

Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires.

V.

(La nidification. Avec quelques considérations
sur une méthode comparée à l'étude
de la biologie des insectes)

par

Erik Tetens Nielsen*).

That old and true method of natural history
— observation — must ever have a large share
in the study of living things. Observation,
experiment and reflexion are three in one.
Together they are omnipotent, disjoined they
become impotent fetishes. The biology of
to-day as we are beginning to realize, has
not too much laboratory, but too little of
living nature. C. O. Whitman.

Avant-propos.

Sur ces premières pages de la cinquième partie de mon ouvrage je voudrais donner quelques notions sur le plan et l'intention de mon travail.

Le but de la biologie des insectes est de constater leurs habitudes; on cherche à y arriver par des observations directes dans la nature. La description des phénomènes, sans l'essai de les expliquer comme les anneaux de la chaîne des effets et des causes, donne les matières de la biologie des insectes; l'étude logique des résultats et la constatation expérimentale des déductions, c'est la partie du travail qui fait que la biologie des insectes n'est pas qu'un pur cataloguement.

*) Traduction française par M. Gustav Strand.

En même temps que le but de la biologie des insectes est étendu à comprendre aussi la question: pourquoi les insectes ont-ils ces habitudes, elle aura des domaines communs avec d'autres sciences, tout d'abord avec la physiologie, l'écologie et la psychologie. Sur ces domaines extrêmes le biologiste d'insectes se fera toujours observer à cause de son intérêt à l'espèce isolée, comparée avec les autres espèces, tandis que le travail des savants des autres sciences est généralisé en ce qui concerne les objets, mais spécialisé en ce qui concerne les phénomènes.

Comme, autant que je sais, la méthode comparée n'a pas été rigoureusement suivie auparavant dans la biologie des insectes, au moins pas pour les animaux traités ici, je l'ai trouvé utile de mentionner ci-après les principes sur lesquels une telle méthode doit se baser.

Dans les premières quatre parties de cet ouvrage*), publiées auparavant, sont réunis les faits qui, selon moi, sont d'importance pour la description comparée de la nidification des Hyménoptères. N'ayant pas eu l'intention de donner un exposé général de toutes les habitudes de ces insectes, mais de recueillir les matières seulement, je n'ai publié que le strictement nécessaire pour éviter d'accabler la description et de voiler les grandes lignes par des détails insignifiants.

Mais, par ces observations dans la nature, j'ai réussi à constater, chez plusieurs espèces, des habitudes auparavant inconnues ou du moins insuffisamment connues. Ces observations ont été insérées dans le texte, et pour ces espèces les citations de littérature sont plus amples; dans la description, ces espèces forment donc une sorte d'exemples typiques.

Sur un autre point aussi, il m'a fallu dépasser les limites du strictement nécessaire, en ce que j'ai donné pour chaque genre ou espèce un aperçu bibliographique. Car

*) I. Ent. Medd. XVIII. p. 1—57. 1932. — II. *ibid.* p. 84—174. 1932. — III. *ibid.* p. 259—348. 1933. — IV. *ibid.* p. 421—472. 1934.

puisque, pour de grands groupes, la littérature n'est pas recueillie, j'espère avoir facilité de cette manière le travail futur. Pour les Vespidae, où ce défaut est particulièrement sensible, je me suis efforcé de donner un tableau complet de la littérature.

La méthode de la biologie comparée des insectes est discutée dans l'introduction; puis cette méthode est appliquée sur l'objet considéré. Après cela je donne encore quelques considérations générales.

Si le titre commun de ces cinq traités paraît un peu plus large que le sujet ne l'exige, cela est dû au fait que c'est l'intention de continuer la série avec des traités qui, malgré leur dépendance intérieure réciproque, ne peuvent être réunis sous un titre plus étroit.

Je voudrais bien remercier tous ceux qui m'ont aidé dans mon travail.

Tout d'abord je remercie M. Kai L. Henriksen, Dr. phil., pour le secours précieux qu'il m'a toujours donné avec la plus grande obligeance.

Puis M. G. Strand, traducteur juré, qui a entrepris la traduction en français et qui a aussi fait une assistance utile à l'observation dans la nature. Mlle. Jytte Sauer m'a aussi aidé dans les recherches.

Mon chef au laboratoire Nordisk Insulinlaboratorium, M. le docteur H. C. Hagedorn, médecin en chef, pour l'obligeance dont il a toujours suivi mon travail, obligeance sans laquelle je n'aurais pu le terminer.

Finalement je remercie tous ceux qui m'ont permis d'employer leurs terres à la chasse, à savoir M. Bartholdy, marchand de meubles, M. Bengtsson, M. Jakobsen, maître ès sciences, M. Niels Jacobsen, M. Morten Larsen, M. Anders Jørgen Petersen, M. Hans Sørensen, tous propriétaires à Ramløse et à Tibirke Sand.

Pilehuset, Frederiksværk, 19/11 1935.

Erik Tetens Nielsen.

Table des matières.

Introduction	301
1. Le nid — le trait essentiel dans la biologie des Hyménoptères aculéates.	308
2. Les éléments du nid	313
3. Le classement de nids des auteurs précédents	316
4. Critique des classements antérieurs	329
5. Le classement employé dans ce travail	333
6. L'évolution du nid.	336
7. Quelques-unes des conditions nécessaires au socialisme chez les Hyménoptères aculéates.	358
8. Récapitulation	364
Dansk Résumé	366
Littérature.	382

Introduction.

Ce travail cherche à contribuer à la compréhension des habitudes des Hyménoptères solitaires, surtout par rapport à leur nidification.

Bien vrai, le nombre d'espèces dont nous avons pour le moment des connaissances biologiques satisfaisantes, est nul par rapport à la foule énorme d'aculéates, qui peuplent la terre, et peut-être on pourrait dire avec quelque raison que l'heure d'un exposé total n'est pas encore venue. Je ne crois pas, en effet, qu'avec nos connaissances actuelles nous puissions parvenir à une interprétation des problèmes généraux de la biologie d'insectes, qui se montrera valable à la longue.

Les espérances qu'on pourra concevoir pour ce qu'il sera réservé aux savants de l'avenir de constater et qui devra éclaircir les lois fondamentales, décisives pour les habitudes des insectes, on en aura une idée en étudiant la surabondance d'enrichissements que notre savoir a reçus tout jusqu'à nos jours, lorsqu'un seul homme a fait des observations de biologie d'insectes au delà des pays où

nous avons cueilli la plus grande partie de notre savoir: les domaines de la faune européenne, spécialement la franco-méditerranéenne. Pensez seulement à l'importance qu'ont eue les observations de Roubaud sur les Hyménoptères de l'Afrique tropicale pour l'étude des habitudes des Euméniens et pour la compréhension des insectes sociaux. Récemment le beau livre de Rau (1933) montre l'abondance d'observations qu'il a été possible d'obtenir après un travail de 6 semaines seulement à Panama.

Je pense tout de même qu'on pourrait avec quelque raison, à l'heure qu'il est, chercher à se former un aperçu de notre savoir actuel, en entreprenant l'étude d'une habitude isolée à travers le système, je crois qu'on pourra déjà maintenant chercher à trouver les lignes d'évolution, comme elles ressortent de notre savoir actuel, peu lié, et je le pense parce que notre savoir, bien que assez insignifiant, néanmoins est en train de perdre sa clarté à cause de sa richesse.

A l'élaboration des parties précédentes de cet ouvrage il fut assez vite évident que seulement par un triage radical de la littérature il serait possible de donner à l'aperçu de la nidification un volume raisonnable. Il est vrai que les 2000 titres environ de la littérature ne sont que la moitié à peu près du chiffre indiquant l'augmentation annuelle de la littérature de vitamines; mais la difficulté à avoir un aperçu clair est due au fait qu'une étude comparée comme celle-ci n'a pas encore été entreprise pour tous les Hyménoptères aculéates.

La description des habitudes des insectes nous montre qu'ils font une série d'actions utiles, dont le but est la conservation de l'individu et de l'espèce. Nous ne savons que peu de chose sur le mécanisme, à l'aide duquel ces actions sont réalisées; des recherches ont pourtant démontré que la plus grande partie en est de nature réflexe. Certainement plusieurs des actions réflexes sont conditionnées au sens de Pavlov, c'est à dire apprises pendant

la vie de l'individu; mais la plupart en sont des actions réflexes innées non-conditionnées.

Nous ne savons guère combien les actions réflexes conditionnées sont répandues dans la nature; mais les expériences classiques de dressage d'Hyménoptères sociaux, entreprises par Lubbock et von Frisch, nous montrent combien il est facile de produire des actions réflexes conditionnées: on voit qu'il en est de même pour les espèces solitaires en étudiant les observations de Tinbergen (1932) sur *Philantus*.

Comme Uvarov l'a souligné au congrès entomologique à Paris en 1932, il serait extrêmement abondant en résultats, surtout pour les aculéates, d'étudier une partie des habitudes sous ce point de vue: actions réflexes conditionnées; mais on ne doit pas oublier que de beaucoup la plus grande partie des habitudes des insectes sont innées. Chez les insectes supérieurs les actions réflexes innées non-conditionnées sont enchaînées en complexes, où l'un anneau crée l'autre, et qui sont ordinairement appelés des instincts. Elles sont même si accentuées qu'un usage de langue, commun, mais très malheureux, emploie le terme comme un synonyme des habitudes.

Je veux expressément dire que je ne le crois pas possible de classer toutes les habitudes des Hyménoptères supérieurs parmi les actions inconscientes réflexes; des recherches très scrupuleuses ont démontré, que si les environs du nid de la guêpe ou de l'abeille sont modifiés en sorte que la base de la chaîne de réflexes soit détruite, il est vrai que la plupart des individus continuent la chaîne de réflexes, sans s'inquiéter si les actions aboutissent à un bon résultat; mais quelques individus rompent la chaîne de réflexes et agissent, du moins en apparence, avec raison.

Des expériences de cette nature ont été entreprises par Fabre, et plus tard par plusieurs autres; les résultats ont été contradictoires entre eux. Par les recherches d'Adlerz

et de Peckham on a réussi à comprendre les grandes variations individuelles. Il me semble qu'il est difficile d'expliquer de telles expériences en supposant une mécanique purement réflexe.

D'ailleurs on observe chez ces animaux une immense série d'actions, où l'on ne peut déterminer avec certitude si des qualités psychiques supérieures agissent. Ce sont les cas nombreux, où l'on voit de la conduite de l'animal qu'il choisit entre de différentes possibilités. Voici un exemple*):

Pour la fermeture intérimaire du nid, un *Ammophile* a besoin de quelque petit objet — un petit morceau de bois, une fleur de bruyère fanée ou une petite pierre d'une grandeur bien déterminée, correspondant au diamètre de l'embouchure du nid. Celui qui a vu l'*Ammophile* chercher un tel objet ne pourra repousser cette pensée: cet animal choisit et rejette consciemment entre les menus objets qui se trouvent près du nid. Les uns sont rejetés tout de suite comme bons à rien, les autres sont saisis par les mandibules de l'animal, qui les laisse tomber pour les saisir de nouveau — mouvement qui rappelle celui d'un homme pesant une pierre dans la main pour l'apprécier — et en choisir enfin justement la plus appropriée.

Des choix de cette nature se présentent à tout moment de la vie de ces animaux; chaque centimètre creusé dans le nid doit représenter tout une série de ces dilemmes.

Chez certains biologistes d'insectes il règne une terreur répandue des anthropomorfismes. Ces savants, qui prétendent souvent être particulièrement exacts et "scientifiques", maintiendront sans doute que tant qu'il n'est pas procuré, par des expériences, la preuve que de telles actions sont le résultat de réflexions conscientes, le contraire doit être considéré comme la vérité. Ceux qui étudient la biologie d'insectes dans la nature renoncent toujours à cette exigence d'"exactitude" — une description des habi-

*) Voir aussi Rau (1933 p. 275).

tudes des insectes sans emploi d'anthropomorphismes ne pourrait être faite d'une manière satisfaisante; aussi il serait à propos de repousser énergiquement encore une fois cette prétention.

La vérité, c'est que, pour le moment, nous n'avons aucun moyen de constater si ces actions sont des réflexes ou non; et tant que nous ne le savons pas, il n'est point du tout plus "exact" de supposer l'un ou l'autre: nous pourrions baser notre description sur laquelle des possibilités que nous désirons, mais il faut se rappeler que les conclusions obtenues sur cette base seront toujours extrêmement peu stables.

Lorsqu'une observation directe nous montre qu'une action est faite consciemment, il n'y a, jusqu'à ce que des expériences rationnelles aient donné la preuve contraire, aucune raison à croire qu'il en soit autrement qu'en apparence.

Ce qui importe pour ce travail, c'est la question de savoir, si, de notre interprétation des habitudes des insectes, on peut déduire des règles, qui peuvent former la base de la description des lignes de l'évolution — autrement dit — ce qui nous intéresse dans cette relation, c'est l'évolution des habitudes plutôt que leur mécanique.

Sur ce domaine, il est arrivé que, pendant les dernières 15 années, l'un après l'autre des éminents biologistes d'Hyménoptères contemporains ont adopté la conception que les instincts sont des actions raisonnables mécanisées par des générations (Bouvier 1918—1921, Wheeler 1923, Hingston 1928, Howard 1931, Rau 1933).

Cette hypothèse est basée sur la possibilité que les animaux exécutent leurs actions en partie sciemment; mais je ne vois pas autrement qu'elle rencontre des difficultés extrêmement grandes pour la compréhension.

Il faut adopter comme hypothèse auxiliaire que l'instinct et l'intelligence ne sont séparés que par des différences graduelles; en outre on doit forcément supposer

que les insectes primitifs sont plus intelligents que les insectes supérieurs, parce que leurs instincts sont bien moins développés, tandis que l'intelligence, comme chez les insectes supérieurs, doit être au moins si considérable qu'elle a pu aboutir successivement à une complication des instincts; malheureusement il paraît que les cas, où les expériences ont montré l'existence de lueurs de raison, ne sont connus que chez les insectes supérieurs. Mais la plus grande difficulté pour l'hypothèse, c'est que les actions raisonnables conscientes, auxquelles nous devons avoir, comme les vertébrés supérieurs, une certaine connaissance, se mécanisent probablement sans difficulté en habitudes chez les insectes; mais il m'est inconnu que l'action, même la plus géniale, ait jamais été héritée et retrouvée chez les enfants comme des réflexes innés.

Heureusement pour nous, il y a aussi d'autres possibilités pour comprendre l'évolution des habitudes. Nous savons que les instincts sont des dispositions héréditaires innées, et rien ne porte à croire que les lois de leur transmission diffèrent des lois de celle des caractères morphologiques. Il est donc permis de s'imaginer la création de nouveaux instincts comme des mutations, stabilisées par une sélection naturelle dans le sens de Darwin; par cette hypothèse, et seulement par elle, l'utilité des instincts s'explique aisément.

Plus les habitudes se sont compliquées par une telle évolution, plus la possibilité du choix libre de l'individu est devenue riche, ces situations, où l'on doit forcément supposer une certaine connaissance, ce que Fabre appelle "discernement"; et chez les insectes supérieurs nous trouvons les premiers faibles signes d'une intelligence consciente, tout à fait comme nous les trouvons chez quelques-uns des vertébrés supérieurs; mais ces traces d'intelligence sont si insignifiantes qu'il est absurde de les considérer comme des facteurs d'évolution.

Le procédé sera donc de classer les instincts, d'en étu-

dier la variabilité dans l'espèce et le genre et de chercher leur évolution, tout à fait comme si c'était un caractère morphologique. Et comme pour les caractères morphologiques, nous trouverons certains traits qui se répètent au dedans des cadres systématiques pas trop étroits, et d'autres traits qui varient d'une espèce à l'autre. Les règles, suivant lesquelles on doit former une systématique biologique doivent correspondre aux règles, suivant lesquelles travaillent les biologistes.

Les méthodes de la biologie d'insectes comparée seront donc: — tout d'abord, l'acquisition d'observations sur les habitudes des animaux, à l'aide desquelles nous aurons une base sûre pour les études ultérieures; puis, le classement des faits, la distinction entre les choses essentielles et non essentielles.

Il nous faut apprendre des méthodes que la morphologie a développées à une perfection si merveilleuse.

Et enfin, des expériences avec les animaux, et dans la nature et dans le laboratoire. Ici, il nous faut apprendre de la technique expérimentale extrêmement raffinée de la physiologie. Il faut nous servir des résultats de l'écologie florissante. Il nous faut être prêts à communiquer avec la psychologie et la neurologie.

Bien que notre science se trouve au point de section de plusieurs cercles intellectuels, le but en est néanmoins propre à elle — l'interprétation des habitudes des insectes comme les éléments d'une évolution.

En effet, Whitmann a vu le fond de nos problèmes, en posant le programme, qui se trouve sur la première page de ce livre: seulement par l'observation directe, par l'analyse de l'expérience, par la synthèse de la réflexion, il est possible de former la biologie comparée.

L'essai, que j'ai fait ici, de travailler avec ces problèmes, est, et doit forcément être, extrêmement imparfait.

Justement parce qu'une réalisation conséquente de la méthode comparée est si nouvelle, je me suis efforcé d'être

si prudent que possible à l'introduction de nouveaux éléments, spécialement partout dans les développements théoriques, et dans ce qui est mentionné ci-dessus et dans ce qui suit, et de me tenir aux maximes qu'on peut déduire en lisant les maîtres de notre science, au premier rang Réaumur, Léon Dufour, Fabre et Adlerz.

J'espère que ce qui est perdu à cause de cette résignation, est gagné à une certitude, utile au travail comparé ultérieur avec la biologie des Hyménoptères aculéates.

1. Le nid – le trait essentiel dans la biologie des Hyménoptères aculéates.

C'est la conception des morphologistes que les aculéates sont issus de formes parasites. Parmi les Vespides, il y a des groupes, qui sont si proches des guêpes parasites, aux points de vue et morphologique et biologique, que la délimitation des aculéates vers cette superfamille est très vague*). Beaucoup de ces formes sont en réalité de purs parasites, au point de vue biologique, et on ne trouve le premier commencement primitif d'un nid que chez un petit nombre d'espèces. Une description de la biologie des Vespides, comme il a été donné dans les deux premières parties de cet ouvrage, montre clairement, comment l'évolution a dû se passer: la paralysie immédiate, produite à l'introduction de l'aiguillon dans le corps de l'hôte, permet de placer la victime dans un endroit

*) Parmi les Hyménoptères parasites, qui peuvent être pris en considération comme les parents proches des ascendants des Hyménoptères aculéates, on peut surtout nommer les Pimplines. Leurs larves vivent comme ectoparasites sur des araignées (ou comme parasites des œufs); l'hôte est paralysé avant la ponte, et la larve est fixée à lui à l'aide d'un organe d'attache, ressemblant beaucoup à celui des larves des Scoliidés (E. Nielsen 1923).

abrité — le nid; dans les parties précédentes de cet ouvrage, nous avons vu, comment on peut trouver, en ce qui concerne la nidification chez les différents groupes, des lignes d'évolution parallèles, depuis les nids les plus primitifs jusqu'aux constructions libres, représentant le travail le plus parfait que puissent produire les Hyménoptères. Non sans regret j'ai dû laisser la ligne d'évolution aboutissant à la formation de société; mais sur ce domaine, Roubaud a donné des contributions précieuses pour les guêpes et Friese et von Buttel-Reepen pour les abeilles. Une description monographique se trouve dans le livre éminent de Wheeler (1923).

