

COMPARAISON DES SECRETIONS DE LA GLANDE DE DUFOUR CHEZ DIFFERENTES POPULATIONS D'ESPECES PROCHES PARENTES D'ABEILLES HALICTINES : *EVYLAEUS ALBIPES* (F.), *EVYLAEUS CALCEATUS* (Scop.).

Marie TRABALON, Cécile PLATEAUX-QUENU, Luc PLATEAUX

Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement, URA-CNRS 1293,
Université Nancy I, B.P. 239, 54506 Vandoeuvre-les-Nancy Cédex.

Note acceptée pour publication le 15 avril 1996

RÉSUMÉ

Les Abeilles Halictines creusent en terre un nid contenant plusieurs cellules qu'elles tapissent d'un vernis largement issu de leur glande de Dufour. Cette glande produit des substances dont l'odeur sur le corps sert aux reconnaissances individuelles. Les différentes populations de l'espèce *Evylaeus albipes* se montrent les unes sociales (Aquitaine), les autres non sociales (Lorraine), et ces différences de comportement sont jointes à des différences dans les substances sécrétées par la glande de Dufour. L'espèce très voisine *Evylaeus calceatus* est sociale dans ses populations lorraine et aquitaine, et les glandes de Dufour de ces deux populations montrent peu de différences entre elles.

MOTS-CLÉS : Glande de Dufour, Halictinae, Pheromones, Population, Socialité.

ABSTRACT

The Halictine bees dig in the earth a nest containing several cells that they line with a varnish widely issued from their Dufour's gland. This gland produces substances whose smell on the body helps individual recognitions. The various populations of the species *Evylaeus albipes* are some social (Aquitaine), others non-social (Lorraine) and these differences in the behaviour are combined with differences in the substances secreted by the Dufour's gland. The closely related species *Evylaeus calceatus* is social in its populations from both Lorraine and Aquitaine, and the Dufour's glands in these two populations show only small differences between them.

KEY-WORDS : Dufour's gland, Halictine bees, Pheromones, Populations, Sociality.

Note transmise à la séance du 14 mars 1996 par M. J.M. KELLER.

INTRODUCTION

Comme toutes les Abeilles, les Halictines se nourrissent de pollen et de nectar dont elles alimentent également leurs descendants durant la vie larvaire. Le pollen est récolté à l'aide de groupes de soies placés en divers points du corps : face ventrale de l'abdomen, tibias postérieurs et fémurs postérieurs.

Les Halictines de nos régions construisent leur nid dans la terre. Elles creusent un conduit vertical qui mène à des cellules parfois groupées en rayons entourés d'une galerie. Ce sont les femelles qui construisent le nid et récoltent les provisions. Les mâles ont une existence éphémère et un unique rôle de fécondation. Chaque nid est fondé au printemps par une femelle fécondée : la fondatrice. Celle-ci creuse un nid, en approvisionne chaque cellule en pollen, qu'elle façonne à l'aide de nectar en un "pain d'Abeille", puis pond un oeuf sur ce pain d'Abeille et ferme la cellule. De cet oeuf éclot une larve qui dévore entièrement son pain d'Abeille, puis se transforme en nymphe et finalement en adulte. Les premiers adultes élevés sont différents selon que l'espèce est sociale ou non sociale, c'est-à-dire solitaire.

Les fondatrices solitaires produisent une descendance constituée de mâles et de femelles. Ces femelles, semblables à leur mère, quittent le nid natal, sont fécondées par des mâles, hivernent sous terre et deviennent de nouvelles fondatrices au printemps suivant.

Les fondatrices sociales produisent une descendance plus complexe faite d'au moins deux "couvées". La première couvée est constituée principalement d'ouvrières, qui demeurent dans le nid natal où leur fonction est de creuser de nouvelles cellules et de les approvisionner en pains d'Abeille. La fondatrice assume alors la fonction de reine, seule reproductrice du nid, et pond un oeuf sur chaque pain d'Abeille. De cette ponte naît une deuxième couvée constituée de mâles et de futures fondatrices. Celles-ci sont fécondées, hivernent sous terre et fondent, au printemps suivant, de nouvelles sociétés. La plupart des fondatrices vivent un an, les ouvrières quelques mois. La taille moyenne de ces ouvrières est le plus souvent inférieure à celle des reines.

La glande de Dufour, située dans l'abdomen, émet sa sécrétion le long de l'aiguillon. Utilisée dans le vernis hydrofuge qui revêt l'intérieur des cellules (May, 1974), cette sécrétion est aussi déposée à l'entrée des nids (Brooks et Cane, 1984). Cette glande est encore productrice d'une bonne part des phéromones qui parfument le tégument de ces Abeilles. Elle joue donc un rôle important dans la reconnaissance du nid et la reconnaissance entre individus.

