

NICHES ÉCOLOGIQUES DE QUELQUES *HALICTINAE*

I. COMPARAISON DES CYCLES ANNUELS

par Jean-Marc POURSIN* et Cécile PLATEAUX-QUENU

Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés, 105, bd Raspail, 75005 Paris
Station Biologique des Eyzies, 24620 Les Eyzies. C.N.R.S., R.C.P. 317

RÉSUMÉ

Neuf espèces d'*Halictinae* sont comparées quant à leur cycle annuel. Elles sont présentées dans un ordre progressif depuis les types solitaires plus ou moins primitifs (*Evyllaenus pallens*, *Lasioglossum leucozonium*, *Evyllaenus villosulus*), jusqu'aux types sociaux de plus en plus évolués (*Halictus scabiosae*, *Evyllaenus calceatus*, *E. linearis*, *E. nigripes*, *E. malachurus*, *E. marginatus*). L'examen des cycles montre des différences écologiques entre toutes les espèces, que ce soit les plus précoces (*linearis*, *malachurus*), d'autres moins précoces (*pallens*, *marginatus*, *calceatus*) ou les plus tardives (*leucozonium*, *villosulus*, *scabiosae*, *nigripes*).

Cette comparaison des cycles permet de conclure qu'aucune de ces neuf espèces n'est véritablement en concurrence avec les autres. Mais diverses espèces restent à étudier.

INTRODUCTION

Les *Halictinae* constituent un ensemble de nombreuses espèces. Fréquemment sympatriques, elles risquent ainsi de se trouver en compétition. On peut se demander, alors, si elles sont soumises au principe d'exclusion de GAUSE (ODUM, 1971). Afin d'examiner ce problème, et particulièrement de préciser les éventuelles concurrences entre espèces, nous avons procédé à une étude des cycles annuels, complétée par un examen des régimes alimentaires qui fera l'objet d'une publication ultérieure.

Nous avons rassemblé des observations plus ou moins détaillées sur vingt-quatre espèces parmi plusieurs dizaines d'espèces récoltées ici ou là. Cependant nous ne reconstituons le cycle de façon précise que pour les neuf espèces présentées ici. Nous

* Adresse actuelle : Laboratoire d'écologie générale, Muséum national d'histoire naturelle, 4, av. du Petit-Château, 91800 Brunoy.

utilisons les noms définis par MITCHELL (1960). L'étude des *genitalia* mâles (DOPHAM, 1979) montre mieux les parentés réelles des espèces étudiées. Parmi celles-ci, deux diffèrent des autres : *Evyllaes pallens* et *Halictus scabiosae*, les sept suivantes constituant un ensemble d'espèces relativement voisines. On peut regrouper comme très proches parentes *Evyllaes calceatus* et *E. nigripes*; *Lasioglossum leucozonium* n'en est guère éloignée, malgré son classement dans un genre différent. Bien qu'elles montrent une grande similitude extérieure, *Evyllaes marginatus* et *E. malachurus* sont moins proches parentes que les précédentes, mais méritent bien d'être classées dans le même genre. C'est dans ce même genre *Evyllaes* que doivent être rassemblées *E. villosulus* et *E. linearis*, sans qu'on puisse les relier de près à l'une des espèces précédentes.

En raison de l'existence d'espèces sociales et d'espèces solitaires dans ce groupe d'insectes, nous précisons le sens des termes *femelle*, *reine*, *ouvrière*, *fondatrice*. Nous employons le terme femelle pour tout individu de ce sexe; il recouvre donc à la fois les ouvrières et les reines des espèces sociales et les femelles des espèces solitaires qui sont toutes équivalentes et aptes à fonder un nid nouveau. Le terme ouvrière désigne uniquement les individus femelles qui restent au nid natal associées à leur mère chez les espèces sociales. Le terme de fondatrice désigne la femelle qui fonde une société ou un nouveau nid à la suite d'un hivernage. Si l'espèce est sociale, cette fondatrice est la reine de la société. Si l'espèce est solitaire, cette fondatrice est une femelle banale; c'est même le seul type de femelle s'il n'y a qu'une génération par an; lorsqu'il y a deux générations par an, les femelles de la génération non hivernante sont fonctionnellement semblables aux fondatrices mais non soumises au mécanisme de l'hivernage; nous les appelons simplement femelles.

Rappelons que les espèces d'*Halictinae* hivernent à l'état adulte (PLATEAUX-QUENU, 1972), généralement femelle uniquement. Cependant on observe mâles et femelles au printemps chez *Evyllaes pallens*, qui manifeste alors un cycle d'Andréne. Il est vraisemblable que l'éclosion imaginale survient avant l'hiver, avec une diapause hivernale adulte; mais cela n'est pas prouvé par des observations précises.

