

ETUDE COMPARATIVE DES COMMUNICATIONS ANTENNAIRES DANS
LES SOCIÉTÉS DE GUÊPES VESPA ET LA SOCIÉTÉ D'ABEILLES
DOMESTIQUES.

H. Montagner, Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences,
25-Besançon et J. Pain, Station de Recherches sur l'Abeille et les
Insectes sociaux, 91-Bures-sur-Yvette, France.

Depuis les travaux de P. Karlson et A. Butenandt (1959), les communications chimiques et les phéromones ont fait l'objet d'études remarquables dans de nombreux groupes zoologiques, et même chez l'Homme. La société d'Insectes, véritable temple de substances odorantes (ou à valeur gustative) n'a pas échappé à la règle, comme l'attestent les travaux de M. Lüscher et coll. (1960, 1962) et A. M. Stuart (1963, 1969) sur les Termites, E. O. Wilson et coll. (1962, 1963, 1971) sur les Fourmis, C. G. Butler et coll. (1960, 1961, 1964, 1967) et J. Pain (1961) sur les Abeilles, etc... En revanche, les communications tactiles et posturales (à l'exception de la danse des Abeilles, bien sûr) n'ont pas beaucoup attiré les chercheurs, sauf dans quelques cas (J. B. Free, 1956, 1957, 1959; D. I. Wallis, 1961; H. Montagner, 1967, 1972; M. J. W. Eberhard, 1969; B. Hölldobler, 1970, 1971). Et pourtant, l'observateur le moins averti ne manque pas d'être frappé par la fréquence et la diversité des contacts entre les individus de la même société. Mais la signification de ces contacts reste souvent obscure. Chez l'Abeille par exemple, s'il a été bien montré (Free, 1956) que les antennes jouent un rôle essentiel dans la sollicitation de nourriture, on ne sait pas dans quelle mesure les mouvements d'antennes, de palpes, de mandibules ou même de pattes ont de simples fonctions d'orientation et de stimulation globale du partenaire, ou bien constituent des signaux. Ayant analysé depuis 1960 les comportements trophallactiques de quelques espèces de Guêpes sociales (H. Montagner, 1967), nous avons entrepris depuis 3 ans de comparer les rituels antennaires des Guêpes, et leurs fonctions sociales, à ceux d'Insectes qui forment des sociétés pérennes: l'Abeille domestique (H. Montagner et J. Pain, 1974) et la Fourmi Formica polyctena.

METHODES

Les méthodes utilisées pour l'étude des Guêpes ont déjà été décrites (H. Montagner, 1967).

Les contacts entre ouvrières d'Abeilles sont filmés à vitesse accélérée (jusqu'à 500 images/seconde) sur des rayons de cire claire ou sur du couvain operculé, dans des cagettes ou des ruches à 1 ou 2 cadres. Les Abeilles sont identifiées au moyen de numéros, dès l'éclosion imaginale. De 1970 à 1973 (en mai, juin et septembre), nous avons ainsi accumulé plusieurs milliers de mètres de film sur les contacts entre ouvrières d'âge connu, ayant ou non subi l'amputation d'un ou de plusieurs articles antennaires. Les relations "ouvrières-mâles" et "ouvrières-reine" ont été étudiées dans les mêmes conditions. Les films sont analysés image par image. Des correspondances sont alors recherchées entre les mouvements ou séquences de mouvements et la

sollicitation, l'acceptation ou le refus du contact entre 2 individus. La nourriture échangée au cours de la trophallaxie est évaluée par des techniques utilisant les radioisotopes (P. Douault, 1967; J. Pain, B. Roger, P. Douault et P. Azoeuf, 1973).

RESULTATS

1) La trophallaxie entre ouvrières(*)

a) Les premiers approvisionnements des jeunes Guêpes.

Les mouvements antennaires de l'ouvrière de moins de 24 heures sont lents et désordonnés. La jeune Guêpe n'a pas le rituel antennaire qui permet aux ouvrières âgées de retenir et faire régurgiter leurs soeurs. Elle est parfois approvisionnée spontanément par des ouvrières gavées (H. Montagner, 1967). Mais ses premiers approvisionnements proviennent surtout des larves qu'il est facile de faire régurgiter par une stimulation mécanique de la région mandibulaire ou même de la tête. Les premières sollicitations de la Guêpe sont "sauvages": les mandibules sont agitées au hasard sur la tête de la larve. C'est progressivement que la jeune ouvrière porte d'emblée ses mandibules sous celles de la larve et les agite jusqu'à l'arrivée des régurgitations. De 1 à 2 jours après l'éclosion, elle mordille légèrement la région sous-mandibulaire de la larve, puis s'immobilise. Il s'écoule alors un certain temps entre sa stimulation mandibulaire et l'arrivée des régurgitations larvaires. Tout se passe comme si la jeune avait fait la relation entre l'application de ses mandibules sous celles de la larve et le déclenchement de la réponse larvaire: un premier schéma "stimulation-réponse" s'est ainsi progressivement développé. Ces contacts avec les larves jouent probablement un grand rôle dans l'apparition précoce des rituels antennaires des ouvrières. Nous avons en effet montré que des ouvrières naissantes, laissées à l'étuve pendant 4 jours sur un rayon de couvain operculé sans nourriture et sans larves, présentaient imparfaitement les rituels antennaires de la trophallaxie lorsqu'elles étaient réintroduites dans leur nid d'origine (H. Montagner, 1967).