Selon Hefetz et Gaur (1988), il faut peu de composés pour discriminer les individus de deux espèces différentes ; il en faut davantage pour discriminer les individus de deux nids différents d'une même espèce, et plus encore pour distinguer entre eux deux individus d'un même nid. Les espèces sociales auraient donc besoin d'un plus grand nombre de composés que les solitaires, car il leur faut généralement faire les discriminations les plus précises. Les mêmes

auteurs ont montré que la glande de Dufour contenait cinq grands groupes de produits : lactones, paraffines, hydrocarbures, isopenténylestères et éthylestères. Les produits qu'ils ont étudiés se montrent plus nombreux chez l'espèce sociale *Evylaeus marginatus* (Brullé) que chez l'espèce solitaire *Lasioglossum leucozonium* (Schrank).

Une telle différence entre sociales et solitaires peut-elle commencer à se manifester entre deux populations divergentes d'une même espèce, l'une étant sociale, l'autre solitaire ? On connaît en effet une espèce d'Halictine, *Evylaeus albipes* (F.) dont les populations lorraines sont solitaires, tandis que ses populations aquitaines et parisiennes sont sociales (Plateaux-Quénu, 1993). Nous allons donc comparer les sécrétions de la glande de Dufour chez la forme solitaire et la forme sociale. Nous étendrons la comparaison à l'espèce très voisine *Evylaeus calceatus* (Scop.), qui se montre sociale aussi bien en Lorraine qu'en Aquitaine et Ile-de-France.

MATERIELS ET METHODES

On capture et place en glacière les femelles, prises en période de pleine activité pour que leur glande de Dufour soit en bon fonctionnement. Sans tarder, on dissèque ces animaux sur un bac de glace pour prélever la glande de Dufour, qui est lavée dans 10 ml de pentane durant 20 minutes. L'extrait obtenu est analysé en chromatographie en phase gazeuse ; les comparaisons des résultats chimiques sont faites à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA). Une détermination précise des différents composés chimiques isolés par chromatographie exigera une étude ultérieure en spectrométrie de masse.

RÉSULTATS

Nous avons obtenu des chromatogrammes relativement semblables pour les divers groupes étudiés. La figure 1 montre un chromatogramme de *calceatus* d'Aquitaine, un *albipes* sociale d'Aquitaine et un *albipes* solitaire de Lorraine. Chacun porte une cinquantaine de pics principaux correspondant à autant de composés ; toutefois quelques composés s'étalent sur plusieurs pics voisins (le 1, le 3 et quelques autres). Les pics trop faibles sont négligés pour éviter les artefacts. A gauche, l'étalon introduit est un *n*-hexadécane. Les divers composés ont entre 17 et 34 atomes de carbone. Le premier (1) est un *n*-heptadécane, le second (2) est un *n*-octadécane, mais la détermination exacte de tous les composés exigerait une identification par spectrométrie de masse.

En traitant les données à l'aide d'une analyse de variance, on voit apparaître des différences significatives sur les proportions de 17 composés numérotés sur la figure. Cependant, les chromatogrammes de

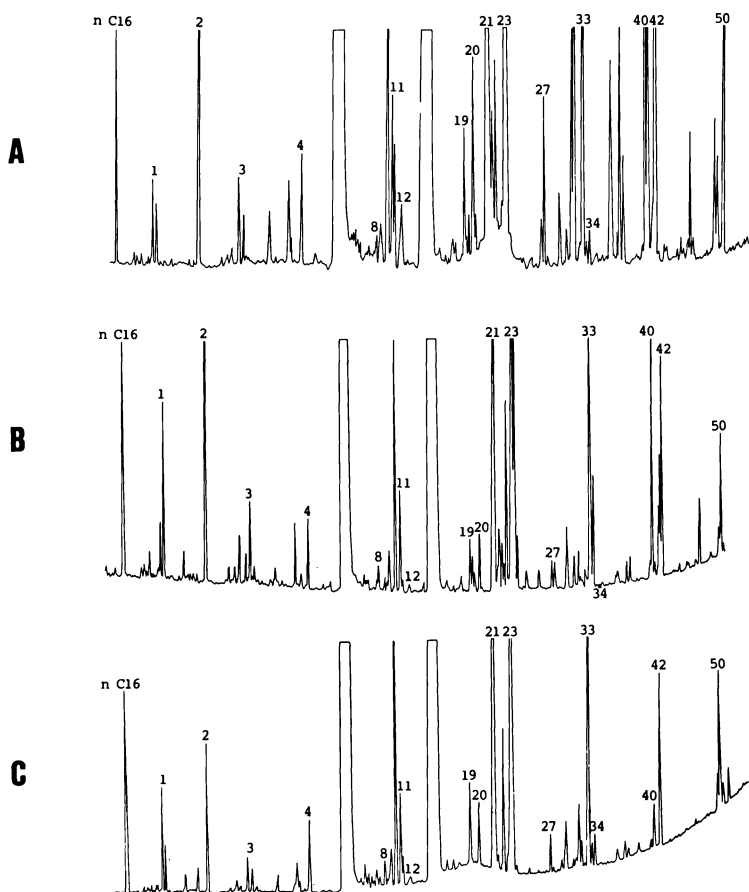


Figure 1 : Chromatogrammes individuels pris dans trois populations différentes :

- (A) - *Evylaeus albipes* solitaire (Lorraine)
- (B) - *Evylaeus albipes* sociale (Aquitaine)
- (C) - *Evylaeus calceatus* (Aquitaine)

la figure sont individuels et ne manifestent pas à chaque pic des différences qui n'apparaissent que statistiquement.

