

**ÉTUDE PRÉLIMINAIRE
DES COMMUNICATIONS ENTRE OUVRIÈRES D'ABEILLES
AU COURS DE LA TROPHALLAXIE**

Par H. MONTAGNER et J. PAIN (1)

*Laboratoire de Psychophysiology, Faculté des Sciences, F.25-Besançon.
Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux,
F.91-Bures-sur-Yvette.*

RÉSUMÉ

C'est au moyen du cinéma en vitesse accélérée (jusqu'à 500 images par seconde) que nous avons abordé l'analyse des communications antennaires dans la ruche, entre individus d'âge et de fonction déterminés. Nous recherchons quelles informations sont véhiculées par les touchers antennaires ou les sécrétions qui les accompagnent.

Nous avons d'abord suivi les premiers contacts trophallactiques des ouvrières naissantes, entre elles, et avec des congénères de 5 à 6 jours. L'apparition et l'évolution de quelques signaux ont été particulièrement étudiées : les signaux de sollicitation, d'acceptation, de refus ou de rupture de contact. Nous avons ensuite commencé à analyser systématiquement les rituels antennaires entre ouvrières de plus de 3 jours. Après cette étude préliminaire, il apparaît déjà que les signaux antennaires de l'Abeille sont mieux et plus vite acceptés que chez les Guêpes par les congénères qui les reçoivent. L'une des conséquences de cette intégration plus poussée est l'absence totale d'agressivité entre ouvrières d'une même ruche. Au contraire des Guêpes et de bien d'autres espèces, l'orientation des activités individuelles ne repose nullement sur une agressivité intra-spécifique.

SUMMARY

Since we found that in social Wasps the antennary movements acted as signals which played a great role in establishing a social scale and directing the workers' activities, we started a systematic analysis of tactile and chemical stimuli which act as signals in trophallactic behaviour of social Bees.

In this paper, we study particularly the first motor patterns of the newly-

(1) Les auteurs remercient l'équipe du Service du film de Recherche scientifique qui a réalisé la plupart des films. Leur aide amicale et efficace nous a permis d'interpréter l'ensemble de ces résultats.

hatched imago, when it meets another worker. The new-born or just a few hours old Bee worker often thrusts its proboscis. This pattern, which is perhaps attended by mandibular secretions, induces the coming of 5-6 days old Bees that spontaneously supply the young worker with food. In other respects, when the young Bee refuses the contact to a solicitating worker, it extrudes its proboscis. A few hours or one day later, it extends its antennae on the buccal parts and head of the begging Bee, then extrudes its proboscis, when refusing or breaking the contact. This extending of the antennae is a signal either of refusal or of rupture of contact in older workers.

The young Bee progressively acquires the antennary ritual of solicitation : the frequent and reiterated introduction of the extremity of one or of the two antennae between the mandibles of the begged Bee.

We just start a systematic study of antennary rituals between workers, aged more than 5 or 6 days. But we already find that particular antennary patterns act as signals for solicitation, other ones for acceptance and still other ones for refusal or rupture of contact.

It is interesting to find that in Bee society, the signals of each worker are received and accepted, and consequently well integrated, by the individuals they are aimed at, whereas their emission or their absence never release the slightest aggressive behaviour. This is very different of what happens in Wasp society, in which each worker begs the individual contact and the release of regurgitations for itself and shows aggressive behaviour towards the individual that refuses to regurgitate in a non-ritual way.

This important difference may account for the annual character of the Wasp society and the perennity of the Bee society.

Comme chacun le sait, les communications interindividuelles chez *Apis mellifica* ont donné lieu à des études très belles et très variées, depuis que Von FRISCH (1923) a découvert la signification des danses des butineuses. Certains types de communication ont fait l'objet de travaux systématiques [Les danses par Von FRISCH (1955, 1965), LINDAUER (1961, 1965), et leurs élèves; Les signaux acoustiques accompagnant les danses par ESCH (1967), ESCH et KERR (1965), JOHNSON (1967), LOBASHEV et coll. (1965), WENNER (1964), etc.; Les messages chimiques tels que la phéromone de la reine d'abeilles par BUTLER (1954, 1964), PAIN (1961, 1963); etc.]. D'autres existent probablement, mais ils sont à peine connus. Comment expliquer par exemple la coordination des activités individuelles au sein de la chaîne cérière (DARCHEN, 1959), sinon par la transmission d'informations précises ?

Il est vraisemblable que dans la ruche, la coordination des activités individuelles soit finement réglée par des échanges incessants de signaux tactiles, gestuels, chimiques ou acoustiques. Mais si on sait que les ouvrières ont des fonctions différentes selon leur âge (RÖSCH, 1925-1930), on ignore quels sont les mécanismes qui assurent le passage d'une fonction à une autre. Ainsi, comment expliquer qu'une Abeille devienne cérière ou butineuse, plutôt qu'une autre, alors que respectivement elle n'est qu'au stade nourrice ou cérière ? Comment expliquer la régulation, l'intégration des activités individuelles dans la société ? N'y a-t-il pas une transmission permanente d'informations spécifiques d'un individu à l'autre ? Mais alors, sous quelle forme seraient véhiculées les informations ?

Comme beaucoup d'autres, nous avons pensé que des informations multiples pou-

vaient être échangées sous forme de signaux tactiles et chimiques entre les ouvrières d'une même ruche, au cours de la trophallaxie. C'est peut-être de l'intégration de tels signaux que dépend à tout moment l'orientation de chaque ouvrière vers telle ou telle tâche. Déjà, FREE (1956-1957) avait montré que les antennes fournissent un stimulus de contact nécessaire à l'établissement de la trophallaxie : une Abeille sans antennes n'est plus capable de solliciter sa nourriture, alors qu'elle peut l'offrir. Cependant, malgré une étude soignée des relations trophallactiques entre ouvrières d'âge différent, FREE n'a pas analysé la succession des stimuli qui accompagnent les comportements d'offre et de demande de l'Abeille depuis son éclosion imaginaire. On ignore toujours, en particulier, le rôle exact joué par les battements antennaires. Chez les Guêpes, en revanche, on sait qu'ils constituent les éléments fondamentaux d'un mode de communication qui règle les rapports de dominance et oriente les activités individuelles (MONTAGNER, 1967).

Nous avons donc entrepris une analyse systématique des battements antennaires échangés pendant la trophallaxie entre ouvrières d'âge différent. L'expérimentation qui est actuellement en cours permettra de saisir encore mieux la signification des principaux battements. Nous essayons en même temps de déterminer le rôle éventuel des sécrétions des glandes céphaliques.

