichoir. Après examen de la figure 7, nous arrivons aux conclusions suivantes :

1) Au cours de la première et de la deuxième nidification, la femelle présente un comportement de nidification identique.

a) La phase d'approvisionnement que ce soit à l'extérieur ou à l'intérieur du nid est toujours une phase de grande activité.

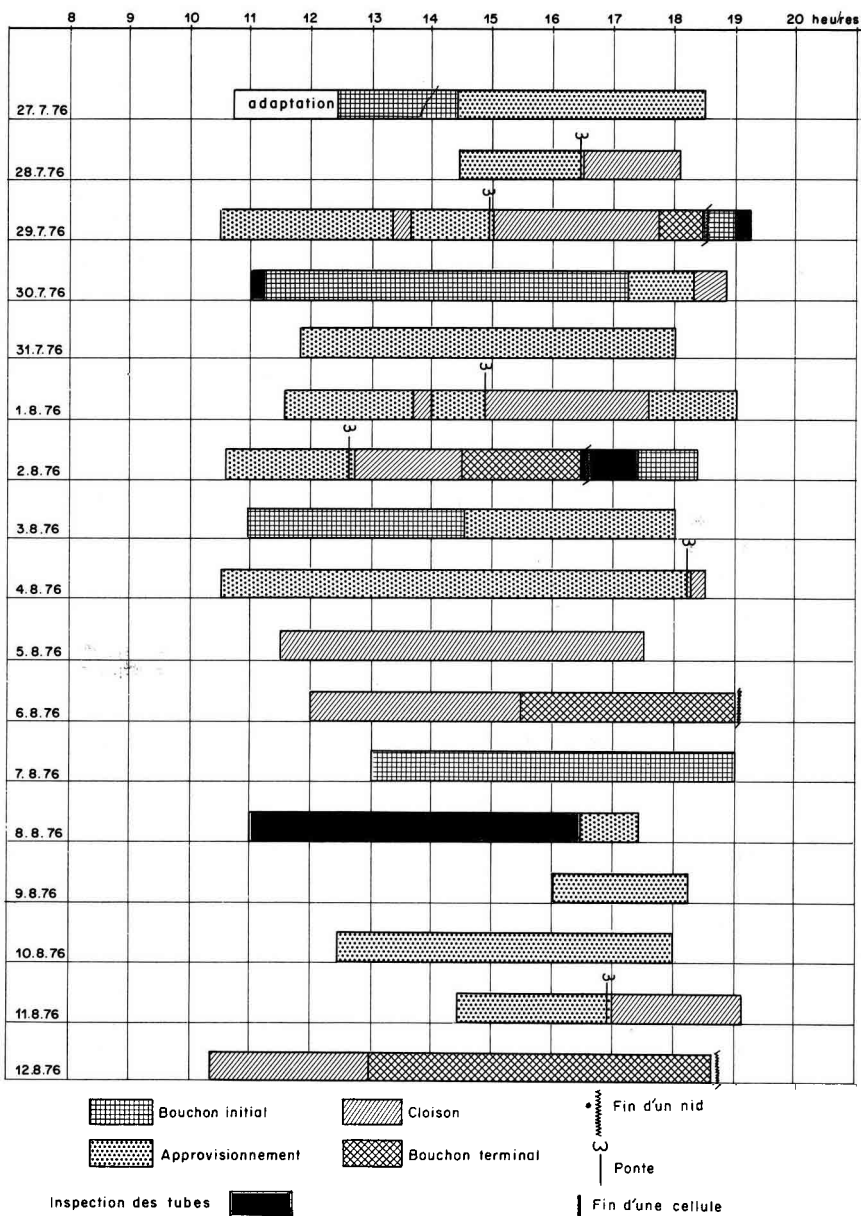


FIG. 5. — *Activité journalière d'une femelle d'Heriades truncorum* L. en conditions semi-naturelles.

L'observation a duré 17 jours consécutifs.

FIG. 5. — *Daily activity of a Heriades truncorum* L. female in half-natural conditions. The observation lasted 17 following days.

Legend : see Fig. 4.
 t termination of the nest.
 ω egg laying.
 | termination of a cell.

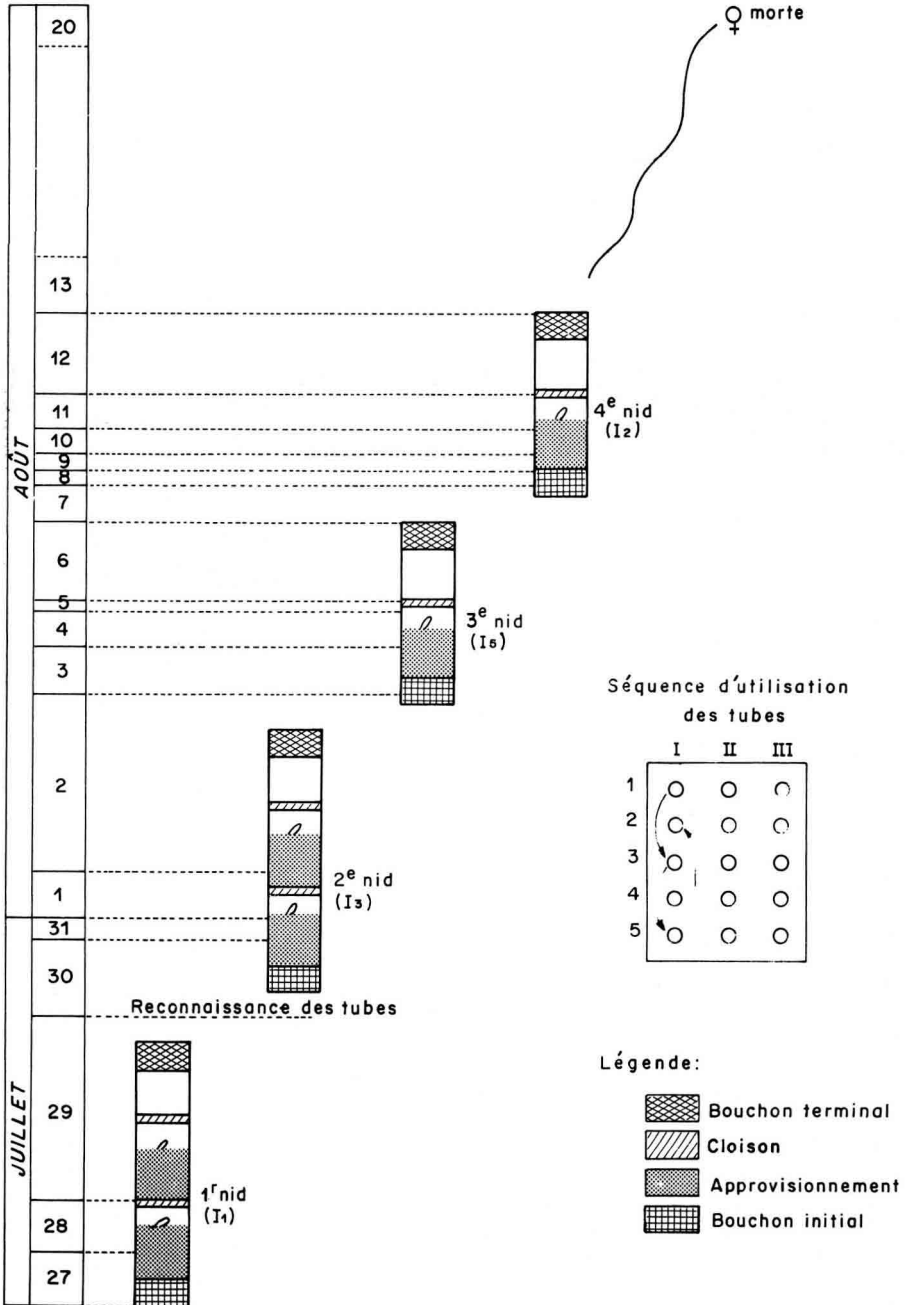


FIG. 6. — *Activité de nidification. Effet de l'âge sur l'activité journalière.*
 Chaque jour est représenté avec une longueur proportionnelle à la durée du travail.

