

LE COMPORTEMENT
DES CIRIÈRES D'*APIS MELLIFICA*
DEVANT UN « THÈME » DE CONSTRUCTION.
LE ROLE DES DESTRUCTIONS
ET DES RECONSTRUCTIONS DES RAYONS

Par Roger DARCHEN

Dans de précédents travaux, nous avons montré que : 1° la forme de l'ébauche du rayon construit par les abeilles n'est pas quelconque mais ellipsoïdale; 2° les réparations des bâtisses suivent des lois bien définies; 3° les quelques dizaines d'abeilles d'une population expérimentale rognent les languettes de cire gaufrée rectangulaires mises à leur disposition pour leur donner la forme elliptique avant même l'étirage des cellules.

Nous avons étudié ici l'évolution journalière de morceaux de cire gaufrée suspendus dans les ruches et affectant diverses formes plus ou moins régulières, triangulaires, circulaires... *Comment les ouvrières d'Apis mellifica répondent-elles au problème posé par l'expérimentateur : construire un rayon ellipsoïdal à partir d'une figure géométrique déterminée ?*

Cette étude nous permettra de tenter une comparaison entre le comportement constructeur d'*Apis mellifica* et d'autres familles d'Insectes; elle nous fournira, en outre, l'occasion de connaître jusqu'à quel point la théorie de la « stigmergie » de Grassé nous aide à comprendre le comportement des abeilles.

Cet auteur donne une définition de cette théorie : « Les parties d'un édifice successivement construites exercent directement sur l'individu une action spécifique grâce à laquelle non seulement le nid s'élève, mais affecte une forme à peu près constante et caractéristique de chaque espèce. » GRASSÉ illustre cette définition par des exemples tirés du comportement constructeur des *Termites*, *Cubitermes* sp. et *Belliositermes natalensis* : dans la première phase, les ouvriers de ces Insectes déposent un peu partout des boulettes de terre ; dans une seconde phase, lorsque les dépôts occupent une certaine surface ou bien lorsqu'ils sont situés sur une ligne, les Termites coordonnent leurs efforts pour édifier des piliers et des lames qui, à leur tour, deviendront des stimuli significatifs du comportement constructeur ultérieur.

L'auteur, enfin, n'a pas observé d'équipes de travail : chaque individu de la termitière œuvre individuellement, stimulé par les travaux effectués par ses compagnons auxquels il est lié par l'interattraction. « La stigmergie suffit donc à expliquer les corrélations entre les tâches effectuées, et permet de se passer de toute notion de plan et de régulation. »

Nous suivons les transformations des rayons en construction par l'application journalière d'un liséré de cire verte sur l'arête des édifices.

1° Les ruches restent dans leur position normale.

a) La figure imposée est un petit triangle (48 mm de base et de hauteur).

— Il est fixé par un de ses côtés. — Deux techniques sont alors utilisées par les abeilles. Chacune comprend plusieurs stades. La première, la plus simple, correspond aux comportements suivants :

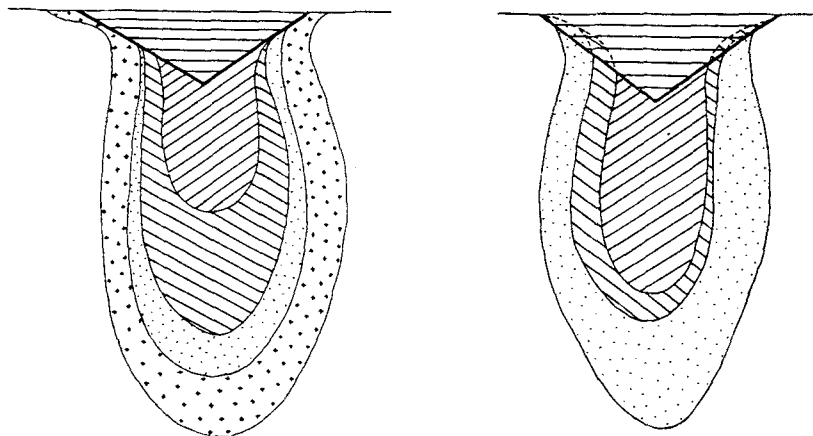


FIG. 1.

FIG. 2.

1° étirer la cire gaufrée; 2° englober la cire dans une construction ellipsoïdale; 3° accroître rapidement le rayon verticalement; 4° développer les bâtisses à peu près régulièrement dans toutes les directions : à partir de ce stade, au moyen de la cire verte, on découvre une famille de courbes d'accroissement presque parallèles (fig. 1). La deuxième, la plus intéressante, se décompose ainsi : 1° étirer la cire gaufrée; 2° au fur et à mesure de l'accroissement du rayon, rogner les angles de la figure sur une profondeur de 5 à 10 mm; 3° accroître brusquement la longueur de l'édifice; 4° agrandir également chacune des parties des constructions (fig. 2). Les changements qui s'accompagnent du rognage rapprochent donc de plus en plus la forme imposée de la forme idéale.