Nos récoltes ont été faites en grande partie dans la région des Eyzies, en Dordogne. Un bon nombre d'observations complémentaires proviennent de la région parisienne. Ces observations ne peuvent être comparées à celles des Eyzies qu'en les affectant d'un correctif : en effet, le retard de la région parisienne sur celle des Eyzies est de l'ordre de deux semaines. Une grande partie des récoltes datent de 1978 et 1979 : il a fallu tenir compte du retard relatif des saisons estivales de ces deux années. Les observations d'automne proviennent pour une large part d'années antérieures. Elles sont, en fait, peu denses surtout lorsqu'elles concernent les femelles : celles-ci ne sortent que rarement durant la période précédant leur hivernage.

RÉSULTATS

La figure 1 représente les périodes de vol des neuf espèces nommées ci-dessus, périodes rapportées à une année moyenne aux Eyzies. Ces périodes concernent la pré-

sence d'abeilles des deux sexes, et éventuellement des deux castes, dans la nature, spécialement sur les fleurs, et non leur longévité. En particulier, les fondatrices visibles à l'automne sont les mêmes que celles qui sortent au printemps suivant.

Les accouplements ont lieu sur les fleurs pour la plupart des espèces et pendant la période où l'on récolte à la fois les mâles et les fondatrices (espèces sociales) ou pendant chaque période de vol commun des mâles et des femelles (espèces solitaires). Cependant une espèce fait exception : *Evyllaenus marginatus*, dont les mâles volent à une saison où les femelles ne sortent jamais, la fécondation ayant lieu au nid natal.

A. ESPÈCES SANS OUVRIÈRES

1. *Espèces à une seule sortie annuelle*

Evyllaenus pallens est originale : c'est la seule des neuf espèces étudiées ici dont les mâles sortent au printemps, en même temps que les femelles. Son cycle, comme l'a fait remarquer STÖCKHERT (1923), ressemble à celui de nombreuses *Andrènes* : l'unique génération annuelle printanière est suivie d'une longue période souterraine de développement puis d'hivernage.

2. *Espèces à deux sorties annuelles*

Lasioglossum leucozonium est encore une espèce solitaire. Ses fondatrices printanières produisent une seule génération annuelle de mâles et de femelles qui se développent sous terre de mai à juillet. Les nouvelles femelles, fécondées, seront les fondatrices de l'année suivante. Les fondatrices sont donc visibles pendant toute la belle saison, leurs sorties s'étendant d'avril à fin septembre. En juillet et août, les vieilles fondatrices et les jeunes femelles volent ensemble pendant quelque temps, tandis que les mâles apparaissent. On reconnaît alors les futures hivernantes à leur état particulièrement frais, alors que les vieilles femelles sont à la fin de leur vie, avec une pilosité usée et des ailes jaunies et déchiquetées. (Les jeunes femelles ne manifesteront leur activité de récolte que lorsqu'elles fonderont un nid au printemps suivant.)

3. *Espèces à trois sorties annuelles*

Evyllaenus villosulus présente deux générations annuelles, peut-être une troisième certaines années (deux seulement en région parisienne). Les fondatrices ayant hiverné sortent pendant tout le printemps. L'apparition des premiers mâles correspond à l'émergence des individus de première génération. Les femelles produites avec ces mâles sont toutes fécondées, récoltent du pollen et présentent des ovaires également développés. À l'automne, de nouvelles femelles apparaissent, semblables aux précédentes, fécondées, mais ne récoltant pas de pollen : ce sont les femelles de deuxième génération destinées à hiverner. De nouveaux mâles émergent également mais il est malaisé de les distinguer des précédents. Pendant un court laps de temps, on peut éventuellement récolter ensemble des femelles de deux générations différentes : les vieilles se reconnaissent