Ces différences sont exprimées pour les 17 composés dans le tableau I, qui compare les 4 populations. Les signes (+) portés sur ce tableau ont une signification relative, indiquant une surface plus ou moins grande du pic dans une population par rapport aux autres populations. Deux (+) d'écart entre deux populations indiquent une différence significative, mais non un seul (+) d'écart ; toutefois le zéro est significativement différent d'un seul (+).

Nous constatons que les *albipes* solitaires de Lorraine sont séparées des *albipes* sociales d'Aquitaine par 13 différences significatives, tandis que les *calceatus* d'Aquitaine et de Lorraine, toutes sociales, ne sont séparées que par 6 différences significatives. Les différences entre *albipes* et *calceatus* ont une moindre portée, car les deux espèces sont suffisamment séparées pour que certaines similitudes puissent provenir de convergences et non de parentés (on remarque 5 différences entre *calceatus* et *albipes* lorraines, 13 entre *calceatus* et *albipes* aquitaines, 11 entre *calceatus* lorraine et *albipes* aquitaine, 6 entre *calceatus* aquitaine et *albipes* lorraine).

Contrairement à notre attente, l'*albipes* solitaire n'a pas moins de composés que l'*albipes* sociale : le tableau montre même un composé de plus, le pic n°34.

N° pics du chromatogramme	<i>E. albipes</i> Lorraine, solitaire N = 20	<i>E. albipes</i> Aquitaine, sociale N = 13	<i>E. calceatus</i> Lorraine, sociale N = 12	<i>E. calceatus</i> Aquitaine, sociale N = 19
1	+	+++	+	++
2	+	+++	+	+++
3	+	+++	+	+
4	+	+++	+	+
8	+	+++	+	+
11	+	+++	+	+
12	+	+++	+++	+
19	+++	+	+	+
20	+++	++	+++	+
21	+	+	+++	+++
23	+++	+	+++	+++
27	+	+++	++	+
33	+	+++	+++	+
34	+	0	+	+++
40	+++	+++	+	+
42	+	+++	+	+
50	+	+	+	+++

Tableau I : Comparaison à l'aide de l'ANOVA des analyses chromatographiques des glandes de Dufour entre les populations d'*Evylaeus albipes* et *Evylaeus calceatus*. Les différences ne sont significatives que s'il y a deux (+) de différence, mais le 0 est significativement différent d'un seul (+).

CONCLUSION

Il est remarquable que les *albipes* sociales aquitaines et solitaires lorraines se montrent nettement plus différentes entre elles que les *calceatus* aquitaines et lorraines, toutes sociales. On peut y voir le signe de différences génétiques plus grandes entre les deux types d'*albipes* qu'entre les deux populations de *calceatus*. *E. calceatus*, abondante partout en France, maintient des communications entre toutes ses populations. *E. albipes* est beaucoup plus localisée et il est douteux que les communications soient courantes entre un groupe de l'Est, solitaire et adapté aux courtes saisons chaudes, et un groupe de l'Ouest, social et adapté aux saisons chaudes plus longues.

D'autre part, nous remarquons un même nombre de composés chez les *albipes* sociales et solitaires, ce qui peut décevoir notre première attente. Cependant, on peut rapprocher cela de la notion de "réversion" du type social vers le type solitaire, évoquée par Packer (1991) et Packer *et al.* (1994). Ces auteurs envisagent en effet que certaines espèces ou populations d'Halictines solitaires pourraient dériver d'un ancêtre social et non d'un ancêtre primitivement solitaire (bien entendu, cela n'exclut pas l'existence d'un ancêtre solitaire beaucoup plus lointain). D'autres études permettront de mieux préciser les faits.

BIBLIOGRAPHIE

- BROOKS R. W. et CANE J. H., 1984 - Origin and chemistry of the secreted nest entrance lining of *Halictus hesperus* (Hymenoptera : Apoidea). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 57, 161-165.
- HEFETZ A. et GRAUR D., 1988 - The significance of multicomponent pheromones in denoting specific compositions. *Biochemical Systematics and Ecol.*, 16, 557-566.
- MAY D. G. K., 1974 - An investigation of the chemical nature and origin of the waxy lining of the brood cells of a sweat bee, *Augochlora pura* (Hymenoptera, Halictidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 47, 504-516.
- PACKER L., 1991 - The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera : Halictidae) : a phylogenetic approach. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29, 153-160.
- PACKER L., TAYLOR J. et RICHARDS M., 1994 - Social devolution in sweat bees. *Les Insectes Sociaux, 12th Congress of I. U. S. S. I.*, Paris, Août 1994, pp. 358.
- PLATEAUX-QUENU C., 1993 - Flexibilité sociale chez *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictinae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, (Tanger 1992), 8, 127-134.