— *Il est fixé par sa pointe.* — La deuxième technique est à peu près la seule utilisée, mais le troisième stade est précédé d'une rapide extension latérale afin de combler l'espace vide compris entre le support de bois et les côtés du triangle de cire gaufrée (fig. 3). Ainsi, le rayon, édifié sur ce support, est en général moins allongé et plus large que celui construit sur la figure précédente.

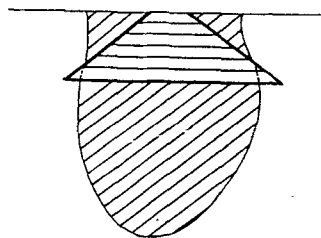


FIG. 3.

b) *La figure est un grand triangle isocèle (125 mm de base et 40 mm de haut, ou bien 230 mm de base et 46 mm de haut).* — Le procédé le plus utilisé est le second, et les destructions sont un peu plus importantes (30 mm de large). *Mais, d'une façon générale, ici comme ailleurs, les abeilles tendent à réduire les rognages au minimum.*

Cependant, quelquefois, lorsque la hauteur du triangle isocèle ne

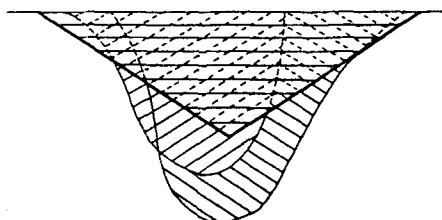


FIG. 4.

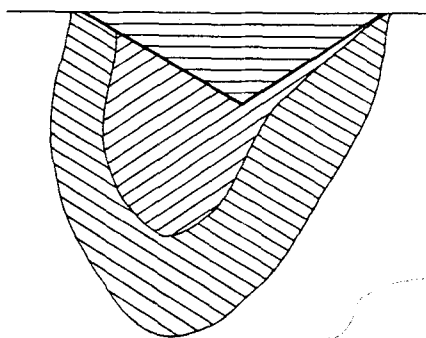


FIG. 5.

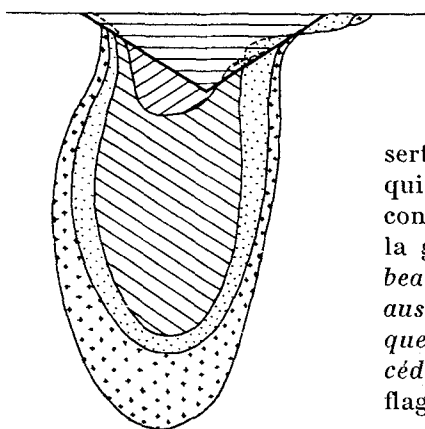


FIG. 6.

sert plus d'axe de symétrie du rayon, qui est alors, pour une raison quelconque, déporté vers la droite ou vers la gauche, les rognages quotidiens sont beaucoup plus prononcés et effectués aussi bien dans la cire gaufrée primitive que dans les constructions des jours précédents. Les remaniements sont alors flagrants (fig. 4, 5 et 6).

c) *Autres exemples de transformations de divers triangles.* — Nous présentons ici l'évolution de différents triangles dont les règles de transformation suivent les précédentes : les premiers sont équilatéraux et mesurent 42 mm de côté, les seconds possèdent

une base de 49 mm et une hauteur de 35 mm, le troisième est un triangle rectangle dont les côtés mesurent 35 et 50 mm (fig. 7, 8, 9 et 10).

d) *La figure est un cercle (38 mm de diamètre).* — Les abeilles emploient l'un des deux procédés décrits plus haut et les destructions

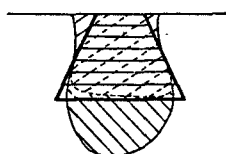


FIG. 7.

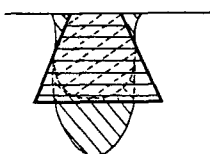


FIG. 8.



FIG. 9.

sont à peu près égales. Cependant, la forme des rayons est beaucoup plus souvent dissymétrique que dans les cas précédents. A quels facteurs faut-il attribuer ces anomalies ? Certainement en partie à la position de la cire gaufrée par rapport aux rayons voisins, comme le prouvent les observations et les deux séries d'expériences suivantes. Il est courant, en effet, de constater qu'en certaines parties d'une ruche les rayons acquièrent des formes dissymétriques par rapport à un axe vertical, alors qu'en d'autres, au contraire, ils prennent des formes symétriques, et alors la dissymétrie se réalise toujours dans le même sens dans la même ruche au même endroit : elle tient

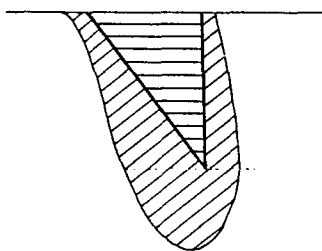


FIG. 10.

donc à des facteurs locaux. Nantis de ces observations, nous avons facilement réussi à redresser un rayon dissymétrique en l'introduisant dans les zones où les abeilles construisent des édifices réguliers, et de constater son rapide réajustement par une extension de la construction dans certaines parties des bâtisses. De la même manière, il est aisé de déformer un rayon régulier en le fixant aux endroits où la construction est toujours anormale. Enfin, par la fixation d'écrans métalliques pleins sur les deux rayons construits, situés de chaque côté d'un rayon en développement, on peut arrêter son accroissement soit à l'avant, soit à l'arrière : il présente alors une protubérance sur le côté opposé aux écrans.