Il y a certainement un problème spécialement intéressant pour la compréhension de l'évolution depuis les formes parasites jusqu'aux formes nidifiantes dans le changement de fonction de l'aiguillon. Chez les parasites l'aiguillon est l'organe par lequel l'œuf est introduit dans le corps de l'hôte (la tarière); chez les aculéates, la ponte a lieu par une ouverture spéciale, tandis que l'aiguillon ne sert qu'à introduire le venin paralysant (le dard).

Dans cet ordre d'idées on doit se souvenir que chez les Hyménoptères ectoparasites l'aiguillon est un organe superflu et souvent très réduit. Le phénomène que l'hôte est paralysé pendant la ponte, est connu déjà chez des formes ectoparasites; chez celles-ci la paralysie a une importance spéciale pour tenir l'hôte tranquille pendant que l'œuf est placé: la ponte se compose donc de deux phases — d'abord la paralysation avec l'aiguillon, puis la ponte proprement dite, qui a lieu, chez les aculéates, par une ouverture spéciale, vaginale, non armée. Nous avons encore si peu d'observations directes de la ponte chez les formes intermédiaires, comme par ex. les *Bethylinae*, qu'on peut tranquillement attendre une confirmation, obtenue de cette manière, de l'hypothèse, qui s'accorde à notre connaissance actuelle des habitudes de ces animaux, et qui

est d'ailleurs aussi reconnue de la plupart des contemporains (voir par ex. Bischoff 1925).

En partant de l'hypothèse que les aculéates peuvent être considérés comme des ectoparasites modifiés, nous allons examiner, comment les habitudes des aculéates peuvent être expliquées; s'il n'est pas possible de trouver les particularités biologiques fondamentales qui, avec le changement de fonction de l'aiguillon, ont causé la complication énorme des habitudes des aculéates.

Le fait que l'hôte est placé dans un nid, c'est absolument, selon moi, le décisif. Il est vrai qu'on pourrait supposer que la paralysation était l'essentiel, n'étant possible que pendant la paralysie de la victime de retenir celle-ci emprisonnée dans la chambre du nid; sans doute, cela n'est pas juste. Les araignées, la nourriture typique de *Psammocharidae*, la famille primitive nidifiante, se tiendront, une fois placées dans une chambre fermée, plutôt immobiles; si le nid est ouvert, on verra, chez beaucoup de *Psammocharides*, que l'araignée s'enfuit (Borries 1897, p. 109; partie I, p. 27 et 45).

Mais naturellement, la paralysation est une condition pour l'évolution ultérieure du nid; il en est de même, mais encore d'avantage, pour le phénomène que le temps du développement postembryonnaire de la larve d'Hyménoptère doit être très court, si court que l'hôte n'aura pas besoin de nourriture avant d'avoir fini son rôle de nourriture pour la larve d'Hyménoptère.

Pour la larve d'Hyménoptère le nid signifie une augmentation considérable de la sécurité; ce qui est pourtant contre-balancé par le nombre d'œufs, essentiellement inférieur, que l'Hyménoptère parvient à pondre, à cause du soin augmenté pour chaque œuf. Le pourcentage de mortalité est abaissé; mais le nombre absolu d'œufs est abaissé dans la même mesure.

L'apparition du nid signifie pour les Hyménoptères, non seulement un point sautant dans l'évolution, mais fait

maître en même temps un grand nombre d'autres habitudes singulières, toutes ayant pour but de perfectionner le nid autant que possible. Aussi elles sont secondaires par rapport à celui-ci, ce qui est bien naturel d'après ce qui est dit ci-dessus, mais je ne crois pas que ce soit généralement compris. Quelques-uns de ces phénomènes seront traités ici, d'autres plus loin.

Une des habitudes, devant se produire tout d'abord, quand l'hôte est placé dans un nid, c'est le transport de la nourriture; toutefois, si l'hôte vit à un endroit, abrité en soi-même, un transport est superflu, et dans la première partie j'ai référé quelques exemples, montrant qu'il peut être omis (surtout chez *Scolia* et quelques Psammotharides). On pouvait croire d'y trouver une adaptation spéciale; mais je le considère plutôt comme quelque chose de primitif, partie parce qu'on ne le connaît que chez des formes, qui par d'autres raisons doivent être considérées comme primitives, partie parce qu'on doit le considérer comme un mode supérieur que le parasite se rend si indépendant que possible des conditions biologiques spécifiques de l'hôte.

Le transport exige en outre que l'hôte ne soit pas capable de faire de la résistance pendant celui-ci — la paralysie doit durer plus longtemps qu'à la ponte simple, et chez la plupart des espèces elle dure jusqu'à ce que l'hôte soit dévoré. Mais chez les nidificateurs inférieurs il est pourtant commun que l'hôte revienne de la paralysie après être placé dans le nid.

Tandis que naturellement l'ordre primitif des actions est: paralysation — nidification, on voit que l'évolution de la nidification ne peut prendre l'allure avant qu'un renversement des actions ait eu lieu: le nid est construit avant la chasse. Moins de temps qu'il passe depuis la capture de la proie jusqu'à l'installation dans le nid, mieux cela vaut. Il importe donc extrêmement que le nid puisse être aménagé bien tranquillement avant la capture de la proie;

et dans ce cas seulement, le temps permet les constructions spéciales, et de cette manière seulement il y aura la possibilité de l'emploi de plusieurs proies.

Quand on pense à l'évolution du nid que ce renversement a causée, on pouvait croire qu'elle serait d'importance systématique; mais en réalité, on trouve les phases intermédiaires chez une même espèce parmi les *Psammocharides*; particulièrement instructifs sont les faits chez *Ps. plumbeus* F., qui, d'après Adlerz (1906, p. 11), commence d'abord son nid, puis cherche la proie, pour enfin finir son nid après la capture de l'araignée.

J'ai cru observer des faits analogues chez *Ps. fuscus* L. (partie I, p. 31); les observations sur *Ps. infuscatus* v. d. Lind. (ibid., p. 36, 28. 8. 1929), le montrent bien distinctement.

Sur les pages précédentes j'ai exclusivement parlé de l'Hyménoptère et de l'animal, constituant la nourriture de la larve d'Hyménoptère, sous le point de vue de parasite et d'hôte; mais on doit se rappeler que, bien que le point départ de l'évolution soit certainement un parasitisme, il y a un grand nombre des aculéates (à savoir ceux qui, comme les *Masaridinae* et toutes les abeilles, apportent du pollen et du miel dans le nid) qui ont des habitudes si modifiées qu'on ne peut pas, au sens exact du mot, les qualifier comme des ectoparasites. Sur ce point aussi, je pense voir l'importance énorme du nid*).

Sans un lieu de conservation sûr, l'approvisionnement de miel du couvain serait impossible. Il est curieux, mais certainement exact, que le nid, au commencement la protection nécessitée par le parasitisme, puisse devenir, sur une phase d'évolution supérieure, la cause du passage du parasitisme à la nourriture végétale. La nourriture sous la forme d'une pâte doit naturellement être préférée

*) Je suis pourtant convaincu que l'importance est réciproque, ici comme partout ailleurs, en sorte que le nid est toujours devenu de plus en plus compliqué pour mieux protéger la nourriture.

au parasitisme, et chez plusieurs des groupes, où les larves vivent de nourriture animale, nous constatons aussi une inclination à employer un nombre croissant de proies, parfois tuées, ce qui, à son tour, cause l'approvisionnement progressif au sens de Roubaud, ou bien l'approvisionnement d'une pâte d'insectes de toutes sortes (*Vespa*, *Microbembix*).

Bref, et sans prendre en considération les exceptions moins essentielles, on pourra voir de ces conclusions, le rapport suivant entre l'évolution de la nourriture et l'évolution du nid, où, selon moi, le nid est le primaire :

Nid	Nature de la nourriture	Etat de la nourriture
Aucun nid		Aucune paralysation
Nid creusé après la capture de la proie	Une seule proie (hôte)	Paralysation temporaire
Nid creusé avant la capture de la proie	Plusieurs proies à la fois	Paralysation durable
	Approvisionnement progressif	Animaux morts
	Pâte animale	
	Pâte végétale	

2. Les éléments du nid.

Sur les pages précédentes, il a été mis au clair que le rôle primaire du nid est une protection de la nourriture. C'est déjà un indicateur, à l'aide duquel on pourra trouver les lignes d'évolution dans la nidification; plus la protection est parfaite, plus la phase d'évolution du nid doit être supposée élevée; mais avant d'essayer de suivre cette évolution, il faut analyser le nid, en examiner les éléments, les nommer, afin de pouvoir les décrire sans

malentendus. Une partie assez considérable de la littérature ancienne est fort entachée de la langue indécise à la description du nid.

Aussi je l'ai trouvé utile de donner, déjà au commencement de la seconde partie de cet ouvrage, une terminologie que j'ai depuis strictement observée, et que je vais discuter un peu plus en détail ici.

La partie centrale du nid, c'est la chambre — l'endroit, où se trouvent le couvain et la nourriture. La chambre doit toujours exister, tant que le nid est habité; elle peut être délimitée au dehors de beaucoup de manières. Cette délimitation n'a aucune influence sur la définition. La délimitation de la chambre est nécessaire, pour qu'elle puisse remplir sa fonction: la protection de la nourriture; à l'exception du peu de temps, pendant lequel le nid est préparé, la proie capturée et l'œuf pondu, la chambre doit être isolée du monde qui l'entoure. Mais pendant ce peu de temps il doit, par conséquent, y avoir un accès provisoire à la chambre. Cette partie du nid, que j'appelle le conduit, est souvent remplie, lorsque le nid est fermé après l'approvisionnement et la ponte.

L'endroit où le conduit arrive à la surface du sol s'appelle l'embouchure.

La chambre peut être revêtue de différentes manières avec des matières isolantes, et au fur et à mesure que cette couche devient de plus en plus capable de protéger le contenu de la chambre, les parois naturelles de la chambre, formées de ce qu'il a été trouvé utile d'appeler les matières entourant le nid, perdent leur importance; l'évolution: chambre — chambre tapissée — chambre renfermant une cellule — réduction du conduit — cellule libre, placée sur une base, sera décrite plus loin par de nombreux exemples, mais il faut la mentionner déjà ici pour préciser la différence fondamentale de la chambre, qui est une cavité trouvée par hasard ou creusée, et la cellule, qui est une cavité délimitée

par des parois, construite par l'Hyménoptère-mère sous des formes plus ou moins libres.

La susdite fermeture de l'accès provisoire du nid peut se faire de manières extrêmement différentes — j'appelle fermeture un arrangement quelconque, servant à ce but. Dans quelques nids, par exemple dans les nids à une chambre dans le sable, il y aura une fermeture simple, tout le conduit étant rempli de sable, qu'après quelque temps on ne pourra distinguer des matières entourantes; dans d'autres nids il peut y avoir une fermeture pour la chambre (la fermeture de chambre ou la fermeture intérieure) et une autre à l'embouchure du conduit (fermeture de nid ou fermeture extérieure), donc une fermeture double.

Dans un assez grand nombre de cas une fermeture peut être composée de deux parois, construites l'une un peu derrière l'autre. La double fermeture, construite de cette manière, est donc totalement différente de la fermeture double susmentionnée.

Dans les nids à plusieurs chambres, chaque chambre peut avoir sa propre fermeture, ou bien, s'il s'agit d'un nid aux conduits branchés, toutes les fermetures intérieures peuvent faire partie de la fermeture extérieure et ce sera donc aussi une fermeture simple.

En m'occupant des types de nids, je compris bien vite que partout il importe extrêmement d'indiquer si les fermetures ou les parois des cellules sont construites de matières analogues aux matières entourantes ou non. Dans les cas où ces matières diffèrent des matières entourantes, j'appelle la fermeture hétéroclosoire, contrairement à homoclosoire.

Malyshev (1917 et 1933) emploie les mots: ectostechal et endostechal pour les fermetures dans les nids aux chambres alignées. Si pourtant, j'emploie dans ce travail les termes hétéroclosoir et homoclosoir, c'est que, chez moi, les notions sont plus larges qu'elles ne le sont

chez Malyshev. Néanmoins, il y a lieu de réfléchir, si la différence des définitions est si essentielle qu'il est justifié de maintenir les deux termes. Sinon, ce sont les termes de Malyshev, créés les premiers, qu'il faut employer.

Il est d'ailleurs intéressant que le besoin d'un tel terme ait été éprouvé par deux étudiants de nids indépendamment.

3. Le classement de nids des auteurs précédents.

Chez tous ceux qui, depuis le commencement de la biologie d'Hyménoptères, ont décrit les nids des abeilles et des guêpes, un désir, plus ou moins grand, s'est manifesté de classer ces constructions, et plus notre savoir des habitudes des animaux fut grand, plus grandissait en même temps le désir de mettre ordre à ce chaos de types biologiques; en se rappelant les développements précédents, on voit clairement que dans les constructions de nids on pourrait s'attendre à trouver les marques distinctives biologiques d'importance chez les aculéates, tandis que les autres phénomènes biologiques (la nature et le traitement de la nourriture, la formation du cocon, le développement postembryonnaire, etc.) devaient être d'importance secondaire. Bien vrai, on a pu entrevoir ce point de vue chez quelques auteurs dans leurs essais de classer les nids, mais il n'a pas été adapté avec la précision nécessaire.

Dans cet aperçu de classements de nids les ouvrages suivants seront traités:

1. Waterhouse (1864).
2. Graber (1877).
3. Schmiedeknecht (1882—1884).
4. Maindron (1884).
5. Verhoeff (1892).
6. v. Buttell-Reepen (1903).
7. Friese (1905).
8. Adlerz (1907).

9. Malyshev (1911).
10. Gutbier (1916).
11. Malyshev (1917).
12. Armbruster (1920).
13. Friese (1923).
14. Malyshev (1933).

Waterhouse (1864), dont le traité original m'est inconnu, et qui est ici rapporté d'après Armbruster (1920), a réparti les nids des abeilles et des guêpes en trois types: I. Nid dans des cavités fortuites (trous de vers, trous dans le sol ou dans des branches mortes). II. Nids, formés de cellules isolées, non pas renfermées dans une cavité, et enfin III. groupes de cellules, plus ou moins étroitement reliées, et qui ne sont pas non plus placées dans une cavité.

L'ouvrage de Graber sera traité plus loin, en liaison naturelle avec les systèmes de Verhoeff et de Friese.

La répartition de Schmiedeknecht, qui par la suite est mentionnée souvent dans la littérature, se trouve dans l'introduction de sa grande œuvre célèbre, "*Apidae europaeae*", traitant le genre *Osmia*, et ne doit peut-être s'appliquer qu'à ce groupe étroit. Il écrit (p. 5 (871)): "Im Allgemeinen kann man die Arten in Bezug auf ihren Nestbau in 2 Gruppen zerlegen und zwar in solche, die ihr Nest im Innern von Holz, Thon und Sand oder wohl eines Schneckenhauses anlegen und in solche, die ihr Nest frei an irgend ein Substrat anheften".

La répartition de Maindron a été rapportée dans la seconde partie de cet ouvrage (partie II, p. 94-95). Quand j'ai dit que c'était là le premier classement des nids, ceci n'est certainement pas formellement juste, mais il s'agit en tout cas du premier essai de former un système, où les phénomènes se laissent arranger, et où l'auteur lui-même cherche à arranger de cette manière ses observations (sur les Euméniens des Indes orientales).

Maindron pense que les Vespides solitaires peuvent être réparties en trois groupes bien distincts :

Les espèces du premier groupe construisent, comme quelques abeilles et Hyménoptères fouisseurs, des nids extérieurs, maçonnés en terre gâchée et contenant des cellules, dans lesquelles leurs larves accomplissent les différentes phases de leur métamorphose; ils sont attachés aux murs, le long des branches, sous l'écorce, sur de grandes pierres ou suspendus sur les branches des buissons.

Les espèces du second groupe creusent de longs conduits dans un sol sablonneux et les divisent en chambres; souvent on voit aussi ces guêpes profiter du travail d'autres insectes et occuper des nids déjà creusés, ou bien nidifier dans des trous formés par l'homme dans des murs ou des planches. Mais dans de certaines circonstances on les voit aussi, comme leurs parents du premier groupe, pétrir la terre et en former de longs tunnels, droits ou courbés, inclinés vers le sol, formant à l'extérieur comme une sorte de cheminée, qui doit protéger l'embouchure jusqu'à ce que le nid soit fini et fermé.

Enfin les espèces du troisième groupe aménagent les logis de leur couvain dans les tiges sèches de quelques buissons et plantes. Elles enlèvent complètement la moelle, ou bien elles la creusent, et dans les conduits ainsi formés elles construisent des cellules, séparées, les unes des autres, par des fermetures en terre gâchée; ces insectes sont encore des maçons. Quelques-uns de ces Hyménoptères, qui sont moins appliqués, ou plutôt doués de plus d'intelligence pratique, choisissent de rondes tiges sèches, sans moelle, et se contentent de les diviser en loges, dont les parois sont en terre pétrie.

Dans la partie suivante du travail, il est cité une série d'exemples de ces types de nids, dont le premier est représenté par *Eumenes* et *Zethus*, *Abispa*, la plupart des espèces de *Rhynchium* et de *Synagris*, le second par *Discoelius* et quelques espèces d'*Odynerus* s. l., tandis que

le reste des espèces d'*Odynerus* et quelques espèces de *Rhynchium* représentent le troisième type.

Dans un chapitre suivant, le problème des éclosions successives dans les nids des tiges est traité, et il souligne que parmi les espèces du premier type on peut distinguer deux groupes, celui, dont les cellules sont placées les unes à côté des autres sur un mur, et celui, dont les nids sont arrondis et placés autour d'un axe, par ex. une branche.

Le système de Maindron resta sans influence sur les travaux postérieurs sur ce sujet, on ne l'a même pas trouvé digne d'être mentionné. C'est pourquoi il est mentionné ici avant Graber, dont le traité, bien que paru avant l'autre, est souvent cité par la suite.

Le Docteur Vitus Graber publia en 1877 le second volume de son ouvrage "Die Insekten", qui fut certainement bien employé autrefois; dans ce volume il a traité "Die vergleichende Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insekten", dont le troisième chapitre traite "Die Bauindustrie der Insekten". Bien sûr, le chapitre concernant les nids des abeilles et des guêpes n'est point irréprochable, mais il offre pourtant un certain intérêt comme le premier essai de donner une description totale du sujet: l'industrie du bâtiment des insectes.

Il ne cherche pas à se former un classement proprement dit des nids; il leur attribue des noms, qui sont descriptifs, plutôt que systématiques; mais les termes répétés, comme "industrie inférieure" et "industrie supérieure" montrent pourtant que c'est l'intention de l'auteur de tracer quelques lignes d'évolution. Comme un point de départ hypothétique, il est supposé que tous les œufs aient été pondus dans un grand trou dans la terre et qu'il ait été apporté de la nourriture. Cette manière de vivre est cependant considérée comme très peu pratique, parce que les larves, écloses des œufs, préféreront certainement de se dévorer les uns les autres, au lieu de manger les insectes plus ou moins morts et pourris que la mère leur

avait destinés. Aussi on trouve toujours dans les types de nids récents un isolement marqué des individus du couvain.

