

Notes sur le comportement de *Tachysphex denisi* Beaumont, 1936 (Hymenoptera, Crabronidae)

par Edgard GROS

4 bis rue Maurice-Clausse, F – 02400 Chierry <edgardgros@hotmail.fr>

Résumé. – Des observations sont menées en Espagne sur le comportement de *Tachysphex denisi*, notamment le transport des proies (blattes de l'espèce *Phyllodromica subaptera*), la durée de certaines phases de la nidification, la construction du terrier et le dépôt de l'œuf sur une proie.

Abstract. – **Notes on the behaviour of *Tachysphex denisi* Beaumont, 1936 (Hymenoptera, Crabronidae).** Observations are conducted in Spain on the behaviour of *Tachysphex denisi*, especially including carrying of the preys (cockroaches of the species *Phyllodromica subaptera*), duration of certain nesting phases, burrow construction and location of the egg on the prey.

Keywords. – Apoidea, *Tachysphex denisi*, behaviour, preys, Blattellidae, Spain.

Les *Tachysphex* Kohl, 1883, de la région ouest-européenne au comportement connu capturent comme proies pour leurs larves des Orthoptères Acrididae (11 espèces), Catantopidae (4 espèces), Tettigoniidae (3 espèces), Oecanthidae (2 espèces), ainsi que des Dictyoptères Mantidae (4 espèces) et Blattellidae (1 espèce). Parmi les *Tachysphex* européens prédateurs de Blattellidae, seuls *T. obscuripennis* (Schenck, 1857) et sa sous-espèce *gibbus* Kohl, 1885, ont fait l'objet d'études (pour la plupart sous le nom erroné de *Tachysphex lativalvis* Thomson, 1870) : FERTON (1901, 1914), ADLERZ (1904, 1906), BOUWMAN (1914), GRANDI (1928, 1961), MANEVAL (1932), DELEURANCE (1946), LOMHOLDT (1976), BLÖSCH (2000). Le nid de cette espèce est établi en terrain horizontal. La galerie de 5 à 10 cm de long peut être verticale, inclinée ou tortueuse. Le terrier, dont l'entrée reste ouverte durant l'approvisionnement, compte généralement une seule cellule [deux d'après BOUWMAN (1914)]. Les proies sont apportées au vol jusqu'au nid dans lequel la guêpe pénètre directement avec sa proie. La ration complète est de deux blattes [trois d'après BOUWMAN (1914)] disposées sur la face dorsale, avec la tête orientée vers le fond de la cellule. L'œuf est pondu sur la première proie emmagasinée. Il est collé transversalement sur la face ventrale du thorax de la blatte, le pôle céphalique fixé en arrière de la coxa de l'une des pattes antérieures.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La biologie de *Tachysphex denisi* Beaumont, 1936, était inconnue. En Espagne, GAYUBO (1983) a pris cette espèce à deux reprises avec sa proie : *Phyllodromica (Lobolampra) subaptera* (Rambur, 1838) et *Phyllodromica (Lobolampra) carpetana* Bolívar, 1873 (Dictyoptera, Blattellidae). En Espagne, à El Perello dans une oliveraie, j'ai obtenu par piégeage de belles séries de mâles et de quelques femelles de cette espèce, durant les mois d'avril et mai de la décennie 1990. Au cours des mois d'avril et mai 2008, 2010, 2011 et 2012, j'ai pu étudier son comportement dans cette localité ainsi qu'à L'Aldea, toutes deux de la province de Tarragone. D'après mes observations, *T. denisi* est une espèce printanière, univoltine semble-t-il, dont la période de nidification s'étend d'avril à mai. Elle vit de façon isolée ou par petits groupes de trois à six individus. Les mâles sont discrets et présents sur les lieux de nidification. Je n'ai pas assisté à l'accouplement.

J'ai réalisé des films sur plusieurs phases du comportement de cette espèce et d'un Diptère *Miltogramminae* dont il est parasite. Certaines scènes invisibles à l'œil nu sur le terrain ont pu être décrites en détail grâce au visionnage du film. Pour ce faire, j'utilise un caméscope Panasonic NV-GS 500 muni d'un objectif Leica Dicomar $f = 3,3\sim 39,6$ mm 1 : 1,6, le tout monté sur un trépied. Mes photos ont été réalisées avec un appareil numérique Minolta Dimage Z1, objectif 38-380 mm.