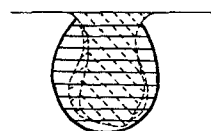


FIG. 11.

Notons encore que, quelquefois, les abeilles n'éprouvent pas le besoin d'édifier des rayons sur les lamelles de cire gaufrée de petite dimension qui leur sont proposées : *elles entreprennent une destruction systématique qui n'est jamais effectuée au hasard, puisqu'elles découpent la cire pour se rapprocher de la forme standard* (fig. 11).

e) *Les figures elliptiques possèdent deux excroissances latérales situées à différentes hauteurs.* — Dès le début de la construction les excroissances sont faiblement réduites (fig. 12, 13 et 14).

f) La figure est découpée en dents de scie (20 à 40 mm de haut) plus ou moins régulières. — Les destructions opérées sont beaucoup plus apparentes que partout ailleurs : ainsi, quel que soit le nombre de

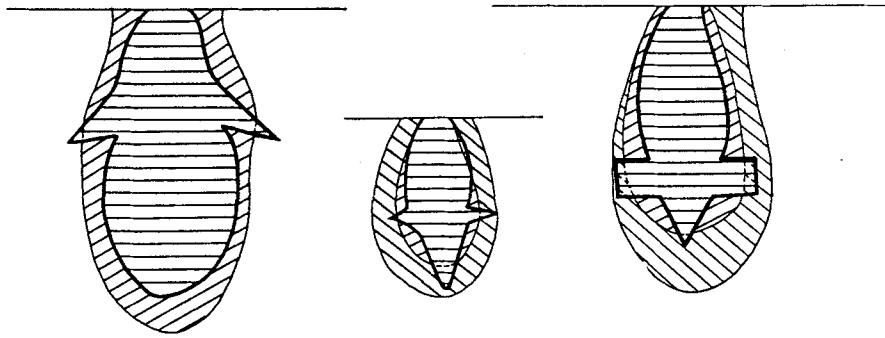


FIG. 12.

FIG. 13.

FIG. 14.

dents, quelles que soient leur régularité, leur disposition par rapport l'une à l'autre, seules quelques-unes d'entre elles, légèrement transformées dès le début, servent de point de départ à une construction, tandis que les autres sont plus ou moins complètement détruites



FIG. 15.

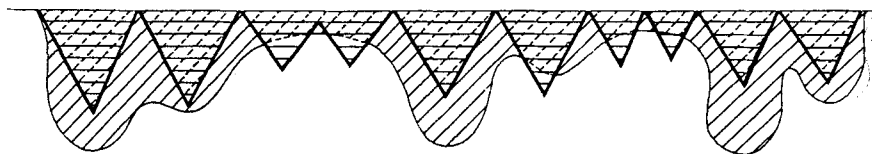


FIG. 16.

(jusqu'à 20 mm). De plus, en général, les nouvelles constructions qui s'échelonnent le long du support de cire gaufrée diminuent graduellement vers l'intérieur : leurs hauteurs sont d'ailleurs à peu près égales de chaque côté d'un axe de symétrie situé à l'intérieur du support (fig. 15, 16 et 17).

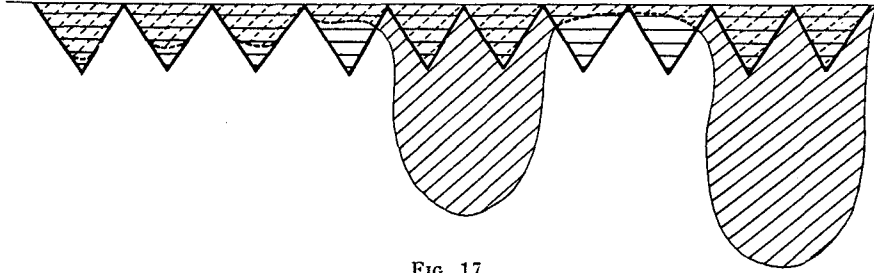


FIG. 17.

g) *Evolution d'une figure dont deux dents (35 mm de hauteur), distantes de 90 mm, sont réunies par une languette de cire.* — Les dents de scie servent de départ à deux rayons, tandis que les abeilles rognent

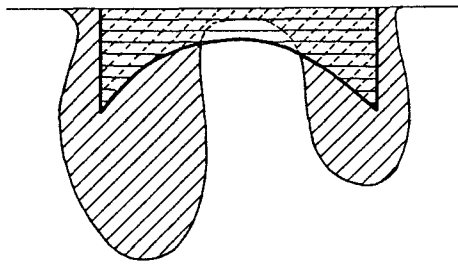


FIG. 18.

