

Institut National de la Recherche Agronomique, Bures-sur-Yvette (Station de Recherches apicoles).

SUR LE DÉTERMINISME DE LA FORMATION DE LA GRAPPE CHEZ LES ABEILLES.

Par

JACQUES LECOMTE.

Avec 5 figures.

(Eingegangen am 16. Februar 1950.)

L'interattraction est le phénomène qui a pour résultat la formation d'un groupe d'animaux de la même espèce sous l'influence de stimuli émis par les individus eux-mêmes.

Si les stimuli sont extérieurs aux individus, il s'agit non d'un groupe soumis à l'interattraction mais d'une foule, telle que l'a définie PICARD. Cette distinction, sur laquelle insista RABAUD, et importante, car si les phénomènes sont parfois très distincts, d'autre fois ils sont impossible à démêler par la simple observation. Il s'agit dans ce dernier cas de groupements pseudo-sociaux; il est en est ainsi dans le cas d'une ophiure, *Ophioderma brevispina* SAY., étudiée par ALLEE: l'animal placé dans un aquarium contenant de l'eau de mer présente une forte interattraction et les ophiures se rassemblent en un groupe excessivement compact; si on les place dans un aquarium contenant un support convenable, toute interattraction disparaît aussitôt. Il s'agit donc d'une pseudo interattraction due au thigmotactisme. PESSON a observé sur *Orthesia urticae* L. une pseudo interattraction identique due elle aussi au thigmotactisme. Enfin chez le criquet pèlerin CHAUVIN a souligné le rôle possible de l'hygrotopisme dans le rassemblement grégaire.

Chez *Forficularia auricularia* L., LHOSTE a mis en évidence une tendance à se grouper, mais n'a pas cherché à préciser quels stimuli pouvaient être en jeu. LEDOUX chez *Blatella germanica* et *Periplaneta orientalis* L. a observé une très nette interattraction qui serait due, selon lui, à l'action d'un stimulus olfactif; en effet, un broyat de l'animal demeure attractif; les antennes seraient l'organe récepteur, leur ablation supprimant l'interattraction; d'autre part il y aurait aussi une influence du thigmotropisme et de l'hygrotopisme. Il faut encore citer comme relevant peut être de l'interattraction les rassemblements de sommeil de certains insectes; si RABAUD et plusieurs autres auteurs sont d'avis qu'il s'agit d'attraction réciproque et en particulier chez les mâles d'haliectes d'une interattraction à point de départ olfactif, GRASSÉ étudiant la

même question se demande si les rassemblements de sommeil des lépidoptères et des hyménoptères ne sont pas dus à des influences tropiques; et la signification de ces fait reste douteuse.

Enfin l'interattraction doit être distinguée de l'attraction sexuelle; chez les insectes cette dernière est particulièrement forte, et on la connaît chez de nombreuses espèces dont DETHIER donne la liste; mais en règle générale il semble que l'attraction sexuelle ne joue que dans un sens, de la femelle vers le mâle ou du mâle vers la femelle; on ne peut donc parler, chez les insectes, d'interattraction dans ce cas. Cependant CUILLE a étudié chez *Cosmopolites sordidus* GERM. une attraction sexuelle s'exerçant dans les deux sens qui sans doute est à point de départ olfactif et combinée au thigmotactisme; l'organe récepteur se trouve être différent de ceux du chimiotropisme alimentaire; en effet il est situé sur le rostre et non sur les antennes comme ceux-ci.

Chez les insectes sociaux, l'interattraction n'a pas été étudiée; les travaux de Miss FIELDE sur les fourmis portant plus sur l'agressivité que sur l'interattraction, et cependant c'est chez ces insectes que l'on peut s'attendre à trouver de beaux exemples du phénomène.

Recherches sur les abeilles. La Formation de la grappe.