FIG. 6. — *Nesting activity. Effect of age on the daily activity.*
 The duration of work is proportional to the length of each day.
 Legend : see Fig. 4.

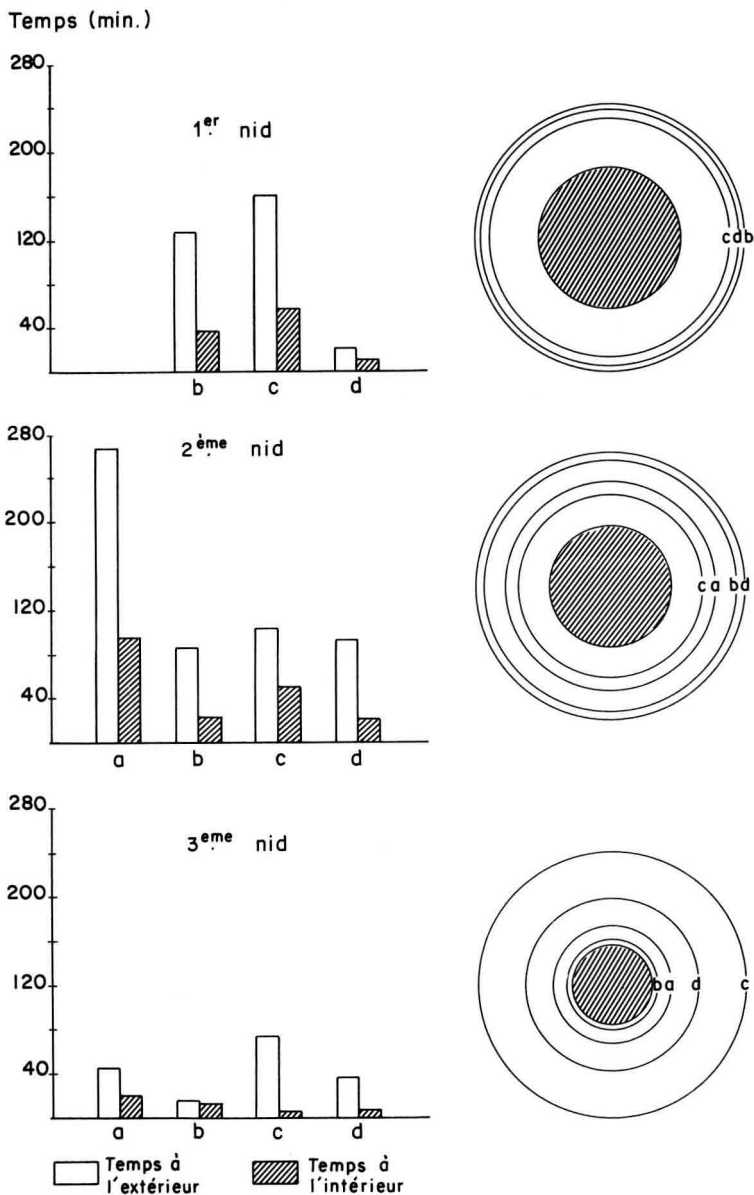


FIG. 7. — *Activité de nidification. Effet de l'âge sur le rapport : temps passé à l'extérieur du nid/temps passé à l'intérieur du nid.*
 Le rapport entre l'aire de chaque cercle et l'aire du cercle tracé est proportionnel aux rapports temps à l'extérieur/temps à l'intérieur pour chaque activité.
 a = bouchon initial, b = cloison, c = approvisionnement, d = bouchon terminal.

FIG. 7. — *Nesting activity. Effect of age on the ratio : time spent outside the nest/time spent inside the nest.*
 The ratio between the surface of each circle and the surface of the striped circle is proportional to the ratios time outside/time inside for each activity.
 a = preliminary plug, b = partition, c = provisioning, d = closing plug.

b) Dans toutes les phases de travail (construction ou approvisionnement) le temps passé à l'extérieur est supérieur à celui qui est passé à l'intérieur.

c) Quand l'activité à l'extérieur augmente, celle à l'intérieur augmente également.

2) Au cours de la troisième nidification, la femelle présente toujours une activité à l'extérieur qui est supérieure à celle de l'intérieur, mais avec des valeurs inférieures. Le vieillissement aboutit à une diminution du nombre des voyages et à un allongement de leur durée (Fig. 8 A).

Du fait que la température au moment des trois nidifications est à peu près la même (variant entre 33 et 35 °C) nous estimons que le changement de comportement de la femelle au cours de la troisième nidification est dû au vieillissement de l'insecte.

3) Analyse du vieillissement de la femelle.

• Les rapports : temps passé à l'extérieur sur temps passé à l'intérieur (Fig. 8 B), sont pour chacune des nidifications les suivants :

$$R_{1re} \simeq R_{2e} \simeq 6$$

La femelle a une activité très intense à l'extérieur, et supérieure à celle de l'intérieur.

• Le rapport du temps total au nombre de voyages qui nous permet d'obtenir le temps nécessaire à chaque voyage est sensiblement identique.

• Le rapport du temps passé à l'extérieur au temps passé à l'intérieur au cours de la troisième nidification est :

$$R_{3e} \simeq 13 > R_{1re}, R_{2e}$$

A l'extérieur la femelle a une activité bien plus importante qu'à l'intérieur.

Le rapport du temps total au nombre de voyages est de 13,2. Cela signifie que la femelle dépense beaucoup de temps pour chaque voyage, mais le travail effectué est inférieur. Nous constatons ainsi l'influence de l'âge de la femelle sur l'activité. Ces observations ne portent que sur un seul individu en raison de la somme de travail qu'elles nécessitent.

• *Reconnaissance du nid et modifications dans le comportement de nidification*

Les travaux sur la faculté d'orientation des Apoïdes sont nombreux; mais concernent principalement les insectes sociaux (OPFINGER, 1949; LINDAUER et MARTIN, 1963; FRISCH, 1967). Dans le cas des *Heriades*, nous avons remarqué que lorsque les femelles retournaient au nid, elles volaient pendant 3 à 5 secondes au voisinage avant d'y rentrer. Quelquefois, elles restaient 1 à 2 secondes à l'entrée du tube avant de déposer leur charge.