la languette de cire centrale jusqu'au bois, sur une largeur de 30 mm. Les deux rayons sont accrus régulièrement, puis enfin soudés par leur sommet, ne laissant à l'intérieur qu'un espace vide qui sera bientôt comblé. *Nous avons donc assisté à une démolition et à une reconstruction de la même partie centrale du support de cire* (fig. 18). *Cette constatation*

importante semble nous démontrer qu'à ce moment précis les abeilles constructrices ne travaillent pas en fonction du plan définitif de leur rayon : elles bâtissent d'après les stimuli du moment sur des dents de cire qu'elles doivent transformer en ellipse. Le problème se posera différemment lorsque les deux rayons seront soudés : il s'agira alors seulement de donner une forme typique à un édifice irrégulier.

h) *Les figures possèdent trois dents inégales dont les hauteurs sont respectivement 18 et 35 mm ou bien 26 et 46 mm.* — D'une part, les conclusions sont semblables aux précédentes, et, d'autre part, *il est certain que plus la figure imposée*

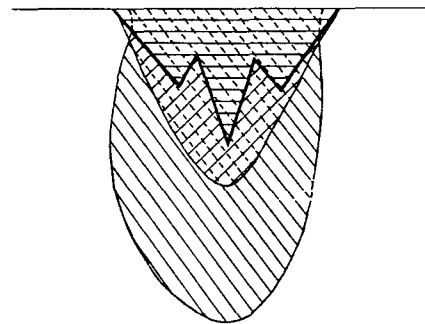


FIG. 19.

est grande, moins les rognages sont importants, et plus ils apparaissent tard (fig. 19 et 20). Ce phénomène qui se réalise très souvent se comprend aisément. En effet, sur les petites figures, le *problème de construction doit se poser en entier aux petites grappes d'abeilles suspendues à la cire gaufrée et reliées entre elles* : elles tendent immédia-

tement à donner une forme ellipsoïdale à la figure initiale. En revanche, sur de vastes surfaces, plusieurs chaînes d'abeilles cirières doivent travailler indépendamment les unes des autres et résoudre les problèmes de constructions dans leur zone, puisque ce n'est que lorsque le rayon est suffisamment développé dans chaque zone que les grappes d'abeilles cirières se soudent et résolvent un problème d'ensemble.

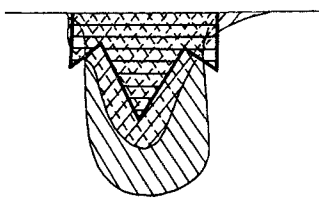


FIG. 20.

i) La figure est un carré (30 à 35 mm de côté) attaché par l'un des côtés ou par un de ses angles. — Nous retrouvons ici les deux solutions adoptées par *Apis mellifica*, comme le témoignent les figures jointes à ce texte (fig. 21, 22, 23, 24 et 25), soit une construction

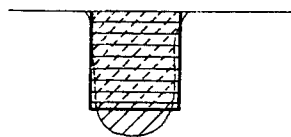


FIG. 21.

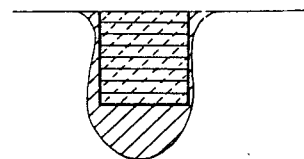


FIG. 22.

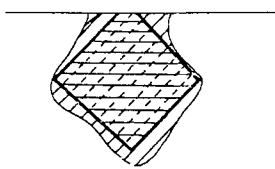


FIG. 23.

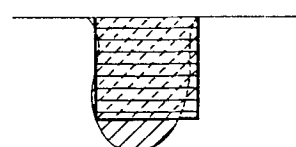


FIG. 24.

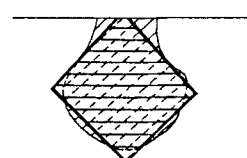


FIG. 25.

sans rognages, soit une construction avec élimination d'une partie de la cire gaufrée qui sert de support.

j) La figure est un V renversé, fixé par sa pointe dont les bras mesurent 40 à 40 mm. — L'évolution de la figure est extrêmement

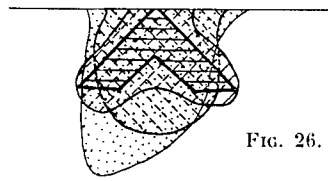


FIG. 26.

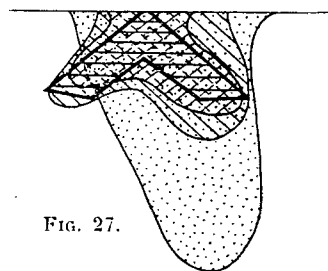


FIG. 27.

intéressante, car on assiste à des destructions et des reconstructions successives de mêmes parties de l'édifice. Une solution adoptée au cours d'une phase précédente ne paraît plus satisfaisante à la phase suivante : les Insectes ajustent donc la forme précédente par des destructions (fig. 26 et 27).

k) La figure est formée de 3 languettes de cire (10 à 12 mm de large, 20 mm de long) (fig. 28), situées dans un même plan parallèle aux rayons voisins. — Au cours du développement du rayon, une des languettes extrême est détruite en partie.