Méthode

C'est grâce au cinéma en vitesse accélérée (de 80 à 500 images par seconde) que les battements antennaires ont pu être décomposés et systématisés. L'analyse a été faite image par image, soit par tirage de négatifs puis de positifs des films, soit par lecture directe à la visionneuse. Deux émulsions

ont été utilisées : le Tri-X Kodak et l'Ektachrome. Les films ont été pris à la lumière du jour; un éclairage artificiel a été ajouté dans certaines circonstances. Nous avons retenu deux types de situations expérimentales :

— Dans le premier, nous avons suivi les contacts entre de jeunes ouvrières (de 2 jours et moins) et des congénères plus âgées (de 5 à 6 jours, ou de 12 à 16 jours selon les cas) sur des fragments de rayon à l'intérieur de cagettes, ou sur des rayons prélevés dans la ruche d'origine. Des comparaisons sont ainsi possibles entre les patterns moteurs d'ouvrières d'âge différent;

— Dans le deuxième, nous avons filmé des contacts entre ouvrières d'âge indéterminé sur le rayon de ruches expérimentales monocadres. A ce stade de notre travail, seules les jeunes ouvrières (à mesure des éclosions imaginaires) et les butineuses ont été repérées précisément. Chaque ruche avait sa reine (il s'agit d'*Apis mellifica ligustica*).

Nous avons ainsi dégagé plusieurs types de chaînes réactionnelles, qui serviront de références pour l'étude systématique des contacts entre Abeilles d'âge et de fonction connus.

Résultats

1° LES CONTACTS TROPHALLACTIQUES D'OUVRIÈRES DE 1 A 2 JOURS ENTRE ELLES ET AVEC DES CONGÉNÈRES DE 5 A 6 JOURS

a) *Les ouvrières de 1 à 2 jours entre elles.*

Rencontrant une ouvrière du même âge, la jeune Abeille sollicitieuse sort spontanément le proboscis, sans l'introduire nécessairement et précisément entre les mandi-

bules de sa congénère. Les battements antennaires de la solliciteuse sont désordonnés, tout comme ceux de la donneuse. Il n'y a pas de rituel « Stimulations - Réponses » comme on en trouve chez les individus âgés de 2 à 3 jours au moins. Lorsque le proboscis de la jeune solliciteuse arrive entre les mandibules de sa congénère, le contact est généralement accepté par celle-ci. L'une des antennes de la solliciteuse se porte parfois entre les mandibules de la donneuse,

tête, les mandibules et le proboscis de la solliciteuse, puis les redresse et rompt le contact en se déplaçant latéralement. Sollicitée une nouvelle fois, la jeune ouvrière s'oppose à l'entrée en trophallaxie avec la même solliciteuse, ou une autre, en agitant de plus en plus vite ses antennes dans la direction de la solliciteuse, puis en courbant celles-ci de façon caractéristique sur les antennes ou les mandibules de la solliciteuse (fig. 3). Il arrive parfois que, malgré

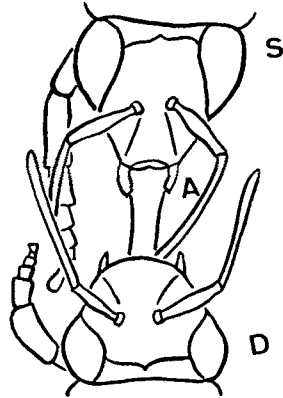


FIG. 1.

FIG. 1. — Après avoir introduit le proboscis entre les mandibules de la jeune donneuse (D), la jeune solliciteuse (S) porte parfois l'une de ses antennes (A) sur le labre de celle-ci. La donneuse ne répond pas à ce déplacement antennaire.

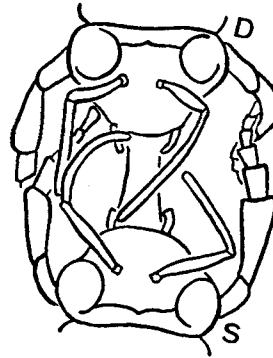


FIG. 2.

FIG. 2. — La jeune donneuse (D) est souvent retenue par les pattes de la jeune solliciteuse (S).

au niveau du labre (fig. 1), ou sur le clypeus. C'est l'ébauche caractéristique de l'un des patterns de la solliciteuse âgée : il est sensiblement différent de celui qui permet à la Guêpe de déclencher les régurgitations d'une congénère (MONTAGNER, 1967). La solliciteuse maintient souvent sa partenaire par l'une ou les deux pattes de la première paire sur les côtés de la tête ou sur les pattes de celle-ci (fig. 2).

Lorsque le contact s'est poursuivi pendant quelques secondes, la donneuse recourbe de plus en plus souvent ses antennes sur la

les déplacements très particuliers des antennes de la donneuse, la solliciteuse garde le proboscis sur les mandibules ou le clypeus de sa partenaire, tout en essayant de la maintenir au moyen de sa première paire de pattes. Soumise à des battements antennaires sur la tête et les pièces buccales, la donneuse sort le proboscis à son tour (fig. 4 et 5). C'est aussi ce que fait la jeune Abeille qui, sollicitée par une ouvrière plus âgée, ne parvient plus ensuite à rompre le contact par ses seuls battements antennaires. Lorsque la donneuse vient de sortir le proboscis, la

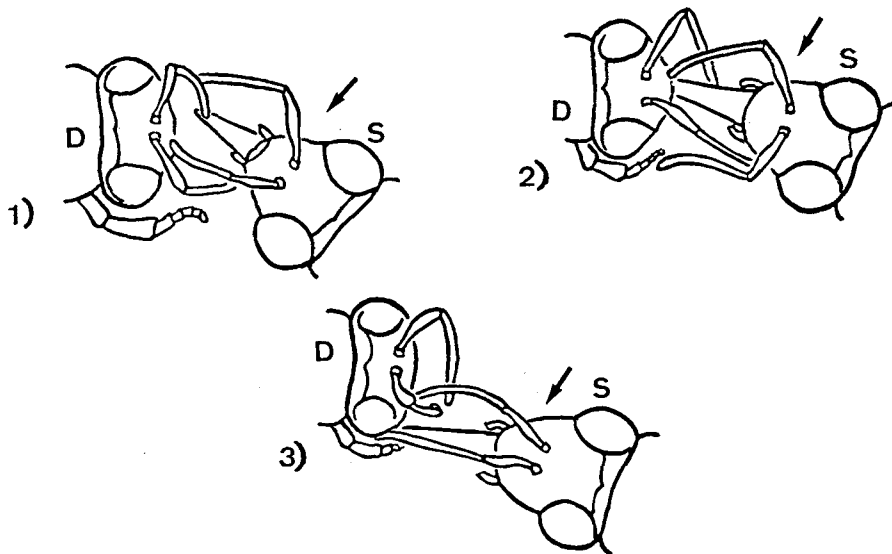


FIG. 3. — Le proboscis sorti, la jeune solliciteuse (*S*) ne parvient pas obtenir le contact avec la jeune donneuse (*D*), dont le refus se traduit par des détentes des deux antennes sur le proboscis, la tête et les antennes de la solliciteuse (1 et 2), puis par des courbures antennaires caractéristiques (3). La flèche indique la direction dans laquelle se déplace la solliciteuse.