Tout au long de nos expériences, nous avons remarqué que deux ou trois femelles pouvaient nidifier dans la même cage, à condition d'avoir été introduites en même temps. Le choix du tube et la nidification se déroulent sans problème, chaque femelle

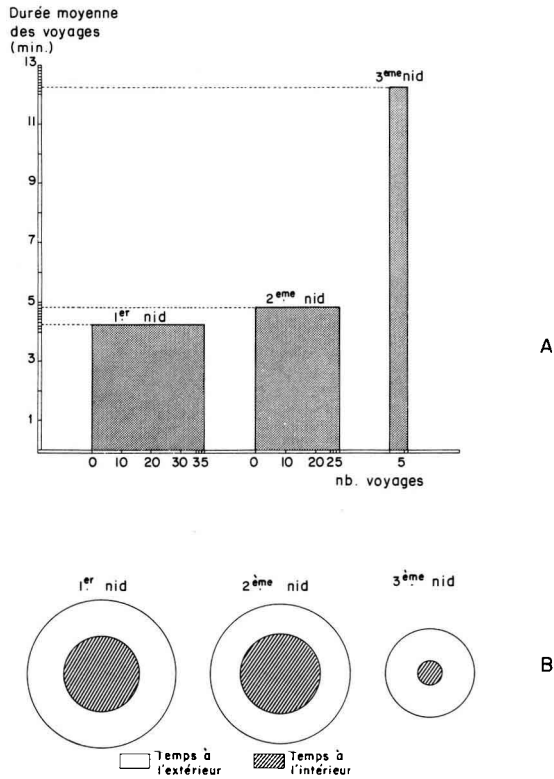


FIG. 8. — *Activité de nidification. Effet de l'âge de la femelle sur :*
 A. *La durée moyenne et le nombre de voyages (pour l'approvisionnement et la ponte).*
 B. *L'activité totale (construction et approvisionnement) et le rapport : temps passé à l'extérieur/temps passé à l'intérieur du nid.*
 N.B. — *L'aire de chaque cercle est proportionnelle aux valeurs des temps.*
 FIG. 8. — *Nesting activity. Effect of female age on :*
 A. *The mean length and the number of trips (for provisioning and egg laying).*
 B. *The whole activity (building and provisioning) and the ratio time spent outside/time spent inside the nest.*
 N.B. — *The surface of each circle is proportional to the time values.*

étant capable de reconnaître son propre nid. De façon à analyser leur comportement, quelques changements ont été effectués au cours de leurs activités.

- Si un nid en cours est transféré dans une autre cage, il est aussitôt détruit, et l'activité de nidification des femelles perturbée.

- Après avoir changé la place d'un nid en cours d'approvisionnement, nous constatons que la femelle qui retourne au nid avec son chargement de pollen, repart aussitôt après avoir été en contact avec l'entrée du tube de remplacement. Elle vole plusieurs fois, avant de s'introduire dans d'autres tubes. Finalement, elle retrouve son nid, et reste à l'intérieur jusqu'au lendemain matin. Deux femelles n'ont pas retrouvé leurs

nids à la suite d'une telle perturbation; cependant trois autres femelles ont repris leur activité après avoir retrouvé leur nid respectif.

Ces observations permettent de conclure que la majorité des femelles peuvent retrouver leur nid tout d'abord par la vue, après une série de vols de reconnaissance, aussi grâce à l'olfaction probablement.

TIRGARI (1965) note à propos de *Melitta leporina* Panz. qu'un tel comportement semble indiquer un grand développement de la mémoire des odeurs.

Toutefois une partie des femelles acceptent mal les changements introduits en cours de nidification par l'observateur; leur comportement est fortement perturbé.

- Dans deux autres cas, nous retirons les œufs aussitôt pondus, mais apparemment aucune réaction n'est enregistrée de la part des femelles. Elles poursuivent normalement leurs activités.

Par contre, l'extraction d'une portion de provisions ou de morceaux de résine de la construction, entraîne chez les femelles une activité double pour refaire ces travaux.

ÉTUDE COMPARÉE DE L'ACTIVITÉ EN CONDITIONS NATURELLES ET SEMI-NATURELLES

Le comportement de nidification est identique, que la femelle vive en pleine nature ou en cage. En conditions naturelles, le butinage dépend en partie de la combinaison de plusieurs facteurs climatiques et de la proximité de la nourriture. En cage, ces facteurs interviennent mais à un moindre degré.

Les insectes en pleine nature sont actifs à partir de 24 °C, mais en cage ce seuil est de l'ordre de 21 °C. En cage leur activité ne cesse pas lorsque le temps est nuageux.

De nos observations, nous tirons les conclusions suivantes : les activités des femelles, choix du tube, bouchon initial, approvisionnement, ponte et fermeture se succèdent à l'échelle de la cellule, selon le schéma immuable déjà signalé. Cependant, quelques modifications surviennent, en particulier dans le rapport du temps passé à l'extérieur au temps passé à l'intérieur, pour les femelles transférées en cage au cours de la nidification (Fig. 9). Si l'on compare le comportement de ces femelles à celui des femelles en conditions naturelles (Fig. 10) et à celui des femelles transférées en cage sans avoir nidifié auparavant (Fig. 11), nous constatons que :

- Dans les deux derniers cas et pour l'ensemble des opérations, les temps passés à l'extérieur sont toujours supérieurs aux temps passés à l'intérieur. Dans le premier cas, ce rapport est inversé. Cette modification pourrait traduire l'existence d'un effet de captivité : cet effet n'est cependant pas important quand les femelles transférées de leur milieu naturel n'ont jamais nidifié auparavant. Poursuivant notre comparaison, nous avons remarqué que la femelle en cage choisit fréquemment des tubes placés dans la même rangée du nichoir. Ce type de choix est fréquent chez cette espèce, même en conditions naturelles.

- En ce qui concerne la ponte chez *Heriades truncorum* L., nous constatons qu'en cage, toutes les cellules approvisionnées contiennent des œufs, tandis qu'en milieu natu-

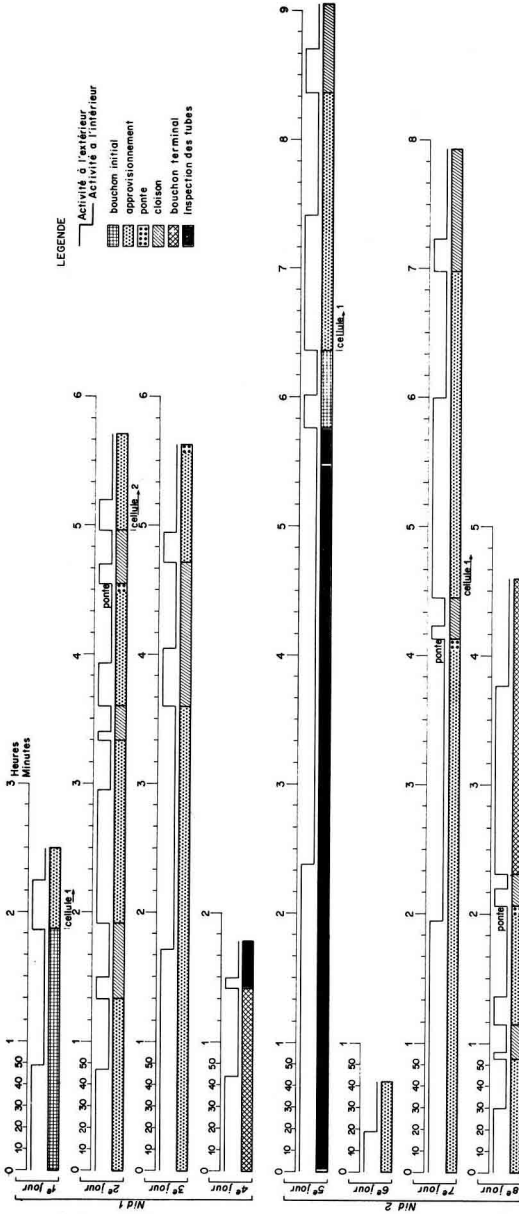


FIG. 9. — *Activité de nidification. Rapport entre les temps passés à l'extérieur et à l'intérieur pour les différentes opérations (femelle élevée en conditions semi-naturelles, ayant nidifié auparavant).*

N.B. — On a indiqué la somme des durées des voyages nécessaires à chaque opération en respectant la succession des activités.