RÉSULTATS

Terrier. – A L'Aldea, plusieurs femelles de *T. denisi* ont établi leurs terriers dans les flancs d'un vieux tas de terre meuble rougeâtre mêlée de petits cailloux. Deux autres femelles ont choisi une terre noirâtre horizontale pour nidifier. Dans la même localité, d'anciens remblais, résultant de gros travaux d'irrigation, constitués de terre truffée de cailloux et recouverts d'une végétation clairsemée, en attirent également. Les endroits reconnus par les femelles comme propices au creusement d'un terrier sont situés dans un sol plus ou moins ferme ; il en résulte des temps de creusement allant du simple au double selon que les travaux de terrassement se déroulent dans une terre meuble ou compactée, soit en moyenne entre 40 et 80 minutes pour des terriers aux dimensions sensiblement identiques.

L'hyménoptère explore pédestrement le sol en divers endroits plus ou moins dégagés avant de creuser un terrier qui peut être à la base d'une plante ou encore débiter au niveau d'une légère dépression. A l'aide de ses mandibules, l'insecte entame la terre. Celle-ci tombe sous forme de petites granules qu'il ratisse avec ses tarsi antérieurs à reculons jusque devant l'entrée du nid. Lorsqu'il revient vers celui-ci, il poursuit le ratissage des déblais à l'aide des pattes antérieures en mêlant des mouvements alternatifs et synchrones. La guêpe creuse dans diverses positions autour de l'axe de la galerie dans un mouvement tournant. Les petits cailloux sont saisis entre les mandibules et vont rejoindre les déblais. Durant le forage, la femelle s'aide souvent de la pointe du gastre dans un mouvement d'arrière en avant pour refouler la terre au dehors. Les déblais sont ratissés jusqu'à une trentaine de millimètres devant l'entrée du nid et forment un léger monticule. Les terriers sont isolés ou groupés et assez proches les uns des autres (entre 2 et 90 cm). L'entrée du nid reste libre durant l'approvisionnement. A l'instar d'autres *Tachysphex*, comme par exemple *T. helveticus* Kohl, 1885, ou *T. unicolor* (Panzer, 1806) (du groupe *pompiliformis*), la femelle creuse parfois un nouveau terrier à 2-3 cm de celui qu'elle vient de clore. J'ai relevé onze nids unicellulaires et quatre nids bicellulaires.

La galerie mesure en moyenne 40 mm de long (entre 20 et 70 mm) (9 obs.) et 4-5 mm de diamètre. Elle est soit droite, soit légèrement coudée et descend en biais dans la terre. La cellule est située à l'extrémité de la galerie et à une trentaine de millimètres de profondeur (entre 20 et 42 mm) (9 obs.) ; elle mesure en moyenne 11 mm de long et 7 mm de diamètre (5 obs.). Dans le cas de nids bicellulaires, la guêpe, après avoir approvisionné et fermé la première cellule, prépare la seconde cellule un peu plus haut latéralement dans la galerie. Une femelle a creusé et approvisionné trois nids unicellulaires en deux jours, dont deux nids avec quatre blattes et un avec trois blattes.

Dans la localité d'El Perello, j'ai relevé deux nids entièrement approvisionnés, établis dans du sable très compact. L'un est unicellulaire, l'autre bicellulaire. Celui-ci est établi dans un ancien nid de *Prionyx kirbii* (Vander Linden, 1827) (Hymenoptera, Sphecidae), nombreux l'été à nidifier dans ce tas de sable. Les deux cellules, situées de part et d'autre au fond de la galerie verticale partiellement remplie des matériaux de clôture, sont approvisionnées chacune de trois blattes. Seul le couloir principal pourrait être l'œuvre de *Prionyx kirbii*.

Vols de mémorisation. – Ils ont lieu à la fin des travaux de forage et sont exécutés rapidement en l'espace d'une trentaine de secondes. La guêpe marche devant l'entrée du terrier, puis exécute des vols de plus en plus hauts au-dessus de l'aire de nidification. Elle peut se poser, ou non, à l'entrée de son nid durant cette phase ou revenir à vide quelques minutes plus tard visiter de nouveau son terrier.