Si l'on disperse dans une caisse de bois obscure d'environ 37 dm³, un certain nombre d'ouvrières endormies à l'anhydride carbonique, elles se réunissent dès leur réveil. Ces petits groupes s'agglomèrent et en dernier lieu donnent une grappe unique. Cette grappe est accrochée généralement le long et en haut de la paroi de la caisse, dans un angle de préférence. Pour un nombre d'abeilles égal à 300, le temps nécessaire pour obtenir la formation de la grappe varie entre 1 heure 15 et 3 heures 15. La température ne semble pas, entre 15 et 30° influencer cette formation; au contraire le nombre des ouvrières présentes joue un rôle très important. L'interattraction est manifeste pour un nombre d'abeilles égal ou supérieur à 100; 75 individus forment encore la grappe dans la grande majorité des cas; 50 ne la forment plus que dans environ 50% des expériences et un nombre inférieur reste toujours dispersé ou en petits groupes comptant tout au plus 3 ou 4 individus.

D'autre part il est essentiel pour obtenir une grappe unique que la caisse de bois constitue un milieu isotrope pour l'abeille; si j'introduis dans cette caisse deux supports rugueux, en grillage par exemple, dans un certain nombre de cas il se produira bien une grappe unique sur l'un des deux, mais on observe aussi souvent un amas sur chacun des supports, ces amas pouvant être égaux en nombre ou au contraire très disproportionnés. Ainsi dans ce cas le géotropisme de la grappe est surpassé par l'attraction d'un support très rugueux, SENDLER avait noté,

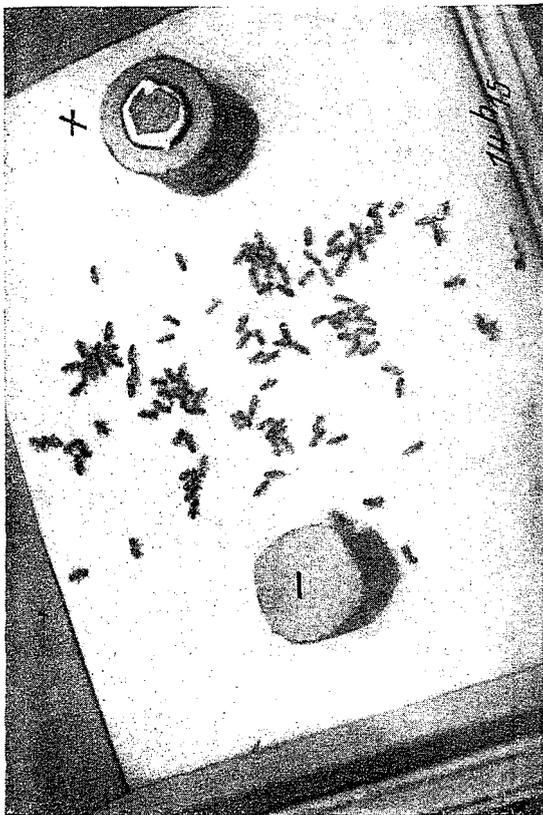


Fig. 1.

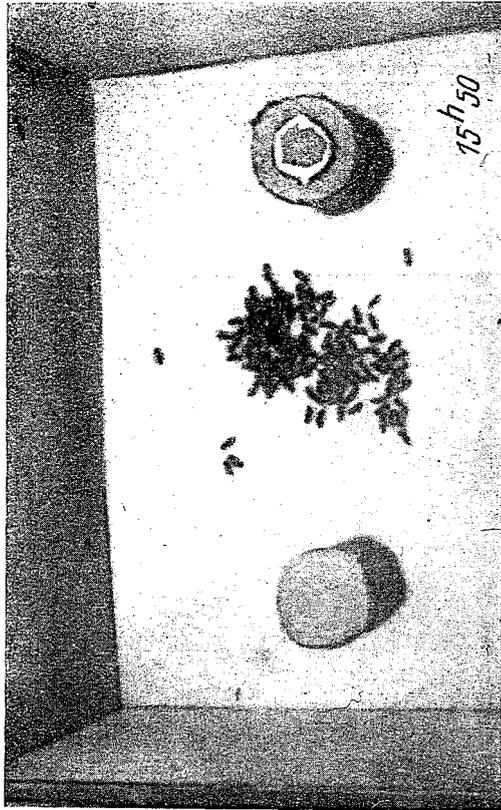


Fig. 2.