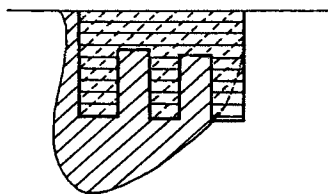


FIG. 28.

l) La figure est semblable à la précédente, mais les 4 languettes et leur séparation sont beaucoup moins larges (6 mm) et beaucoup plus longues (25 mm) (fig. 29 et 30). Les destructions sont alors beaucoup plus

importantes : une languette est totalement supprimée.

m) La figure est formée de 4 languettes de cire gaufrée (5 × 45 mm), situées à 5 mm les unes des autres dans un même plan parallèle aux



FIG. 29.

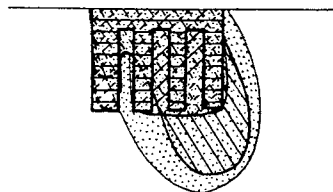


FIG. 30.

rayons voisins. — Les abeilles regroupent et détruisent les languettes plus ou moins au hasard, afin d'obtenir une figure plus aisément transformable en ellipse (fig. 31 et 32).

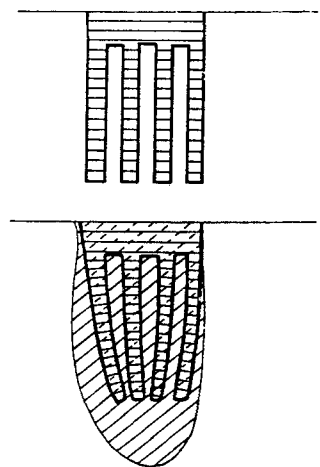


FIG. 31.

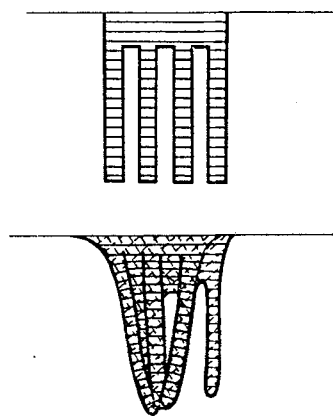


FIG. 32.

n) La figure semblable à celle de l'expérience est composée d'un plus grand nombre de languettes (12). — Les résultats sont comparables aux précédents, mais on assiste à trois regroupements de languettes

qui servent de fondations à trois rayons. Notons qu'une expérience effectuée dans les mêmes conditions, avec des bandes de cire et des

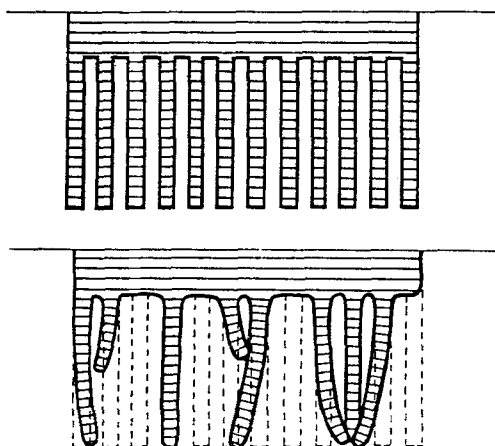


FIG. 33.

séparations plus larges (10 mm), nous amène à des conclusions similaires (fig. 33 et 34).

o) *Les languettes de cire de 15 mm de large sont situées à 10 ou*

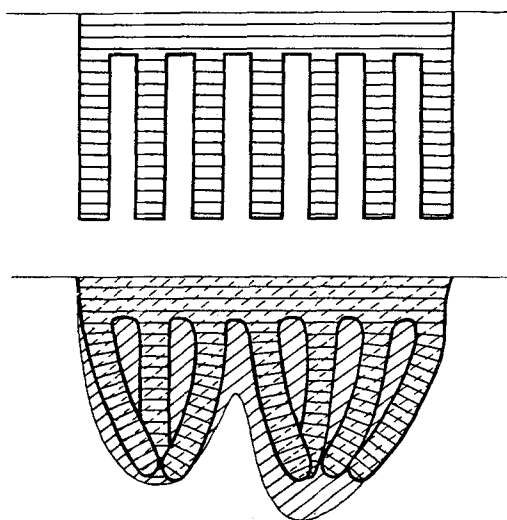


FIG. 34.

19 mm les unes des autres et perpendiculairement aux rayons voisins.
— Il faut distinguer ici plusieurs phases de l'évolution des rayons. Les Insectes 1° réunissent les languettes par groupes de 2 à 6 ; 2° tordent la plupart d'entre elles afin de les rendre parallèles aux

rayons voisins ; 3° les réunissent par des constructions nouvelles ; 4° détruisent totalement tout ce qui ne peut entrer dans les plans du

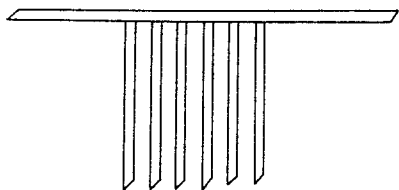


FIG. 35.