Au type de nid le plus simple appartiennent de tels nids creusés ("Höhlenbau") que construisent les Hyménoptères fouisseurs, un conduit creusé rapidement dans le sable; quelques abeilles, habitant la terre, construisent de la même manière, mais la plupart de celles-ci forment un nid branché ("Zweigbau"), composé d'un conduit principal vertical, d'où partent les conduits latéraux, terminant par la chambre ou la cellule élargie du couvain. Plusieurs exemples de ces nids sont traités plus en détails, entre autres un nid de *Hoplopus* avec une manche (par erreur attribué à *Odynerus murarius*). Ces guêpes ne sont pas difficiles pour l'endroit où le nid est construit; quelques-unes se servent par ex. de bois pourri, et si elles y trouvent un trou déjà terminé, elles en sont très contentes. D'autres espèces encore ne vivent que dans du bois, en y rongéant un long conduit, qui, avec les matières rongées, est divisé en compartiments. Comme un extrêmement bel exemple est nommé "unsere *Xylocopa*"; les fermetures de chambre sont formées comme les anneaux d'un fourneau de cuisine dont les intérieurs sont les plus minces pour que la larve puisse les pénétrer plus facilement.

Mais tout cela n'est à compter que pour des demeures de prolétaires, puisqu'il y a des nids où les parois sont revêtues de jolis tapis. Les nids tout à fait libres — une phase bien supérieure — sont supposés prendre leur origine chez les nids creusés dans la terre; on peut le voir de la manière de laquelle "*Odynerus*" (*Hoplopus*) presque prolonge son nid au delà de son vrai territoire, même s'il y a une distance considérable de ces nids aux nids tout à fait libres. La motte de terre de *Chalicodoma* encore n'est guère développée; la phase supérieure est représentée par le type d'*Eumenes*.

Verhoeff (1892) commence son traité sur l'évolution

biologique des aculéates en précisant que la base la plus indispensable pour la compréhension de la biologie des Hyménoptères sociaux est la connaissance approfondie des groupes phylogénétiquement précédents, plus simples (solitaires). Un tel groupe est inconnu chez les fourmis, chez les Vespides on pense que le point de départ a été les ancêtres des Trypoxylonides actuels, de qui les Euménides et les Vespides descendent; on suppose que les abeilles ont leur point de départ dans quelque sous-famille d'Hyménoptère fouisseur.

Puis l'auteur mentionne le travail de Graber et critique fortement son idée d'un type fondamental hypothétique, chez qui tous les œufs sont placés dans un trou. Le plus primitif que nous connaissons, c'est le nid à une cellule qu'on trouve chez *Mellinus*, beaucoup de Pompilides, *Ammophila* et d'autres. En outre il mentionne qu'il est plus primitif de creuser le nid après qu'avant la capture de la proie.

Puis il donne un classement des nids qui doit être supposé exprimer l'évolution: non que les formes supérieures ont parcouru toutes les phases d'évolution, mais chaque phase est supérieure à la précédente et inférieure à la suivante:

1. Nids simples (Monoecies): chaque cellule a son conduit à la surface.
2. Nids aux chambres alignées (Orthoecies): plusieurs cellules, l'une derrière l'autre, toutes ayant la même embouchure.
3. Nids branchés (Dendroecies): nids à plusieurs cellules avec un conduit principal, auquel les cellules aboutissent, en sorte que les habitants puissent sortir indépendamment les uns des autres.
 - a) Nids branchés aux cellules éloignées, où les cellules sont en communication avec le conduit principal par des conduits latéraux.

- b) Nids branchés aux cellules rapprochées, où les cellules aboutissent directement au conduit principal sans des conduits latéraux.
- 4. Nids libres (Eleuthéroecies): cellules libres sur une base, aucun conduit.
 - a) Nids libres à une cellule.
 - b) Nids libres à plusieurs cellules.
- 5. Nids voûtés (Troglöecies): nids de bourdons.
- 6. Nids de gâteau (Méllissoecies): abeille domestique.

Dans son ouvrage connu sur le développement phylogénétique de la société d'abeilles, v. Buttel-Reepen a aussi donné un aperçu des nids des abeilles solitaires, qu'il y a lieu de mentionner ici parce qu'il a servi de modèle pour un nombre d'auteurs postérieurs. Il regarde les nids à une chambre comme les plus simples, et comme le type il mentionne *Osmia papaveris*. Un peu plus haut nous trouvons les abeilles nidifiant dans des tiges comme par ex. *Prosopis*, *Ceratina*, *Osmia rubicola* et d'autres, et les osmies nidifiant dans des coquilles de limaçon. Aux "nids aux chambres alignées" (au sens de Verhoeff) des habitants de tiges viennent se joindre les nids branchés comme par ex. celui d'*Anthophora parietina*. Enfin, comme la phase supérieure est mentionné le nid libre (à plusieurs cellules) en feuilles mâchées d'*Osmia emarginata*.

Il est naturel de traiter le système de nids de Friese en même temps que celui de von Buttel-Reepen. Plusieurs fois, premièrement en 1905, dernièrement et d'une manière très détaillée en 1923 dans son livre sur les abeilles de l'Europe, l'auteur a publié ses idées. Je m'en rapporte au dernier endroit.

Tout d'abord il distingue les nids à une et à plusieurs cellules et pense que ces derniers sont développés des premiers. Les nids à une cellule (phase I), ordinaires chez les Hyménoptères fouisseurs (le point de départ phylogénétique des abeilles) n'existent que chez un petit nombre d'abeilles: *Osmia papaveris* et par exception chez

Prosopis, *Colletes* et *Ceratina*; il souligne qu'*Osmia paveris* appartient, au point de vue morphologique, à une phase supérieure. Les huit autres phases d'évolution sont représentées par de différentes constructions de nids à plusieurs cellules. Tout en bas (phase II) se trouvent les nids aux chambres alignées, la phase III est constituée par les nids branchés, terme que Friese emploie dans un sens différent de celui de Verhoeff, il s'en sert pour désigner des nids aux chambres alignées très rapprochées qui ont une embouchure commune et sont parallèles, comme on le trouve, par ex. chez de différents *Anthophora* et chez *Trachusa*. D'autres auteurs désignent souvent ces nids par le terme linéairement branchés.

Correspondant aux nids branchés de Verhoeff, on trouve chez Friese le nid en forme d'une grappe de raisins, constituant une quatrième phase; cette forme a paru par le fait que l'abeille-mère ne construit pas tout de suite le conduit dans toute la longueur, mais le prolonge successivement, lorsque ce sera nécessaire. Les cellules peuvent se trouver dans toutes les directions autour du conduit principal, ou bien, comme on le connaît surtout dans des nids à conduit horizontal, dans une seule direction, et dans ce cas souvent avec les chambres verticalement en bas; ce dernier type est considéré comme supérieur à l'autre.

Phase V, qu'on ne connaît que chez *Lithurgus*, est appelée le nid digité, et il est décrit comme un nid branché polydactyle, dont quelques "doigts" ne descendent pas, comme les cellules de couvain, mais montent dans le bois pourri et servent de conduits de dépôt, renfermant le pollen, en sorte que la nidification n'ait pas besoin d'être troublée par le mauvais temps.

Phase VI s'appelle nid de pelote et correspond complètement aux nids libres à plusieurs cellules de Verhoeff.

Le nid de *Halictus quadricinctus*, composé d'un gâteau de cellules libres dans une cavité dans la terre, est con-

sidéré comme appartenant à un groupe spécial, désigné la phase de nids de gâteau (phase VII). Les phases VIII et IX sont constituées respectivement par les nids de *Bombus* et d'*Apis*.

L'effort d'éviter que le pollen ne se moisisse ou se putréfie est considéré comme la première force motrice dans cette évolution; au deuxième rang vient l'influence défavorable du milieu, le froid, la chaleur, le vent et la pluie.

Un grand intérêt offre chez Fries e la description comment l'emploi de la cire s'est développé chez les abeilles; chez un assez grand nombre d'espèces des genres *Tetralonia*, *Eucera*, *Xylocopa* et *Anthophora* il est démontré une sécrétion de graisse ou de cire entre les ségments de l'abdomen.

En 1907, Adlerz a publié ses observations très précieuses sur les Euméniens solitaires, où il finit par quelques réflexions sur les différentes méthodes de construction. Ce traité offre d'autant plus d'intérêt, que c'est le seul de cet auteur traitant ce sujet. C'est même la seule contribution à ce sujet, donnée par le cercle de savants de la France, des Etats-Unis et de la Scandinavie vers la fin du dernier siècle, dont les noms les plus éminents sont Ferton, Peckham et Adlerz. On ne peut que regretter profondément qu'Adlerz ne l'ait pas trouvé utile de réunir ses expériences énormes sur la nidification. La répartition d'Adlerz ne comporte que la nidification des Euméniens; il distingue trois groupes principaux: les nidificateurs du bois, de la terre et ceux qui construisent des cellules maçonnées. Le dernier groupe, identique à celui aux nids libres de Verhoeff, est considéré comme la phase supérieure d'évolution; on y trouve *Eumenes* et *Odynerus* (*Anchistrocerus*) *oviventris*.

Anchistrocerus antilope et la plupart des espèces du sous-genre *Hoplopus* sont comptées parmi les nidificateurs de la terre.

Les autres espèces, y compris les habitants des roseaux des toits et des tiges creuses, appartiennent aux nidificateurs du bois. Quelques-unes de ces espèces sont considérées comme nidifiant tantôt dans le bois, tantôt dans la terre. Cette question se présente donc à lui; quel type est le plus primitif? Il y a trois possibilités à discuter:

1. Le primitif, c'est de changer de méthode. L'idée que les nidificateurs du bois, aussi bien que les nidificateurs de la terre proviennent d'une phase indifférente, où toutes sortes de cavités ont été employées, cette idée peut sans doute trouver un appui par des réflexions purement théoriques, mais elle ne peut pas être prise en considération, comme aucun fait ne le prouve.

2. Comme à la nidification tous les Euméniens se servent d'argile de différentes manières, il est convenable de supposer qu'il est question d'un souvenir du temps où les ancêtres de ces animaux nidifiaient dans l'argile, autrement dit: que les nidificateurs de la terre sont les primitifs parmi les Euméniens.

3. Néanmoins, Adlerz adopte l'opinion que les nidificateurs du bois sont les primitifs, et son motif est que chez les nidificateurs de la terre on trouve parfois des nids à chambres alignées. Car on ne peut guère s'imaginer que le nid aux chambres alignées a paru ailleurs que dans des tiges, et par conséquent, lorsque nous trouvons que par ex. *Hoplopus* construit dans beaucoup de cas des cellules alignées, cela doit être un héritage d'ancêtres nidifiant dans des tiges. La répartition de chambres vides est aussi considéré comme indiquant la même chose.

Malyshev publia pour la première fois (1911) ses opinions sur le classement de nids dans un traité sur la biologie des espèces d'*Odynerus*. Ce classement ayant été élargi et plus précisé plus tard je ne m'y arrêterai pas ici, je veux seulement mentionner que tout en gardant l'essentiel de la nomenclature de Verhoeff, il cherche à dé-

montrer le développement par le pouvoir augmenté du nidificateur à traiter les matières.

Gutbier (1916) est le premier qui indique que les nids aux parois spéciales se trouvent toujours aux endroits, où elles doivent avoir une importance comme protection contre l'humidité, surtout dans les couches superficielles de la terre. Ces parois spéciales sont donc appelées des "parois de protection", et leur développement a été nécessaire pour que le nid ait pu être aménagé dans les couches superficielles au lieu de dans les couches inférieures. D'ici l'évolution continue, toujours avec un développement ultérieur des parois de protection, aux nids dans des fentes et enfin aux nids libres hors des cavités, les nids isolés. Cela est appelé l'évolution progressive du nid. Le déménagement des espèces, ayant appris la construction de parois de protection, de la terre à un autre milieu, moins hygroscopique et plus compact (bois, tige, coquille) fut le commencement de la réduction successive des parois, rendues superflues par le milieu. C'est l'évolution rétrograde du nid.

Dans le classement de Gutbier les groupes — la division supérieure — correspondent aux phases de cette évolution, avec l'emploi de critères obtenus des phénomènes des fermetures, ledit "critérium de structure", tandis que la division subordonnée, les types, est exprimée par la répartition des cellules dans le nid, un "critérium d'architecture".

Il a été dirigé une critique très réprouvante contre les opinions de Malyshev, critique dont les motifs se cachent peut-être dans le texte russe, mais qui ne résultent pas du résumé français que j'ai dû me contenter de lire.

Dans le traité de Malyshev de 1917 la critique est repoussée avec beaucoup d'acuité, et contre le système de Gutbier il est dirigé une critique qui, à juger même d'après le résumé (dans ce cas aussi le traité est en russe), est tout à fait écrasante.

Pour éclaircir les problèmes concernant la cellule de l'abeille domestique, Armbruster donne une grande description de l'évolution de l'art de nidifier. L'auteur répartit les nids en nids creusés particuliers en ce que les parois de la cellule, sauf la fermeture, sont constituées par la matière, dans laquelle le nid est aménagé, et qu'ils sont formés exclusivement avec l'éloignement de matières du nid, et en nids construits, où les parois de cellule sont maçonnées de matières apportées dans le nid par l'abeille. Dans la description suivante il est montré, comment les deux types et les formes intermédiaires sont répartis parmi les nidificateurs.

Comme le but, aussi bien que le résultat, est plutôt de trouver les lignes d'évolution depuis les formes solitaires jusqu'aux formes sociales, je le trouve inutile de rapporter ici ce travail plus en détails.

Nous venons maintenant au classement de Malyshev, comme il a été donné dans son dernier travail de 1933. On doit l'étudier avec une attention spéciale, car ce classement a fait ses preuves par la longue suite de recherches spéciales, dont Malyshev a enrichi la littérature de la biologie d'Hyménoptères (voir par ex. le traité sur *Lithurgus* 1930). Si l'on veut classer les nids des Hyménoptères de sorte que ce classement exprime l'évolution de phases inférieures à des phases supérieures, on ne peut pas se contenter d'employer comme base de division des caractères morphologiques extérieurs, mais on doit se servir de caractères, exprimant directement le degré d'évolution. Suivant Malyshev, les nids peuvent être regardés comme la résultante de deux forces, s'influençant réciproquement: la puissance de nidifier qui est active et productive et la base qui est passive ou qui a un effet négatif. En se basant sur ce principe biologique, la puissance de nidifier ou la manière de nidifier, il sera possible de former un classement satisfaisant, dont les classes principales sont basées sur la manière de nidifier. Dans les différents

groupes les nids seront produits par l'effet des deux forces mentionnées, la puissance de nidifier et la résistance passive de la base, et les deux facteurs ont une influence fort variée sur le résultat. Dans les nids où la base est dominante, on doit supposer que la puissance de nidifier est faible, la manière de nidifier simple et le degré d'évolution inférieur (comme exemple est mentionné le nid de *Calicurgus hyalinatus*). Inversement, chez les Hyménoptères sociaux les cellules sont presque indépendantes de la base.

De ce qui a été dit ici, on comprend que la séparation principale sera entre les nids libres (anodaux) et les nids non libres (odaux). C'est là le critérium principal suivant la forme du travail. Les subdivisions du premier ordre sont obtenues en regardant la voie du travail, c.-à-d. la voie par laquelle la cellule est en communication avec les entourages.

Les nids odaux sont de cette manière répartis en ces groupes:

Autodaux: un seul conduit à chaque cellule, c.-à-d. monocellulaires. Sous-types: Allocoeles, dans des cavités trouvées, autocoèles creusés par l'insecte.

Hétérodaux: un conduit commun principal, chaque cellule un conduit latéral, c.-à-d. nid branché. Sous-types: branchés d'en haut, stationnaires, branchés d'en bas et dispersés.

Allodaux: un conduit commun principal, aucun conduit latéral, c.-à-d. nid aux chambres alignées. Sous-types: endostechal, matières de fermeture obtenues du nid même, et ectostechal, les matières de fermeture cherchées ailleurs.

Synodaux: un ou plusieurs conduits communs aboutissent, avant de communiquer avec les cellules, dans une cavité, commune à toutes les embouchures de cellules, ledit nid de chambre. Suivant l'orientation on distingue des nids horizontaux et verticaux.

Hétéroallogaux: nids branchés aux chambres alignées sont considérés comme une subdivision des nids allodaux et ont les mêmes sous-types.

Les nids libres (anodaux) sont répartis de la même manière:

Successifs: la base est construite au fur et à mesure que les cellules sont formées. Sous-types: nids de pelote linéaires et nids d'un aspect comme un "gâteau": faux nids de gâteau.

Nids de gâteau: plusieurs cellules sont construites en même temps. Sous-types suivant la nature des matières: nids de base formés des matières entourantes, nids de sécrétion (par ex. *Apis*) et nids de matières recueillies, où les matières sont cherchées ailleurs (par ex. *Vespa*).

4. Critique des classements antérieurs.

Au commencement (p. 303) il fut souligné que les habitudes des insectes pouvaient en général être regardées comme des instincts, c.-à-d. des réflexes innés compliqués.

— En outre que les lois d'après lesquelles on doit poser un classement des instincts, doivent être les mêmes qu'emploient les morphologistes, puisque les instincts doivent se tenir comme les caractères morphologiques, et quant à leurs variations et quant à leurs lois de l'hérédité.

Par l'expérience de bien des années les morphologistes sont parvenus à distinguer ce qui est essentiel et ce qui ne l'est pas dans les caractères de la structure des animaux, ce qui a permis la formation d'un système qu'on suppose naturel; en d'autres mots, qui exprime la voie de l'évolution.

Dans ce système naturel les facteurs biologiques — les habitudes des animaux — doivent entrer tout à fait comme les facteurs morphologiques.

Si nos connaissances biologiques sur les animaux

étaient aussi amples que nos connaissances morphologiques, nous pourrions former, seulement à l'aide d'elles, un système qui, s'il existe vraiment un système naturel, devait être congruent à celui que les morphologistes ont formé sur la base de la structure des animaux.

La biologie comparée a ici une mission, rappelant en beaucoup l'étude de la systématique des formes larvaires: vérifier et, sur certains points, corriger le système existant, relativement complet, obtenu d'autres manières.

Il me semble qu'en soulignant que le nid est le résultat d'une fonction biologique, Malyshev a bien éclairci un des faits qui doivent former la base du classement des nids.

Mais il ne suffit pas de souligner ce qui doit être considéré comme la base de l'évolution; tout le système doit être construit en conformité de ce qui indique une évolution réelle des instincts.

Il faut aussi que le résultat s'accorde à un certain degré au système morphologique. Sans cette exigence, nous ne pouvons pas penser être parvenus à un classement exprimant le système naturel. C'est autre chose si, par le classement, on ne cherche qu'à avoir un aperçu pratique des phénomènes constatés; dans ce cas un système basé sur les faits extérieurs convient extrêmement; mais on éloigne en même temps la possibilité d'avoir une compréhension approfondie de l'enchaînement des phénomènes. —

Les habitudes des insectes nous montrent que quelques habitudes peuvent varier d'espèce en espèce, même d'individu en individu chez une même espèce, par ex. le nombre de chambres dans des nids à plusieurs chambres — trait qui montre d'ailleurs aussi une variation dans des nids construits par le même individu (voir par ex. *Trypoxylon figulus* L., partie III, p. 287). D'autres habitudes se tiennent constantes chez de grands groupes, par ex. l'emploi chez les abeilles de la nourriture végétale pour les larves.

A une pénétration plus grande dans le sujet qu'il n'est possible de l'entreprendre actuellement, il sera très avantageux de se servir de la constance des habitudes pour exprimer des unités systématiques; pour le moment il n'a été possible de réaliser ce principe que dans une étendue faible.

Si l'on parcourt la littérature du classement des nids en se rappelant les développements susmentionnés, on voit distinctement que même si c'était l'opinion de chaque auteur de former son système en sorte qu'il exprimât l'évolution de la nidification, aucun des systèmes cités, sauf celui de Malyshev, n'est basé sur de tels caractères qu'on en peut former un système naturel.