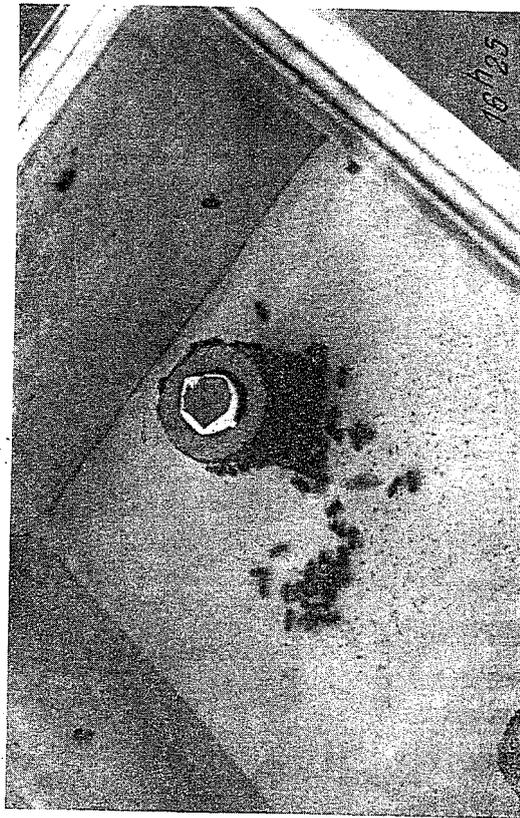


Fig. 3.

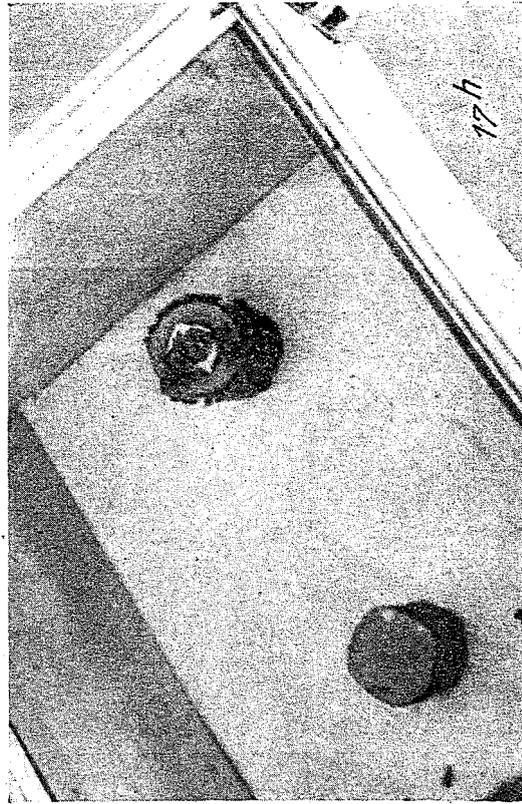


Fig. 4.

Fig. 1—4. *En* + cagette double paroi contenant 150 ouvrières. *En* — Cagette témoin vide. Entre les deux cagettes 150 ouvrières déposées endormies à 14 heures 10.

mais à un degré moindre, une compétition entre un support de bois rugueux et la géonégativité de l'essaim. Pour mettre en évidence l'attraction des individus par un groupe déjà formé j'ai disposé dans le fond de la caisse de bois, deux petites cages grillagées: l'une contenait des ouvrières, l'autre, vide, servait de témoin. Dans ces conditions on observe que des abeilles déposées endormies et dispersées entre les deux cages viennent toujours se masser sur la cage habitée; elles y viennent soit individuellement soit sous forme de petits groupes; dans d'autres cas enfin il se forme un seul groupe composé de toutes les abeilles libres et ce groupe une fois formé se dirige vers la cage habitée pour s'y fixer. (Fig. 1—4.)