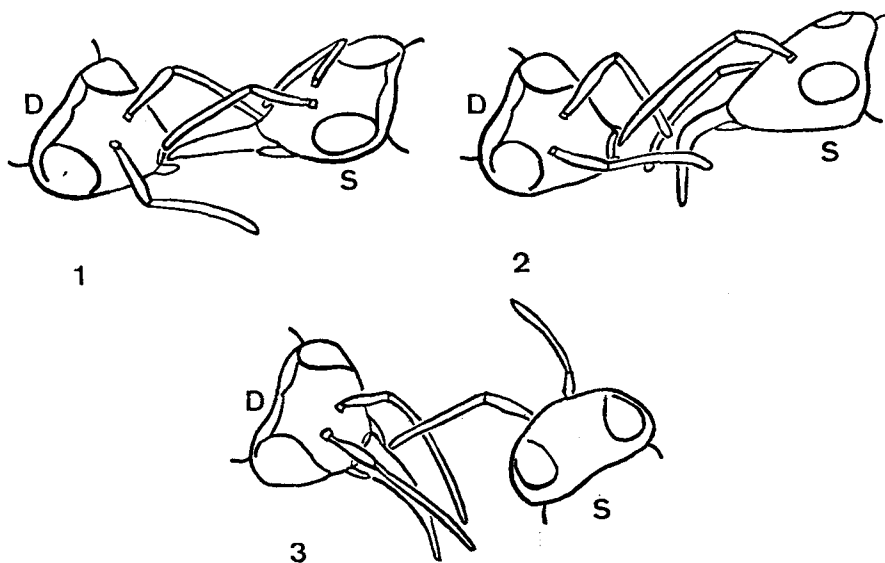


FIG. 4. — Ne parvenant pas à repousser les battements antennaires de la jeune solliciteuse (*S*) (1 et 2), la jeune ouvrière donneuse (*D*) (âgée de moins de 2 jours) sort le proboscis (3).

solliciteuse cesse de porter ses antennes sur les pièces buccales ou la tête de celle-ci.

C'est donc par des mouvements d'antennes caractéristiques, auxquels s'ajoute la saillie du proboscis lorsque les touchers

Il arrive même qu'elle amène précisément le proboscis entre ses mandibules au moyen d'une de ses antennes (schéma 2 de la fig. 6). Les antennes de la jeune sont animées de faibles battements non structurés qui ne

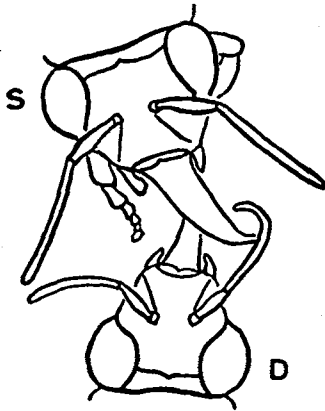


Fig. 5. — La jeune donneuse (D) (moins de 2 jours) vient de sortir le proboscis après avoir essayé de rompre le contact avec la jeune solliciteuse (S) (moins de 2 jours). A l'apparition de ce signal, celle-ci cesse ses battements antennaires.

antennaires de la solliciteuse deviennent plus appuyés et fréquents, que la jeune donneuse annonce la rupture ou indique le refus du contact.

b) *Les ouvrières de 1 à 2 jours avec des congénères de 5 à 6 jours.*

α) LA JEUNE EST SOLLICITEUSE. Lorsque la jeune ouvrière se trouve à proximité d'une Abeille de 5 à 6 jours, elle peut être approvisionnée spontanément par celle-ci, sans l'avoir sollicitée par le moindre battement antennaire. Dans ce cas, il est fréquent qu'elle ait sorti le proboscis bien avant l'arrivée de la nourrice. Les deux ouvrières étant proches l'une de l'autre, la jeune dirige son proboscis vers la tête de la plus âgée, sans l'amener nécessairement en contact avec les mandibules ou la région intermandibulaire de celle-ci. L'ouvrière âgée se tourne vers sa jeune congénère et adopte une posture qui favorise l'entrée du proboscis de la jeune entre ses mandibules (fig. 6).

servent pas à la stimulation des pièces buccales de la donneuse. Celle-ci adopte en revanche un comportement caractéristique : elle porte et déplace lentement ses deux antennes sur le proboscis de la jeune (schémas 3, 4 et 5 de la fig. 6). Un contact de plus en plus étroit s'établit ainsi entre la donneuse et la solliciteuse (schéma 6 de la fig. 6). Il est souvent renforcé par les pattes de la donneuse qui se portent sur les côtés de la tête et les pattes de la jeune. Pendant le contact, la donneuse ne s'intéresse pas aux autres ouvrières qui passent à proximité. *Lorsque la donneuse plus âgée a l'initiative de la rupture, elle l'annonce par des courbures antennaires de plus en plus accentuées sur le proboscis de la jeune solliciteuse (fig. 7). Lorsque c'est la jeune solliciteuse qui rompt le contact, elle cesse de porter ses antennes sur la tête ou les pièces buccales de la donneuse et se retire latéralement, même si celle-ci tente de la retenir plus longtemps par des battements antennaires et par des mouvements de pattes.*