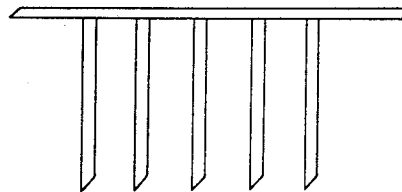
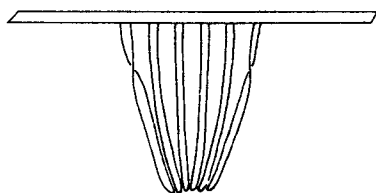


FIG. 36.



nouvel édifice (fig. 35 et 36). Bref, *les languettes primitives sont totalement remaniées.*

2° Les ruches sont penchées d'arrière en avant.

a) *La figure est un carré de 30 mm de côté (inclinaison 30° environ).*
— La cire est à peine rognée vers le haut. Le rayon se développe ensuite normalement (fig. 37).

b) *La figure est un carré de 43 mm de côté (inclinaison 30° environ).*

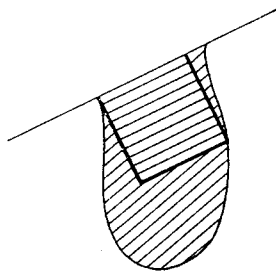


FIG. 37.

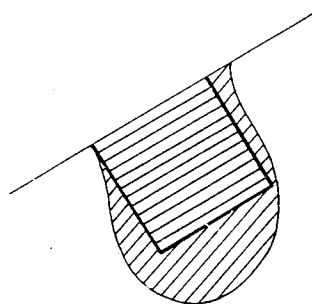


FIG. 38.

— Sans un seul rognage important, les nouvelles constructions sont édifiées sur la surface totale de la cire gaufrée mise à la disposition des Insectes (fig. 38).

c) La figure est un carré de 30 mm ou 43 mm de côté (l'inclinaison est beaucoup plus forte et atteint 40 à 45°). — Dans ces deux cas, dès le début, les feuilles de cire gaufrée sont profondément entamées au-dessus et au-dessous, par les mandibules des Insectes (fig. 39 et 40).

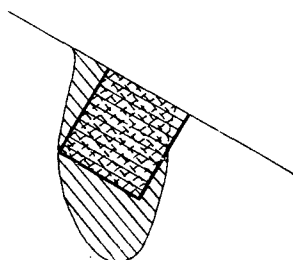


FIG. 39.

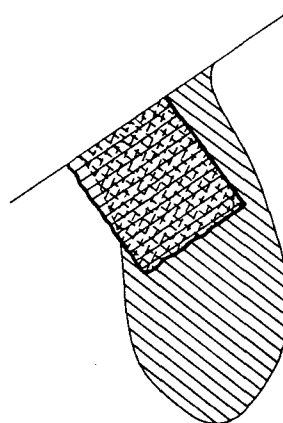


FIG. 40.

d) La figure est un carré de 43 mm de côté, fixé par un de ses côtés (inclinaison 40 à 45°). — Les rognages sont alors beaucoup plus importants et se situent surtout vers le haut des fondations de cire (fig. 41).

e) La figure est un triangle isocèle (38 mm de hauteur, 50 mm de

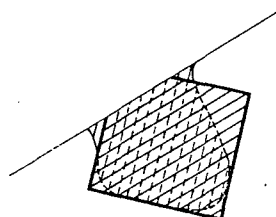


FIG. 41.

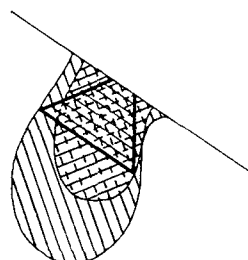


FIG. 42.

côté, ou bien 30 mm et 33 mm) fixé par son sommet (inclinaison 30° environ). Les abeilles n'attaquent que peu profondément le haut de la figure (fig. 42).

f) La figure est un triangle isocèle fixé par l'un de ses côtés (inclinaison 30° environ). — Les dimensions du triangle isocèle varient suivant les expériences. Voici les mesures de ceux qui ont été étudiés ici :

HAUTEURS EN MM	CÔTÉS ÉGAUX EN MM A
25	45
25	60
30	55
30	70
35	70

Les expériences, effectuées sur ces triangles différents, ont été groupées parce que les résultats sont assez identiques et caractérisés

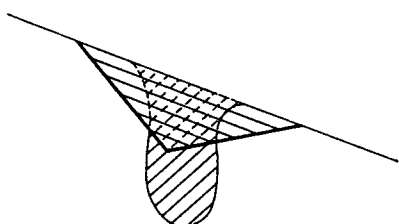


FIG. 43.

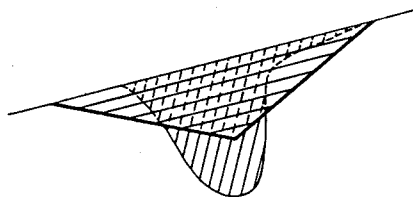


FIG. 44.