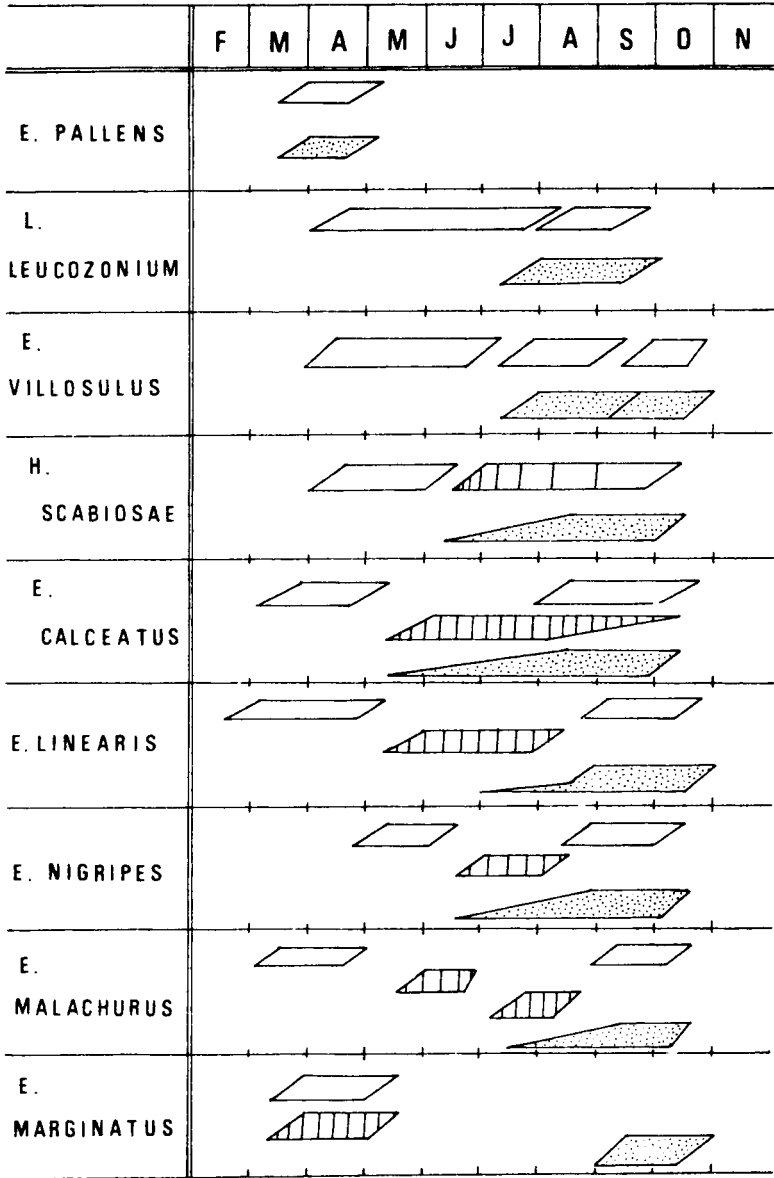


FIG. 1. — Périodes de vol de neuf espèces d'Halictinae.
Lettres majuscules = mois de l'année de février (F) à novembre (N).

foundatrices. mâles. ouvrières.

FIG. 1. — Flight periods of nine species of Halictinae.
Block letters : month of the year from february (F) to november (N).

foundresses males. workers.

alors à l'usure et au jaunissement de leurs ailes. Il est possible qu'une génération supplémentaire apparaisse quand les conditions climatiques de l'année le permettent. PEREZ (1895, in STÖCKHERT, 1923) voit, dans le midi de la France, des femelles *villosulus* butiner en grand nombre jusqu'en octobre. Nous avons nous-mêmes observé aux Eyzies quelques femelles en train de récolter du pollen à la fin de septembre.

B. ESPÈCES COMPORTANT DES OUVRIÈRES

1. Sociétés annuelles

a) *Le couvain est produit continuellement* (KNERER et PLATEAUX-QUENU, 1967 a).

Halictus scabiosae est assez tardive et produit de façon continue des femelles, d'abord petites, qui jouent le rôle d'ouvrières, puis plus grandes, certaines d'entre elles étant destinées à hiverner. La présentation de la figure 1 indique, au début de l'été, une prédominance des ouvrières, bientôt supplantées par des fondatrices qui leur font suite sans qu'il y ait eu interruption de l'approvisionnement (hachures serrées passant progressivement à l'absence de hachures).

b) *Le couvain d'été est produit périodiquement.*

Le couvain d'été est produit périodiquement, c'est-à-dire qu'il y a une période d'approvisionnement bien délimitée pendant laquelle la fondatrice prépare la couvée d'ouvrières, puis un temps d'arrêt complet de l'activité pendant lequel se développent ces ouvrières. Vient ensuite une nouvelle période d'activité, pendant laquelle les ouvrières préparent les cellules et les provisions pour la seconde ponte de la fondatrice. Suivant les cas cette seconde ponte produit des mâles et des fondatrices, ou encore des ouvrières, la production de fondatrices étant repoussée à une troisième période d'activité. Dans la nature on peut distinguer les ouvrières des fondatrices et la figure 1 place les récoltes d'ouvrières à un niveau différent de celui des récoltes de reines. Cependant la production de quelques mâles peut commencer en même temps que celle des ouvrières. La distinction de ces mâles et de ceux de fin de saison n'étant guère possible, le graphique les rassemble tous en un seul polygone.

a') Il n'existe qu'une seule couvée d'ouvrières (1).