Le système le plus simple est celui de Schmiedeknecht, suivant lequel les nids sont répartis en deux groupes, les nids libres et tous les autres.

Waterhouse a déjà indiqué une répartition en trois groupes des nids, qui est pourtant plus apparente que réelle, puisque les cellules libres sont réparties en deux groupes suivant le cas où elles sont isolées ou reliées.

La répartition de Maindron au contraire a trois groupes réels et contient les éléments d'une répartition d'après les caractères essentiels; cependant, une interprétation réelle de l'évolution n'a guère été décisive, et la séparation déficiente des groupes se manifeste par le fait qu'*Odynerus tricolor* qui, d'après les définitions doit appartenir au troisième groupe, est placé, par Maindron lui-même, au deuxième groupe.

Dans le classement de Graber on entrevoit une répartition en quatre groupes des nids, répartition que Verhoeff a plus tard élaborée avec beaucoup de finesse. Ce système de quatre groupes qu'en effet on retrouve chez presque tous les auteurs depuis ce temps-là, est obtenu en séparant non seulement les nids supérieurs libres, mais aussi les nids inférieurs, les nids simples; sur ce dernier point, plusieurs des auteurs qui ont traité l'évolution des

nids en se basant sur la répartition de Verhoeff, n'ont pas suffisamment apprécié un petit avertissement sur la page 685 dans le traité de Verhoeff, disant qu'il existe des nids qui ne sont simples qu'apparemment et donc ce sont des nids simples secondaires. Bien que l'opinion en soit une autre, l'expression aurait dû avertir ceux qui mentionnent, comme le type d'un nid simple, le nid d'*Osmia papaveris*, abeille qui appartient aux Hyménoptères les mieux organisés qu'on connaisse.

Le grand avantage du système de Verhoeff, c'est la clarté, les groupes sont bien distincts, du premier coup d'œil on pourra placer chaque nid à un groupe; c'est avant tout une répartition pratique, dont la terminologie a réussi tellement que les termes: nid aux chambres alignées et nid branché appartiennent au langage courant — du moins chez les biologistes d'Hyménoptères.

Mais si l'on a réussi à fixer les extrémités de l'évolution (nids simples et nids libres), le milieu fait encore défaut; car ce sont de pures conjectures, lorsqu'on maintient que le nid aux chambres alignées est plus primitif que le nid branché. Le principe architectonique, bien que très pratique, ne peut conduire à une répartition naturelle, en tout cas non sans introduction d'autres éléments.

Ce qui a été dit sur le système de Verhoeff, peut aussi, sans guère de modifications, être dit de ceux de von Buttel-Reepen et de Friese, ceux-ci étant construits dans les grandes lignes sur le principe architectonique.

Le système d'Adlerz correspond à peu près complètement à celui de Maindron: il comprend que le principe architectonique est secondaire, et il démontre que les nidificateurs du bois sont plus primitifs que ceux de la terre, mais il ne réalise pas son système jusqu'au fond.

Il ne vaut guère la peine de démontrer les absurdités du système de Gutbier, une partie de celles-ci ayant été repoussées par Malyshev.

Même si Armbruster est très bien fondé lorsqu'il

souligne l'importance des éléments construits, il est à peine possible de former, avec les définitions données du nid creusé et du nid construit, une répartition satisfaisante pour les nids solitaires.

Maintenant il ne reste que le classement de Malyshev. Dans celui-ci l'auteur a formé, par une série de réflexions, un système correspondant entièrement au principe architectonique ordinaire, seulement les nids branchés sont supposés plus primitifs que les nids aux chambres alignées. On peut dire que ce système fut inventé par Graber, éclairci par Verhoeff et motivé au fond par Malyshev. Mais Malyshev a fait encore plus, il remplit les groupes de sous-groupes, basés sur des caractères du plus grand intérêt, il rendit le système bien plus riche et commode; mais, ce n'est pas un système naturel pour cette simple raison qu'à sa mise en place dans le système morphologique on n'aura pas une idée de l'évolution du nid, à cet égard il échoue de la même manière que Verhoeff et plusieurs autres.

5. Le classement employé dans ce travail.

... il n'est pas douteux qu'on peut aussi bien "déterminer" un être par ses mœurs, son industrie, souvent par les parasites qui en dépendent, que par son aspect externe.

L. Berland.

J'ai en partie rendu compte des types de nids biologiques, que je l'ai trouvé utile à employer, dans les quatre premières parties, déjà parues, de cet ouvrage.

Dans ce qui suit je vais rendre compte de leur relation au sens phylogénétique et de leur présence dans les groupes.

Cette répartition de types de nids ne prétend pas de contenir de nouveaux éléments; le principe en est en réalité le même qu'on trouve par fragments chez plusieurs des auteurs précédents, surtout comme il a été donné par

Maindron et par Adlerz. Mais la réalisation consécutive des types simples chez tous les aculéates est nouvelle, que je sache.

Tout en bas se trouvent les formes qui ne construisent point de nid; ces larves vivent en ectoparasite sur l'hôte. Dans ce groupe la paralysation donne les sous-caractères et on pourra former trois groupes: un premier où il n'y a pas de paralysation, un second, où la paralysie ne dure que pendant la ponte, et un troisième où la paralysie est permanente; dans ce cas le séjour de l'hôte sert de nid. Dans ce groupe, duquel nous avons partout supposé qu'il représente un degré primitif, la proie, servant de nourriture pour le couvain de l'Hyménoptère, est appelée l'hôte, de cette manière il est souligné que nous avons affaire à un pur parasitisme.

Chez le reste l'hôte est appelé la nourriture, et ici c'est le caractère que la nourriture est transportée à un nid, où elle sert de nourriture pour le couvain de l'Hyménoptère. J'ai réparti ces types de nids en trois groupes; dans le premier, le nid est construit dans des cavités fortuites de toutes sortes, conduits de Coléoptères dans du bois, coquilles d'escargots vides, tiges sèches ou dans des nids d'autres Hyménoptères.

Dans ce groupe se trouvent aussi les nids, construits dans des tiges de Rubus et d'autres plantes à moelle molle, où un seul conduit est formé, et qui est divisé d'après le système de ligne de Verhoeff.

Les nids du premier type ne contiennent d'éléments construits ou maçonnés que la fermeture.

D'après la fermeture on distingue les nids homoclosoirs du premier type, où la fermeture est formée de la même matière que les matières du nid, et les nids hétéroclosoirs, où elle est de matières différentes.

Dans le second type de nid, celui-ci est creusé par l'insecte-mère. Dans ce groupe j'ai placé et les nids qui sont creusés dans la terre et ceux qui sont rongés comme

des conduits dans du bois; la plupart des espèces rongant le bois ont probablement vécu autrefois dans du bois pourri, où elles ont travaillé avec une technique, correspondant à celle qui est employée au creusement dans la terre. Chez la plupart des nidificateurs du bois, qui rongent leurs conduits, les tibias de derrière sont employés pour éloigner la poussière, conformément à l'emploi des tibias de derrière chez les nidificateurs de la terre.

Il est bien possible que les savants, ayant plus de connaissances sur des genres comme *Crabro* et *Pemphredon*, trouvent qu'il faut distinguer ces deux formes de second type de nid; néanmoins je les traiterai à la fois dans ce travail et je ne pense pas que l'on commette de cette manière une faute très grave.

Le troisième type de nid est le supérieur des Hyménoptères solitaires; il se distingue par le fait que la partie du nid, où se trouvent la nourriture et le couvain, est entourée de parois, construites par l'insecte-mère, c.-à-d. composée d'une ou de plusieurs cellules. Ce type se subdivise suivant le cas où les cellules se trouvent cachées dans une cavité ou sont placées libres sur une base.

A. — Aucun nid. La larve ectoparasite sur l'hôte.

1. Aucune paralysie (on ne la connaît pas avec certitude).
2. Paralysie seulement pendant la ponte, l'hôte errant librement depuis.
3. Paralysie permanente; l'hôte reste à l'endroit abrité, où il a vécu, et où la paralysation et la ponte ont lieu.

B. — L'hôte qui pour ce groupe est appelé la nourriture, est transporté à un nid, où il est dévoré par la larve, parue de l'œuf que la mère a pondu dans le nid.

Type de nid I: Le nid est aménagé dans des cavités trouvées de toutes sortes, conduits de Coléoptères dans du bois, coquilles d'escargots vides, tiges sèches ou nids d'autres Hyménoptères; ici aussi les espèces vivant dans les tiges de Rubus, etc., où la moelle est seulement enlevée pour produire la cavité. Les nids ne contiennent d'éléments construits ou maçonnés que la fermeture.

- a) Nids homoclosoirs du premier type: fermetures de la même matière que les matières du nid.
- b) Nids hétéroclosoirs: fermetures de matières différentes.

Type de nid II: Le nid est construit par l'Hyménoptère-mère.

- a) Nid creusé dans la terre.
- b) Nid rongé dans du bois.

Type de nid III: La partie du nid, où se trouvent la nourriture et le couvain, a des parois, construites par l'Hyménoptère-mère; une ou plusieurs cellules.

- a) Cellule cachée dans une cavité.
- b) Cellule libre sur une base.

6. Evolution du nid.

Nos connaissances actuelles sur la grande systématique des Hyménoptères ne sont pas encore assez consolidées pour nous permettre un classement certain, phylogénétiquement juste des aculéates. Les familles à prendre en considération comme des nidificateurs solitaires sont:

Bethylidae,
Scoliidae,
Psammocharidae,
Vespidae,
Sphegidae,
Apidae.

Ces groupes sont rapprochés par les différents auteurs de beaucoup de manières différentes. Quelques auteurs

séparent les Béthylides des aculéates et les placent parmi les Proctotrupides; les autres sont répartis en deux groupes, l'un comprenant les Scoliidés (et *Thynnidae*, *Mutillidae* et les fourmis) et toutes les abeilles, qui se divisent en une série de familles (6); l'autre comprenant les Sphégides (3 familles) et les Psammocharides dans une superfamille, les Vespides avec deux familles dans une autre superfamille (Börner 1919).

Une répartition toute différente est due à Ashmead et employée par ex. par Imms (1925): les aculéates, qui par les Proctotrupides se trouvent rapprochés des Ichneumons, sont divisés en quatre superfamilles: *Vespoidea*, comprenant les Béthylides, les Scoliidés, les Psammocharides et les Vespides, *Sphecoidea* et *Apoidea*; divisés en un grand nombre de familles, et enfin *Formicoidea*. La répartition d'aculéates en familles a été fort critiquée par des hyménoptérologues allemands (Kohl, Handlirsch et Ducke).

La répartition d'Ashmead servira de base pour l'aperçu suivant, comme elle a servi aussi dans les parties précédentes de l'ouvrage.

Bethylidae.

Chez cette famille nous trouvons les conditions les plus primitives. Chez la sous-famille *Dryiniinae* on ne connaît que des formes purement ectoparasites, les larves vivant dans des sortes de vésicules sur des Homoptères errant librement. Pendant la ponte, l'hôte est maintenu avec les pinces étranges des pattes de devant. Ils ne construisent jamais un nid, et un transport de l'hôte n'a pas lieu; on ne sait pas si l'hôte est paralysé.

Chez la sous-famille *Bethylinae* on trouve une amélioration distincte de la protection de l'hôte et de la larve du parasite. Les *Mesitiini* sont de purs ectoparasites sur des Orthoptères, tandis que les quatre autres groupes de genres protègent le couvain de différentes manières:

Les *Pristocerini* et les *Sclerodermini* emploient typique-

ment des larves de Coléoptères, vivant dans des lieux abrités, dans des galles, etc., qui servent donc en quelque sorte de nid. L'hôte est paralysé, mais il n'y a qu'un seul observateur ayant signalé un transport de la proie (Hamm 1922). Les insectes adultes prennent de la nourriture animale.

Les larves des *Bethylini* sont ectoparasites de chenilles, paralysées avant la ponte. Plusieurs œufs sont placés sur chaque proie. La nourriture des adultes est végétale. Dans ce groupe on trouve les premières phases du nid, qui, chez les groupes supérieurs est désigné comme le nid du premier type, construit dans des cavités fortuites. Les cavités employées étant des tiges de plante creuses, et comme il est placé plusieurs larves dans chaque cavité, le nid aura le caractère d'un nid à chambres alignées; pourtant les fermetures font défaut et il est pondu plusieurs œufs sur chaque chenille. Il me faut souligner que nous avons ici une réalisation du type que Graber considérait comme le point de départ hypothétique de la nidification, ce qui fut fort critiqué — on peut même dire bafoué par Verhoeff.

Les larves des *Epyrini* vivent comme ectoparasites de larves de Coléoptères. Chez les espèces les plus spécialisées, comme par ex. l'*Epyris* observé par Williams (1918), il y a un transport de la proie, une larve de Ténébrionide, qui est, comme chez tous les *Epyrini*, paralysée et transportée à un endroit convenable, où l'Hyménoptère creuse dans le sable un nid à une chambre, y place la nourriture et pond un œuf — seulement un — pour enfin fermer le nid. Nous avons ici l'exemple typique d'un nid du type appelé dans cet ouvrage no. II — le nid creusé par l'insecte même.

Scoliidae.

Chez cette famille, avec qui est comptée la famille très proche au point de vue biologique *Thynnidae*, on trouve un type biologique qu'il est facile de dériver de celui que nous avons décrit chez les *Pristocerini* et les *Sclerodermini*.

Les proies sont des larves de Coléoptères vivant dans des lieux abrités, où l'Hyménoptère les cherche; tandis que les sous-familles de *Bethylidae* mentionnées prennent des larves de Coléoptères dans des galles, du bois et des endroits semblables, les *Scoliidae* emploient surtout des larves de Scarabées, vivant dans la terre. Chez quelques espèces on constate le phénomène que l'endroit du conduit de la larve de Coléoptère, où celle-ci est paralysée et munie d'un œuf, est élargi à une chambre.

Psammocharidae.

Chez ce groupe nous trouvons un développement essentiellement plus riche de la nidification. Un petit nombre d'espèces n'ont pas de nids proprement dits, en ce qu'elles emploient, comme les groupes de *Bethylidae* et de *Scoliidae* justement mentionnés, l'endroit de séjour de l'hôte comme "nid". Les espèces de *Homonotus* par ex. emploient des araignées, nidifiant dans les brins d'herbe, comme *Cheiracanthium*. La paralysie ne dure que peu de temps, et la larve vit entièrement comme ectoparasite.*) Chez d'autres, se servant des terriers des araignées habitant la terre, la paralysie dure jusqu'à ce que l'araignée soit dévorée.

Les genres principaux, *Psammochares* et *Priocnemis* et leurs parents les plus proches, construisent typiquement des nids à une chambre dans le sable après avoir captivé la proie. Il y a pourtant beaucoup de variations. Beaucoup d'espèces sont plus ou moins enclines à se servir de nids, abandonnés par d'autres espèces, ou bien à se servir des conduits dans le nid d'un Sphegide, en se contentant d'y creuser une chambre. Deux fois seulement on a trouvé des nids à plusieurs chambres, et dans tous

*) Depuis l'apparition de la première partie de ce travail, nos connaissances sur la biologie de *Homonotus* ont été augmentées considérablement par un ouvrage très intéressant de Kunio Iwata (1932).

les deux cas il peut s'agir d'un nid à plusieurs chambres abandonné, qui a été employé.*) Une seule espèce (*Ps. plumbeus* F.) se distingue en creusant partiellement le nid avant la capture de la proie.

Tandis que les genres principaux des Psammocharides n'emploient que par exception les nids du type I, ceci paraît être le type fondamental chez la sous-famille *Macromerina*, dont on connaît très bien le genre *Deuteragenia*. Les nids sont construits dans des cavités de toutes sortes, qui sont, dans le cas où elles sont assez grandes, subdivisées en plusieurs chambres, et de cette manière il y aura un nid aux chambres alignées. Les fermetures sont de brindilles et d'autres matières se trouvant là, et le nid est donc un nid aux chambres alignées avec des fermetures homoclosoires.

Enfin chez un autre genre de *Macromerina*, *Pseudagenia*, nous trouvons des cellules libres, maçonnées en argile dans un endroit abrité, par ex. sous une pierre; on dit que *Macromeris* construit des cellules libres en matières végétales (Haupt 1927). Ce type de nid se trouve absolument isolé chez ce groupe de genres, et on n'en connaît pas de phases préalables; mais on doit se souvenir que les Macromerines ont leur répartition essentielle dans les tropiques, et qu'on ne connaît qu'un très petit nombre d'espèces au point de vue biologique, et il est donc à espérer que des observations futures pourront éclaircir le développement de ce type de nid supérieur.

Les Psammocharides comprennent donc des représentants de presque tous les types biologiques connus, à savoir: (Cf. le tableau ci-dessus).

- A. 2.
- A. 3.
- B. I. a.
- B. II.
- B. III. (a—) b.

*) cf. Adlerz (1903 p. 36–37) et partie I p. 26–27.

Sans doute, c'est un trait primitif que nous trouvons chez un seul groupe une telle richesse de types peu fixes.

Vespidae.

Les six sous-familles, venant en considération ici, sont:

1. *Gayellinae* (biologie encore inconnue).

2. *Euparaginae*. Dans la littérature on ne trouve qu'une seule observation sur une espèce de cette sous-famille, à savoir l'étude de F. X. Williams sur *Euparagia scutellaris* Cress.

Après la publication de la seconde partie de mon ouvrage, le docteur Williams a eu la bonté de m'envoyer son traité, qui m'était inconnu auparavant. On en voit que le nid est construit dans un sol dur et se compose d'une ou de plusieurs chambres; le conduit est court et l'embouchure formée comme un tube libre, un peu courbé. Une telle formation, qu'on retrouve comme un phénomène de convergence chez un grand nombre d'autres Hyménoptères nidifiants, est appelée dans mon travail une manche. Des larves de Charançons constituent la nourriture. Il ne résulte pas du texte, si les parois des chambres comprennent des parties construites.

3. *Masaridinae*. La nourriture de ce groupe consiste en pollen; les nids maçonnés sont toujours libres, ou bien dans des cavités creusées dans la terre (et dans ce cas le plus souvent avec une manche en saillie) ou bien tout à fait libres sur des branches, etc. Chez quelques espèces toute la nourriture est apportée à la fois et formée en un gâteau (approvisionnement total), chez d'autres la nourriture est apportée peu à peu, pendant que la larve agrandit (approvisionnement progressif); cette dernière méthode doit être considérée comme une bonne preuve que nous avons affaire à une espèce supérieure.

4. *Raphiglossinae*. Les nids sont construits dans des tiges ou dans du bois, il y a une chambre ou plusieurs

chambres alignées avec des fermetures de brindilles homoclosoires.

5. *Zethinae* comprend des formes, dont le nid peut être considéré comme un développement ultérieur de celui des *Raphiglossinae*. Dans les nids les plus simples, qui sont des nids aux chambres alignées dans des conduits de Coléoptères en bois, les fermetures sont constituées de feuilles pressées, chez d'autres espèces les feuilles sont mâchées et agglutinées. De matières pareilles quelques espèces construisent des nids entièrement libres, tandis que d'autres espèces encore se servent d'argile pour les nids libres. Des nids libres construits de matières végétales mâchées une ligne d'évolution conduit sans doute aux nids de *Vespa*. Dans cet ordre d'idées il y a lieu de rappeler l'observation de Ferton que l'œuf chez *Raphiglossa zethoides* Sauss. est suspendu de la même manière que chez *Vespa crabro* (Ferton 1911 p. 385 – 386).