Mais ici encore le nombre des abeilles présentes joue un rôle certain. Si dans la cage grillagée se trouvent 150 ouvrières jouant le rôle d'*appelants*, il faudra que le nombre d'abeilles libres soit égal ou supérieur à 75 pour qu'une grappe unique se forme toujours sur la cage des *appelants*. Avec un nombre plus restreint d'individus on compte en général deux amas, le plus important se trouve sur la cage habitée, l'autre sur la cage témoin, et l'on observe de nombreux isolés. Pour un nombre inférieur à 10, il est impossible de déceler la moindre attraction par la cage des *appelants*.

Ces phénomènes ne sont en aucune façon perturbés lorsque les *Appelants* et les *Appelés* appartiennent à deux colonies différentes. Pour obtenir cette grappe unique et permanente sur la cage habitée, il n'est pas nécessaire qu'il y ait contact; en effet si la cage des *appelants* est à double paroi aucune modification n'est observée dans le comportement des *appelés* à condition que l'écartement soit inférieur à 2 cm; il s'agit donc d'un phénomène d'interattraction ayant pour point de départ un stimulus agissant à distance.

Le mécanisme sensoriel de l'interattraction.

La première hypothèse envisagée fut celle d'un stimulus olfactif; il était permis de penser que l'écartement inférieur à 2 cm était nécessaire pour maintenir le groupe stable mais que le stimulus attractif agissait à une distance supérieure; en effet l'observation montre que dans le cas d'un écartement supérieur les amas se font et se défont rapidement sur la cage habitée.

Pour mettre en évidence un stimulus olfactif, je fis déboucher à l'intérieur d'une cage remplie de laine de verre, un courant d'air ayant circulé au milieu d'un paquet d'abeilles; dans une autre cage et dans les mêmes conditions arrivait un courant d'air témoin. Les résultats furent toujours négatifs.

Parallèlement j'effectuais des essais dans cinq types différents d'olfactomètres pour tenter de mettre en évidence une attraction à point de départ olfactif chez l'abeille, le premier de ces olfactomètres était du type classique en Y; deux courants d'air l'un supposé chargé d'odeur d'abeille, l'autre neutre, arrivaient dans les deux branches de l'Y, mais cet appareil ne contenait qu'une abeille isolée et par conséquent très perturbée; un autre appareil était composé d'une caisse de grande dimension dans laquelle deux courants d'air arrivaient par des orifices grillagés situés sur la paroi de la caisse; un grand nombre d'abeilles étaient alors testées à la fois; enfin un troisième appareil était composé d'une caisse obscure comportant deux sorties placées côte à côte et assez fortement éclairées; par ces sorties arrivaient également deux courants d'air; deux autres appareils n'étaient que des variantes de ce dernier. Tous ces essais furent également infructueux; dans l'Y, l'abeille isolée était dans un état d'agitation extrême, rentrant dans une branche et en ressortant aussitôt; dans le second appareil, un amas se formait mais au hasard et enfin dans les appareils du troisième type, les sorties par les tubes éclairés se faisaient dans 50% des cas par la sortie contenant le courant d'air témoin.

Reprenant alors la méthode des cages, j'ai testé des abeilles mortes, sacrifiées soit par décapitation, broyage, congélation ou inanition, là encore il ne me fut jamais possible de mettre en évidence une quelconque attraction.

Enfin une cage vide ayant contenu longtemps des abeilles vivantes ne s'est pas non plus montrée attractive.