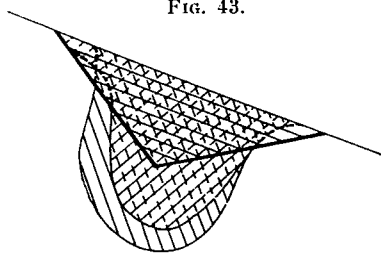


FIG. 45.

par des rognages profonds. Nous représentons ici seulement quelques exemples typiques (fig. 43, 44 et 45).

g) La figure est un triangle isocèle fixé par l'un de ses côtés (inclinaison 40 à 45°), mesurant 18 mm de hauteur et 55 mm de côté. —

La cire gaufrée est extrêmement rognée. On ne peut cependant signaler une différence significative entre l'importance des rognages de ces expériences et des précédentes (fig. 46 et 47).

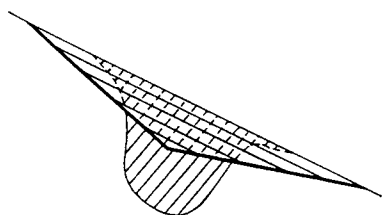


FIG. 46.

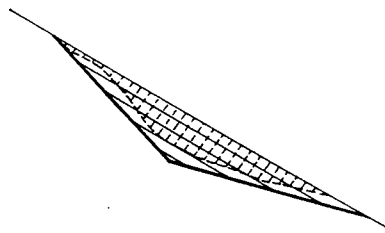


FIG. 47.

Discussion.

Comme l'Abeille, Insecte social, édifie un nid complexe, nos expériences nous amènent donc à chercher jusqu'à quel point la théorie de la « stigmergie » peut être utilisée pour comprendre le comportement constructeur d'*Apis mellifica*.

I. — TOUT D'ABORD, REMARQUONS QU'IL EXISTE AUSSI CHEZ L'ABEILLE UNE PHASE INITIALE D'INCOORDINATION DU TRAVAIL.

a) *Indétermination du point de départ des constructions.* — Dans les cagettes à expériences contenant une reine et quelques dizaines d'abeilles, les bâtisseuses déposent de la cire un peu partout, mais

surtout sur les vitres : les petits tas de cire sont informes et il est impossible de déterminer à l'avance l'endroit exact du départ du futur



PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE (de haut en bas). — 1. De nombreuses attaches de cire plus ou moins développées sont édifiées autour des rayons en construction qui ont été retirés par une section parallèle au couvre-cadres. 2. Treillis de bois qui a servi à accentuer l'indétermination des points de départ des rayons. 3. Même dans une ruche normale, le parallélisme entre les rayons ne peut apparaître qu'après une période d'indétermination.

rayon. Dans une nouvelle ruche sans cadre, l'essaim couvre de dépôts de cire plusieurs dizaines de centimètres carrés du couvercle à proximité d'un des trièdres supérieurs formé par le couvercle et deux parois

verticales, ou bien à proximité d'un orifice de nourrissage (phot.). Au cours du temps, quelques monticules de cire sont accrus par les abeilles et servent de base aux nouveaux rayons. Il est d'ailleurs possible d'accentuer cette incoordination initiale au moyen d'un treillis de bois fixé sur le couvercle de la ruche : l'aire des dépôts de cire est beaucoup plus étendue et leur épaisseur est beaucoup plus importante (phot.). Enfin, on peut prolonger assez longtemps cette période d'incoordination en secouant régulièrement les chaînes d'ouvrières suspendues aux ébauches de rayons en construction : on assiste alors à des destructions au profit de nouveaux édifices bâtis à proximité.

b) *Incoordination des grappes constructrices pour obtenir le parallélisme des rayons d'une ruche.* — Bien souvent, à l'intérieur d'une ruche, les rayons en construction sont édifiés ou trop loin ou trop près des rayons en construction, perpendiculaires aux rayons voisins (phot.). Le parallélisme entre les rayons n'est rétabli que durant les heures suivantes.

II. — APRÈS CETTE PHASE, IL EXISTE INCONTESTABLEMENT UNE PÉRIODE DE COORDINATION DU TRAVAIL DES ABEILLES CONSTRUCTRICES : des dépôts de cire sont transformés en cellules et en rayons, les autres sont détruits ou bien servent de relais lors de l'extension latérale du rayon en construction, les rayons deviennent parallèles... Cependant, si l'on tente d'adopter intégralement la théorie de la « stigmergie » pour comprendre le comportement d'*Apis mellifica*, on se heurte à un certain nombre de difficultés qui semblent insurmontables. Examinons-les, les unes après les autres.