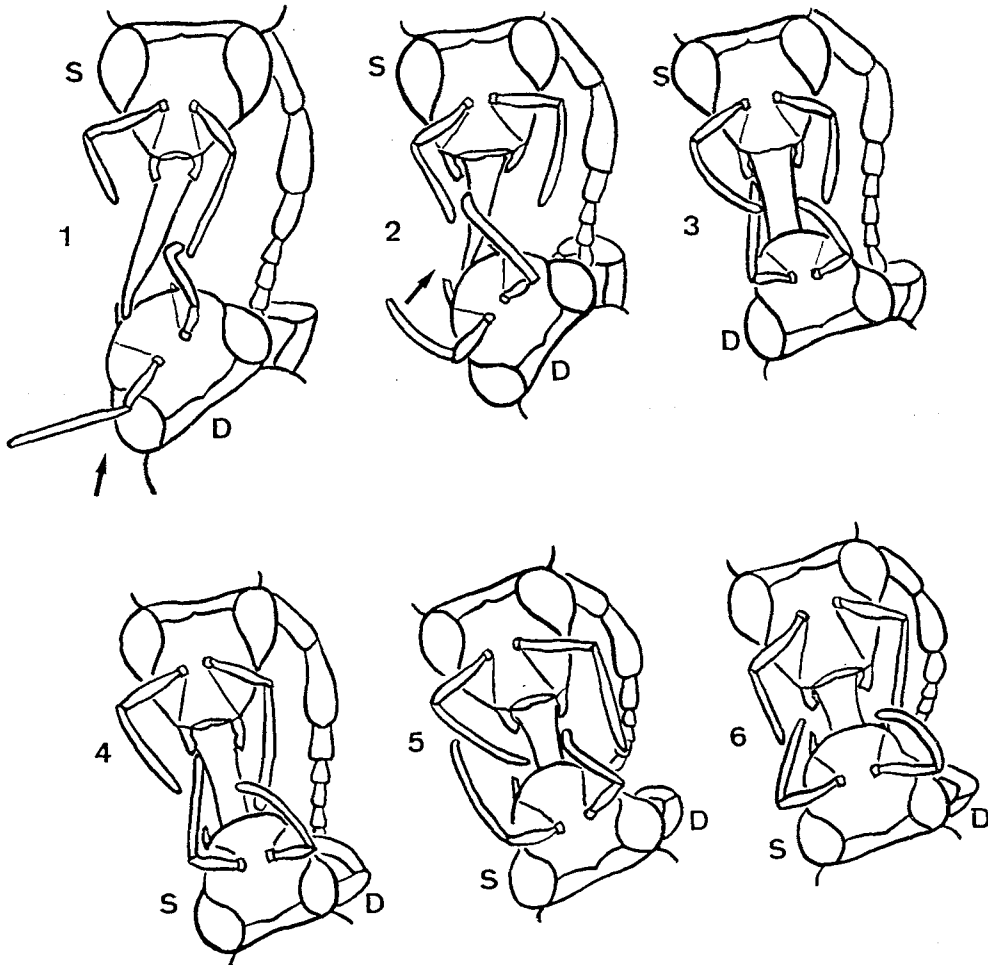


FIG. 6. — 1) La donneuse (*D*) (de 5 à 6 jours) se tourne vers la solliciteuse (*S*) (de moins de 2 jours) dont le proboscis est sorti.

2) La donneuse amène le proboscis de la solliciteuse au moyen de son antenne droite;

3, 4, 5 et 6) La donneuse adopte une posture qui favorise incontestablement le rapprochement avec la solliciteuse. Les battements antennaires de la jeune solliciteuse ne sont pas structurés et ne servent pas à la stimulation des pièces buccales de la donneuse.

La flèche indique la direction dans laquelle se déplace la donneuse.

β) LA JEUNE EST SOLLICITÉE. Lorsque la jeune est sollicitée par une ouvrière plus âgée, elle garde ses antennes le long de la tête, la pointe dirigée vers le rayon. Les antennes immobiles, ou peu actives, elle ne

répond pas aux stimulations antennaires que porte la solliciteuse sur ses pièces buccales et entre ses mandibules (schéma 1 de la fig. 8). Elle annonce la rupture du contact en essayant de repousser les antennes de la

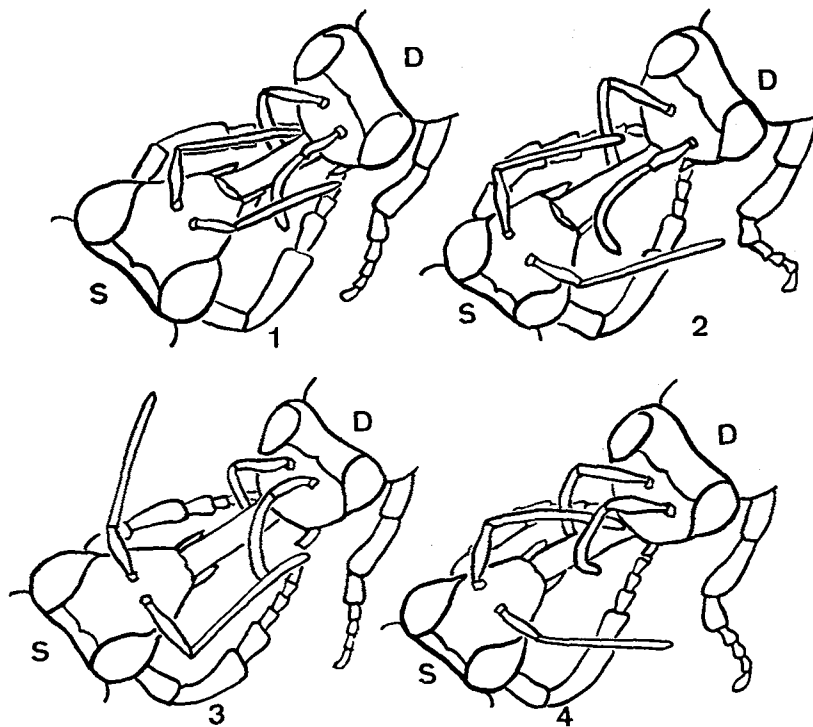
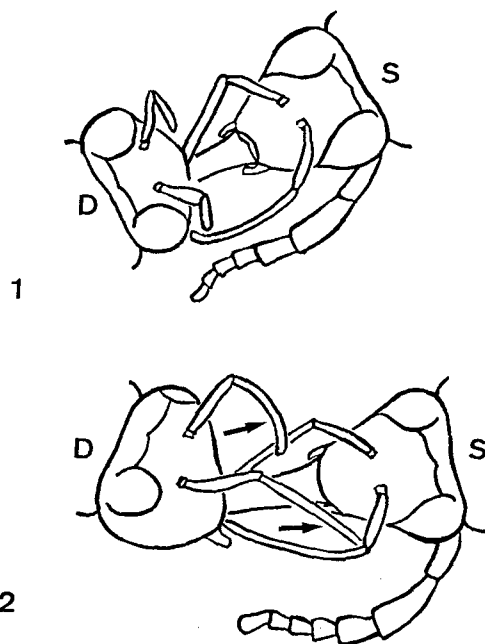


FIG. 7. — Battements antennaires de la donneuse (*D*) (âgée de 5 à 6 jours) annonçant la rupture du contact avec la jeune solliciteuse (*S*) qui commence à acquérir le pattern de stimulation (antenne gauche) entre les mandibules de la première.



====

FIG. 8.

Sollicitation d'une jeune ouvrière par une plus âgée.

1) *Début de la trophallaxie*: posture d'acceptation de la jeune donneuse, sous l'effet des stimulations antennaires portées par la solliciteuse entre ses mandibules.

2) *Fin de la trophallaxie*: la donneuse tente de repousser les antennes de la solliciteuse (les flèches indiquent la direction de la poussée antennaire de la donneuse).