Evyllaes calceatus et *E. linearis* ont des cycles comparables. *E. linearis* est cependant plus précoce mais se développe plus lentement. Les ouvrières de *calceatus* sont

(1) Le mot couvée est employé chaque fois que l'on parle d'ouvrières au lieu du terme génération, car les ouvrières sont les sœurs des fondatrices qui éclosent après elles, et non leurs mères. Chez les espèces sociales vraies, la fondatrice du nid est la mère de tous les individus de sexe femelle produit dans ce nid sous forme de couvées successives; elle n'est pas à la fois mère des individus de première couvée, grand-mère des suivants, etc. Par contre, chez *villosulus*, il s'agit bel et bien de générations car les femelles produites en juillet-août sont les filles des fondatrices de printemps et les mères des fondatrices produites en septembre-octobre.

visibles jusqu'à l'automne bien qu'elles n'approvisionnent leur nid que jusque vers la mi-août. Celles de *linearis* disparaissent plus vite. Enfin les mâles contemporains des ouvrières sont plus rares et plus tardifs chez *linearis* que chez *calceatus*.

Evylaeus nigripes est la plus tardive des espèces étudiées ici. Elle n'apparaît qu'en mai et récolte encore du pollen au début de juin. Son unique couvée d'ouvrières se manifeste plus brièvement que celles de *calceatus* et *linearis*; elle est accompagnée de quelques mâles. Grâce à un développement un peu plus rapide, les mâles et les fondatrices de *nigripes* émergent à la fin de l'été ou en automne presque en même temps que ceux de *calceatus* et *linearis*.

b') Il existe au moins deux couvées d'ouvrières.

Evylaeus malachurus diffère des autres espèces sociales en ce que les femelles se montrent à quatre reprises au cours de l'année : au début du printemps les fondatrices creusent les nids et récoltent du pollen; en juin apparaît une première couvée d'ouvrières (autrefois nommées *longulus*); une seconde couvée d'ouvrières accompagnées de quelques mâles se montre en juillet; à la fin de l'été sortent les futures fondatrices avec les mâles qui les fécondent.

2. Société pérenne

Evylaeus marginatus est la seule espèce pérenne connue chez les *Halictinae* (PLATEAUX-QUENU, 1960). Au printemps, on ne voit sortir et approvisionner que des femelles, fondatrices pour les nids de première année, ouvrières pour les nids de deuxième, troisième, quatrième, cinquième et sixième années, sans qu'il soit possible de distinguer les premières des secondes autrement que par la dissection de la spermathèque. En automne on ne voit que des mâles issus des seuls nids de dernière année. Notre schéma ne représente pas les fondatrices d'automne, produites avec les mâles, car elles ne sortent pas à cette saison mais sont fécondées à l'intérieur de leurs nids où elles passent l'hiver.

DISCUSSION

Nous discuterons de ces résultats selon deux aspects principaux : l'évolution du cycle annuel depuis un modèle solitaire primitif jusqu'aux modèles sociaux, la concurrence éventuelle entre ces espèces plus ou moins proches parentes.

A. ÉVOLUTION DU CYCLE ANNUEL

Nous partons du cycle d'*Evylaeus pallens*, solitaire à cycle d'Andrène, fondamentalement primitif : le développement est très lent au cours du printemps et de l'été; l'hivernage survient soit à l'état nymphal soit à l'état adulte, suivi de l'unique sortie annuelle. Précisons qu'une étude systématique des *genitalia* mâles (DO-PHAM, 1979) place

pallens nettement à l'écart des autres *Evylaeus*. L'étape suivante, représentée par *Lasio-glossum leucozonium*, montre une émergence préhivernale des adultes mâles et femelles, les femelles fécondées hivernant par la suite et constituant l'unique génération annuelle. A partir de là, deux directions évolutives se manifestent, conduisant aux types *malachurus* et *marginatus*.

La progression vers le type *malachurus* passe par la réalisation d'une seconde génération annuelle, observable chez *E. villosulus*, avec production subégale de mâles et de femelles dans les deux générations. A l'étape suivante, la persistance de la fondatrice dans le nid, avec un rôle original de reine, réduit la génération d'été à l'état de couvée dans laquelle le nombre de mâles diminue tandis que les femelles présentent une réduction de taille plus ou moins marquée. Il en est ainsi chez *H. scabiosae*, où cependant il n'existe pas de coupure entre la production d'été et celle d'automne qui lui fait suite. Cette souplesse du cycle de *scabiosae* s'efface en partie dans les étapes suivantes. Chez *E. calceatus*, la quasi-totalité des femelles d'été sont des ouvrières, tandis que le nombre de mâles d'été est réduit, la deuxième couvée étant constituée de mâles et de fondatrices. Cependant cette espèce montre des variations du cycle peut-être liées aux conditions écologiques; SAKAGAMI et MUNAKATA (1972) signalent qu'au mont Yokotsu (Japon), où le climat est froid, l'espèce ne produit plus d'ouvrières et a un cycle d'abeille solitaire.