Temps impartis à la chasse. – Le terrier prêt, *T. denisi* part aussitôt à la recherche d'une proie. La base des plantes, les crevasses du sol, sont fouillées minutieusement par l'insecte. Deux femelles ont repiqué leur proie paralysée. Face à la blatte qu'elle maintient par la base des antennes à l'aide des mandibules, la guêpe recourbe son gastre vers l'avant et pique dans la partie antéro-ventrale du corps de sa proie. Une autre fois, la guêpe est quasi perpendiculaire au corps de la blatte au moment de la piqure (fig. 1).

Les créneaux horaires consacrés à la chasse sont assez constants et se placent lorsque l'ensoleillement est à son maximum. J'ai relevé 73 retours au nid de l'hyménoptère muni de sa proie. Les premiers voyages ont lieu vers 11 h 30 et les derniers vers 16 h. Les pics se font pendant la période horaire entre 13 h et 14 h (25 obs.) et entre 14 h et 15 h (24 obs.). Treize passages ont eu lieu entre 11 h 30 et 12 h 45 et neuf passages entre 15 h et 16 h. La guêpe apporte une proie à son nid toutes les 20 minutes en moyenne (entre 3 et 55 min) (33 obs.).

Contrairement à des espèces prédatrices de Mantres comme par exemple *T. costae* De Stefani, 1882, ou *T. erythropus* (Spinola, 1839) (du groupe *costae*), qui intercalent, aux approvisionnements réels, de nombreux voyages à vide, c'est-à-dire non munis de proie, *T. denisi* regagne son terrier, à de très rares exceptions près, toujours chargé d'une proie.

Transport. – La guêpe apporte ses proies, généralement non renversées, en vol, jamais pédestrement. Elle les maintient sous son corps avec ses pattes après les avoir saisies par la base des antennes à l'aide des mandibules. Les proies sont apportées le plus souvent directement jusqu'au nid ou à proximité de celui-ci, que l'insecte rejoint pédestrement (fig. 2). Les proies de petite taille sont plutôt maintenues sous le corps de l'hyménoptère, les plus grosses le long de son flanc.

Proies, oviposition. – Les proies sont des *Phyllodromica subaptera* femelles adultes (un seul cas relevé de juvénile) (79 obs.). Cette espèce est parthénogénétique (Horst Bohn, comm. pers.). J'en compte entre deux et six par cellule complètement approvisionnée, soit une moyenne de trois (22 obs.). La taille oscille entre 5 et 9 mm de long ; elles sont disposées majoritairement sur le dos, plus ou moins