FIG. 9. — *Nesting activity. Ratio between times spent outside and inside for the different operations (female reared in half-natural conditions, having never nested previously).*

N.B. — The sum of the lengths of trips required for each operation is mentioned and the succession of the operations is indicated.

Legend : see Fig. 4.

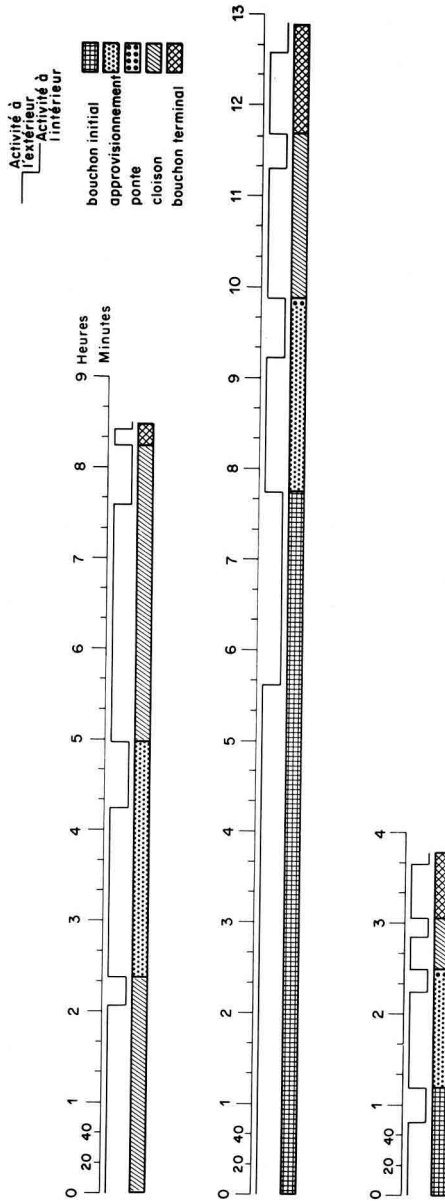


FIG. 10. — *Activité de nidification. Rapport entre les temps passés à l'extérieur et à l'intérieur pour les différentes opérations (trois femelles en conditions naturelles).*

N.B. — On a indiqué la somme des durées des voyages nécessaires à chaque opération en respectant la succession des activités.

FIG. 10. — *Nesting activity. Ratio between times spent outside and inside the nest for the different operations (3 females in natural conditions).*

N.B. — The sum of the lengths of trips required for each operation is mentioned and the succession of the operations is indicated.

Legend : see Fig. 4.

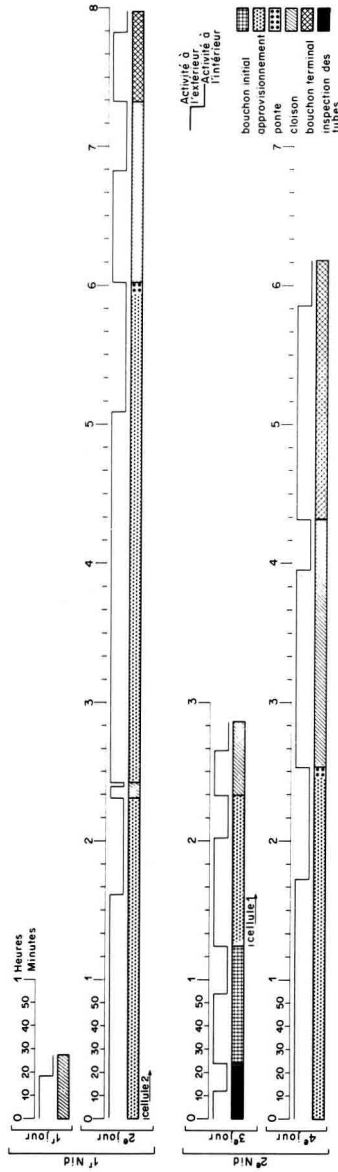


FIG. 11. — *Activité de nidification. Rapport entre les temps passés à l'extérieur et à l'intérieur pour les différentes opérations* (femelle élevée en conditions semi-naturelles, n'ayant pas nidifié auparavant).

N.B. — On a indiqué la somme des durées des voyages nécessaires à chaque opération en respectant la succession des activités.

FIG. 11. — *Nesting activity. Ratio between times spent outside and inside the nest for the different operations* (female reared in half-natural conditions, having never nested previously).

N.B. — The sum of the lengths of trips required for each operation is mentioned and the succession of the operations is indicated.

Legend : see Fig. 4.

rel, nous avons trouvé des cellules vides, sans trace d'œuf. Nos observations nous permettent de conclure que le nombre total d'œufs pondus en cage (toujours un seul par jour) varie de 2 à 16. En conditions naturelles, ce nombre est inférieur. La longévité des femelles varie de 10 à 43 jours en captivité, la moyenne étant de 28 jours (11 femelles). Par ailleurs, le nombre d'œufs pondus et de cellules construites est inférieur chez les femelles issues d'élevage artificiel. Toutefois, dans tous les cas et toutes les conditions d'élevage (en nature ou en cage) la femelle pond un seul œuf par jour, et jamais le matin.

DISCUSSION ET CONCLUSION

En conditions naturelles, les femelles d'*Heriades truncorum* L. sont actives à partir de 10 h 30 (heure solaire) et finissent vers 16 heures à 17 heures (heure solaire). Le seuil d'activité est de l'ordre de 24 °C; pour les mâles ce seuil est de 20 °C. Sous des conditions climatiques favorables (absence de pluie intense ou vent très fort), l'activité journalière dure de 6 à 7 heures. En cage, l'activité commence une heure plus tôt et se termine une heure plus tard, la température seuil d'activité étant de 21 °C. Pour les mâles, ce seuil est de l'ordre de 18-19 °C.

Le nombre de nids construits varie de 1 à 6 (moyenne : 3 nids par femelle) et le nombre de cellules construites de 2 à 16 (moyenne : 8 par femelle). La construction d'une cellule suit la préparation de la cavité de nidification. La plupart des espèces de *Megachilidae* construisent et approvisionnent en moyenne une cellule par jour. Chez *Heriades truncorum* L., l'approvisionnement total d'une cellule n'est jamais effectué en une seule journée. La durée moyenne d'approvisionnement d'une cellule est de 5 à 7 heures et demande 30 à 50 voyages. Pour chaque voyage la femelle visite en moyenne, 15 fleurs et passe sur chacune un temps qui varie de 7 à 12 secondes. La masse pollinique, formée de pollen et de nectar est stockée au fond de la cellule comme chez *Heriades carinata* Cress. et *Heriades leavitti* Crawford. Les dimensions de cette masse pollinique varient de 2 à 7,5 mm, mais le plus souvent, elles oscillent entre 5 et 6 mm. Pour *Heriades leavitti* Crawford, les dimensions sont comprises entre 6 et 9 mm et *Heriades carinata* Cr. entre 7,5 et 9 mm. En général, chez les *Megachilidae*, un œuf est déposé par cellule. FABRE (1915) observe chez les Osmies la présence d'une marque près de la cloison qui servirait selon lui à délimiter la longueur de la cellule. Ce « pas de porte » est d'ailleurs signalé par plusieurs auteurs HARTMAN (1944), LEVIN (1966), TASEI (1972).