Chez *E. linearis* s'accroît la réduction du nombre de mâles de première couvée (KNERER et PLATEAUX-QUENU, 1967 b); la période de vol des ouvrières est plus brève, donc mieux délimitée. Chez *E. nigripes*, cette période de vol des ouvrières est plus brève encore. Enfin *E. malachurus* possède deux couvées d'ouvrières à courte période de vol, la deuxième seule étant accompagnée de mâles en nombre restreint. Cette dernière espèce montre encore une certaine souplesse dans son cycle qui manifeste des variations géographiques en rapport avec le climat; lorsqu'on descend vers le sud, le nombre de couvées d'ouvrières augmente (KNERER, communication personnelle; BONELLI, 1948); lorsqu'on monte vers le nord, on ne trouve plus qu'une couvée d'ouvrières, ou même aucune, les populations nordiques étant, semble-t-il, de type solitaire (STÖCKHERT, 1954).

La progression vers le type *marginatus* ne montre guère d'intermédiaire connu avec précision. Elle suppose que l'émergence se réalise à l'automne, ce qui peut être l'étape de départ (cf. *leucozonium*, mais développement plus lent), puisque la fondatrice subsiste comme reine, non pas au cours d'une année mais de deux années d'abord, puis de plusieurs années.

B. CONCURRENCE ENTRE LES ESPÈCES

Il faut d'abord préciser les moments de l'année où une concurrence est possible. Les sorties automnales ne prêtent guère à concurrence. En effet pour la plupart des espèces, il ne s'agit pas alors de récolter du pollen. La compétition, si elle existe, ne peut intervenir qu'aux périodes d'approvisionnement du nid en pollen.

Les fondatrices des deux espèces les plus précoces : *E. linearis* et *E. malachurus* présentent des périodes d'approvisionnement relativement synchrones, à peine plus précoces chez *linearis*. Deux éléments, cependant, leur évitent une situation vraiment concurrentielle. D'une part, *E. linearis* est nettement plus petite qu'*E. malachurus*, ce qui la place dans une situation écologique un peu différente même si elle fréquente les mêmes fleurs. D'autre part, les activités des ouvrières sont peu concurrentielles : la brièveté de l'apparition des *longulus* est le signe d'une activité intense concentrée sur de courtes phases; la durée relativement longue de la présence des ouvrières d'*E. linearis* est le signe d'une activité plus diluée, plus souple, pouvant éventuellement s'accroître lors de l'absence des *longulus*.

La phase de plein approvisionnement des fondatrices de ces deux premières espèces se situe en fin mars début avril, celle d'*E. pallens* au début et en mi-avril, celle de *E. marginatus* en plein mois d'avril. Ces deux dernières espèces ne sont donc guère en concurrence avec les deux premières, mais on peut imaginer qu'elles soient en compétition entre elles même si *pallens* se montre un peu plus précoce. Sur le terrain on observe qu'*E. pallens* est en général très abondante dans tous les lieux convenablement fleuris, tandis qu'*E. marginatus* n'est plus ou moins abondante que dans certains lieux. Cela incite à envisager des différences dans les sites de nidification, mais ceux d'*E. pallens* ne sont pas connus avec précision. Notons cependant qu'*E. pallens* est une espèce solitaire qui abandonne vraisemblablement son nid natal pour en construire un autre; cela lui confère une souplesse d'adaptation aux terrains soumis à des remaniements mais l'amène à subir durement les effets des conditions défavorables. Par contre, la condition sociale pérenne d'*E. marginatus* confère à l'espèce une endurance aux mauvaises conditions, qui affaiblissent certes la société, éventuellement empêchent les fondations certaines années, mais sans faire disparaître la plupart des sociétés toujours prêtes pour un nouvel essor. Il en résulte qu'*E. pallens* et *E. marginatus* répondent de façon différente aux avatars écologiques.

E. calceatus présente également une période d'activité des fondatrices semblable à celle d'*E. pallens* et d'*E. marginatus*. Mais elle se distingue de ces espèces par sa taille nettement supérieure et surtout par le fait qu'elle présente dans l'année une seconde période d'approvisionnement par les ouvrières. Son attachement au nid est strict au cours de l'année, mais à l'époque des fondations certaines fondatrices quittent le nid natal tandis que d'autres l'utilisent en le réaménageant.