====

solliciteuse (schéma 2 de la fig. 8). A l'apparition des signaux de rupture (extension des antennes et parfois sortie du proboscis), la solliciteuse augmente la fréquence de ses battements antennaires. Elle retient ainsi la jeune donneuse qui agite alors ses antennes faiblement et de façon désordonnée tout en amorçant un déplacement latéral. Cependant, la tentative de prolongation du contact ne dure pas longtemps (quelques 1/10 de seconde). En revanche, chez les Guêpes, pour des ouvrières qui ont respectivement le même âge, elle se poursuit pendant plusieurs secondes, ou même parfois plusieurs dizaines de secondes.

Il est important de souligner que, contrairement aux Guêpes (MONTAGNER, 1967), la modification puis la disparition des signaux spécifiques de rupture de la jeune donneuse n'ont jamais déclenché la moindre manifestation agressive chez la solliciteuse, même lorsque celle-ci est beaucoup plus âgée (de 15 à 16 jours) et n'a pas obtenu la prolongation du contact.

c) Conclusion partielle.

De cette étude préliminaire, on peut déjà tirer des conclusions intéressantes :

— La jeune ouvrière de 1 à 2 jours n'a pas de battements antennaires adaptés à la stimulation des pièces buccales ou des antennes de ses congénères. Ses déplacements antennaires ne sont pas ritualisés.

— Elle refuse le contact avec une solliciteuse du même âge, ou plus âgée, en recourbant sporadiquement et incomplètement ses antennes sur les pièces buccales, la tête ou les antennes de ses partenaires. En même temps, ou juste après, elle sort souvent le proboscis. L'ensemble de ces faibles battements antennaires et de la sortie du proboscis paraît exprimer un refus de distribuer de la nourriture (des expériences sont en cours pour vérifier ce

point : le déclenchement, la transmission et l'interruption des régurgitations de la donneuse peuvent être systématiquement suivis, lorsque la nourriture a été marquée au moyen d'un radio-isotope de transit, tel que l'¹⁹⁸Au).

— Les ouvrières de 5 à 6 jours, disposant d'une nourriture suffisante, se comportent comme des nourrices puisque, sans avoir été sollicitées, elles facilitent l'entrée en trophallaxie avec des jeunes au proboscis sorti. Cette dernière réaction est probablement un signal qui renseigne les nourrices sur la présence de jeunes ouvrières en quête de nourriture. Ces relations spontanées entre très jeunes ouvrières et nourrices favorisent incontestablement l'acquisition par les premières des rituels « Stimulations-Réponses », nécessaires à l'établissement et au maintien du contact trophallactique entre ouvrières âgées (cf. paragraphe suivant). Il est possible que la sortie du proboscis de la jeune s'accompagne d'une sécrétion glandulaire. En effet, la nourrice porte souvent le secteur antéro-interne des articles distaux du flagelle de l'une ou des deux antennes, c'est-à-dire le secteur riche en sensilles olfactifs, sur toute la longueur du proboscis, jusqu'à la base interne des mandibules et la base du labre, là où débouchent les glandes mandibulaires. L'étude du rôle des glandes céphaliques dans la trophallaxie est actuellement en cours : nous utilisons différents types de leurres imprégnés des sécrétions de ces glandes.

— Il n'y a pas la moindre manifestation agressive dans les contacts trophallactiques obtenus par les jeunes, même lorsque ceux-ci ont lieu avec des ouvrières beaucoup plus âgées, de 15 à 16 jours par exemple, comme nous l'avons vu dans d'autres analyses. En particulier, lorsque la jeune se retire, en cessant d'émettre les signaux spécifiques de rupture, elle ne déclenche jamais l'agression de la solliciteuse plus âgée. Contrairement

aux Guêpes et à bien d'autres espèces, il ne semble pas que l'organisation des activités individuelles soit tributaire d'une quelconque agressivité intraspécifique.

2° LES CONTACTS ENTRE OUVRIÈRES DE PLUS DE 3 JOURS

Comme chez les Guêpes, il y a une ritualisation des battements antennaires (MONTAGNER, 1967), mais elle est plus variée et plus difficile à étudier pour de multiples raisons :

— La ruche est beaucoup plus peuplée que le nid de Guêpes;

— Elle comporte à tout moment des ouvrières qui ont une fonction déterminée pour une certaine durée (comme chacun le sait, la « répartition des tâches » s'accompagne de modifications physiologiques au niveau de chaque individu, à moins qu'elle ne soit précédée par celles-ci; elle se fait selon une évolution relativement rigoureuse en fonction de l'âge);

— Il n'y a pas de postures distinctes qui traduisent un éventuel niveau de dominance;

— Il ne semble pas y avoir de manifestations agressives intraspécifiques à l'intérieur de la ruche, ou si elles existent, elles doivent se limiter à des attitudes fugitives de menace ou à des ébauches d'agressivité très difficiles à mettre en évidence. Seule une analyse très fine permettra d'éclaircir ce point.

En raison des difficultés d'observation et d'expérimentation sur la ruche globale, nous n'avons pu analyser encore tous les contacts entre ouvrières d'âge déterminé. En effet, seuls les jeunes de moins de 3 jours et les butineuses ont été reconnues et marquées. Cette étude préliminaire se rapporte donc à des ouvrières qui ont entre 3 et une vingtaine de jours. Elle nous a permis de dégager plusieurs rituels « Stimulations-Réponses »

qui actuellement nous servent de canevas pour l'étude systématique et comparative des contacts entre ouvrières d'âge et de fonction connus. Deux phases principales ont été mises en évidence.

a) La « phase d'acceptation ».

Les postures et les battements antennaires les plus courants sont systématisés par la figure 9.

Comment se comporte la solliciteuse ?
Le battement antennaire le plus constant et le plus facile à systématiser est probablement l'introduction de l'une des antennes de la solliciteuse entre les mandibules de la donneuse. Par cette antenne (antenne gauche sur la figure 9, schéma 1), la solliciteuse balaie toute la partie supérieure de l'espace intermandibulaire de la donneuse, c'est-à-dire le labre et la partie inférieure du clypeus. L'autre antenne de la solliciteuse occupe une position latérale, sur le côté de la tête de la donneuse; de temps en temps, elle vient se mettre sous ou sur la mandibule de la donneuse (schéma 3 de la figure 9), ou parfois dans son espace intermandibulaire, dès que l'autre antenne a quitté le contact avec l'antenne droite de la donneuse. Les déplacements des deux antennes de la solliciteuse sont ainsi très bien synchronisés, sauf à l'approche de la rupture de la trophallaxie : ce synchronisme existe aussi chez les Guêpes (MONTAGNER, 1967). Notons que le pattern de stimulation par l'une des antennes de la solliciteuse entre les mandibules de la donneuse apparaît tôt après la naissance imaginale (fig. 1 et 2); *mais il est alors de courte durée, inconstant et le plus souvent à peine ébauché. Par ailleurs, il n'y a pas de synchronisme entre les déplacements des deux antennes de la jeune; ce n'est que vers le 2° jour qu'il apparaît.* Or, le balayage rythmé de l'espace intermandibulaire de la donneuse par l'une des antennes de la solliciteuse, et l'arrivée