En ce qui concerne la fécondité, le nombre d'œufs pondus au cours de la vie de chaque femelle montre des variations très sensibles selon l'espèce et selon les conditions d'élevage. Ainsi, MALYSHEV (1935) estime que la plupart des espèces européennes pondent une quinzaine d'œufs pendant leur vie. C'est en particulier le cas de l'Osmie rousse : *Osmia rufa*. Chez *Megachile pacifica*, la moyenne d'œufs pondus par femelle en captivité est de 40; dans les conditions naturelles cette moyenne est de 20 œufs (TASEI,

communication personnelle). Le nombre d'œufs pondus est en général d'un par jour, mais dans de bonnes conditions les femelles peuvent pondre deux œufs par jour. Chez *Osmia coerulescens* L. (TASEI, 1972), une femelle pond en moyenne 42 œufs en captivité. En conditions naturelles les femelles de cette Osmie pondent 1 à 2 œufs par jour et en compartiment de serre ce nombre peut aller jusqu'à 6 œufs par jour. Chez *Osmia cornuta*, le nombre d'œufs pondus par femelle, varie de 6 à 13 en serre. Pour *Osmia rufa*, dans les mêmes conditions, ce nombre varie de 0 à 24 (TASEI, 1973). Chez *Osmia cornifrons*, MAETA et KITAMURA (1974) signalent un maximum de 30 œufs au cours de la vie des femelles. Chez *Osmia lignaria*, PHILLIPS (1976) note entre 27 et 34 œufs. Après dissection des femelles de cette même espèce, LEVIN (1966) trouve 4 à 5 œufs développés dans chacune des 6 ovarioles, ce qui représente un potentiel de ponte de 2 à 3 œufs par jour par temps favorable. Pour *Osmia lignaria propinqua* Cress., PHILLIPS et KLOSTERMEYER (1978) signalent 1 œuf par jour, mais quelquefois 2 ou 3. *Heriades truncorum* L. pond en captivité de 2 à 16 œufs. Le nombre d'œufs pondus par jour semble être lié aux conditions de vie; en captivité la compétition pour l'habitat ou pour la nourriture se trouve fortement réduite. Néanmoins, les femelles d'*H. truncorum* L. ne pondent qu'un seul œuf par jour et toujours à peu près à la même heure.

La ponte a toujours lieu après une nourriture abondante de pollen et de nectar et généralement après une longue période à l'extérieur du nid (20 à 30 minutes). Uniquement trois femelles sur les 22 observées en captivité n'ont pas suivi cette règle. En conditions naturelles, les femelles pondent habituellement entre 14 heures et 17 heures (heure solaire); en cage certaines ont pondu entre 11 h 50 et 17 heures (heure solaire), mais plus fréquemment entre 14 heures et 16 heures (heure solaire). Le temps passé dans la posture de ponte varie de 45 à 97 secondes, (la moyenne sur 8 observations en cage est de 74 secondes, la moyenne sur 7 observations en nature est de 56 secondes). Nous pensons toutefois que le dépôt de l'œuf lui-même dure à peine 1 à 2 secondes. Certains auteurs HADDOW et GILLET (1957) signalent à propos d'*Aedes aegypti* qu'il y a une période déterminée de la ponte. Pour des photopériodes différentes de lumière et d'obscurité, la ponte a lieu à la fin de la phase lumineuse. Cela signifie que le rythme de la ponte dépend de la photo-période. GILLET (1962) toujours chez *Aedes* démontre que même si les œufs ont atteint leur maturité la ponte s'effectue toujours à la même période. Si les femelles sont induites à pondre une partie des œufs contenus dans les ovarioles, les œufs restants sont pondus 24 heures après et le rythme se rétablit. Chez *Heriades truncorum* L. les phénomènes d'induction de ponte, n'ont pas pu être observés, mais une certaine régularité dans l'heure de la ponte (14 heures et 17 heures, heure solaire) laisse penser qu'il existerait un rythme synchronisé avec l'intensité lumineuse.

Comme nous l'avons précédemment signalé (MACIEL CORREIA, sous presse) certains auteurs considèrent que le diamètre du tube peut influencer le sexe des œufs pondus. KROMBEIN (1967) à propos d'*Osmia lignaria* (*Megachilidae*) formule l'hypothèse suivante; quand la femelle est prête à pondre des œufs fécondés, elle choisit un tube de grand diamètre dans lequel seront déposés les œufs fécondés. Par contre, lorsque la

femelle est prête à pondre des œufs non fécondés, elle choisit un tube de petit diamètre dans lequel seront déposés les œufs non fécondés. KOENIGER, 1970 observant le comportement de ponte chez *Apis mellifica* L. peut conclure que la reine est capable lors de l'inspection des nids de reconnaître les cellules de mâle d'après leur taille, uniquement à l'aide de ses pattes antérieures. GERBER (1969) met en évidence l'existence d'une pause durant la ponte chez *Megachile rotundata*. Cette pause induirait l'apparition de femelles et l'absence de pause, l'apparition de mâles. MATTHEWS (1965) signale chez *Heriades carinata* que 13 à 25 secondes après l'entrée à reculons dans la cellule, la femelle contracte rythmiquement l'abdomen avant l'apparition de l'œuf. Ces contractions s'affaiblissent au cours de la sortie de l'œuf et de sa fixation sur la provision. Cette opération dure 20 à 35 secondes.

GERBER et KLOSTERMEYER (1970, 1972) démontrent chez *Megachile pacifica* que la femelle peut « choisir » le sexe de sa descendance. La sortie des œufs destinés à donner des femelles est associée à une pause durant la ponte. Cette pause n'a pas lieu si les œufs sont destinés à donner des mâles. Ces auteurs suggèrent ainsi que la fécondation de l'œuf a lieu au cours de cette pause. Le stimulus qui induit la fécondation sélective est associé à la profondeur du tube puisque les cellules destinées à produire des femelles apparaissent plutôt dans la partie la plus profonde des nids. PHILLIPS et KLOSTERMEYER (1978) affirment que chez *Osmia lignaria propinqua* les œufs non fécondés sont déposés à la suite d'une série de contractions abdominales rythmiques semblables à celles qui sont décrites chez *Megachile pacifica* par GERBER et KLOSTERMEYER (1970, 1972). La pause au cours du dépôt des œufs fécondés chez cette espèce est de 5 à 10 secondes tandis que chez *Osmia lignaria propinqua* elle est de 70 secondes.

Chez *H. truncorum* L., la femelle qui va pondre, rentre dans le nid, la tête en avant, y reste en moyenne 90 secondes (pour déposer très certainement du nectar et façonner la place pour le dépôt de l'œuf), revient à l'entrée du nid, se retourne, orientant l'abdomen vers la provision et y reste en moyenne 74 secondes. Des contractions abdominales sont parfois évidentes, mais nous n'avons pas réussi à mettre en évidence une relation entre ces mouvements et l'apparition de mâles ou de femelles dans la progéniture.

Le mécanisme de fécondation volontaire par lequel la femelle choisit le sexe des descendants reste à étudier chez *Heriades truncorum* L.