6. *Eumeninae*. Tandis que les autres sous-familles ne contiennent qu'un petit nombre (14 – 200) d'espèces peu connues au point de vue biologique, il y a environ 2000 espèces de cette sous-famille, réparties dans toutes les régions, et un très grand nombre en sont très bien connues. Il y a donc une probabilité que nous avons ici un groupe, où nous pourrions plus facilement que dans les précédents reconnaître le développement du nid, puisqu'il est ici formé de beaucoup de manières intéressantes. Plusieurs des auteurs, s'étant occupés du classement et du développement du nid, ont aussi pris leur point de départ de l'étude des Euméniens (Maindron, Adlerz, en partie Verhoeff et Malyshev).

Nous allons d'abord examiner les phénomènes chez le genre principal *Odynerus*, qui comprend plus de la moitié de toutes les espèces. Il est naturel à la description de leurs habitudes de suivre la répartition en sous-genres, employée par la plupart des systématisateurs, mais comme une grande partie des biologistes n'indiquent pas le sous-

genre auquel appartient l'espèce observée, tous les nids connus n'ont pas été pris en considération dans ce qui suit. Dans l'aperçu suivant j'ai aussi exclu toutes les observations isolées, concernant des espèces appartenant aux sous-genres tropicaux comme par ex. *Pachodynerus* et *Stenodynerus*.

Le type de nid le plus fréquent est no. I, les nids dans des tiges, des conduits de Coléoptères en bois, dans des coquilles d'escargot et d'autres cavités "fortuites". Les fermetures sont typiquement hétéroclosoires. Je suis persuadé que tous les nids qu'on trouve chez *Odynerus* peuvent être déduits du type I, et j'espère le prouver dans ce qui suit. La preuve peut être donnée d'une manière double: on peut démontrer 1) que tous les types de nids sont à déduire du type I et 2) que les nids de ce type font voir des traits particulièrement primitifs. Je veux commencer par 2).

Chez deux sous-genres, *Symmorphus* et *Microdynerus*, nous ne trouvons que des nids du type I. Comme toutes les autres espèces, les espèces de ces genres se servent de matières hétéroclosoires, ordinairement de l'argile. Mais chez trois espèces de *Symmorphus* on a trouvé que la fermeture extérieure fut munie, du côté extérieur, d'une couche de petits éclats de bois rongés, ce qui, comme il a été démontré dans la seconde partie de ce travail (p. 96 — 98), doit être expliqué comme une fermeture homoclosoire, rudimentaire. A vrai dire, la fermeture homoclosoire n'est pas forcément un signe de primitivité, mais chez un groupe, où les fermetures hétéroclosoires sont le normal, et dont on a dans d'autres familles des groupes parallèles, se servant dans une large mesure de matières homoclosoires (*Raphiglossinae* et *Zethinae*), un tel trait porte bien à croire, que nous avons affaire à des formes plus proches de la forme primitive que les autres groupes d'espèces du genre.

Pendant l'élaboration de cette partie j'ai reçu un ou-

vrage extrêmement intéressant de la part de M. Octave Piel: Biologie de *Pareumenes quadrispinosus* Saussure (Notes d'Entomologie Chinoise II. p. 105 – 139. 1935).

Pareumenes, dont la biologie a été jusqu'ici inconnue, "perce le bois. Il refuse toute tige déjà ouverte et choisit l'entre-nœud d'un bambou pour y pratiquer un orifice. Par cet orifice, trop petit pour lui livrer passage, il jette pêle-mêle un approvisionnement de chenilles, colle un œuf dans le bambou, tout près de l'entrée, et bouche le nid avec un tampon composé uniquement de matières végétales".

Donc il est à présumer que *Pareumenes* forme au point de vue biologique un point de départ commun aux Zethines et aux Euméniens et il confirme les considérations ci-dessus formées. Le fait que l'approvisionnement est entrepris avant la ponte, contrairement à ce qui est connu chez tous les autres Euméniens connus, indique qu'il est un type primitif.

Dans cette connexion il est remarquable de voir combien le nid est uniforme chez le genre *Symmorphus*; si *Odynerus* est monophylétique, ce qui est hors de doute, on pourra, si les types sont bien choisis, démontrer que les nids de toutes les autres espèces peuvent être déduits du type de nid I.

Chez *Microdynerus* aussi nous trouvons toujours ce type, seulement chez *O. (M.) punctizona* Ferton il y a un peu de doute, puisqu'on ne l'a pas vu former le nid (voir Ferton 1914 p. 113).

Les espèces de *Lionotus* nidifient dans l'essentiel comme *Symmorphus*, *O. blancharianus* paraît seulement former une exception; probablement on pourra en dire ce qui sera dit plus loin des espèces de *Hoplopus*, à qui il doit ressembler au point de vue biologique. *O. (L.) parvula* Lep. forme peut-être aussi une exception de ce qui est la règle chez *Lionotus*.

Le sous-genre *Anchistrocerus* nous montre toutes les

formes intermédiaires entre les types de nid nos. I et III. De nids comme par ex. les nids aux chambres alignées typiques d'*O. trifasciatus* et d'*O. parietum* dans des rochers et des tiges une ligne d'évolution conduit au nid libre sur des pierres d'*O. oviventris*, et on peut en suivre chaque étape. Car une espèce comme par ex. *O. parietum* nidifie non seulement dans les tiges, mais aussi dans les nids abandonnés d'autres Hyménoptères dans des trous et des fentes. A ces endroits il arrive souvent qu'il trouve la place trop étroite pour y construire et une fermeture intérieure et une fermeture extérieure, alors il place seulement l'œuf et le couvain, en l'espèce, dans une fente entre deux pierres*), puis la fente est fermée avec une couche d'argile, une fermeture.

Un nid de ce type, comme on l'a souvent trouvé et chez *parietum* et chez d'autres espèces, doit encore sans hésitation être compté au type I. Mais si on s'imagine que les parois naturelles, délimitant la fente, forment entre elles un angle de plus en plus grand, l'Hyménoptère doit pour adapter le couvercle l'agrandir et le courber. Si la base est formée par trois parois, perpendiculaires entre elles, il dépend d'un jugement, si on veut appeler le nid un nid libre; si la paroi est courbée tant qu'il est possible de construire une autre cellule dans la fente entre la première cellule et la base, on aura un nid comme celui que nous trouvons chez *O. oviventris*, qui, dans tous les cas que j'ai examinés, commence la première cellule dans une fente ou sur une "marche" de la pierre, qui sert de base, et continue, toujours en utilisant les fentes entre les cellules et la base (partie II p. 141—152).

Les espèces de *Hoplopus* creusent, avec une seule exception, leurs nids elles-mêmes et les terminent généralement par une manche. Il est donc naturel de les compter

*) Je pense pourtant que l'endroit, où l'œuf doit être suspendu, est maçonné le premier; une observation directe (qui exige vraiment une bonne fortune) n'a pas été faite, que je sache.

au type II, et la question se pose, si, dans leur nidification, il y a des phénomènes indiquant la descendance de formes ayant construit des nids du type I. Adlerz y a déjà répondu dans ses réflexions sur le problème, si les habitants du bois ou les habitants de la terre sont les plus primitifs. Les types nos. I et II, employés ici, sont presque analogues aux deux groupes d'Adlerz en ce qui concerne les Euméniens. Le raisonnement, à l'aide duquel Adlerz démontre que les habitants du bois (type I) sont les plus primitifs, à savoir: qu'il y a chez les espèces de *Hoplopus* des nids du principe de ligne, qu'on ne trouve typiquement que chez les habitants du bois, c'est décisif selon moi, et n'est point du tout affecté par les noms différents, dont je préfère désigner les subdivisions.

Mais outre la raison que je trouve décisive en elle-même, on peut nommer d'autres choses. Non seulement on trouve dans plusieurs cas que le nid est un nid aux chambres alignées (2 cas sur 13 chez *O. reniformis*), mais quand l'embranchement est assez distinct j'ai toujours trouvé que la chambre au fond était la plus vieille; le nid est ce qu'on appelle ordinairement un nid branché d'en bas*) (Malyshev). Partout où l'on trouve ce type, il paraît qu'on peut en expliquer l'apparition ainsi: les chambres d'un nid aux chambres alignées sont tournées du côté, tandis que les formes, appartenant typiquement au type II, construisent toujours des nids branchés d'en haut.

Mais les nids de *Hoplopus* sont peut-être encore plus compliqués; car il existe une espèce de *Hoplopus*, *O. laevipes* Schuck., qui maçonne dans des tiges des cellules libres, l'une placée derrière l'autre comme des dés à coudre. Le type de nid est III a, mais on s'explique sans difficulté l'apparition ainsi: les fermetures d'argile typiques des Euméniens qui sont un peu courbées, avec la face concave

*) Ce travail, troisième partie, fig. 1 (p. 271) montre la différence entre un nid branché d'en bas (a) et un nid branché d'en haut (b).

ournée au dehors, sont ici prolongées un peu au-dessus de la chambre suivante. Si, au commencement du printemps, on examine un mur d'argile, où l'une des autres espèces de *Hoplopus* nidifie, on trouvera au pied du mur un grand nombre de cocons, détachés et tombés par terre dans le courant de l'hiver. Ce qui est étrange, c'est que ce qu'on trouve n'est pas, sauf à des exceptions rares, le cocon même, mais une petite cruche d'argile. Cette cruche, où se trouve le cocon, est cylindrique, au fond arrondie, et fermée à l'avant d'un couvercle. Les parois de la cruche ont une épaisseur de un millimètre environ. En prenant une coupe transversale d'un nid, perpendiculairement à la chambre, on verra, si la coupe a réussi, que l'argile près de la chambre diffère un peu du reste de l'argile. Il est hors de doute que les parois de chambre dans les nids de *Hoplopus* sont traitées d'une manière qui les rend particulièrement résistantes*). Cela porte à croire que les cruches d'argile correspondent aux dés à coudre de *laevipes*, et que ceux-ci seulement chez ces habitants d'argile sont bien liés à l'argile entourante. Cela s'accorde apparemment très bien: type I dans des tiges — III a dans des tiges — III a dans la terre. Une observation de cette année (1935) confirmant cette supposition sera publiée ailleurs. On en aura aussi un fort appui par l'observation d'Iseley (1913) que *O. hildalgi* Sauss. maçonne les parois de la chambre.

En ce qui concerne les autres genres d'Euméniens, il n'y a pas lieu de se perdre en détails. Au point de vue morphologique *Rhynchium* (*Rhygchium*) Spin. est très proche d'*Odynerus*, et nous en trouvons des nids, correspondant entièrement aux types susmentionnés. Il vaut mentionner une seule exception, *R. anceps* Gribodo, observé par Roubaud (1916). Les nids sont construits dans des murs d'argile comme ceux de *Hoplopus* et sont munis

*) voir pl. IV et V.

d'une longue manche fortement courbée, derrière laquelle il y a une grande chambre ronde; dans celle-ci aboutissent les conduits proprement dits, au nombre de 4—8, chacun avec deux ou trois chambres alignées. Chez *R. tropicalis* Sauss. cette cavité fait défaut, et il n'y a que deux branches, chacune avec deux ou trois chambres alignées; chez cette espèce on a constaté l'approvisionnement progressif.

Chez *Synagris*, qui construit des nids libres à plusieurs cellules, plusieurs espèces emploient l'approvisionnement progressif, ou dans de certaines circonstances, ou à permanence, chez une espèce même en forme d'une pâte de larves mâchées (*S. cornuta* L. suivant Roubaud).

Tandis que tous les autres Euméniens préfèrent absolument l'argile, il paraît que le genre *Pterochilus* diffère à ce sujet, mais bien vrai on n'en connaît la biologie que d'une seule espèce, *Pt. chevrieranus* Sauss. Comment on doit interpréter les habitudes de cette espèce par rapport à celles des autres Euméniens, c'est une question qui a provoqué un désaccord parmi les deux auteurs, l'ayant observée (Ferton 1909 et Ahrens 1924). L'opinion d'Ahrens que c'est un nid primitif, opinion qui est appuyée aussi par le fait que le nid n'a jamais plus d'une chambre, signifierait que nous avons ici une forme primitive du type II qui n'a pas été développée chez les autres genres d'Euméniens.

Les espèces d'*Eumenes* construisent des cellules libres, ou bien plusieurs ensemble comme *Odynerus (Anchistrocerus) oviventris* ou bien des cellules rondes isolées. Dans les derniers cas au moins, toute la cellule est formée en argile, et la base ne constitue pas une paroi de la cellule.

Sphegidae.

Dans ce grand groupe les phénomènes sont plus variés que dans aucune autre superfamille, tant au point de vue morphologique que biologique. Et si la morphologie

ne peut arranger les genres nombreux dans des groupes incontestables, comment peut-on alors penser que la biologie réussirait à obtenir un résultat?

En vérité, je comprends que le petit nombre de renseignements que nous avons sur des faits, décisifs pour le classement systématique, avant tout le principe d'embranchement des nids, est trop faible pour qu'on puisse venir loin, même si les principes, formant la base de l'expérience, sont justes. Mais les résultats assez clairs et indubitables que donnaient les méthodes dans le cas des Euméniens, invitent à les essayer sur les Sphégiens.

Dans cette récapitulation, j'emploie, comme dans la troisième partie de cet ouvrage une répartition en groupes de genres (dans le sens de Kohl), qui pourtant pour plus de facilité sont appelés des sous-familles (partie III p. 260 - 262).

Déjà chez la première sous-famille, *Crabroninae* avec les genres *Crabro* et *Oxybelus*, nous trouvons de grandes difficultés à maintenir les deux types fondamentaux des nids (I et II), puisque nous les trouvons représentés tous les deux, et comme chez les Psammocharides, même chez une même espèce. Mais cela ne doit pas nécessairement dire autre chose que l'espèce en question est une étape en route de l'une phase à l'autre; mais cela produit la difficulté qu'il faut examiner lequel des types est le primitif, en d'autres termes la direction de l'évolution.

A propos de *Hoplopus*, j'ai mentionné comme une forte preuve de ce que leurs ascendants avaient vécu dans des nids dans des cavités fortuites, que parfois leurs nids étaient aménagés d'après le principe de ligne de Verhoeff, et qu'ils étaient d'ailleurs branchés d'en bas. Si on emploie une considération pareille sur les Crabronines, on verra que toutes les espèces, nidifiant dans la terre dans des nids creusés par elles-mêmes, ont un embranchement d'en haut; rien ne semble indiquer que ces nids ont évolué du type I.

Les espèces, employant le type I, diffèrent par contre essentiellement des Euméniens, chez qui on trouve ce type. Peu d'espèces nidifient d'après le principe de ligne; on trouve toutes les formes intermédiaires entre celles qui se rongent des conduits dans le bois et celles qui se servent des conduits d'autres insectes pour leurs nids; mais décisif pour la direction de l'évolution est cependant exclusivement l'embranchement d'en haut des nids creusés par les insectes-mêmes. C'est d'un grand intérêt que les fermetures sont presque toujours homoclosoires; mais il m'est impossible de déterminer, si cela montre que c'est là une habitude, primitivement caractéristique aux nidificateurs du type II et puis transmise au type I, ou si cela peut indiquer que les nids existants du type I sont particulièrement primitifs. Je pense pourtant que la première conclusion est juste, tout en me rendant compte que la dernière peut aussi bien être soutenue. Les espèces d'*Oxybelus* appartiennent entièrement au type II; ce n'est que chez *Crabro* que l'évolution mentionnée a lieu. Les détails nécessaires sont donnés dans la troisième partie de cet ouvrage (p. 263—273), ici je veux seulement mentionner que les sous-genres *Hoplocrabro*, *Thyreopus*, *Crossocerus* et une des espèces *Ceratoculus*, de même que *Entomognathus*, *Lindenius* et *Tracheliodes* creusent leurs nids, tandis que les autres plus ou moins ont pris l'habitude de se servir de cavités fortuites pour nids. En haut de cette évolution se trouve *Rhopalum*, qui construit des nids d'après le principe de ligne, et même, comme Verhoeff et I. C. Nielsen l'ont démontré, dans certains cas (lorsque la place le permet), tourne les chambres du côté, en sorte qu'il est créé un nid branché d'en bas. Il est donc à supposer que le développement de *Rhopalum* ait été:

II a — I a — II b.

Rhopalum emploie des fermetures homoclosoires, dont l'extérieure fait défaut, comme c'est le cas chez tant d'au-

tres *Crabro*. Seulement chez une espèce de *Ceratoculus* j'ai trouvé mentionné une fermeture hétéroclose.

Chez le genre principal de *Pisonini*, *Trypoxylon*, on ne trouve que des nids des types I et III, et nous avons sans doute ici un parallèle de l'évolution qui s'est passée chez *Anchistrocerus* parmi les Euméniens. Même si on n'a pas tant de formes intermédiaires, la ressemblance entre les groupes est frappante. Verhoeff pensa du reste que les Vespides et les Sphégiens avaient leur racine commune dans un groupe, qui était proche de cette sous-famille, un *Prototrypoxylon* hypothétique. Chez quelques espèces de *Trypoxylon* les fermetures sont homoclosoires de brindilles, chez d'autres d'argile et chez d'autres encore tout le nid est libre, construit en argile, généralement avec plusieurs cellules; ce type de nid se trouve aussi chez *Pison*, l'autre genre de la sous-famille.

La sous-famille *Miscophinae* comprend trois petits genres, *Nitela* Latr., *Sylaon* Piccioli et *Miscophus* Jur. Les deux premiers genres ont des nids du type I, deux espèces sont habitants de tiges, tandis que *S. compeditus* Piccioli se sert de nids construits dans le sable par d'autres Hyménoptères.

Miscophus nidifie dans le sable; peut-être ses nids sont à déduire du type I, mais les traits qui semblent l'indiquer, ne sont guère certains. Les nids n'ont qu'une chambre, en sorte qu'on n'aura aucune preuve de l'embranchement; quand l'approvisionnement est terminé, la guêpe répand, d'après Adlerz (1906 p. 28), des brindilles sur l'embouchure et la cache de cette manière, ce qui pouvait être interprété comme une fermeture homoclosoire rudimentaire d'un nid dans une tige; *Miscophus* creuse en outre très mal, et les nids sont peu profonds. Le conduit est horizontal.*)

*) Je profite de l'occasion pour corriger une faute dans la troisième partie de cet ouvrage p. 291, l. 6-7 en haut, où il est dit qu'une

La plupart des espèces appartenant à *Larrinae* creusent leurs nids elles-mêmes. Pourtant *Notogonia pompiliformis* Pz. forme une exception qui, au moins parfois, emploie des cavités trouvées dans la terre et y aménage les chambres d'après le principe de ligne; de petites pierres et des éclats de bois sont mélangés dans les fermetures.

Bien vrai, *Astatinae* construit aussi les nids dans la terre, mais comme ils sont peu profonds et branchés d'en bas, ils peuvent probablement être déduits du type I.

Tandis que *Bembicinae* offre, dans plusieurs sens (l'approvisionnement progressif, les premiers signes d'une pâte de nourriture d'insectes tués) des habitudes extrêmement intéressantes, le nid offre moins d'intérêt. C'est presque toujours un nid à une chambre, creusé dans le sable. Une seule exception est *B. nubilipennis* Cress., observé par Parker. Il dépeint son nid comme différant tellement de tout ce qu'on connaît d'ailleurs qu'on n'ose guère en tirer des conclusions de longue portée avant d'avoir obtenu des observations confirmantes.

Chez les genres isolés, *Gorytes* Latr. et *Mellinus* F., les nids sont toujours du type II.