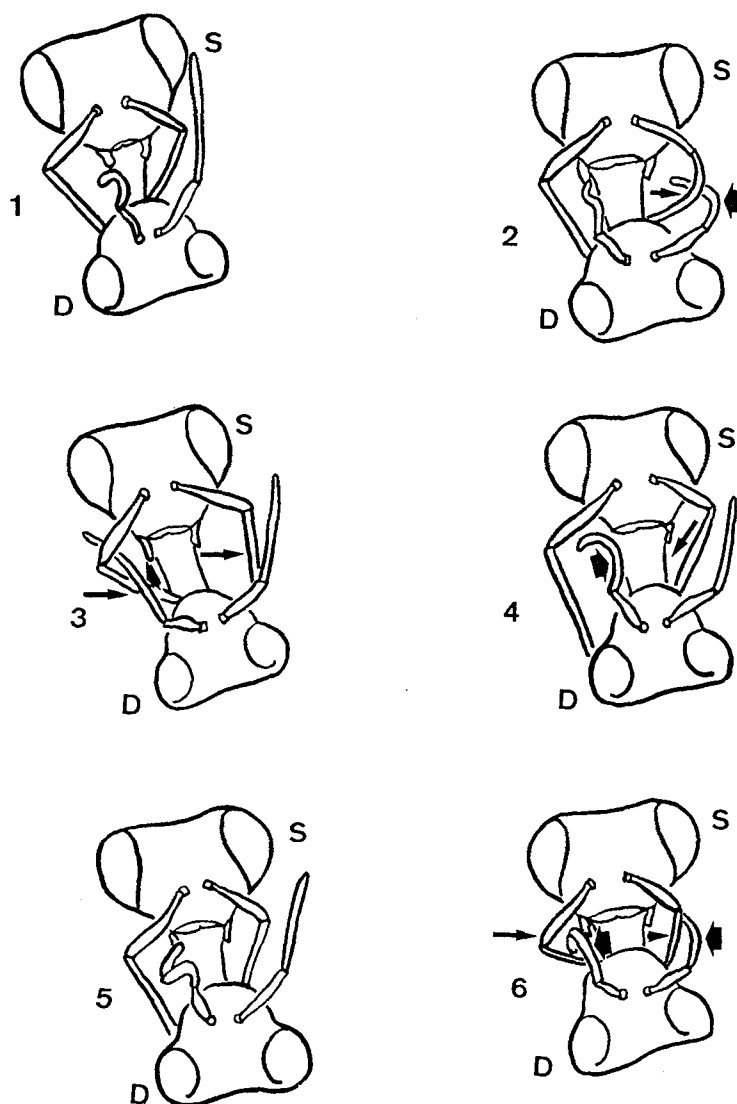


FIG. 9. — Exemple de chaîne réactionnelle entre une solliciteuse (S) et une donneuse (D), âgées de plus de 3 jours.

1-4 : Rituel complet de « Stimulations-Réponses ».

5-6 : Début du rituel suivant.

1, 2, 4 : Stimulation entre les mandibules de la donneuse par l'antenne gauche de la solliciteuse.

3, 6 : Stimulation sous la mandibule de la donneuse par l'antenne droite de la solliciteuse.

1, 2, 4, 5 : Courbure d'une antenne de la donneuse sur le proboscis de la solliciteuse.

Les flèches indiquent la direction des déplacements antennaires de la solliciteuse (→) et de la donneuse (⇒).

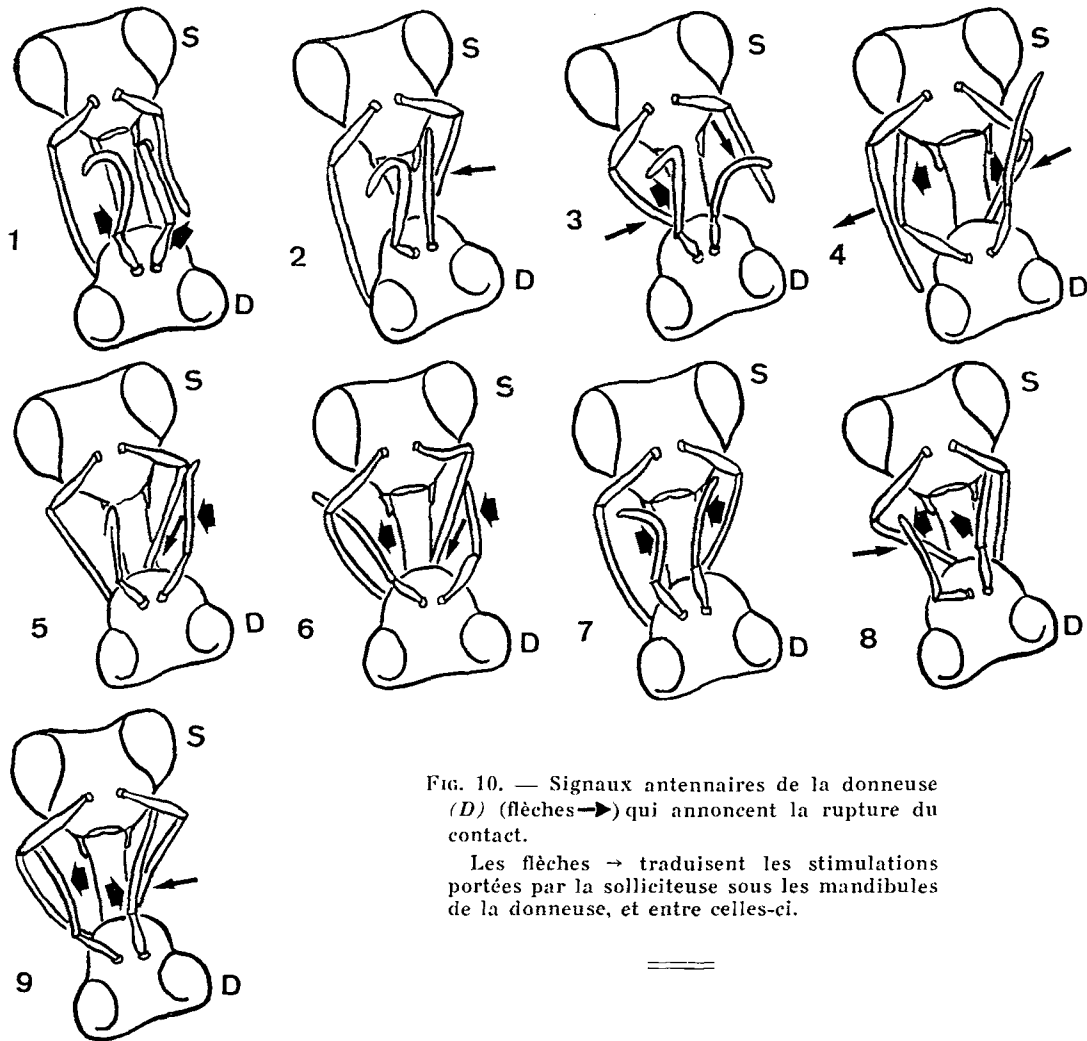


FIG. 10. — Signaux antennaires de la donneuse (D) (flèches →) qui annoncent la rupture du contact.