Nous abordons maintenant la faculté d'orientation et le comportement de reconnaissance des cavités de nidification chez les *Megachilidae*. Il est connu que les Hyménoptères en général ont la faculté de retrouver rapidement leur nid. Cette capacité est une des conditions du maintien de l'espèce. FERTON (1923) signale que les abeilles solitaires peuvent retrouver l'entrée de leurs nids respectifs à l'aide de la mémoire des odeurs. BUTLER, FLETCHER et DORENN (1969) à propos de *Apis mellifica* L. et *Vespa vulgaris* L. signalent le marquage des entrées des nids avec une substance « footprint substance » qui servirait à orienter le propriétaire de chaque nid. GERBER (1969) dans son étude sur *Megachile rotundata* (Fab.) signale une élévation de l'abdomen des femel-

les à l'entrée du nid. Il suppose que les femelles déposent à ce moment-là une substance leur permettant de reconnaître leur nid. STEINMANN (1976) à la suite d'expériences tendant à éliminer le marquage individuel des nids chez *Osmia bicornis* L., *Osmia cornuta* Latr., *Heriades truncorum* L. et *Psenulus fuscipennis* Dah., confirme la possibilité de reconnaissance des nids par les femelles respectives. Cependant les substances de marquage employées par les femelles n'ont jamais été identifiées.

Nous supposons aussi que dans le cas d'*Heriades truncorum* L. les femelles secrètent également une substance de marquage car si l'on permute deux tubes occupés par deux femelles, ces dernières retrouvent leur propre nid après avoir visité puis abandonné le nid de leur congénère, reconnu probablement par l'odorat comme nid étranger. Les femelles reconnaissent leur nid, tout d'abord à la vue (forme, couleur) — la femelle retournant au nid s'oriente vers le tube identique qui remplace et qui occupe la même position de son propre nid qui, lui, a été déplacé dans une autre rangée du nichoir-piège. A l'entrée du tube (odeur, tact) elle reconnaît qu'il n'est pas le sien et repart. Quelques instants plus tard, elle retrouve son nid (mémoire des odeurs probablement).

Les modifications introduites en cours de nidification (telles que changement de la position du nid, transfert de celui-ci dans une autre cage, introduction des nids étrangers dans les enceintes d'élevage) sont généralement mal acceptées par les femelles. Elles réagissent le plus souvent par une destruction soit de leur propre nid soit des nids étrangers.

Toutefois, les opinions sur le comportement de nidification des *Megachilidae* sont diverses.

A propos du comportement de nidification des abeilles solitaires en général, et de *Megachile* en particulier, WIGGLESWORTH (1964) affirme que le mode de nidification des femelles est stéréotypé; celles-ci, même si elles sont dérangées au cours de leur activité, ne modifient en rien la séquence de leurs travaux. Pour GERBER (1969), le comportement de *Megachile rotundata* est partiellement stéréotypé. STEPHEN (1956) a observé chez *Megachile inermis* la destruction complète de la cellule dérangée et la reconstruction d'une autre. TASEI (1973) signale chez *Osmia cornuta* et *Osmia rufa* quelques effets de perturbations, qui empêchent la poursuite normale de la séquence de nidification : si la construction ou l'approvisionnement en cours est complété, ou bien la femelle refuse cet apport étranger ou bien elle accepte en terminant le travail (polissage de la construction étrangère, apport de nectar sur le pollen étranger). La destruction d'une cloison en cours de construction, ne semble pas gêner la femelle qui poursuit son travail. Le même comportement est observé après élimination de l'œuf.

Chez *Heriades truncorum* L., nous avons remarqué ce comportement quand les œufs sont retirés aussitôt après la ponte. Cependant, l'extraction d'une partie de la construction ou des provisions, oblige la femelle à fournir un travail supplémentaire pour remettre la partie enlevée. DESCY (1968) affirme qu'il existe une séquence de nidification type et que chaque étape de cette séquence doit être achevée avant que soit commencée la suivante.

Nos observations sur *Heriades truncorum* nous permettent de formuler l'hypothèse que seule la ponte est en partie stéréotypée. En ce qui concerne l'approvisionnement ou la construction, cela semble moins évident.

Par l'observation de l'action de l'âge de la ♀ d'*Heriades truncorum* L. sur le comportement de nidification et mis à part une réduction du nombre de cellules construites, il nous semble intéressant de signaler les points principaux : le rapport des temps passés à l'extérieur sur les temps passés à l'intérieur pour les premières nidifications est $R_{1^e} \simeq R_{2^e} \simeq 6$ et pour la 3^e nidification est : $R_{3^e} \simeq 13 > R_{1^e}, R_{2^e}$. Nous sommes amenés à conclure que pour la troisième nidification, la femelle dépense beaucoup de temps pour chaque voyage, mais le travail final est inférieur, cet affaiblissement étant lié à l'âge de l'individu. Malgré cela, la femelle présente toujours une activité plus intense à l'extérieur par rapport à l'intérieur.

Finalement, nous abordons un aspect du comportement de nidification des femelles d'*Heriades truncorum* L. qui nous semble assez curieux.

En conditions naturelles (sur 5 femelles) et pour les opérations de construction (récolte de la résine à l'extérieur et apport à l'intérieur du nid), nous constatons que les temps mis pour chacune des phases sont très réguliers. Les sommes des deux temps (Extérieur + Intérieur) gardent des valeurs constantes, valeurs qui sont multiples d'une valeur minimale de 60 secondes. Mise à part une légère probabilité d'une erreur systématique commise dans l'emploi de la méthode de mesure des temps, nous sommes amenés à croire qu'il s'agit là d'un rythme biologique. Rythme qui serait plus évident lorsque l'on considère le cycle « Extérieur + Intérieur » (c'est-à-dire phase de chargement + phase de déchargement) et moins nette si l'on considère le cycle « Intérieur + Extérieur ».

Ce rythme s'efface presque totalement lorsque les femelles sont en enceinte fermée (1 m³), dans le compartiment de serre (23 m³) à toit vitré.

Il est bien connu que la majorité des insectes présentent des cycles annuels et journaliers d'activité et de développement. Ces cycles peuvent être nocturnes, diurnes ou crépusculaires. Ils peuvent être hivernaux ou estivaux. De même, les plantes produisent feuilles ou fleurs seulement pendant certaines saisons et les fleurs peuvent s'ouvrir ou se fermer à certaines heures de la journée. Quelques-uns de ces phénomènes sont directement liés aux changements opérés dans l'environnement, mais beaucoup d'autres sont des manifestations bien évidentes d'une périodicité endogène. Ces rythmes innés font l'objet d'études, particulièrement lorsque les oscillations endogènes ont une périodicité de 24 heures (rythme circadien). Ces rythmes permettent à l'organisme animal ou végétal d'accomplir certaines fonctions dans une partie du jour déterminée et synchronisent les individus d'une population. L'horloge circadienne permettrait aux plantes et animaux :

- Une synchronisation avec les rythmes physiques de l'environnement, de façon à ce que certaines activités soient accomplies à une période de la journée plus favorable à ces mêmes activités.

- Un ajustement au cycle jour-nuit, permettant à l'organisme de s'ajuster aux altérations du jour et de la nuit, notamment en ce qui concerne l'activité et l'inactivité (repos).

- Un contrôle des conditions optimales de hautes ou basses température ou humidité, notamment pour l'émergence. BÜNNING (1973) signale chez *Drosophila* l'émergence des adultes à l'aube, qui éviterait aux insectes récemment émergés, la déshydratation provoquée par la lumière solaire, puisque juste après leur émergence leur cuticule peut ne pas être imperméable (REMMERT, 1962).

- Une synchronisation avec les rythmes biologiques de l'environnement. Chez beaucoup d'animaux le moment d'accouplement dépend de conditions physiologiques, lesquelles sont uniquement obtenues quelques heures par jour. Ces conditions peuvent être également contrôlées par l'horloge circadienne.