Sans doute, il en est de même pour *Alysoninae* et *Philanthinae*. Les phénomènes sont plus intéressants chez *Sphecinae*. Le plus souvent les nids n'ont qu'une chambre, sauf chez le sous-genre *Isodontia*, où il a les chambres alignées; mais d'ailleurs les trois genres diffèrent ainsi entre eux (voir le tableau).

Il me semble que de puissantes raisons portent à croire qu'*Isodontia* représente le plus bas degré de cette sous-famille. Nous avons déjà vu des exemples que le développement de nids libres de nids du type I est bien possible, en sorte qu'il n'y a pas de difficultés à déduire

fermeture intérimaire a lieu chaque fois que l'Hyménoptère s'envole pour chercher plus de nourriture; ceci, qui est dû à Fer-ton, n'a pas été confirmé par les observateurs suivants (Adlerz, Crèvecoeur et Maréchal).

les nids de *Sceliphron* de ceux d'*Isodontia*. Mais *Ammophila* et *Sphex* s. str. offrent aussi des traits, qui affirment cette supposition. Celui qui a vu un *Ammophila* creuser son nid, ne doute pas qu'il ne soit un mauvais fousseur; le sable est rongé dans de minimes quantités et est jeté, chez la plupart des espèces, dans un petit vol, pendant lequel il est porté par la tête et les pattes de devant, comme il a été décrit par beaucoup d'auteurs; c'est une contraste complète avec le pelletage de sable à l'aides

Genre (sous-genre)	Nourriture	Nid
<i>Sphex</i> (<i>Sphex</i>)	Orthoptères	Conduit court, creusé dans du sable. Type II.
<i>Sphex</i> (<i>Isodontia</i>)	Orthoptères	Dans des cavités fortuites, homoclosoir. Type I.
<i>Ammophila</i>	Larves de Lépidoptères	Conduit court, creusé dans le sable. Type II.
<i>Sceliphron</i>	Araignées	Cellules libres, maçonnées. Type III.

des pattes de devant des "vrais" fousseurs. Il existe en outre beaucoup de descriptions de la manière ingénieuse de laquelle l'embouchure est cachée avec des brindilles, etc., c'est certainement une fermeture rudimentaire d'un nid homoclosoir dans des tiges et d'autres cavités fortuites, c'est-à-dire tout à fait comme dans un nid d'*Isodontia*. Suivant Fertou (1902 p. 508 et 1908 p. 560) il paraît que ce qui est dit ici pour *Ammophila* peut aussi être soutenu pour *Sphex*.

Les phénomènes de la sous-famille *Ampulicinae*, proche des Sphecines, confirment aussi ce qui a été dit ci-dessus, car ici nous trouvons toujours des nids du type I, très simples, à une chambre et homoclosoirs.

Chez *Pemphredoninae* il y a une foule de types de nids qu'il est à peine possible de classer, avant qu'il existe

des observations spéciales à ce sujet. Peut-être nous avons un parallèle du développement chez les Crabrons; mais il est aussi possible que les types de nids ne se laissent pas déduire les uns des autres. Je me contenterai de caractériser les nids par les principes, employés dans ce qui suit en partant de la présupposition que l'évolution primaire des nids prend, comme chez les Crabrons, son point de départ des nids creusés par l'insecte pour terminer par les nids dans des cavités fortuites. Des nids de la première sorte se trouvent chez *Diodontus*, qui construisent en colonies des nids très compliqués dans le sable, et qui sont dans leur forme typique branchés d'en haut; le genre proche, *Passaloecus*, nidifie par contre dans des cavités en se servant de résine pour les fermetures. Le type II existe aussi chez quelques espèces de *Mimesa*, tandis que d'autres nidifient dans des cavités fortuites. *Psen*, *Pemphredon*, *Stigmus* et *Spilomena* ont le type I, mais pourtant il y en a quelques espèces qui rongent elles-mêmes les conduits et constituent de cette manière des formes intermédiaires. *Psen* a des fermetures de brindilles formées à l'aide de salive.

Chez les espèces, nidifiant dans la terre d'après le type II, le cocon est complet et filé avec des grains de sable (I. C. Nielsen 1903), tandis qu'il est incomplet chez les autres espèces.

Les espèces de *Microstigmus* de l'Amérique du Sud tropicale construisent des nids libres, suspendus dans les feuilles des arbres par une longue tige. Les matières sont des fibres de bois. Ce type de nid ne peut pas, avec nos connaissances actuelles du groupe, être déduit des nids des autres groupes.

Apidae.

Chez *Prosopis* nous trouvons typiquement des nids construits dans des tiges et des galles. La matière de fermeture, ressemblant au cellophane, est de la salive.

Chez quelques espèces l'emploi en a lieu dans une telle mesure qu'il est formé des cellules libres (Armbruster 1920 p. 15—17). Tandis que le genre *Prosopis* est généralement séparé des autres abeilles dans un groupe spécial, coordonné avec les Pédilégides et les Gastrilégides, parce que le transport de nourriture n'est pas fait dans un pelage spécial extérieur, mais dans le jabot, quelques auteurs l'ont, à cause de la forme de la langue, rapproché du genre pédilégide *Colletes*. Chez celui-ci on trouve de libres cellules en salive, matière rappelant le cellophane, ce qui a causé que les biologistes ont maintenu aussi qu'il devrait être une parenté proche entre *Prosopis* et *Colletes*. Avec les principes de répartition employés ici, le nid de *Colletes* est à compter parmi les nids du type III a, les cellules étant aménagées dans des places creusées dans la terre (sable, argile ou mortier dans les joints de vieilles maisons). A l'aide du même raisonnement, qui fut employé à propos de *Hoplopus*, on voit que ces nids doivent être déduits du type I et non pas, comme on pourrait le penser, du type II: on trouve chez quelques espèces de *Colletes* des nids aux chambres alignées, chez d'autres un embranchement d'en bas, et tous les deux doivent être déduits du type I. Nos points de vue nous conduisent à une nouvelle confirmation de la vieille supposition d'une parenté proche entre les deux genres.

Chez les autres Pédilégides on doit supposer que des nids du type II constituent le point de départ, comme on le trouve chez *Andreninae* et *Panurginae*. Seulement chez *Halictus* on trouve un phénomène étrange et exceptionnel, le nid de *H. quadricinctus* du type III a, dont la provenance du nid d'Halicte typique déjà a été clairement prouvée par Verhoeff.

Chez les Xylocopines nous trouvons une évolution depuis des nids du type II dans du bois pourri jusqu'aux vrais habitants de bois; chez quelques espèces — toute l'évolution peut être suivie à travers le genre *Xylocopa* — il

y a une disposition plus ou moins grande à se servir de vieux nids et d'aller de cette méthode à l'emploi de cavités fortuites, c'est donc le type I, comme nous le trouvons chez *Ceratina*. Chez *Xylocopa* au moins, les chambres sont tapissées, et les nids s'approchent donc du type III a.

On doit supposer qu'une évolution pareille a eu lieu chez *Mellittinae*, où du type II (creusé dans la terre, branché d'en haut, non tapissé: *Systropha*) on arrive par des formes intermédiaires inconnues à *Macropis*, qui construit aussi dans la terre un nid aux chambres alignées, un conduit tout court horizontal dans un sol argileux, les parois sont revêtues de cire — une forme intermédiaire entre les types I et III a.

Chez *Anthophorinae* enfin on retrouve la même évolution, *Meliturga*, *Eucera* et *Tetralonia* construisent dans la terre des nids du type II, plus ou moins tapissés, le reste de l'évolution se trouve chez le genre *Anthophora*. Il est le plus naturel de penser que quelques espèces ont commencé de construire leurs nids dans du bois et puis se sont servies de cavités fortuites, où elles suivent le principe de ligne; mais chez ces espèces, dont quelques-unes construisent une manche devant l'embouchure, on trouve, aussi bien que chez celles qui ont continué de creuser leur nid branché d'en haut dans la terre, une telle augmentation de la tapisserie de la chambre que nous ne pouvons pas parler des types I et II, mais sont forcés de les caractériser comme des cellules libres dans des cavités trouvées ou aménagées, III a.

Chez les espèces tropicales d'*Euglossa* on trouve la fin de cette évolution de nids solitaires, des cellules entièrement libres, réunies dans de grands blocs. Il est supposé que le genre *Euglossa* se trouve près de la forme primitive des abeilles sociales.

En ce qui concerne l'évolution de la nidification des abeilles gastrilégides, je pense avoir démontré nettement

déjà dans la quatrième partie de cet ouvrage, que tous les nids sont à déduire du type I.

Avec les nids ordinaires de ce type aux fermetures d'argile comme point de départ il y a chez le genre *Osmia* une série d'espèces qui construisent de plus en plus les éléments du nid en argile et se terminent par des nids libres en argile du genre proche, *Chalicodoma*.

Chez d'autres les matières de fermetures changèrent d'argile à des matières végétales, une pâte de feuilles mâchées, constituant les matières de construction dans la seconde série de nids, terminant par des cellules presque libres (III a—b); pourtant le ciment végétal ne paraît pas approprié aux cellules entièrement libres sans un mélange d'une matière fortifiante, par ex. du sable ou de la résine.

Dans les nids aux chambres alignées avec de la pâte végétale, l'emploi de deux autres matières de fermetures a produit des séries d'évolution considérables; quelques espèces mélangeaient des morceaux de feuilles toujours plus grands, évolution menant directement aux nids d'*Osmia papaveris* aux cellules formées de pétales de papaver dans de petits trous dans la terre. De ce nid le nid de *Megachile* provient, où les cellules sont formées de feuilles. L'autre série venait d'Osmies qui mélangeaient la pâte de résine, une matière qu'on retrouve chez plusieurs espèces et qui atteint l'emploi maximum chez quelques espèces du genre *Anthidium*, qui en construit des cellules libres. D'autres espèces d'*Anthidium* construisent des nids composés de cellules libres dans le sable ou dans des trous de bois et formés de matières comme par ex. poils de plante et poils de graine, et sont à déduire de nids du type de nid d'*Osmia* aux fermetures végétales, où dans la pâte il est mélangé des poils de plante.

Il y a lieu d'observer la ressemblance étonnante de l'évolution parmi les Gastrilégides, surtout dans la série, employant de l'argile, et l'évolution du nid chez le genre *Odynerus*. Entre *Osmia bicornis* et *Odynerus (Anchistro-*

cerus) callosus par exemple la ressemblance est fort étonnante.

7. Quelques-unes des conditions nécessaires au socialisme chez les Hyménoptères aculéates.

Combien les trois grands groupes principaux (Euméniens, Sphégiens et abeilles) sont proches en réalité, j'en eus une impression particulièrement distincte à l'observation des nids, construits dans les roseaux de vieilles maisons. Dans l'une de ces maisons, *Symmorphus suecicus*, *Trypoxylon figulus* et *Osmia ventralis* demeuraient les uns à côté des autres. Leurs nids se ressemblaient énormément. Chez *Trypoxylon* les fermetures étaient en argile, la nourriture de petites araignées épeires; l'œuf était pondu sur l'une d'elles. Chez *Symmorphus* les fermetures sont aussi en argile, mais celle-ci est un peu plus fine et mélangée avec de la salive, des larves de Chrysomèles constituent la nourriture; l'œuf est suspendu au fond de la chambre, avant que la proie soit apportée. L'abeille se sert de fermetures de matières végétales mâchées (des espèces proches se servent pourtant d'argile), et la nourriture est du pollen légèrement humecté avec du miel, où l'œuf est placé dans une petite concavité.

Dans leurs habitudes, ces trois animaux ne diffèrent que par les traits, caractéristiques à toute la famille, à laquelle ils appartiennent. Naturellement on peut l'interpréter comme une adaptation à des conditions analogues; mais bien des choses portent à croire qu'un nid de ce type est à considérer comme assez primitif. Parmi les trois types d'habitudes *Trypoxylon* est sans doute celui qui est le plus proche des aculéates inférieurs; l'Odynère en diffère par la ponte dans la chambre vide, l'abeille par la nourriture végétale de la larve.

Il est impossible de ne pas réfléchir des causes, l'ayant rendu possible aux abeilles et aux Vespides de s'élever

aux types biologiques les mieux organisés qu'on connaisse, l'homme seul excepté, tandis que les Hyménoptères fouisseurs ne sont parvenus qu'à ce que Reuter appelait l'aube des instincts sociaux.

Bien qu'un peu hors des cadres de ces recherches, il y aurait peut-être lieu de mentionner ces réflexions, l'intention étant d'éclaircir de cette manière certaines particularités des habitudes des espèces solitaires.

Beaucoup de facteurs doivent entrer en jeu pour produire les instincts sociaux. Chez beaucoup d'Hyménoptères il y a un besoin plus ou moins grand de sociabilité, produit peut-être par la difficulté à trouver des places convenables pour la nidification, ce qui fait que beaucoup de femelles doivent travailler ensemble à une place étroite. Souvent on appelle ces places des colonies; mais je crois que parmi les colonies il faut distinguer deux types: 1. telles où les conditions de nidification forcent les femelles à travailler les unes près des autres pendant l'aménagement du nid, tandis que d'ailleurs elles se tiennent écartées; les colonies de ce type, qu'on pourrait appeler de fausses colonies, sont surtout caractérisées par l'absence des mâles, qui ne s'y tiennent pas, mais errent partout sur les terrains de chasse des femelles; comme exemples de ces colonies je veux mentionner celles des Hyménoptères, nidifiant dans les toits de chaume, en outre *Cerceris*, *Melilinus* et bien d'autres, et 2. celles qui montrent une vie de famille bien plus intime, les vraies colonies. Les mâles se tiennent près des nids, le plus souvent dans des essaims, attendant le retour des femelles. J'ai trouvé les plus beaux exemples de ce type, qu'on trouve fréquemment surtout chez les abeilles, chez *Colletes cunicularius* et *Panurgus banksianus*, mais aussi chez *Bembix rostrata* par exemple (voir partie IV p. 425 et 436).

Ces réunions d'Hyménoptères solitaires sont pourtant très primitives en comparaison avec les vraies sociétés.

Le critérium pour qu'une espèce puisse être appelée

sociale, c'est l'existence d'individus stériles, ouvrières; mais outre la collaboration intime entre plusieurs individus, dont quelques-uns sont stériles, il est aussi exigé un rapport intime entre la mère et le couvain. C'est la forme la plus haute qu'on connaisse de soin du couvain que Wheeler, ayant fait sur ce domaine un travail éminent, appelait trophallaxis. La condition de cette habitude est que la mère vit à l'éclosion de l'œuf. Pour que les espèces sociales puissent exister, il est donc nécessaire que l'approvisionnement devienne progressif et que les nids deviennent compliqués en sorte qu'il importe vraiment que plusieurs femelles travaillent ensemble. Naturellement on pourrait aussi penser qu'on trouvait une division du travail chez des animaux aux nids primitifs, en sorte que quelques-uns cherchaient de la nourriture et quelques autres creusaient les conduits; mais dans ce cas la société exige l'approvisionnement progressif, et la division du travail doit être la condition de l'apparition d'ouvrières.

Chez les Sphégiens nous trouvons et des nids compliqués et l'approvisionnement progressif, et chez *Diodontus tristis* nous trouvons des phénomènes qu'on peut probablement interpréter comme le commencement d'une division du travail (voir partie III p. 319—334). S'il n'est pas produit des formes sociales chez *Diodontus*, cela est dû au développement faible de la nidification et le manque d'approvisionnement progressif, et si les Bembicines, montrant clairement une ligne d'évolution vers l'approvisionnement progressif, ne peuvent pas non plus montrer des formes sociales, cela est certainement dû au nid extrêmement primitif, qui n'est pas d'une telle nature que les constructions peuvent être avantageusement exécutées par plusieurs individus.

Si des Hyménoptères, construisant comme les Trypoxylonines et quelques autres groupes des nids libres, ne produisent pas des formes sociales, cela est dû au fait que l'approvisionnement est simple.

Le développement riche du nid des abeilles est certainement dû avant tout à l'effort de protéger la nourriture, le pollen sans cohésion, le miel difficile de manier, de la meilleure manière possible.

Plus il est possible à l'abeille de former le récipient, devant contenir la nourriture, mieux elle réussira à la conserver et à la maintenir dans un état convenable pour la nourriture du couvain.

Chez ce groupe nous trouvons un développement riche de l'industrie tapissière, et beaucoup des sous-familles comprennent des espèces qui construisent des nids libres — nids nécessitant presque une collaboration. La récolte de la nourriture végétale des larves est aussi en elle-même bien appropriée à une collaboration.

Chez les Vespides nous trouvons un développement analogue, mais chez eux les matières sont moins nombreuses, avant tout de l'argile et chez quelques-uns une pâte de bois mâchée, du papier, la matière de construction caractéristique aux formes sociales supérieures. Tandis que chez les abeilles je considère un seul fait comme la force motrice de l'évolution: l'emploi de la nourriture végétale des larves, il paraît, au premier abord, difficile de trouver un trait correspondant chez les Odyneres.

Mais l'étude des nids de roseaux y donne la réponse. Comme l'Osmie fut caractérisé par la nourriture, l'Odyneres est caractérisé par la ponte dans la chambre vide, et ce trait qu'on retrouve chez tous les Odyneres sans exception a été, selon moi, la force motrice du développement des nids de ces Hyménoptères.

Il a été mentionné plusieurs fois sur ces pages que les différentes habitudes devaient avoir une valeur systématique très différente suivant leur variation plus ou moins grande dans les groupes.

Il me semble que le trait, insignifiant en lui-même, que la ponte a lieu avant l'approvisionnement, renferme un trait biologique de la plus grande importance.

Originellement les Odynères ont eu cette habitude, et ils l'ont adoptée tant que rien n'a pu leur faire changer cette habitude. Supposé qu'une telle habitude puisse avoir une si grande constance, il faut aussi supposer que les autres habitudes de l'animal, à mesure qu'elles se développent, doivent se grouper autour de cette manière d'agir initiale en sorte qu'elle se développe le mieux. Plusieurs phénomènes parmi les habitudes des Odynères s'expliquent facilement, si on présume que l'habitude de pondre avant l'approvisionnement ait été si forte que les autres habitudes des animaux ont dû s'y conformer.

Généralement on trouve l'œuf d'Odynère suspendu par un fil, et ce fil a causé beaucoup de spéculations. Fabre, qui le découvrit le premier, pensa que cette suspension devait protéger l'œuf et la petite larve d'être écrasé par les proies grandes et lourdes; mais Ferton a démontré, premièrement que l'œuf n'était pas toujours suspendu hors de contact avec les larves de nourriture, mais chez quelques espèces y était placé directement, deuxièmement qu'un œuf suspendu fut éclo tout aussi bien si le fil était coupé et l'œuf tombait sur les larves de nourriture.

Et Ferton et Adlerz ont attiré l'attention sur la dureté extrême de la coque de l'œuf. Ferton pensa que la cause de la suspension de l'œuf était qu'il était de cette manière le mieux protégé contre l'humidité, qui pouvait pénétrer des parois de la chambre ou de la cellule.

Je trouve que l'explication de Ferton est atteinte par sa propre critique de Fabre; car si l'œuf est éclo tout aussi bien quand il se trouve parmi les larves de nourriture, que lorsqu'il est suspendu, il est certainement sans importance, si le danger menaçant l'œuf résulte des larves de nourriture ou a une autre cause.

On sait que même si l'œuf d'Odynère est très solide, la larve est une créature très frêle. Si l'on pense que l'Odynère pond l'œuf avant l'approvisionnement de la chambre, ou il doit être placé sur le fond de celle-ci et

la nourriture placée au-dessus, ou il doit être suspendu à une hauteur convenable au-dessus du fond et la nourriture placée au-dessous ou à côté. A cause de la fragilité de la larve, le dernier arrangement paraît préférable, et je pense que la cause de la suspension des œufs d'Odynère est de protéger la petite larve contre le dégât, l'œuf devant être placé dans le nid avant la nourriture.