Les fondatrices de *L. leucozonium* et d'*E. villosulus* sortent pendant une longue période commune, d'avril à juin. Les femelles de la génération suivante se retrouvent en août, mais alors *L. leucozonium* n'est plus en compétition car elle ne récolte plus de pollen. Les niches écologiques de ces deux espèces sont donc assez différentes; en outre *villosulus* est beaucoup plus petite que *leucozonium*.

Les cycles de *H. scabiosae* et d'*E. nigripes* sont assez différents des précédents. Même si les périodes de sortie des fondatrices sont incluses dans celles de *L. leucozonium* et d'*E. villosulus*, les sorties des ouvrières se situent à un autre moment. Si les

fondatrices de *H. scabiosae* commencent à sortir avant celles d'*E. nigripes*, il n'en reste pas moins vrai que la pleine période d'approvisionnement, en mai, est la même pour les deux espèces; les périodes d'activité des ouvrières sont aussi relativement proches. Cependant les deux espèces, de tailles un peu différentes, sont très peu concurrentes en raison de leurs horaires d'activité : les fondatrices d'*E. nigripes* travaillent très tôt le matin (souvent dès huit heures au soleil, ou même plus tôt) et leur activité, très intense, cesse de bonne heure dans la matinée (vers onze heures au soleil); celles de *H. scabiosae* récoltent plus tardivement et s'interrompent après midi; les heures d'activité maximales sont donc très différentes.

Nous aboutissons à la conclusion qu'aucune des neuf espèces sympatriques étudiées ici n'est en concurrence sérieuse avec l'une ou l'autre, les niches écologiques étant suffisamment différentes. Cependant ce ne sont que neuf espèces parmi beaucoup d'autres. Certes sur les quelques dizaines d'espèces observées, nous pouvons laisser de côté celles que l'on ne capture qu'en petit nombre : elles sont trop peu nombreuses pour être concurrentielles; peut-être même sont-elles effectivement gênées par d'autres. Mais il demeure neuf autres espèces qui ont été observées en nombre appréciable, voire en abondance, sans que les observations soient suffisamment coordonnées pour permettre une reconstitution du cycle. Ce sont : *Halictus maculatus*, *H. marchali*, *H. subauratus*, *Evylaeus tumulorum*, *E. fulvicornis*, *E. laevigatus*, *E. laticeps*, *E. puncti-collis*, *Dialictus morio*. Des observations plus précises seront nécessaires pour savoir si les niches écologiques de ces espèces sont originales au niveau du cycle annuel.

Il ne faut pas oublier, par ailleurs, que les niches écologiques peuvent être très distinctes par les sites de nidification, pour la plupart malconnus.

Enfin la diversité des espèces florales où le pollen est récolté représente un élément des niches écologiques dont l'étude sera publiée ultérieurement.

Reçu pour publication en avril 1980.
Eingegangen im April 1980.

ZUSAMMENFASSUNG

ÖKOLOGISCHE NISCHEN VON EINIGEN HALICTINAE ARTEN

1. VERGLEICH DER JAHRESZYKLEN

Wir haben sympatrisch lebende Arten der Halictinae untersucht und uns die Frage gestellt, ob sich das Prinzip der « Ausschliessung durch Wettbewerb » (nach GAUSE) anwenden lässt. Dieser erste Teil befasst sich mit den Aktivitäten der verschiedenen Arten, vor allem in der Region von Eyzies in der Dordogne.

(Schematisch zusammengefasst in Abb. 1)

Es ergeben sich sehr unterschiedliche Zyklen, die man wie folgt klassifizieren kann :

A. Arten ohne Arbeiterinnen

– *Evylaeus pallens*, sehr ursprünglich, bei der die ♂♂ zugleich mit den ♀♀ im Frühjahr schlüpfen.

– *Lasioglossum leucozonium* mit zwei Flugperioden jährlich : Die Stammütter (Fondatrices) erscheinen im April bis Juli, dann die ♀♀ im Juli-August, welche die Fondatrices für das kommende Jahr ergeben.

– *E. villosulus* mit zwei Generationen im Jahr : Die ♀♀, die im Juli-August erscheinen, pflanzen sich fort und erzeugen eine Generation in September, die Stammütter des nächsten Jahres.

B. Arten mit Arbeiterinnen

– *Halictus scabiosae* erzeugt während des ganzen Sommers Weibchen. Die ersten sind Arbeiterinnen, die ihre Schwestern aufziehen, die letzten werden begattet und ergeben die Stammütter für das nächste Jahr.

– *E. linearis* und *E. nigripes* haben zu Beginn des Sommers eine sehr ausgeprägte Arbeiter-Brut.