La synchronisation de « l'horloge de la fleur » avec celle des insectes est signalé par BÜNNING (1973). Ainsi, les abeilles aussi bien que d'autres insectes sont capables d'apprendre la période (temps) où les différentes sortes de plantes offrent leur pollen. Le processus, contrôlé par le rythme diurne endogène n'est pas seulement l'ouverture et la fermeture des fleurs, ou la sécrétion de nectar, mais aussi la production d'odeur. FOREL (1910) note que les abeilles vont vers certaines fleurs à des périodes déterminées et que ces périodes coïncident avec la sécrétion de nectar, sécrétion qui est liée à des périodes déterminées de la journée.

Il est acquis également que les abeilles ainsi bien que d'autres insectes peuvent s'orienter d'après le soleil, la lumière polarisée par le ciel ou par une autre source de lumière artificielle. Un mécanisme d'orientation interne serait maintenu à cause du rythme circadien. La valeur biologique de l'horloge interne chez les animaux, et en particulier chez les insectes est ainsi reconnue.

Dans ce contexte, nous souhaitons que des recherches sur des rythmes biologiques basés sur des fractions du rythme circadien (tels que le rythme observé chez *Heriades*), puissent être développées au niveau d'autres *Apoidea* notamment chez d'autres *Megachilidae*.

REMERCIEMENTS

L'auteur exprime ses remerciements à M. LOUVEAUX (Directeur de Recherches à l'I.N.R.A., Bures-sur-Yvette), ainsi qu'à M. TASEI (chargé de Recherches à l'I.N.R.A., Lusignan) pour l'intérêt qu'ils ont porté à cette étude.

A M. CARRÉ, auteur des photographies. A M. BRANCO pour la réalisation de certains graphiques.

Reçu pour publication en janvier 1981.
Eingegangen im Januar 1981.

ZUSAMMENFASSUNG

BEITRAG ZUM STUDIUM DER BIOLOGIE VON *HERIADES TRUNCORUM* L.
(HYM.; APOIDEA; MEGACHILIDAE). III. ETHOLOGISCHE ASPEKTE

Die solitäre Biene *Heriades truncorum* nimmt sehr gut Nistfallen und Flugkäfige an. Um einige Seiten ihres Nistverhaltens und ihres Sammelverhaltens zu studieren, wurden zwei Versuchsprotokolle angelegt: Eines im natürlichen Milieu und eines in Gefangenschaft unter halb-natürlichen Bedingungen (Abteil eines belüfteten Glashauses mit 23 m³ und Gitterkäfig mit 1 m³).

Für Insekten, die aus Zuchten im Brutschrank unter kontrollierten Temperaturbedingungen stammen, wird die Anpassung an den Käfig verbessert, wenn die Tiere im Stadium der schwarzen Nymphe in das Abteil gebracht werden.

Für im Freiland gefangene Insekten wird die Anpassung erleichtert, wenn man sie zunächst für 3-4 Stunden bei einer Temperatur von 5 °C hält. Diese Behandlung führt zunächst zu einer leichten Erstarrung, nachher jedoch zu einer verbesserten Anpassung. Eine sehr gute Anpassung wird auch erreicht, wenn die Verpflanzung am Abend erfolgt, nach Beendigung ihrer Tagesaktivität. Die Wiederaufnahme der Aktivität erfolgt am nachfolgenden Morgen.

Die Beobachtungen im Käfig, wo die Versorgung mit Nahrung und mit Nistmaterial täglich sichergestellt ist, bestätigen das sehr selektive Verhalten der Art. Die Weibchen sammeln ihr Baumaterial von bestimmten Koniferen: *Pinus laricio* L., *P. sylvestris* L., *Pseudotsuga douglasii* CARR., *Abies alba* MILL. und *Pinus abies* (L.), mit einer deutlichen Präferenz für *Pseudotsuga douglasii*. Das Harz von Zypressen wurde nicht geprüft; eigenartigerweise wurde im Käfig ein Kunststoff, die Klebepaste « Gutta », dem Harz von Koniferen vorgezogen.

Die Aufstellung dieser beiden Protokolle (in natürlicher Umgebung und in Gefangenschaft), sowie die Einführung gelegentlicher Modifikationen an den Aktivitätsrhythmus, ermöglichte einerseits den ganzen biologischen Zyklus der Art im Detail zu verfolgen, andererseits die Abfolge der verschiedenen Operationen an der im Bau befindlichen Zelle abzuklären. Die für jede der Aktivitäten verwendeten Zeiten wurden präzise mit Hilfe von zwei Chronometern gemessen, einen zur Messung der im Nest verbrachten Zeit, den anderen für die Zeit ausserhalb des Nestes.

In einem Schema erhält man für jede der Bautätigkeiten bei Darstellung der ausserhalb des Nestes verbrachten Zeit in Funktion der Zeit innerhalb des Nestes Punkte, die — mit geringfügigen Abweichungen — auf einer Geraden mit der Neigung = - 1 angeordnet sind (Abb. 3). Das bedeutet, dass die Summen der beiden Zeitabschnitte (ausen und innen) konstante Werte einhalten, überdies sind diese Werte Mehrfache des Minimalwertes von 60 Sekunden.

Der Autor sieht sich dadurch veranlasst, das Vorhandensein eines biologischen Rhythmus für die Bautätigkeiten zu vermuten, dieser Rhythmus ist besonders deutlich in der Phase des Zyklus « Ausen - Innen », und weniger deutlich in der Halbphase des Zyklus « Innen - Ausen ». Dieser Rhythmus verschwindet fast vollständig, wenn sich die Weibchen in einem Käfig bei einem kleinen Volumen von 1 m³ (unsere Zuchtkäfige) befinden.

Untersuchungen über biologische Rhythmen, die auf Abschnitten des zirkadianen Rhythmus aufbauen, sollen auch bei anderen *Megachiliden* durchgeführt werden.

SUMMARY

STUDY OF THE BIOLOGY OF *HERIADES TRUNCORUM* L. (HYM., MEGACHILIDAE).
III. ETHOLOGICAL POINT OF VIEW

The solitary bee *Heriades truncorum* L. accepts the nesting traps and the enclosures very well. In order to study some characteristics of its nesting and foraging behaviour, two kinds of experiments were settled: one in the field and the other in enclosures (23 m³ ventilated glasshouse sections and 1 m³ screen cages).

Insects are reared in an incubator under controlled temperature. Their adaptation to the cage is better if they are transferred to the enclosure at the stage of black pupa. The adaptation of insects collected in the field is promoted if they are kept at 5 °C for 3-4 hours. This treatment, which makes them slightly numb, allow a better adaptation later on. However adaptation is also enhanced when the bees are collected late in the afternoon after their daily activities cease. Next morning they immediately resume work inside the enclosure.

Observations in cages, when food and nest materials are supplied every day, confirm the highly selective character of the species. Females collect the building material on certain conifers, namely : *Pinus laricio* L., *Pinus sylvestris* L., *Pseudostuga douglasii* Carr., *Abies alba* Mill. and *Picea abies* L., with a clear preference for *Pseudostuga douglasii* Carr. Surprisingly cypress resin is not sought in enclosures an artificial material, joint paste, is preferred.

Although the settlement of both experiments (in the field and in confinement) involves possible alterations in the rhythm activity, it allows the study of the biological cycle of the species in detail on the one hand the different species-specific cell building operations on the other hand. The time intervals spent either inside the nest or outside were measured with two different chronometers.