Soit dit en passant que la dureté de la coque d'œuf s'explique probablement par le même fait.

Il vaut mentionner que la même pensée est arrivée à Adlerz (1907 p. 58):

"Il paraît comme si le moyen le plus simple pour éviter le danger dont l'œuf est peut-être menacé à l'introduction d'un nombre de larves mobiles dans la cellule, serait que l'œuf ne fut pondu que lorsque l'approvisionnement de la cellule fut terminé et celle-ci prête à être fermée. Mais évidemment l'habitude de pondre au commencement est si enracinée chez ce groupe que les espèces isolées, ne pouvant s'en défaire, ont dû, tout en la conservant, faire leur mieux pour protéger leurs œufs par d'autres moyens, tout d'abord en augmentant la force de résistance de la coque. Et en réalité celle-ci paraît si grande qu'il ne ferait rien si l'œuf était placé au fond de la cellule avec toutes les larves de nourriture dessus."

Et les Sphégiens et les abeilles comprennent des formes, vivant de la manière qui, par le terme excellent de I. C. Nielsen, est appelée "Fodersnylten" ("parasitisme de nourriture"), ce qui veut dire des espèces, plaçant en coucou leur couvain dans les nids des espèces proches, où il vit de la nourriture apportée par l'hôte.

S'il est vrai qu'il soit caractéristique à l'Odynère de pondre dans la chambre vide, il sera presque impossible pour un Odynère de devenir "Fodersnylter", parasite de nourriture. Car ce serait certainement une entreprise risquée d'entrer dans un trou vide, y suspendre son œuf et attendre qu'un Odynère y apporte de la nourriture. Il me

semble que le fait que le parasitisme de nourriture est inconnu chez les Odynères — les circonstances toutes spéciales chez quelques espèces de *Vespa* exceptées — parle pour la supposition que les Odynères doivent pondre dans la chambre vide.

Mais si vraiment il en est ainsi que la ponte dans la chambre vide importe plus que toute autre chose dans la vie des Odynères, c'est certainement aussi de la plus grande importance, non seulement que l'œuf a une coque dure et qu'il est suspendu d'une manière convenable, mais aussi que l'animal peut alors déterminer la forme et la nature de la chambre, la surface à laquelle l'œuf doit être fixé, et c'est là, je pense, la vraie cause de la complication des instincts de nidification des Odynères.

Outre la complication du nid, aussi l'habitude d'apporter la nourriture après la ponte a bien contribué à la possibilité de se servir de l'approvisionnement progressif. Les recherches de Roubaud sur les Odynères de l'Afrique montrent nettement, comment l'évolution s'est passée.

8. Récapitulation.

Dans ce qui précède il a été mentionné que le nid doit être considéré comme le primaire de la biologie des Hyménoptères aculéates. Son importance essentielle est de protéger l'hôte, ces animaux devant être considérés comme des ectoparasites modifiés.

La paralysation, qui avait d'abord le but d'immobiliser l'hôte pendant la ponte, aura une importance de plus en plus grande comme un moyen, par lequel la proie est immobilisée pendant le transport.

Le développement essentiel de la nidification eut lieu quand quelques Hyménoptères avaient commencé de construire le nid avant la chasse à la proie, de cette manière il y eut la possibilité d'une évolution plus riche des constructions de nid.

La partie centrale du nid, c'est la chambre, qui communique avec la surface des matières entourantes par un conduit. Chez les types supérieurs, les parois de la chambre sont tapissées de matières isolantes, et ainsi la cellule paraît; plus la cellule est développée, moins est exigée la protection que donnent à la nourriture et au couvain les matières entourant le nid. La cellule est placée d'une manière de plus en plus libre.

Les différentes manières dont les nids ont été interprétés par les auteurs précédents et les différents essais de classement des nids sont traités. Il est démontré qu'aucun d'eux ne peut former la base d'un classement naturel.

Le principe d'architecture de Verhoeff a son importance extrêmement pratique et aura toujours, comme les observations admirables sur le nid de Malyshev, la plus grande importance à l'étude de la nidification des Hyménoptères.

Le classement qui doit être considéré comme le plus naturel est traité. Il s'accorde le mieux aux groupes de nids de Maindron et d'Adlerz. Il est expliqué qu'il faut compter avec deux groupes de nids, l'un comprenant des nids construits dans des cavités fortuites, l'autre les nids creusés ou rongés par l'insecte. Il est démontré que les nids construits par l'insecte, les nids libres, sont à déduire de nids du type I. D'ailleurs on trouve, chez les groupes inférieurs, tous les types de nid dans des groupes étroits, tandis que les familles supérieures plus différenciées certainement ont eu l'un ou l'autre type fondamental comme point de départ.

On voit justement combien tous les groupes sont proches par le fait qu'il est impossible à la répartition des nids d'en obtenir une répartition où chaque groupe systématique a des nids de son type spécial.

Dans le dernier chapitre les particularités caractéristiques des habitudes des Sphégiens, des Vespides et des abeilles sont démontrées; il est démontré que ces traits

fondamentaux primitifs influencent les autres habitudes, qu'ils possèdent une importance décisive pour les possibilités d'évolution du groupe.

Dansk Résumé.

I.

Den ide, der ligger til grund for det med denne femte del afsluttede arbejde om de enlige aculeaters livsvaner er den, at give en beskrivelse af deres reder — det væsentligste træk i deres biologi — under en konsekvent gennemført sammenlignende synsvinkel. I de fire første dele (fodnote p. 299) er samlet det materiale, der af Forfatteren er skønnet at være af betydning, dels fra litteraturen, dels fra egne iagttagelser. Mere omfattende iagttagelser er gjort over følgende dyr: *Psammochares (Anoplius) nigerrimus* Scop. (*niger* F.) (Bd. XVIII p. 25 — 28); *Psammochares infuscatus* v. d. Lind. (*dispar* Dhlb. + *chalybeatus* Schiö.) (p. 32 — 39); *Odynerus (Symmorphus) suecicus* Sauss. (p. 140 — 152); *Trypoxylon figulus* L. (p. 276 — 290); *Ammophila sabulosa* L. (p. 306 — 312); *Diodontus tristis* v. d. Lind. (p. 319 — 334); *Panurgus banksianus* Kirby (p. 434 — 442); *Anthidium punctatum* Latr. (p. 460 — 463).

II.

Når det forekom mig, at der var grund til at forsøge at give en samlet oversigt over redebygningen hos aculeaterne, skyldtes det, at der syntes at være mulighed for at beskrive rederne efter en metode, der svarede til den, der almindeligvis anvendes af morfologerne: den sammenlignende, den der ikke beskriver et organ som en selvstændig dannelse, ikke så meget definerer det ved det, det ligner, som ved de ejendommeligheder, hvorved det

adskiller sig fra tilsvarende organer. Lad os f. eks. prøve på at beskrive en menneskelig arm. Vi kan da sige, at den er en rund genstand med et led midt på; yderst smalner den af og ender med et andet led, hvorpå følger en fladere del, der igen løber ud i leddede tappe, hvoraf fire sidder sammen, den femte sidder noget for sig selv o. s. v. Man ser, hvordan man kan blive ved med at beskrive et utal af detaljer, uden at beskrivelsen derfor bliver entydig; men så snart den sammenlignende anatom siger: det er et forlem, hvor foden er omdannet til en gribehånd, så giver denne beskrivelse os noget, der vel ikke får os til at se armen så tydeligt som den første, men åbner i stedet for mulighed for at komme til at forstå armen og dens forhold til andre organismers lemmer. Man ser straks, at den sammenlignende beskrivelse kræver to ting: 1) veldefinerede begreber – in casu forlem – og så megen forståelse af systematikken, at man kan homologisere de forskellige forlemmer; 2) at man kan genkende det abstrakte begreb (forlem) i hvilken skikkelse det end manifesterer sig (tænk på forbenene af: elefant, mus, giraf, flagermus, gibbon og sæl). Armen defineres som et forlem med de og de karakterer, hvorved de adskiller sig fra alle andre forlemmer.

Så vidt jeg ved, har en sammenlignende metode bevidst kun været meget lidt benyttet ved beskrivelsen af biologiske fænomener, og det er derfor naturligt at stille sig det spørgsmål om det er berettiget at anvende en sådan metode i insektbiologien*).

Hertil må svares, at da et dyrs levevis udgør en ligeså karakteristisk ejendommelighed som dets bygning, er der principielt ikke grund til at antage, at de biologiske træk ikke varierer efter ganske de samme love som de morfologiske.

*) Hvad her siges om insektbiologien gælder naturligvis også om beskrivelsen af andre dyrs levevis.

Envidere kunde man spørge, om der er nogen grund til konsekvent at gennemføre en sammenlignende metode i insektbiologien. For mig er der ingen tvivl om, at når så mange unge insektbiologer anlægger deres studier efter fysiologiske og økologiske synsvinkler, er det fordi det simple studium af insekternes livsvaner ikke tilfredsstillende dem. Den blotte katalogisering af iagttagelser danner grundlaget for en videnskab, hvis metode er en sammenlignende beskrivelse; den er midlet til at forstå livsvanerne, men udgør i sig selv ingen videnskab. Som det i øjeblikket er tilfældet tjener iagttagelserne i almindelighed kun til opbygning af andre videnskaber (fysiologi, økologi), hvis dyrkere altfor ofte ser med et overbærende smil på iagttagerne, hvis trofaste slid har slæbt de uhyre materialer sammen. En sammenlignende metode er den eneste baggrund for en beskrivelse af dyrenes liv, der kan give mulighed for forståelse af fænomenerne ud fra selve iagttagelserne. Vi må søge at sammenligne, at klassificere, at danne begreber; steds maa vi holde os for øje at ingen handling af et dyr kan forstås til bunds uden ved sammenligning med beslægtede dyrs tilsvarende handlinger. Dette vil føre til en gruppering af dyrene efter deres levevis, der — under forudsætning af at det naturlige system er en realitet — må være kongruent med det morfologiske system. Nu er det system, der beror på morfologiske karakterer, jo så vidunderlig fint udarbejdet, at biologerne må antage, at det i det store og hele er rigtigt, hvilket jo er en meget betydelig hjælp ved udarbejdelsen af en sammenlignende biologisk metode.

I det følgende skal kort refereres, hvad denne betragtning fører til med hensyn til aculeaternes redebygning og enkelte eksempler på, hvilke fordele den sammenlignende metode har for forståelsen af specialproblemer.

III.

For at besvare spørgsmålet om redens opståen, er det

biologerne en god vejledning, at morfologerne har vist, at aculeaterne må afledes af snyltehvepse, og at visse familier, indenfor vespoideerne ganske særligt bethyliderne, må opfattes som stående meget nær snyltehvepsene. Her-til svarer, at bethyliderne også med hensyn til levevis viser ejendommeligheder, der ikke kendes hos andre aculeater. En stor del af dem er (ligesom deres nærmeste slægtninge blandt snyltehvepsene) ektoparasitter, og udgangspunktet for de biologiske typer hos aculeaterne er derfor ektoparasitismen. Reden må altså ses som en foranstaltning, der har udviklet sig hos disse specielle snyltende hvepse for at beskytte værten og ynglen. Til forklaring af, hvorledes reden kan have udviklet sig, tjener det forhold, at en del af de primitive aculeater, især bethylider og scoliider, men også enkelte psammocharider og andre vespoideer som vært har dyr, som normalt lever på skjulte steder, larver i jord eller træ, edderkopper i retræter mellem sammenspundne strå eller i jorden. Herfra og til at anbringe en frit omstrejfende vært i en tilfældig hule efter at den er paralyseret er ikke noget langt spring. Allerede hos de primitive aculeater, der anvender værtens opnoldssted som rede, kendes det, at paralyseringen varer ved efter æglægningen. Det volder heller ikke nogen særlig vanskelighed for forståelsen, at evnen til at grave sig ned til larver gemt i jorden kan føre til at udgrave selvstændige reder i sandet.

Disse to redetyper, det tilfældige hulrum (type I) og den af dyret selv udgravede rede (type II), kendes begge fra de laveste til de højeste aculeat-familier; kun undtagelsesvis finder vi hos enkelte af de højeste en tredje redeform, den af dyret selv opbyggede rede (type III). Den synes overalt at kunne afledes af type I, hvor evnen til at bearbejde et plastisk materiale er nødvendig for at lukke reden; udviklingen af dette plastiske lukke til helt at danne en fri celle kan følges trin for trin indenfor gede-hamsene (*Odynerus*) og de bugsamlende bier.

IV.

Som eksempler på, hvorledes den sammenlignende metode kan give resultater med hensyn til forståelsen af specielle livsvaner, skal et par særlige tilfælde omtales.

De danske enlige gedehamse hører til underfamilien *Eumeninae*, der anvender tilfældige hulrum i træ og lignende til reder og lukker dem med ler eller opbygger reder frit af ler. Kun *Discoelius zonatis* Pz., der en enkelt gang er fanget her i landet, hører til underfamilien *Zethinae*, hvis reder på mange punkter svarer til eumeninernes, men har lukker af sammenæltede plantedele; hvor de har frit opbyggede reder, består disse enten af det samme materiale eller af ler. Den tredje mere bekendte underfamilie, *Raphiglossinae*, kan kun opvise simple reder med lukker af sammenpresset plantesmuld.

De propper, der hos type I og II lukker rederne, og som jeg betegner som "lukker", mener jeg, kan deles i sådanne, der er af samme materiale som det stof, der omgiver reden (homokleiste lukker), eller det kan være et fremmed stof af helt anden natur (heterokleiste lukker). Eumeninernes lukker er altså heterokleiste, de andre underfamiliers i almindelighed homokleiste.

Indenfor eumeninernes hovedslægt *Odynerus* udmærker underslægten *Symmorphus* sig ved kun at have simple reder i tilfældige hulrum med lerlukker. Hos nogle få arter har man fundet, at den yderste lerprops yderside er beklædt med et lag af små afgnavede træstumper, og skønt redens lukke derved bliver endnu mere synlig end ellers, når den f. eks. findes i en rødmalet pæl, antager man dog, at hensigten er at skjule reden for fjender. En enkelt iagttagelse mener dog, at hensigten er at beskytte lerproppen mod regn. Allerede i 1932 (anden del af dette arbejde p. 96—98) fremsatte jeg den antagelse, at træstumperne snarere måtte opfattes som et rudimentært homokleist plantelukke, og jeg mente heraf at turde slutte, at de primitive eumeniner (ligesom de primitive arter af de to an-

dre underfamilier) har anvendt homokleiste lukker af plantedele. Just for få måneder siden er denne slutning blevet bekræftet ved en afhandling af Piel (1935), der har iagttaget, at den i Kina levende *Parodynerus zethoides* (som navnet antyder en primitiv eumenin, der står zethinerne nær) anvender homokleiste lukker af rent plantemateriale.

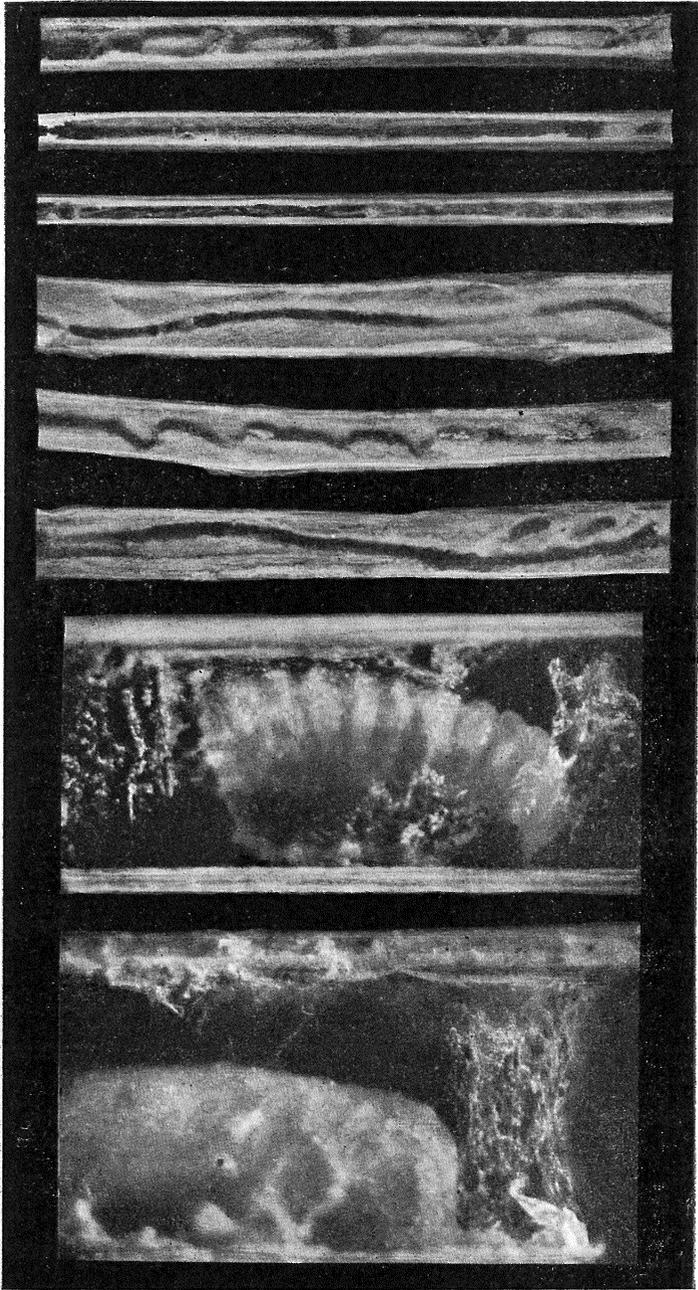
Analogt med dette må det antages, at når gravehvepsen *Ammophila* "skjuler" sin rede, der består af en kort lige gang ned i sand afsluttet med et enkelt kammer, ved at sprede smuld og lignende over munden, når den er lukket med sand, må det ses i belysning af, at den nærliggende slægt *Isodontia*, der anvender reder i stængler, lukker dem med smuld. Det er tilsyneladende det naturligste at regne *Ammophila* til de gravehvepse, der selvstændigt udgraver deres rede i sandet, altså type II; men ved en nøjere analyse viser der sig dog særlige ejendommeligheder; de rigtige "gravere" kaster med benene sandet bagud; *Ammophila* gnaver det løs med kindbakkerne og kaster det bort i små portioner — altså saa at sige tømmer et tilfældigt Hulrum.

Yderligere har ampulicinerne, der står den underfamilie hvortil *Ammophila* hører (*Sphecinae*) meget nær, primitive reder af type I; som man ser, tvinges man her af den sammenlignende metode til at ændre sit syn på selv et af de bedst kendte insekters levevis. *Ammophila* indgår nu som et led i en vel afrundet systematisk-biologisk helhed, hvilket bekræfter rigtigheden af de anvendte abstrakte begreber (redetyper, lukketyper). Men selv om også detaljer vil vise sig at være forkerte, må det anførte være tilstrækkeligt til at vise den overraskende frugtbarhed ved konsekvent at gennemføre en sammenlignende metode i insektbiologien.

Planche I.

Nids de roseau.