– *E. malachurus* bildet unter den einjährigen Sozietäten den am stärksten differenzierten Typ : Sie erzeugt zwei Arbeiterbruten im Juni und im Juli-August; die Tiere aus der ersten Brut sind morphologisch von den späteren verschieden (und wurden deshalb früher als *longulus* bezeichnet).

– *E. marginatus* ist die einzige perennierende Art bei den *Halictinae*. Im Frühjahr erscheinen ♀♀ – entweder als Fondatrices für Nester des ersten Jahres, oder als Arbeiterinnen aus älteren Nestern. Im Herbst fliegen nur ♂♂, welche die ♀♀ im Nest begatten.

DISKUSSION

A. Evolution des Jahreszyklus

Am primitivsten sind die Arten mit einer einzigen Schlüpfperiode jährlich : *Evylaeus pallens* im Frühjahr und *Lasioglossum leucozonium*, bei der die ♂♂ und die Fondatrices für das nächste Jahr im Herbst erscheinen.

Davon ausgehend, sind zwei Evolutionsrichtungen zu beobachten :

– in Richtung *Evylaeus malachurus* mit zwei getrennten Sätzen von Arbeiterbrut : Zunächst Auftreten einer zweiten Generation bei *Evylaeus villosulus*, dann das Erscheinen der ersten Arbeiterinnen bei *Halictus scabiosae*, dann ein getrennter Brutsatz von Arbeiterinnen bei *E. calceatus*, *E. nigripes* und *E. linearis*; schliesslich die zwei getrennten Arbeiterbruten bei *E. malachurus*;

– in Richtung *Evylaeus marginatus* mit überwinternden Kolonien. Zu diesem Typ hat man keine Übergangsformen gefunden. Man kann sich aber vorstellen, dass zunächst eine Stammutter von einem Jahr zum anderen überlebt hat, mit Erzeugung von Arbeiterinnen in beiden Jahren, und schliesslich ein Überleben durch mehrere Jahre.

B. Konkurrenz zwischen den Arten

Zunächst ist festzuhalten, dass ein gleichzeitiges Auftreten im Herbst keine Konkurrenz bedeutet, da um diese Zeit keine Pollentracht vorhanden ist.

Bei den folgenden Artenpaaren, die zur selben Zeit auftreten, bestehen deutliche Unterschiede, die eine Besiedlung verschiedener ökologischer Nischen ermöglichen :

– *E. linearis* ist viel kleiner als *E. malachurus*, ausserdem ist ihre Flugperiode länger, so dass sie ihre Hauptaktivität in die Zeit der Abwesenheit von *E. malachurus* verlegen kann.

– *E. linearis* ist viel kleiner als *E. malachurus*, ausserdem ist ihre Flugperiode länger, so dass sie Stellen beschränkt ist. Zur selben Zeit wie diese beiden Arten fliegen auch die Fondatrices von *E. calceatus*, aber diese sind viel grösser und ausserdem entwickeln sie im Sommer noch Arbeiter-Brut.

— *L. leucozonium* und *E. villosulus* sind sehr verschieden in der Grösse.

— Bei *E. nigripes* und *H. scabiosae* fliegen die Arbeiterinnen im Sommer zur gleichen Periode, aber zu verschiedenen Tageszeiten : *Nigripes* sammelt am Morgen zwischen 8-11 h, *Scabiosae* aber erst ab 11 h mittags.

Man kann also den Schluss ziehen, dass zwischen den 9 sympatrischen Arten in Bezug auf die Flugperioden keine scharfe Konkurrenz besteht. Aber die untersuchten Parameter sind nicht die einzigen Aspekte der ökologischen Nischen. Auch die Unterschiede in den besuchten Pollentrachtplanzen sind wichtige Faktoren; darüber soll in einer weiteren Publikation berichtet werden.

SUMMARY

ECOLOGICAL NICHES OF SOME SPECIES OF HALICTINAE

1. COMPARISON OF ANNUAL CYCLES

We studied nine species of sympatric *Halictinae* and wondered whether the Gause's competitive exclusion principle may be applied. This first part deals with the activity times of various species, mainly in the area of Les Eyzies in Dordogne (south-west of France).

RESULTS

They were summarized in Table 1 and showed rather different cycles that could be thus ordered :

1. Species without worker bees

— *Evylaeus pallens*, once per year, whose males emerge in spring at the same time as females.

— *Lasioglossum leucozonium* has two emergences per year : from april to july foundresses emerge, then in july-august those which will found a nest next year.

— *E. villosulus* has two generations per year : females that emerge in july-august reproduce and give birth in september to those that will be foundresses of next year.

2. Species with worker bees

— *Halictus scabiosae* continuously produces females during all summer. No separated brood can be individualized. The first females are worker bees that take care of their sisters; later, fertile females gradually appear, and all the last ones are fertile and will be the foundresses of next year.