a) Le passage graduel de la construction de cellules d'ouvrières à celles de mâles est difficilement explicable si la stimulation du travail est purement externe. En effet, les cellules possèdent des tailles très différentes, et la place des cellules de mâles dans un rayon est assez indéterminée : ainsi, la partie détruite d'un rayon composé de cellules d'ouvrières peut être remplacée par des cellules de mâles et inversement. D'autre part, nous avons encore signalé comment les abeilles transformaient les cellules de mâles d'un rayon construit afin d'obtenir les cellules d'ouvrières manquantes pour contenir la ponte d'une reine extrêmement féconde. Enfin, nous décrivons dans une prochaine publication toutes les transformations subies par un rayon construit par la simple fixation d'une ou plusieurs tiges métalliques au milieu de quelques cellules : quelquefois, les abeilles détruisent les parois des cellules avoisinantes jusqu'aux fonds pyramidaux, et en reconstruisent d'autres sur un autre plan pour que toutes les tiges de métal soient insérées dans des parois de cire et pour que les cellules soient les plus régulières possibles. On entrevoit alors l'ampleur des retouches nécessaires pour donner aux cellules un aspect presque normal.

b) Certains phénomènes, décrits dans ce mémoire, sont aussi assez incompréhensibles sous le rapport de la « stigmergie », telle qu'elle

a été définie plus haut. *Par la destruction*, l'Abeille annihile un travail tout préparé pour en effectuer un autre qui donnera une bonne forme à son édifice. Et pourtant, un morceau de cire gaufrée est un véritable stimulant au travail pour l'Abeille domestique puisqu'elle sait le tordre ou le redresser. Or, ici, *Apis mellifica* élimine des morceaux de cire gaufrée lorsque la forme proposée ne répond pas à ses normes. Elle ne retire pas de matériaux n'importe où, mais dans des zones bien déterminées par la grandeur, la forme et la place de la cire gaufrée, enfin par la position de la ruche dans l'espace. Elle élimine la cire parce que, dans les conditions où elle se trouve, elle ne peut prendre place dans un rayon normal. Dans nos expériences, nous avons encore assisté à un phénomène beaucoup plus intéressant, *celui des destructions et des reconstructions successives d'une même partie de l'édifice pour l'adapter à la forme requise du moment ! Nous voyons par là même que les groupes d'abeilles au travail ne « prévoient » pas le stade final de l'édifice*, car ils ne détruiraient pas des parties de l'édifice qu'ils vont reconstruire quelques heures plus tard.

Suivons enfin les différentes phases de transformation de formes identiques de cire gaufrée. Elles sont souvent différentes et pourtant le résultat est le même, les rayons de cire gaufrée construits acquièrent une forme elliptique. On comprend facilement ce phénomène puisque les chaînes des abeilles cirières au travail n'ont pas de points prédéterminés pour s'attacher aux rayons voisins ou à la barre de soutien, et parce que certains stimuli auxquels elles répondent sont fugaces dans une même zone de construction.

Les faits observés nous donnent-ils enfin une explication définitive du comportement constructeur d'*Apis mellifica* ? Nous ne le pensons pas, car seule une analyse du travail d'abeilles marquées au moyen d'observations directes des chaînes cirières au travers de ruches vitrées nous fournira les éléments nécessaires pour une plus grande compréhension des coordinations sociales des ouvrières. Nous croyons, malgré tout, qu'il faut rechercher dans les chaînes d'abeilles l'origine des retours perpétuels aux formes elliptiques : elles seules, par leur présence, semblent servir de « consigne » de travail aux Insectes, de « forme de référence » en fonction de laquelle les ouvrières construisent et « informent » les autres éléments de la grappe.

Summary.

Some typical shapes of wax-sheet are offered to the bee-workers of a beehive in order to test the « Stigmergy theory » established by GRASSÉ with Termites *Cubitermes* sp. and *Bellicositermes natalensis*. Is this theory sufficient to explain the building behavior of the Bees ?

Many similarities are pointed out: the Bees lay some little wax-heaps at random wherever the first comb is built, some of them become the foundations of the first comb; the other combs are not always parallel

with the first one and have to be twisted by some bonds of bee-workers; the first phasis of the construction offers an incoherent behavior, the second one is coherent. Certainly, in many exemples, it is possible to see that the achieved building stimulates and leads the bee-workers to construct the next parts of their nest. But, in the bee-world, we will have to apply a complement to the « Stigmergy theory » to explain some facts described in this paper : the remodelling of the cells and the combs by destructions, the twisting of the combs by chains of bees bound with their legs, the construction of irregular cells between male and worker-cells, etc. Finally, the complement of the « Stigmergy theory » for the bee-world will have to take in account the consecutive destructions and contructions of the same part of a comb.

BIBLIOGRAPHIE

1959. DARCHEN (R.). — Les techniques de constructions chez *Apis mellifica* (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **1**, 10, p. 111-209). — 1959. Un des rôles des chaînes d'abeilles : la torsion des rayons pour les rendre parallèles entre eux (*Ann. Abeilles*, **3**, p. 193-209).
1957. DARCHEN (R.), VUILLAUME (M.) et VIZIER (C.). — Sur le déterminisme des cellules mâles des abeilles (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **244**, p. 391-394).
1959. — GRASSÉ (P. P.). — La reconstruction du nid et les coordinations individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs (*Insectes sociaux*, **6**, 1, p. 41-80). — 1960. Les régulations automatiques du comportement collectif des Insectes sociaux et la stigmergie (*J. Psychol. Norm. pathol.*, **1**, p. 1-10).
-