- Fig. 1. La partie la plus interne d'un nid de roseau de *Trypoxylon figulus*. L'embouchure à gauche. 4 cocons.
- Fig. 2. Nid d'*Odynerus (Anchistrocerus) sp.* L'embouchure à gauche. L'atrium divisé en deux. Seulement une chambre avec un cocon.
- Fig. 3. Nid de *Prosopis (communis?)* dans un roseau. Les cellules forment un tube continu rappelant le cellophane.
- Ces trois figures montrent des nids trouvés dans le même toit (le mur d'expérience, automne 1933).
- Fig. 4-6. Trois nids de *Prosopis* (Musée zoologique) où l'on voit l'évolution depuis le nid aux chambres alignées (fig. 4) jusqu'au nid branché d'en haut (fig. 6) correspondant au phénomène démontré par Verhoeff et I. C. Nielsen chez quelques Hyménoptères fouisseurs (*Rhopalum* et *Pemphredon*).
- Fig. 7. Larve de *Prosopis* dans la cellule dans un roseau; l'embouchure à droite. Les matières de cellule transparentes sont en partie enlevées.
- Fig. 8. Cocon de *Trypoxylon* et plusieurs des fils d'appui.



1

2

3

4

5

6

7

8

9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

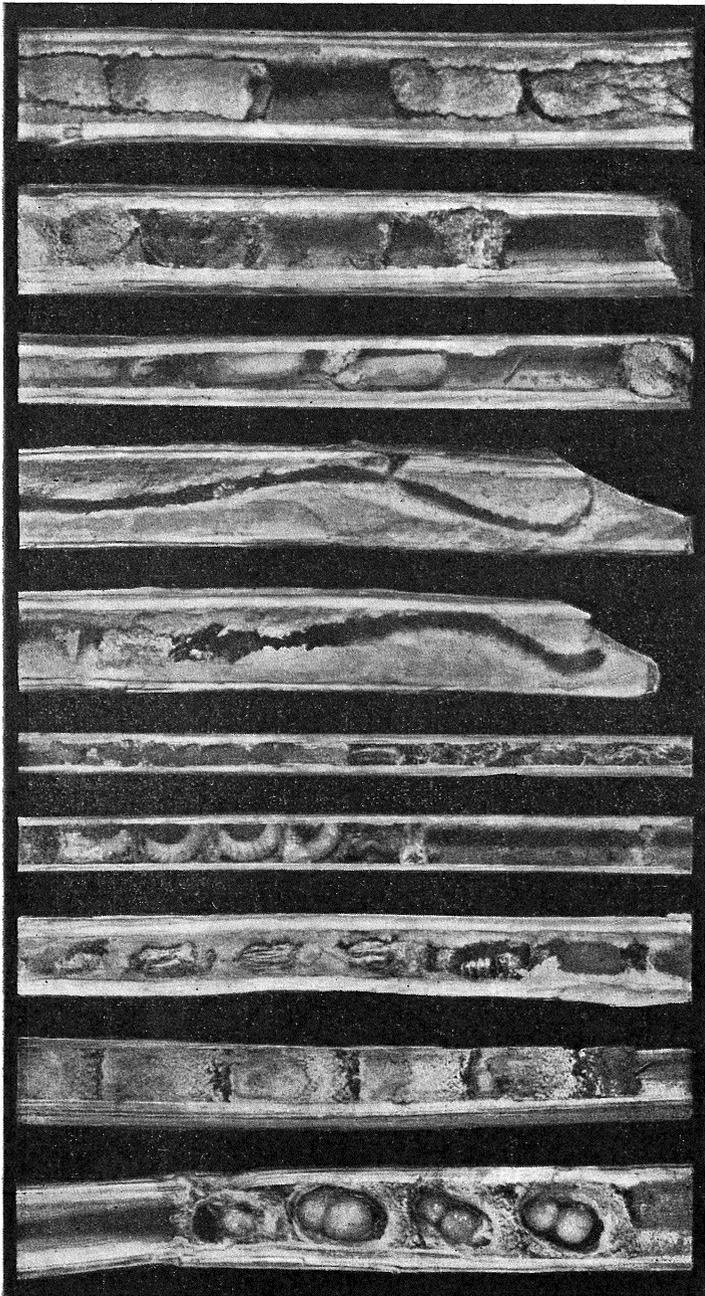


Planche II.

Nid's de roseau, continué; l'embouchure partout à droite.

- Fig. 9. Partie d'un nid d'*Odynerus (Hoplopus) laevipes*. Tige de ronce. Musée zool.
- Fig. 10. La partie près de l'embouchure d'un nid d'*Osmia claviventris*. Atrium divisé en deux. Les plaques formées de matières végétales bien mâchées et rappelant le carton (noires et en forme d'un gong) sont renversées.
- Fig. 11. La partie près de l'embouchure d'un nid de *Trypoxylon figulus*. Aucun atrium, ce qui était le cas avec beaucoup de nids, l'automne 1933. Fermeture extérieure renversée.
- Fig. 12 et 13. Audouin a décrit (Ann. Sci. Nat. 1839) comment, chez *Odynerus (Hoplopus) laevipes*, la première partie du conduit dans la ronce était courbée tout près de l'embouchure, il y voyait un abri contre la pluie. Ici on voit des faits analogues dans les nids d'une abeille (*Prosopis communis*) fig. 12 et d'un Hyménoptère fouisseur (*Psen*) fig. 13. Tous les deux nids sont du Musée zool.
- Fig. 14. Nid de *Prosopis*. Devant les cellules on voit le cocon d'une mouche parasite.
- Fig. 15. Nid de *Prosopis*. Le "cellophane" enlevé dans les quatre premières chambres. La première larve est morte.
- Fig. 16. Nid d'*Osmia claviventris* dans une tige de ronce. Musée zool.
- Fig. 17. Nid d'*Osmia (ventralis?)* dans un roseau. Les matières fécales produites avant la filature du cocon se trouvent devant celui-ci.
- Fig. 18. Nid comme le précédent, mais les cocons ouverts.

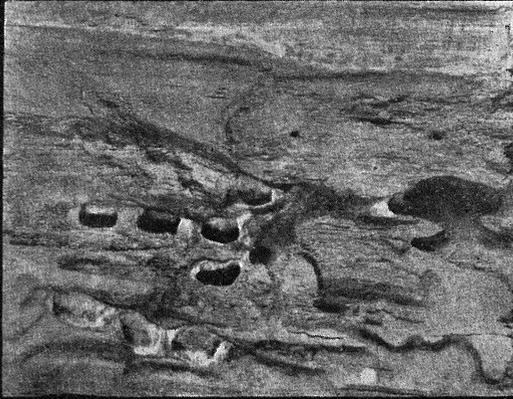
Planche III.

Fig. 19. Nid d'*Anthophora furcata* dans du bois.

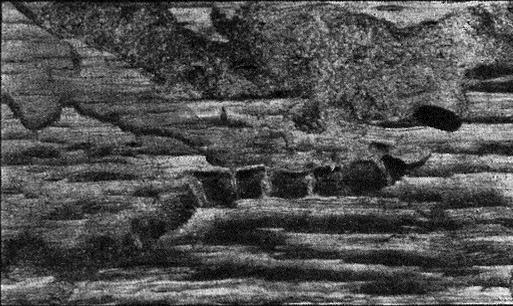
Fig. 20. Nid de *Passaloecus monilicornis* dans du bois.

Fig. 21. Nid de *Colletes* dans du bois.

Tous du Musée zool.



19



20

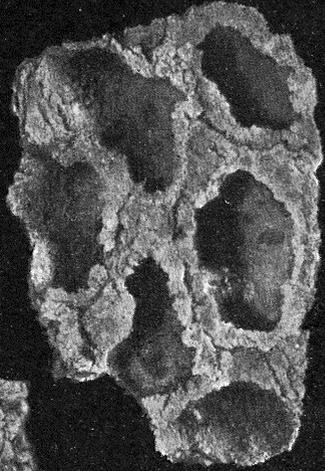


21

22



23



24



25

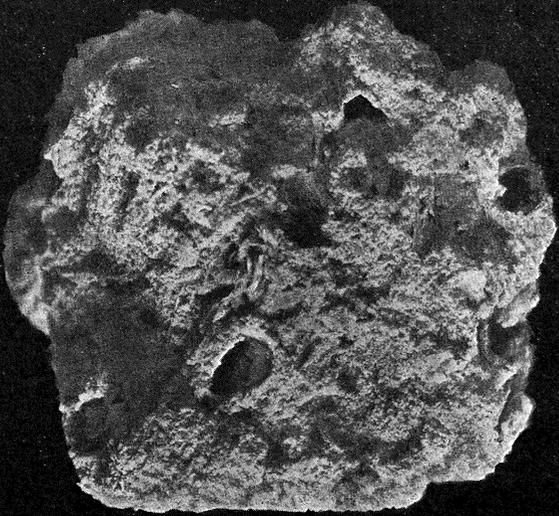
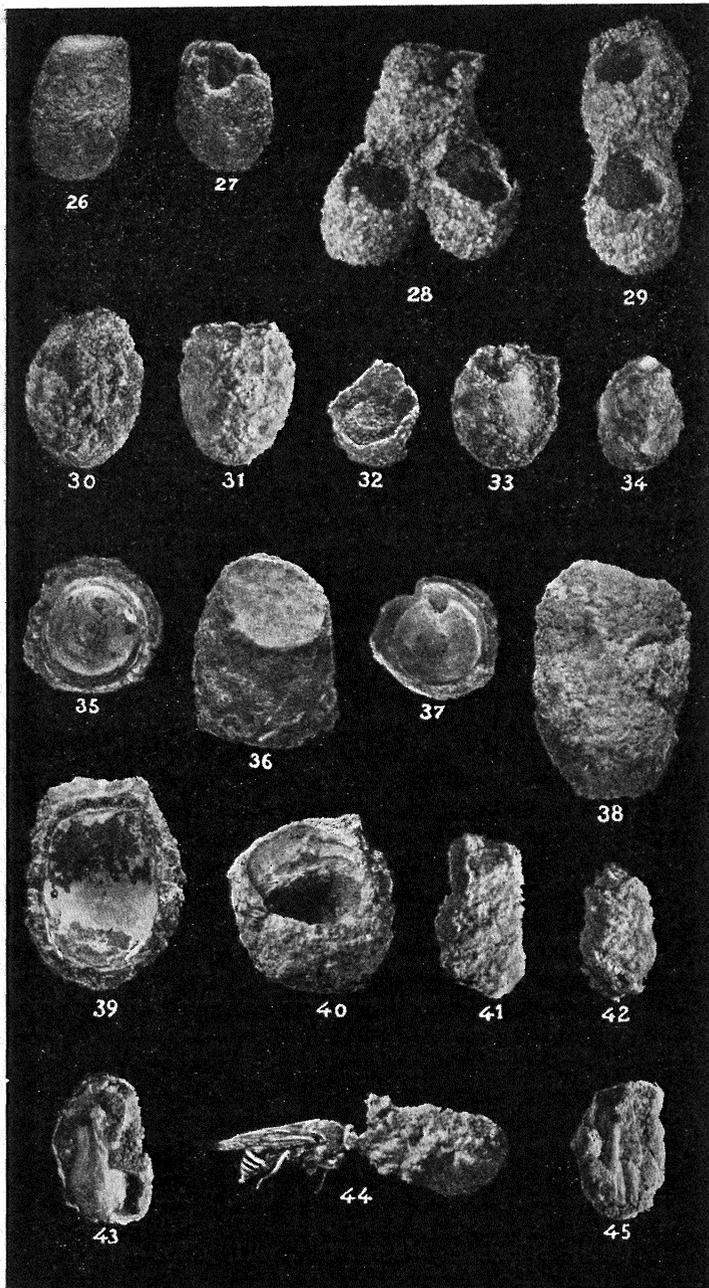


Planche IV.

- Fig. 22. Nid non terminé d'*Odynerus (Hoplopus) spinipes*. La paroi de la chambre vide n'est pas traitée. Un *Trypoxylon figulus* a employé le conduit comme nid, on en voit le cocon. La fermeture (dans les restes de la manche) est de gravier et on la voit distinctement plus foncée que l'argile.
- Fig. 23 et 24. Cellules d'*Osmia rufa*.
- Fig. 25. Morceau du mur de Wesenberg-Lund vu de la face inférieure. Un peu au-dessous du milieu et à gauche on voit une chambre coupée, dont la paroi paraît traitée en sorte qu'elle soit en saillie comme une élévation annulaire.

Planche V.

- Fig. 26. Cellule d'*Osmia maritima*. Couvercle en haut.
- Fig. 27. Comme fig. 26, mais le couvercle enlevé.
- Fig. 28 et 29. Cellules d'*Osmia fusiformis*.
- Fig. 30-34. Cellules d'*Osmia*: fig. 30: intacte. Fig. 31: sans couvercle. Fig. 32: couvercle vu de l'intérieur. Fig. 33: Cellule ouverte, on voit le cocon. Fig. 34: le cocon avec un filament étrange au bout.
- Fig. 35-40. *Anthophora acervorum*: Fig. 35 et 37: couvercle vu de l'intérieur. Fig. 36: face extérieure du couvercle. Fig. 38: cellule intacte. Fig. 39: coupe longitudinale d'une cellule et fig. 40: coupe transversale de la cellule. On voit l'enduit blanc de chaux sur les faces intérieures.
- Fig. 41-45. *Odynerus (Hoplopus) spinipes*: Fig. 41 et 42 sont des cellules intactes, fig. 44: cellule avec l'Odynère y trouvé, fig. 43 et 45: cellules ouvertes, où l'on voit le cocon.



Littérature.

- La littérature employée dans la cinquième partie.
- Adlerz, Gotfrid (1903): Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna *Pompilidae* och *Sphegidae*. I. Kungl. svenska Vet. Akad. Handl. XXXVII, 5, 181 pp.
- (1906): Lefnadsförhållanden etc. II. Ibid. XLII, 1, 48 pp.
 - (1907): Iakttagelser över solitära getinger. Ark. Zool. Stockholm III, 17, 64 pp.
- Ahrens, L. E. (1924): Sur la biologie et la systématique de *Pterochilus chevrieranus* Sauss. (Hymenoptera, Eumenides). Rev. Russe Ent. Leningrad XVIII, p. 175-180.
- Armbruster, L. (1920): Zum Problem der Bienenzelle. Bücherei f. Bienenkunde IV. Freiburg, 141 pp.
- Berland, Lucien (1928): Faune de France 19, Hyménoptères vespiformes II. Paris, 208 pp.
- Bischoff, H. (1927): Biologie der Hymenopteren. Berlin, 598 pp.
- Börner, C. (1919): Stammesgeschichte der Hautflügler. Biolog. Zentralblatt XXXIX, p. 145-186.
- Borries, Herm. (1897): Bidrag til de danske Gravehvepses Biologi. Vid. Medd. Nat. For., p. 1-141.
- Bouvier, E. L. (1918): La vie psychique des insectes. Paris, 299 pp. (L'édition employée est parue en 1927).
- (1921): Habitudes et métamorphoses des insectes. Paris, 321 pp.
- Buttel-Reepen, H. von (1903): Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig, 138 pp.
- Crèvecœur, Ad. (1929): Remarques éthologiques sur quelques Hyménoptères II. Ann. Bull. Soc. Ent. Belg. LXIX, p. 358-366.
- Dufour, Léon (1839): Mémoire pour servir à l'histoire de l'industrie et des métamorphoses des Odyneres. Ann. Sci. Nat. Paris (2) XI, p. 85-103.
- Fabre, J. H.: Souvenirs entomologiques. Edition définitive illustrée. I-XI, Paris 1920-1924.
- Ferton, Ch. (1902): Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 2^e Série. Ann. Soc. Ent. France, p. 499-531.
- (1908): Notes etc. 4^e Série. Ibid. 1908, p. 535-585.
 - (1909): Notes etc. 5^e Série. Ibid. 1909, p. 401-422.
 - (1911): Notes etc. 7^e Série. Ibid. 1911, p. 351-412.

- Friese, H. (1905): Ein Bienennest mit Vorratskammern. (*Lithurgus dentipes* Sm.) Z. w. Insb. I, p. 118–119.
- (1923): Die europäischen Bienen (*Apidae*). Das Leben und Wirken unserer Blumenwespen. Berlin-Lpz., 456 pp.
- Graber, Vitus (1877): Die Insekten. Zweiter Theil. Vergleichende Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insekten. München, 604 pp.
- Gutbier, A. (1916): Essai sur la classification et sur le développement des nids des guêpes et des abeilles. Horae Soc. Ent. Rossicae XLI, 7, 57 pp.
- Hamm, A. H. (1922): Note on the life-history of a Bethyloid of the genus *Cephalonomia* Westw. observed at Oxford. Proc. of the Ent. Soc. London, p. XXVI.
- Haupt, H. (1927): Monographie der Psammocharidae (Pompilidae) Mittel-, Nord- und Osteuropas. Deutsche Ent. Zeitschr. Beihefte 1926–1927, 367 pp.
- Hingston, R. W. G. (1928): Problems of instinct and intelligence. London, 296 pp.
- (1933): A naturalist in the Guiana forest. London, 384 pp.
- Howard, L. C. (1931): The insect menace. London, 340 pp.
- Imms, A. D. (1925): A general text-book of Entomology. London, 698 pp.
- Isely, Dwight (1913): The biology of some Kansas Eumenidae. The Kansas University Science VII, 7, p. 235–309.
- Latter, O. H. (1930): *Odynerus callosus* affording an instance of natural barrier against inbreeding. Proc. Ent. Soc. London, p. XXIX.
- Maindron, Maurice (1882): Histoire des Guêpes Solitaires de l'Archipel Indien et de la N. Guinée. Ann. Soc. Ent. France (6) II, p. 69–76, 169–188, 267–286, 2 pl.
- Malyshev, S. J. (1911): Zur Biologie der Odynerus-Arten und ihrer Parasiten. Horae Soc. Ent. Rossicae XL, Nr. 2, p. 1–58.
- (1917): Essai sur la classification des nids des abeilles et des guêpes. Rev. Russe Ent. 17, p. 1–19.
- (1933): Sammeln und Erforschung der Bienen und Wespenester. Abderh. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. IX, Teil 7, p. 329–388.
- Maréchal, Paul (1930): Sur trois Hyménoptères se développant dans un cocon en mosaïque. Mém. Soc. Ent. Belgique XXIII, p. 1–23.
- Nielsen, E. (1923): Contributions to the Life-History of the Pimpline Spider Parasites. Ent. Medd. XIV, p. 137–205.
- Nielsen, J. C. (1900): Biologiske Studier over Gravehvepse. Vid. Medd. Nat. For., p. 255–280.

- Peckham, G. W. & E. G. (1898): On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps. Wisconsin Geological and Nat. Hist. Survey Bull. II, 1, p. 1-245.
- Rau, Phil. (1933): The Jungle Bees and Wasps of Barro Colorado Island. Kirkwood, 324 pp.
- Roubaud, E. (1916): Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris (10) I, p. 1-160.
- Schmiedeknecht, O. (1882-1884): Apidae europaeae II. Berlin-Gumperda.
- Tinbergen, N. (1932): Ueber die Orientierung des Bienenwolfes. Z. f. vergl. Physiol. XVI, p. 305-334.
- Verhoeff, C. (1892): Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jahrb. Abt. Syst. VI, p. 680-754.
- Waterhouse, G. R. (1864): On the Formations of the Cells of Bees and Wasps. Trans. Ent. Soc. London, II.
- Wheeler, W. M. (1923): Social life among the insects. London, 375 pp.
- Whitman, C. O. (1902): A biological farm. Biol. Bull. Woods Hole III, p. 214-224.
- Williams, F. X. (1917): *Euparagia scutellaris* Cress., a massarid wasp that stores its cell with the young of a curculionid beetle. Panpacific Ent. IV, p. 38-39.
-