— *E. calceatus*, *E. linearis* and *E. nigripes* have one worker brood well individualized at the beginning of summer.

— *E. malachurus* is the most complex annual society : it has two worker broods in june and july-august respectively, the first one being morphologically distinct (formerly named *longulus*).

— *E. marginatus* is the only perennial species known in the *Halictinae*. In spring females emerge that are foundresses of the one year old nests and workers for older nest. In autumn males only emerge and they fertilize females in nests.

DISCUSSION

1. Evolution of the annual cycle

The most primitive cycle is that of *Evylaeus pallens* : a single annual emergence of males and females in spring. Then comes *Lasioglossum leucozonium*, which have also a single annual generation but whose emergence of foundresses and males takes place in autumn.

Two evolutionary trends were observed :

— towards *Evylaeus malachurus* : the successive coming out of a second annual generation in *E. villosulus*, then of the first worker bees in *H. Scabiosae*, the separation of an individualized worker

brood in *E. calceatus*, *E. nigripes*, *E. linearis* ant at last the separation of two worker broods in *E. malachurus*;

— towards *E. marginatus*, for which no transition is known. Yet there may be at first survival of the foundress from a year to another with production of worker bees two years on end.

2. Competition between species

Autumnal emergences, may give rise to no competition for there is no pollen collection at that time.

— *E. linearis* and *E. malachurus* have synchronous emergences but two facts allow them to avoid competition: *linearis* is much smaller than *malachurus*, which allows them to exploit the environment differently; moreover emergences of *linearis* are more staggered in the time: thus it could increase its activity during *malachurus*' absences.

E. pallens and *E. marginatus* emerge at the same time in spring. Yet *marginatus* seems to be confined to limited habitats whereas *pallens* occurs in many places.

E. calceatus has foundresses that emerge at the same time as the two previous species, but they are much bigger and it has a worker brood in summer, contrary to these species.

For *L. leucozonium* and *E. villosulus*, whose emergences are simultaneous for a long time, it seems that the great difference in size allowing different food sources is sufficient to avoid any competition (because, for example, *villosulus* can move easily on little flowers which cannot support *leucozonium*).

In *E. nigripes* and *H. scabiosae*, emergences of worker bees are very near. Here activity periods allow to avoid competition: *nigripes* forages only early in the morning, from 8 to 10-11 a.m. (solar time), whereas *scabiosae* begins its provisioning around 11 a.m. only; thus both species usually do not meet in the day.

We could come to the conclusion that these nine sympatric species apparently showed no important competition concerning emergence times. Moreover the parameter studied here (emergence times of the various generations and broods) stood only for the temporal aspect of the ecological niche of the species. The diversity of floral species on which pollen is collected is another aspect which will be published.

BIBLIOGRAPHIE

- BONELLI B., 1948. — Osservazioni biologiche sull' *Halictus malachurus* K. *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, **17**, pp. 22-42.
- DO-PHAM T., 1979. — Étude comparée des genitalia mâles de plusieurs espèces d'abeilles primitives Halictinae. Rapport de stage de D.E.A. de Biologie Évolutive des Populations et Espèces Animales, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- KNERER G. et PLATEAUX-QUENU C., 1967 a. — Sur la production continue ou périodique du couvain chez les Halictinae (Insectes Hyménoptères). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **264**, pp. 651-653. — 1967 b. sur la production de mâles chez les Halictinae (Insectes Hyménoptères) sociaux. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **264**, pp. 1096-1099.
- MITCHELL T. B., 1960. — Bees of eastern United States. *Techn. Bull. North Carolina Agric. Exp. Sta.*, **1**, n° 141, pp. 1-538.
- ODUM E. P., 1971. — *Fundamentals of ecology*. Saunders Company.
- PLATEAUX-QUENU C., 1960. — Un nouveau type de société d'insectes: *Halictus marginatus* Brullé (*Hym. Apoidea*). *Ann. Biol.*, **35**, fasc. 9-10-11-12, pp. 325-445. — 1972. *La biologie des abeilles primitives*. — Paris, Masson, 200 p.
- SAKAGAMI Sh. F. et MUNAKATA M., 1972. — Distribution and Bionomics of a transpalearctic eusocial bee *Lastiglossum (Evylaeus) calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude. *J. Fac. Sc. Hokkaido Univ.*, Series VI, Zool., **18**, n° 3, pp. 411-439.
- STÖCKHERT E., 1923. — Über Entwicklung und Lebensweise des Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. *Konovia Vienna*, **2**, pp. 48-64, 145-165, 216-247.
- STÖCKHERT F. K., 1954. — Fauna apoidearum Germaniae. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, Munich, **65**, pp. 1-87.