Les flèches → traduisent les stimulations portées par la solliciteuse sous les mandibules de la donneuse, et entre celles-ci.

de l'autre antenne sur ou sous les mandibules de la donneuse lorsque l'antenne de balayage quitte le contact, sont des éléments rituels constants de la trophallaxie entre ouvrières âgées de 2 ou 3 jours au moins, sauf au début et à la fin du contact. Dans ce dernier cas, il est fréquent que l'une des antennes reste sous la mandibule de la donneuse, alors que l'autre antenne balaie sans interruption l'espace intermandibulaire de celle-ci (schéma 8 de la fig. 10).

Ces déplacements antennaires caractéristiques de la solliciteuse servent probablement à la stimulation de la donneuse, et par suite à l'établissement et au renforcement du contact interindividuel, comme cela a lieu chez les Guêpes. En effet, au début et à la fin du contact, la solliciteuse accentue sa pression antennaire (par une ou les deux antennes) entre les mandibules de la donneuse, et sous celles-ci, ce qui est repérable par le degré de courbure des antennes sur

le labre, le clypeus ou les mandibules de la donneuse. En revanche, les antennes ne font qu'effleurer ou passer devant la zone intermandibulaire de la donneuse, lorsque les deux insectes sont en présence depuis quelques secondes, la rupture ne se produisant que plusieurs secondes ou dizaines de secondes plus tard. L'utilisation d'un radio-isotope de transit (^{198}Au) permettra de vérifier le rôle exact que jouent ces battements caractéristiques de la solliciteuse dans le déclenchement des régurgitations de la donneuse.

Rappelons que la jeune ouvrière ne présente pas les battements antennaires structurés de ses congénères âgées de 2 à 3 jours au moins. Ce n'est que sporadiquement que l'une ou l'autre de ses antennes se portent entre les mandibules de la donneuse. *Tout comme la Guêpe, la jeune Abeille doit donc « apprendre » à retenir sa partenaire plus âgée de façon durable.* Mais chez l'Abeille, cette acquisition est incontestablement favorisée par « l'attitude nourricière » d'ouvrières plus âgées, en particulier de celles qui ont de 5 à 6 jours. Par ailleurs, ces dernières ne présentent pas de manifestations agressives envers les jeunes, au contraire des Guêpes dont les relations trophallactiques sont fortement influencées par les niveaux de dominance respectifs des deux partenaires.

Comment répond la donneuse aux stimulations de la solliciteuse ? Cela dépend du moment et de la durée de la trophallaxie. Examinons le contact trophallactique de la figure 9. Au début du contact, en réponse à la stimulation antennaire entre ses mandibules, la donneuse rabat l'une de ses antennes (la droite) au contact de l'antenne stimulante de la solliciteuse. En même temps, elle déplace légèrement vers le côté l'autre antenne (la gauche), qui s'était auparavant recourbée sur le proboscis de la solliciteuse (schéma 2 de la fig. 9). *La solliciteuse réagit à son tour de la façon suivante :*

par une de ses antennes (la gauche), elle repousse celle que la donneuse avait rabattue, quittant ainsi le contact avec l'espace intermandibulaire; elle amène aussitôt l'autre antenne (la droite) sous la mandibule homolatérale de la donneuse. Ce dernier déplacement déclenche la détente de l'antenne gauche de celle-ci. Les 4 antennes, en contact 2 à 2, occupent alors une position caractéristique (schéma 3 de la fig. 9). Après avoir repoussé l'antenne droite de la donneuse, la solliciteuse ramène son antenne gauche entre les mandibules de cette dernière. Ce qui provoque le retour de l'antenne gauche de la donneuse sur le proboscis de la solliciteuse (schéma 4 de la fig. 9). Les schémas 1 et 4 représentent respectivement le début et la fin du rituel « Stimulations-Réponses » le plus courant. Le début du rituel suivant est donné par les schémas 5 et 6. Toutes les phases qui sont schématisées sur la figure 9 se suivent au 1/10 ou même souvent au 1/100 de seconde.

L'arrivée et la courbure de l'antenne de la donneuse sur le proboscis de la solliciteuse est une réaction très constante, rappelant les déplacements antennaires de la nourrice le long du proboscis de la jeune. Ce mouvement se déclenche régulièrement jusqu'à un stade caractéristique annonçant la rupture du contact (cf. plus loin). La signification précise de ce pattern nous échappe. Est-ce une réponse à une sécrétion des glandes céphaliques de la solliciteuse, et plus précisément de ses glandes mandibulaires ? Est-ce un signal d'acceptation du contact sous l'effet des stimulations antennaires de celle-ci ?

Il semble bien qu'il s'agisse d'un signal d'acceptation. En effet, tant que le rituel antennaire est ainsi structuré, le contact n'est pas proche de la rupture. Par ailleurs, la solliciteuse ne cherche pas à repousser cette antenne par l'une ou l'autre de ses antennes. Notons aussi que durant « la phase d'acceptation », caractérisée par la figure 9,

la donneuse ne garde pas longtemps son antenne (la gauche) sur le proboscis de la solliciteuse, mais la détend au contact de l'antenne homolatérale de la solliciteuse, dès que celle-ci a rabattu son antenne droite (schémas 3 et 6 de la fig. 9).

En conclusion, la succession des schémas de la figure 9 peut être considérée comme une phase d'acceptation mutuelle des deux partenaires de la trophallaxie. Les techniques de leurres et de stimulation artificielle, en cours d'utilisation, permettront peut-être de préciser s'il faut attribuer une valeur sémantique au déplacement antennaire caractéristique de la donneuse sur le proboscis de la solliciteuse.

b) *La phase de rupture.*

La phase de rupture est plus facile à comprendre. La succession de schémas de la figure 10 représente la chaîne de réactions la plus courante. La donneuse abaisse ses deux antennes tout près de sa propre tête, les recourbe le long du proboscis, sur le labre, les mandibules et le clypeus de la solliciteuse. Mais elle continue à répondre aux battements antennaires de celle-ci, qui sont de plus en plus accentués et rapides. La solliciteuse cherche à repousser les antennes de sa partenaire, tout en continuant à stimuler entre les mandibules, et sous celles-ci. Les réactions antennaires de la donneuse deviennent elles aussi de plus en plus accentuées et rapides : en se recourbant, les deux antennes accentuent leur pression sur le proboscis, puis se détendent sur les mandibules et la tête de la solliciteuse.