Pensant, pour ces raisons, devoir abandonner l'hypothèse d'un stimulus olfactif, j'ai ensuite envisagé celle d'un stimulus vibratoire. Pour écarter la possibilité de la transmission de celui-ci par le sol, j'ai suspendu environ à 0 cm, 5 du sol la cage contenant les *Appelants*. J'ai pu constater que dans ces conditions toute trace d'interattraction disparaît, l'interposition d'une mince couche de ouate entre le fond de la caisse et la cage habitée amène un résultat identique.

Cependant deux expériences donnèrent des résultats en contradiction apparente avec les précédentes. Dans la première les *Appelants* se trouvent dans une boîte métallique parfaitement close, la ventilation étant assurée à l'extérieur de la caisse ou se déroulait l'expérience; cette boîte métallique à parois minces et reposant directement sur le sol ne semble pas constituer un obstacle à la transmission de vibrations; cependant la grappe, dans ces conditions, ne se forme pas sur la boîte métallique. Dans une autre expérience j'ai placé entre les deux parois d'une cage en grillage du type ordinaire, contenant des abeilles vivantes, un écran de papier obstruant les 3/5 de la surface du cylindre constitué par

la cage. Il ne semble pas non plus que le papier soit de nature à intercepter des vibrations, cependant, dans tous les cas, les abeilles situées à l'extérieur se sont groupées en face du secteur non obstrué par le papier; un écran de matière plastique donna le même résultat.

Le stimulus responsable de l'interattraction chez l'abeille m'apparut donc comme un faisceau de stimuli composé au moins de deux facteurs dont l'un est de nature vibratoire. (Il a été vérifié que les abeilles contenues dans les cagettes émettent des vibrations complexes dont la fondamentale se situe aux environs de 30 Hz.)

Quand à l'autre partie de ce stimulus il semble olfactif: en effet si à la boîte hermétique dont il a été fait mention ci-dessus j'ajoute des abeilles mortes, j'obtiens dans tous les cas un groupement très net sur cette boîte. (Fig. 5.)

En résumé: abeilles mortes seules = pas d'attraction
 abeilles mortes plus
 abeilles enfermées = attraction
 abeilles vivantes dans
 boîte hermétique = pas d'attraction

Ce qui me permet de conclure avec assez de certitude à l'existence d'un stimulus double, olfactif et vibratoire, responsable de l'interattraction entre les ouvrières d'*Apis mellifica*.

Pour essayer de reproduire la composante vibratoire, je me suis servi de 4 dispositifs.

Le premier comprenait un générateur qui émettait à distance à l'aide d'un haut parleur des vibrations de l'ordre de 30 Hz, le haut parleur était posé sur le sol de la caisse en bois. Le second dispositif était constitué par un audiomètre médical qui transmettait des vibrations au sol de la caisse à l'aide d'un vibreur, le troisième comprenait un microphone sur lequel était posée une cagette contenant des abeilles: ce microphone par l'intermédiaire d'un amplificateur et d'un vibreur transmettait les vibrations émises par les abeilles à l'intérieur de la caisse en bois. Enfin un quatrième dispositif consistait en deux membranes de parchemin reliées entre elles par un fil métallique tendu; sur l'une de ces membranes se trouvait une cage habitée et le fil transmettait les vibrations à l'autre membrane qui elle se trouvait dans la caisse où se déroulaient les expériences.

Chacun de ces dispositifs était complété par un certain nombre d'abeilles mortes, nombre suffisant pour réaliser l'interattraction dans les expériences avec des abeilles enfermées dans une boîte hermétiquement close. Cependant en aucun cas avec les quatre dispositifs ci-dessus, je n'ai pu observer l'interattraction. Cet échec est attribuable

à plusieurs raisons: trop grande complexité du stimulus significatif, trop faible intensité du stimulus émis expérimentalement, déformation du stimulus par les appareils de transmission, etc.