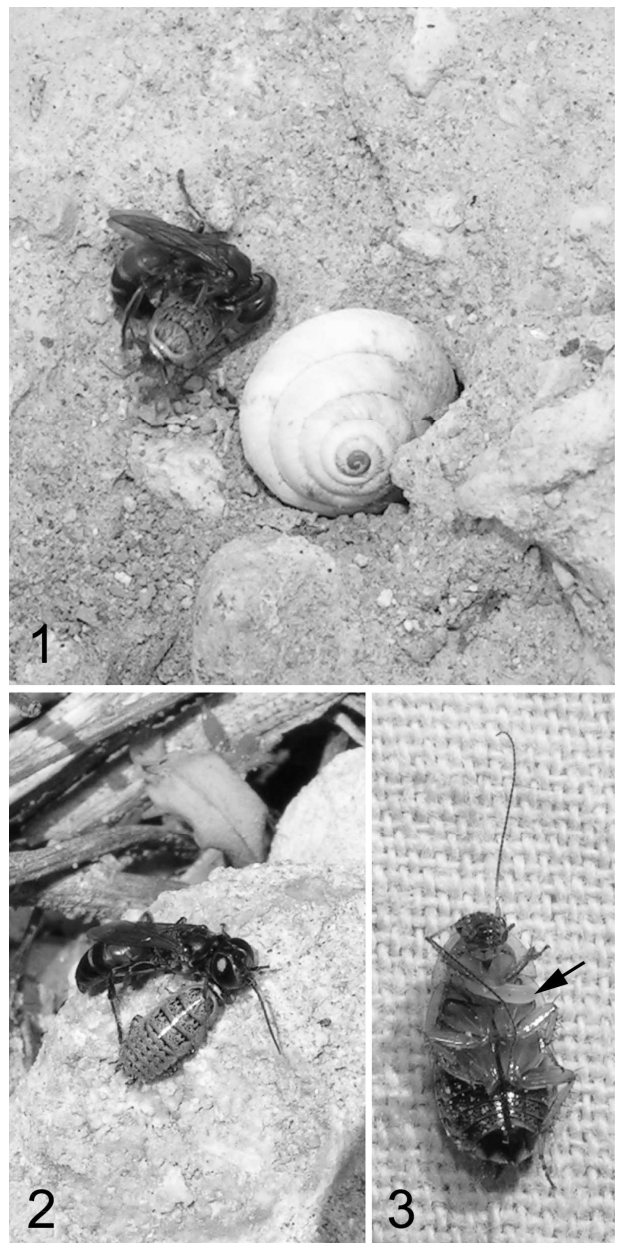


Fig. 1-3. – *Tachysphex denisi* Beaumont et sa proie *Phyllodromica subaptera*. – 1, *T. denisi* piquant sa proie. – 2, *T. denisi* venant d'atterrir au sol avec sa proie. – 3, Œuf de *T. denisi* collé transversalement sur la face ventrale du thorax de sa proie (Photos de l'auteur).

serrées les unes contre les autres ou les unes sur les autres. La tête est orientée vers le fond, plus rarement vers le plafond ou l'entrée de la cellule. L'œuf est pondu sur la ou l'une des dernières blattes enfouies (9 obs.), la ou l'une des premières (3 obs.) et toujours sur l'une des plus grosses du lot.

L'œuf est blanc, cylindrique, courbe et mesure 2,5 mm de long. Il est collé transversalement sur la face ventrale du thorax de la blatte, le pôle céphalique fixé en arrière de la coxa de l'une des pattes antérieures. Le pôle anal aboutit entre les pattes antérieures et médianes du côté opposé (fig. 2).

Fermeture du terrier. – Le terrier est comblé avec de la terre que l'insecte récolte en raclant d'abord les parois internes de la galerie. Parvenu à la surface, l'insecte va chercher divers matériaux de clôture qu'il ramène à reculons vers le nid. Les petits cailloux sont apportés entre les mandibules, tandis que les parcelles de terre sont ratissées à l'aide des tarsi antérieurs pour y être introduites dans la galerie. La guêpe récupère de la terre à même le sol, mais parfois aussi en la décollant de la surface des cailloux à l'aide des mandibules. Entre chaque voyage, elle tasse fermement les matériaux de la pointe du gastre. L'hyménoptère rogne également le pourtour de l'entrée du nid afin d'en détacher des parcelles terreuses qu'il refoule dans le conduit. Cette phase est souvent interrompue par des pauses plus ou moins longues au soleil (une fois jusqu'à une demi-heure). Sur la fin des travaux, la guêpe camoufle, mais pas systématiquement, l'aire de nidification en disposant dessus quelques petits cailloux ou des débris végétaux desséchés. La fermeture demande 18 minutes en moyenne (entre 10 et 25 min) (7 obs.).

Etat des proies paralysées. – Toutes les proies fraîchement exhumées sont imparfaitement paralysées et peuvent bouger les antennes, les tarsi, les palpes. Certaines sont capables de nettoyer leurs tarsi antérieurs en les faisant passer dans leurs pièces buccales. Quelques-unes déambulent d'une marche plus ou moins assurée lorsqu'on les excite. Au fil des jours, la mobilité de ces organes va disparaissant. Seuls, les battements antennaires trahissent encore la vie qui peut se prolonger jusqu'à une dizaine de jours.