La durée de cette « compétition antennaire » est beaucoup plus courte que chez les Guêpes : elle est de quelques 1/10 ou parfois de quelques secondes, alors que chez celles-ci, où le niveau de dominance sort renforcé ou abaissé de cette compétition, elle est toujours de plusieurs secondes.

Il faut souligner que la solliciteuse accepte la rupture du contact sans manifestation agressive sur la donneuse, même lorsque celle-ci se détourne en cessant d'émettre les signaux de rupture. Les battements antennaires de la donneuse, que nous venons de systématiser, constituent donc probablement un signal d'ensemble qui renseigne la solliciteuse sur l'amorce de la rupture du contact par la donneuse. Tout se passe comme si, après quelques tentatives de renforcement du contact, qui se traduisent par des essais de repoussement des antennes de la donneuse, la solliciteuse acceptait l'information ainsi véhiculée, sans manifester la moindre agressivité sur sa partenaire.

Conclusion

Nous soulignons encore une fois le caractère préliminaire de cette recherche qui se rapporte, dans sa deuxième partie, à des Abeilles d'âge indéterminé, puisqu'on peut seulement affirmer qu'elles ont plus de 3 jours et qu'elles ne sont pas butineuses. Or, l'un de nos objectifs est la comparaison des rituels « Stimulations - Réponses » entre ouvrières d'âge et de fonction connus, et par suite la recherche des informations véhiculées selon l'âge et la fonction. Cependant, il semble bien qu'on puisse déjà affirmer que les Abeilles intègrent plus finement les signaux antennaires de la trophallaxie que les Guêpes. Tout se passe comme si la trophallaxie était un moyen permanent de renforcer les relations interindividuelles, *la nourriture étant véhiculée d'un individu à l'autre, au bénéfice de la collectivité, sans que l'un en tire de bénéfice propre, quant au renforcement d'un éventuel niveau de dominance, au contraire des Guêpes.* Les signaux de rupture du contact, en particulier, semblent être rapidement reconnus et acceptés. Le refus de régurgiter de

l'Abeille sollicitée, ou la multiplication des battements antennaires de la solliciteuse après plusieurs signaux de rupture de la donneuse, ne déclenchent pas la moindre agressivité respectivement de la solliciteuse ou de la donneuse, au contraire des Guêpes. De façon générale, nous n'avons jamais observé de manifestations agressives entre les individus d'une ruche avec reine, au cours ou à l'issue d'un contact trophallactique.

Il est vraisemblable que l'absence d'agressivité des ouvrières âgées au cours de leurs contacts avec les jeunes, ainsi que les mécanismes de l'approvisionnement spontané des jeunes, favorisent l'acquisition des rituels « Stimulations-Réponses » par ceux-ci, et par suite la reconnaissance et l'acceptation des signaux de la trophallaxie.

C'est peut-être là que réside l'une des causes de la pérennité de la société d'Abeilles. Chez les Guêpes, en revanche, l'existence d'une échelle de dominances, intimement liée à la trophallaxie, favorise, durant une période déterminée, un certain nombre d'ouvrières qui ne cessent d'exercer leur dominance et leur agressivité sur les autres. La perturbation de cette échelle de dominances en automne par les mâles et les fondatrices-filles est incontestablement l'un des facteurs responsables de la désagrégation annuelle de la société de Guêpes (MONTAGNER, 1967).

BIBLIOGRAPHIE

- BUTLER (C. G.), 1954. — The method and importance of the recognition by a colony of Honeybees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **105**, 11-29.
- BUTLER (C. G.) and FAIREY (E. M.), 1964. — Pheromones of the honeybee : biological studies of the mandibular gland secretion of the queen. *J. Apicult. Res.*, **3**, 65-76.
- DARCHEN (R.), 1959. — Les techniques de construction chez *Apis mellifica*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **12** (1), 113-209.
- ESCH (H.), 1967. — The sounds produced by swarming Honey bees. *Z. Vergl. Physiol.*, **56** (4), 408-411.
- ESCH (H.), 1967. — The evolution of Bee language. *Scient. Amer.*, **216** (4), 97-102.
- ESCH (H.) and KERR (W. E.), 1965. — Sound : an element common to communication of stingless bees and to dances of the Honey bee. *Science*, **149** (3681), 320-321.
- FREE (J. B.), 1956. — A study of the stimuli which release the food begging and offering responses of worker honeybees. *Brit. J. Anim. Behav.*, **4** (3), 94-101.
- FREE (J. B.), 1957. — The transmission of food between worker honeybees. *Brit. J. Anim. Behav.*, **5** (2), 41-47.
- FRISCH (K. VON), 1923. — Ueber die Sprache der Bienen. *Zool. Jahrbücher*, **40** (1), 186.
- FRISCH (K. VON), 1955. — The dancing bees (*Harcourt Brace et C^{ie}*).
- FRISCH (K. VON), 1965. — Tanzsprache und Orientierung der Bienen (*Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg, New York*).
- JOHNSON (D. L.), 1967. — Communication among Honey bees with field experience. *Anim. Behav.*, **15**, 487-492.
- JOHNSON (D. L.), 1967. — Honey bees : do they use the direction information contained in their dance manoeuvre? *Science*, **155** (3764), 844-847.
- LINDAUER (M.), 1961. — Communication among social Bees (*Cambridge, Mass. : Harvard U. Press*).
- LINDAUER (M.), 1965. — Social behaviour and mutual communication. In : M. Rockstein. *The Physiology of Insecta*, **2**, 123-186.
- LOBASHEV (M. E.) and LOPATINA (N. G.) et coll. 1965. — Simultaneous effect of acoustic and tactile stimuli on locomotor and flight activity in the Honeybee *Apis mellifera*. *Ent. Review.*, **3**, 328-331.
- MONTAGNER (H.), 1967. — Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **100** (2), 189-323.
- PAIN (J.), 1961. — Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. *Thèse, Paris, sér. A, n° 3674*.
- PAIN (J.) et RUTTNER (F.), 1963. — Les extraits des glandes mandibulaires des reines d'Abeilles attirent les mâles, lors du vol nuptial. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **256**, 512-515.
- RÖSCH (G. A.), 1925. — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat : I. Die Tätigkeit im normalen Bienenstaat und ihr Beziehungen zum alter der Arbeitsbienen. *Zeit. f. vergl. Phys.*, **2**, 571-631.
- RÖSCH (G. A.), 1930. — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat : II. Die Tätigkeit der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Zeit. f. vergl. Phys.*, **12**, 1-71.
- WENNER (A. M.), 1964. — Sound communication in Honey Bess. *Scient. Amer.*, **210** (4), 116-124.