D'autre part j'ai cherché à savoir *quel organe de l'abeille était le siège de l'émission du stimulus olfactif*.

Je me suis servi comme test de l'expérience comprenant des abeilles enfermées dans une boîte métallique inattractives à elles seules; en ajoutant à celles-ci des abdomens d'abeilles à l'intérieur (voir fig. 5) j'obtiens

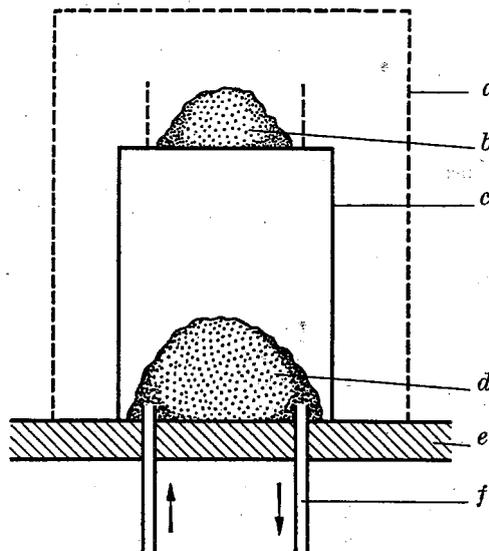


Fig. 5. *a* Cage en grillage; *b* Abeilles mortes; *c* Boîte métallique hermétique; *d* Abeilles vivantes; *e* Sol de la caisse; *f* Aération.

un groupement dans tous les cas comme avec les abeilles mortes entières. Par contre les parties thoraciques et céphaliques de l'abeille ne donnent aucun résultat; je n'ai pas poursuivi pour le moment plus loin ces recherches.

Conclusion.

Il existe une interattraction vraie chez les ouvrières d'*Apis mellifica*.

Cette interattraction a pour point de départ un stimulus complexe pour une part de nature vibratoire et pour l'autre de nature olfactive.

Le point de départ du stimulus olfactif se situe dans l'abdomen. Enfin pour que le stimulus soit perçu d'une manière efficace par l'abeille il faut que celle-ci soit intégrée à un groupe suffisamment nombreux.

Bibliographie.

ALLEE, W. C.: The social life of animals. New York: Norton a. Co. 1938. — CHAUVIN, R.: Contribution à l'étude physiologique du criquet pélerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. Ann. Soc. Ent. France 110 (1941). — CULLÉ, J.:

L'interattraction chez le charançon du bananier. Rev. Path. végétale et Ent. Agricole de France 27, 4 (1948). — DETHIER, V. G.: Chemical insect attractants and repellents. Philadelphia 1947. — FIELDER, A. M.: The power of recognition among ants. Biol. Bull. 7, 227 (1904). — GRASSÉ, P. P.: Les rassemblements de sommeil des Hyménoptères et leur interprétation. Bull. Soc. Ent. de France 1942. — LEDOUX, A. Etude expérimentale du gréganisme et de l'interattraction chez les blattides. Ann. Soc. Zool. France, XI. s. 7 (1945). — LHOSTE, J.: L'effet du groupe chez *Forficularia auricularia* L. Bull. Zool. France 69, 1944. — PESSON, P.: Agrégations de femelles hivernantes de *Orthesia urticae* L. Bull. Soc. Ent. France 1945, No 5. — PICARD, F.: Les phénomènes sociaux chez les animaux. Paris: A. Colin 1933. — RABAUD, E.: Phénomène social et sociétés animales. Bull. Biol. France et Belg. 63 (1929). — Les rassemblements des mâles d'halictes et le phénomène social chez les insectes. Bull. Biol. France et Belg. 61 (1927). — SENDLER, O.: Vorgänge aus dem Bienenleben vom Standpunkt der Entwicklungsphysiologie. Z. Zool. 153 (1940).

J. LECOMTE, Station de Recherches apicoles,
Bures-sur-Yvette S & O (France).