Parasite. – L'observation suivante montre qu'un Diptère Sarcophagidae Miltogramminae est parasite de *T. denisi*. Le 10 mai 2010, deux diptères surveillent assidûment des femelles en train d'approvisionner leur terrier. Ils sont postés à 3-4 cm devant l'entrée de l'un de ces nids dans lequel la guêpe vient d'enfouir une troisième et avant-dernière blatte avant de repartir en chasse. Aussitôt après le départ de l'insecte, les mouches tentent de pénétrer dans le terrier mais en bouchent l'entrée avec une parcelle de terre que l'une d'entre elles a fait tomber accidentellement. Les parasites essayent vainement de se glisser à l'intérieur. Deux minutes plus tard, l'un d'eux pond finalement une minuscule larve qui se dirige par reptation vers l'ouverture dans laquelle elle se glisse probablement en direction des blattes paralysées. J'ai mis fin à l'observation en capturant l'un de ces parasites. Lors de fouilles ultérieures, j'ai mis à jour la cellule d'un autre nid contenant quatre blattes dont l'une est à moitié dévorée par une larve jaunâtre de 4-5 mm de long appartenant à un diptère parasite.

En 2012, plusieurs de ces Diptères évoluent, en volant par bonds de quelques centimètres, dans la zone de nidification de *Tachysphex denisi*. Ils passent ainsi de nids en nids près desquels ils stationnent plus ou moins longtemps, quand ils ne pénètrent pas à l'intérieur à la suite à l'introduction d'une proie par la guêpe (1 obs.).

CONCLUSION

La plupart des proies connues des *Tachysphex* du groupe *obscuripennis* sont des Blattellidae et ce, indépendamment de la région géographique. Les nids des espèces de ce groupe sont majoritairement unicellulaires (KURCZEWSKI, 2010). Les observations comportementales

sur les *Tachysphex obscuripennis obscuripennis*, *T. obscuripennis gibbus* et *T. denisi* présentent des points communs mais également quelques différences. Les deux premières sont estivales et bivoltines tandis que *T. denisi* est printanière, peut-être estivale.

Pour ces trois taxa, le terrier est unicellulaire, plus rarement bicellulaire, avec l'entrée du nid laissée ouverte durant l'approvisionnement. Les proies sont des Dictyoptères Blattellidae appartenant aux genres *Ectobius* Stephens, 1835 (*T. obscuripennis*), *Phyllodromica* Fieber, 1853 (*T. denisi*). Le mode de transport est identique pour les trois et se fait en vol, jamais pédestrement. De même, l'enfouissement de la proie est direct, sans arrêt sur le seuil du nid. Le nombre de proies par cellule est plus constant chez *T. obscuripennis* avec deux blattes, plus rarement trois, tandis que ce nombre oscille entre deux et six exemplaires chez *T. denisi*. D'après KURCZEWSKI (2010), les cellules contenant deux ou trois proies vont produire des mâles et celles avec quatre à six proies des femelles.

Dans chacune des cellules de ces espèces, les blattes paralysées sont majoritairement disposées sur la face dorsale, la tête orientée vers le fond de la loge. Cependant, dans les cellules contenant plus de trois proies, celles-ci sont entassées les unes contre les autres de telle sorte que certaines peuvent avoir la tête dirigée vers le plafond de la cellule. La ponte se fait sur la première proie (*T. obscuripennis*, plus rarement *T. denisi*), ou sur la ou l'une des dernières blattes (*T. denisi*). L'emplacement de l'œuf sur la proie est identique chez ces trois taxa. Il est collé transversalement sur la face ventrale du thorax de la blatte. Le pôle céphalique est collé en arrière de la coxa de l'une des pattes antérieures.

La fermeture du nid chez *T. denisi* demande une vingtaine de minutes. Les matériaux de clôture sont damés vigoureusement de la pointe du gastre et le camouflage de l'aire de nidification, quand il existe, est assez succinct.

L'état paralytique des proies est incomplet. Outre le fait que celles-ci sont capables de bouger les antennes, les tarsi et les palpes, certaines d'entre elles peuvent marcher un peu si on les remet sur leurs pattes, ainsi que je l'ai constaté chez *T. denisi*.

Les Fourmis restent souvent l'élément perturbateur chez la plupart des Hyménoptères prédateurs en période de nidification et *T. denisi* n'échappe pas à la règle. D'autre part, un Diptère Sarcophagidae est parasite de cette espèce. Sa présence dans la zone de nidification, la ponte d'une larve du diptère devant l'entrée du nid, ainsi que la présence d'un asticot dévorant la ration d'une larve de l'hyménoptère ont été observées.