By schematizing the time spent outside in terms of the time spent inside for each building phases, points are obtained that are gathered (with a few exceptions) along straight lines with a - 1 slope. This means that adding up both times (outside + inside) gives a constant value. Moreover these values are multiple of a minimal value of 60 seconds.

This leads the author to think there is a biological rhythm in the building behaviour. The rhythm is more obvious in a phase of the cycle « Outside + Inside » and less in the half-phase of the cycle « Inside + Outside ». It disappears almost completely when females are in a small enclosure of 1 m³ (our rearing cages).

Researches about biological rhythms based on fractions of the circadian rhythm are to be carried out for the other Megachilidae.

BIBLIOGRAPHIE

- BÜNNING E., 1973. — *The Physiological Clock, Circadian Rhythms and Biological Chronometry*, Revis. 3rd English edition. Springer-Verlag., 1-251.
- BUTLER C. G., 1969. — Next entrance marking with pheromones by the Honeybee *Apis mellifica* L. and by a Wasp, *Vespa vulgaris* L. *Anim. Behav.*, **17**, 142-147.
- CHAUVIN R., 1974. — Méthode de mesure de l'activité des abeilles. *Apidologie*, **5** (2), 191-195.
- DESCY A., 1968. — Observations et expériences en vue de modifier le comportement de certains Hyménoptères. *Bull. Biol.*, **102** (4), 391-431.
- EIBL-EIBESFELDT I., 1972. — *Éthologie. Biologie du comportement*, 576 p., 286 fig., Naturalia et Biologia, Éditions Scientifiques, Paris.
- FERTON C., 1901. — a) Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **70**, 83-148.
- FERTON C., 1901. — b) Description de l'*Osmia corsica* n. sp. et observations sur la faune corse (Hyméno). *Bull. Soc. Entom. Fr.*, **1901**, 61-66.
- FERTON C., 1923. — *La vie des abeilles et des guêpes*, Chiron, Paris.
- FOREL A., 1910. — *Das Sinnesleben des Insekten*, München : Reinhardt.
- FRISCH (Karl von), 1965. — Spitzenleistungen im Sinnesleben der Bienen (Activités maxima dans la vie sensorielle des Abeilles). *Extrait de Bericht über den 24. Kongress der Deutschen Gesellschaft für Psychologie*, 10-23.
- FRISCH (Karl von), 1965. — *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 578 p.

- FRISCH (Karl von), 1967. — *The Dance Language and Orientation of Bees*, English Edit. Belknap Press of Harvard University Press. London.
- 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., 1970. — Sex control by bees : a voluntary act of fertilization during oviposition. *Science*, **167**, 82-84.
- GERBER H. S., KLOSTERMEYER E. C., 1972. — Factors affecting the sex ratio and nesting behaviour of the alfalfa leafcutter bee. *Washington Exp. Stat. Tech. Bull.*, **73**, 1-11.
- GILLETT J. D., 1962. — Contributions to the oviposition cycle by the individual mosquitoes in a population. *J. Insect. Physiol.*, **8**, 655-681.
- HACKWELL G. A., 1968. — *The biology and behaviour of the Alkali bee Nomia melanderi*, Cockerell. Oregon State University Ph. D.
- HADDOW A., GILLETT J., 1957. — Observations on the oviposition-cycle of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L.). *Ann. trop. Med. Parasit.*, **51**, 159-169.
- KOENIGER, 1970. — Über die Fähigkeit der Bienenkönigin (*Apis Mellifica* L.) Zwischen Arbeiterinnen und Drohnenzellen zu unterscheiden. *Apidologie*, **1** (2), 115-142.
- KROMBEIN K. V., 1962. — Biological notes on *Chaetodactylus Krombeini* Baker, a parasitic mite on the Megachilid bee, *Osmia (Osmia) lignaria* Say (Acarini : Chaetodactylidae), *Proc. Biol. Soc. Washington*, **75**, 237-250.
- KROMBEIN K. V., 1967. — *Trap-nesting wasps and bees : life histories, nest and associates*. Smithsonian, Washington, D. C., 570 p.
- LEVIN M. D., 1966. — Biological notes on *Osmia lignaria* and *Osmia californica* (Hymenoptera : Apoidea, Megachilidae). *J. Kansas Ent. Soc.*, **39** (3), 524-535.
- LINDAUER M., MARTIN H., 1963. — Über die Orientierung der Biene in Duftfeld. *Naturwissenschaften*, **50** (15), 509-514.
- MACIEL de A. CORREIA M., 1981. — Contribution à l'étude de la biologie d'*Heriades truncorum* L. (Hym., Megachilidae). II. Aspect écologique. *Apidologie*, **12** (1), 3-30.
- MAETA Y., KITAMURA T., 1968. — Some biological notes on the introduced wild bee, *Osmia (Osmia) lignaria* Say (Hymenoptera, Megachilidae). *Bull. Tohoku Nat. Agric. Exp. Sta.*, **36**, 53-70.
- MAETA Y., KITAMURA T., 1974. — How to manage the Mame-Kobachi (*Osmia cornifrons* Rad.) for pollination of the fruit crops. Ask. Co. Ltd., 16 p.
- MALYSHEV S. I., 1924. — The nesting habits of long-horned bees of subgenus *Macrocera* Latr. (*Tetralonia* Spin.; Hymenoptera, Apoidea). *Bull. de l'Inst. Sc. Lesshaf*, **8**, 251-266.
- MALYSHEV S. I., 1935. — The nesting habits of solitary bees. A comparative study. *EOS*, **11**, 201-309.
- MATTHEWS R. W., 1965. — The biology of *Heriades carinata* Cress. (Hymenoptera, Megachilidae). Thesis Ph. D. *Contrib. Amer. Ent. Inst.*, **1** (3) : 1-33.
- OPFFINGER E., 1949. — Zur Psychologie der Duftdressuren bei Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, **31** (4), 441-453.
- PHILLIPS J. F. V., 1931. — Quantitative methods in the study of numbers of terrestrial animals in biotic communities : a review, with suggestions. *Ecology*, **12** (4), 633-649.
- PHILLIPS J. K., KLOSTERMEYER E. C., 1978. — Nesting behaviour of *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera : Megachilidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, **51** (1), 91-108.
- RAW A., 1972. — The biology of the solitary bee *Osmia rufa* L. *Megachilidae*. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **124** (3), 213-229.
- REMMERT H., 1962. — *Der Schlüpfrythmus der Insekten*. Wiesbaden : Franz Steiner.
- STEINMANN E., 1976. — Über die Nahorientierung solitärer Hymenopteren : Individuelle Markierung der Nesteingänge. *Bull. Soc. Ent. Suis.*, **49**, 253-258.
- STEPHEN W. P., 1956. — Notes on the biologics of *Megachile frigida* Smith and *M. inermis* Provancher (Hymenoptera : Megachilidae). *Extr. The Pan Pacific Entom.*, **32** (3), 95-101.

- TASEI J. N., 1973. — Le comportement de nidification chez *Osmia* (*Osmia*) *cornuta* Latr. et *Osmia* (*Osmia*) *rufa* L. (*Hymenoptera*, *Megachilidae*). *Apidologie*, 4 (3), 195-225.
- TIRGARI S., 1968. — Étude expérimentale et comparée de la construction et de l'approvisionnement du nid de *Melitta leporina* Panz. (*Hymenoptera*, *Melittidae*). Thèse Doct. ès Sc., 1-119.
- WIGGLESWORTH V. B., 1964. — *The life of Insects*. London, Weidenfeld and Nicolson, 360 p.