Aux Etats-Unis, KURCZEWSKI (2010) a publié récemment une étude très complète sur la biologie de *Tachysphex inconspicuus* (Kirby, 1890) du groupe *obscuripennis*, prédateur de Blattellidae. Si l'on compare les différentes phases de la nidification entre cette espèce et *T. denisi*, on relève des similitudes comportementales comme :

- le mode de transport de la proie, en vol, identique chez ces deux espèces ;
- les laps de temps très proches entre chaque apport de proies, de 22 min chez *Tachysphex inconspicuus* et 20 min chez *T. denisi*.
- les nids majoritairement unicellulaires chez ces deux espèces.

Les différences les plus notables se remarquent au niveau de la ponte qui se fait sur la première blatte paralysée pour *T. inconspicuus*, alors que chez *T. denisi* la ponte intervient plutôt vers la fin de l'approvisionnement. Par ailleurs, on relève la présence d'une fermeture provisoire du nid chez *T. inconspicuus* et son absence chez *T. denisi*, ce qui entraîne un mode de retour au nid différent, spécifique. De même, l'emplacement de l'œuf sur la proie diffère : il est collé transversalement sur la face ventrale du thorax chez *T. denisi*, alors qu'il est fixé longitudinalement ou en biais chez *T. inconspicuus*. Tandis qu'il faut en moyenne un peu plus d'une heure à *Tachysphex denisi* pour creuser son terrier, il faut entre 39 et 50 min pour effectuer cette tâche chez *T. inconspicuus*. Les proies sont des Blattellidae Pseudophyllo-dromiinae chez *T. inconspicuus* et des Blattellidae Ectobiinae chez *T. denisi*.

REMERCIEMENTS. – Je remercie vivement M. le Professeur émérite Jacques Bitsch pour la détermination des *Tachysphex* faisant l'objet de cette note ainsi que pour sa relecture du manuscrit. Je remercie également le Dr Horst Bohn d'avoir accepté de déterminer les Blattellidae.

AUTEURS CITÉS

- ADLERZ G., 1904. – Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae. I *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **37** : 1-181.
- 1906. – Lefnadsförhållanden och instinkter inom familjerna Pompilidae och Sphegidae. II *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **42** : 1-48.
- BLÖSCH M., 2000. – Die Grabwespen Deutschlands. Sphecidae *s.str.*, Crabronidae. Lebensweise, Verhalten, Verbreitung. In : Blank S. M. & Taeger A. (éds), *Die Tierwelt Deutschlands*, **71** : 1-480.
- BOUWMAN B. E., 1914. – Kakkerlakken en wespen. *De Levende Natuur*, **18** : 385-395.
- DELEURANCE E. P., 1946. – Etudes sur quelques éléments de la faune entomologique du bois des Riège (Camargue). *Annales de la Société entomologique de France*, **113** [1944] : 31-70.
- FERTON Ch., 1901. – Notes détachées sur l'Instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces (1^{ère} série). *Annales de la Société entomologique de France*, **70** : 83-148.
- 1914. – Notes détachées sur l'Instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces nouvelles (8^{ème} série). *Annales de la Société entomologique de France*, **83** : 81-119.
- GAYUBO S. F., 1983. – Sobre la biologia de los esfécidos ibéricos. I (Hym., Sphecidae). *Graellsia*, **38** [1982] : 121-128.
- GRANDI G., 1928. – Contributi alla conoscenza biologica e morfologica degli Imenotteri melliferi e predatori. VII. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia del Real Istituto Superiore Agrario di Bologna*, **1** : 259-326, pls. II-IX.
- 1961. – Studi di un Entomologo sugli Imenotteri superiori. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università di Bologna*, **25** : 1-659.
- KURCZEWSKI F. E., 2010. – Observations on the nesting and prey of the solitary wasp, *Tachysphex inconspicuus*, with a review of nesting behavior in the *T. obscuripennis* species group. *Journal of Insect Science*, **10** : 1-16.
- LOMHOLDT O., 1976. – The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark in Fauna *Entomologica Scandinavica*, **4** (2) : 225-452. Scandinavian Science Press, Danemark.
- MANEVAL H., 1932. – Notes recueillies sur les Hyménoptères. *Annales de la Société entomologique de France*, **101** : 85-110.
-