Chez les Guêpes, les larves représentent donc, non seulement un réservoir de nourriture pour la colonie (H. Montagner, 1963, 1964; U. Maschwitz, 1966), mais aussi de véritables partenaires sociaux qui permettent aux ouvrières de mettre en place leur premier schéma de communication. E. O. Wilson (1971) a donc tout à fait raison de considérer que les larves "contribuent, en raison de leur comportement, à la machinerie homéostasique de la colonie".

b) Les premiers approvisionnements des jeunes Abeilles.

Comme il a été montré par ailleurs (S. Pershad, 1966), les capacités d'échanges des ouvrières de moins de 2 jours sont très faibles. Istomina-Tsvetkova (1953) et Free (1957) constatent que les jeunes ouvrières de moins de 2 jours reçoivent beaucoup plus qu'elles ne donnent.

(*) Le comportement des ouvrières pondueuses n'est pas abordé ici.

Nous avons constaté comme S. Pershad (1967) que les contacts entre jeunes Abeilles sont rares et fugitifs. L'ouvrière que vient d'éclorre fait saillir spontanément son proboscis, mais ses antennes sont animées de mouvements lents et désordonnés qui ne retiennent pas les autres individus, tout comme la Guêpe du même âge. En revanche, l'extension du proboscis, qui s'accompagne peut-être de sécrétions céphaliques, attire les ouvrières de 5 à 12 jours environ. Ces dernières se comportent alors comme des nourrices: elles adoptent une posture qui favorise la pénétration du proboscis entre leurs mandibules et le guident même dans certains cas au moyen de leurs antennes (cf. le film). Pendant ces contacts, les mouvements antennaires de la jeune ouvrière s'organisent. On voit par exemple au cours du 2ème jour l'extrémité d'une antenne, puis de l'autre antenne, venir balayer sporadiquement, mais de plus en plus précisément les mandibules et l'espace intermandibulaire de la nourrice. Ainsi s'ébauche le futur comportement de sollicitations des ouvrières.

C'est le comportement d'approvisionnement spontané des ouvrières de 5 à 12 jours qui favorise, semble-t-il, la mise en place progressive du rituel antennaire de sollicitation des Abeilles. Il n'a pas été encore possible de déterminer clairement s'il s'agit d'une maturation sous l'effet d'une réactivité sociale croissante ou d'un ajustement progressif "par essais et par erreurs" aux touchers antennaires de la nourrice.

c) Les rituels antennaires des Guêpes et des Abeilles

C'est à partir du 2ème ou 3ème jour de vie imaginale que certains touchers antennaires, déjà décrits et un peu différents chez la Guêpe et l'Abeille (H. Montagner, 1967; H. Montagner et J. Pain, 1972), deviennent très précis et prennent une valeur de signaux. Ils servent en effet à retenir une ouvrière et à maintenir avec elle un contact durable. Ils servent aussi au déclenchement des régurgitations de l'ouvrière sollicitée. Des régurgitations ont pu être déclenchées en simulant expérimentalement les sollicitations antennaires au moyen de fils métalliques recouverts de cuticule d'antenne.

L'acceptation du contact par la Guêpe ou l'Abeille sollicitées se marque le plus souvent par de légers touchers antennaires sur l'antenne la plus active de la solliciteuse, ou bien par une posture particulière (cf. le film).

La rupture entre 2 ouvrières est toujours précédée de mouvements antennaires particuliers (cf. le film). Une ouvrière qui d'emblée n'accepte pas la sollicitation d'une autre, présente aussi ces patterns moteurs: ils constituent de véritables signaux de refus (cf. le film).

Des amputations d'articles à différents niveaux des antennes ont permis de confirmer et préciser le rôle essentiel des 4 articles distaux dans les rituels de sollicitation, d'acceptation et d'offrande, et de refus (H. Montagner, en préparation).

2) La trophallaxie entre les ouvrières et les mâles

Chez les Guêpes, les mâles peuvent être nourris par les ouvrières, à condition d'être mis à leur contact (H. Montagner, 1967), mais ils reçoivent peu de nourriture. Ils s'approvisionnent surtout sur les larves et en s'intercalant dans des trophallaxies entre ouvrières. Leurs fréquents échecs dans la sollicitation des ouvrières sont probablement dus à leur

comportement non ritualisé. Ils les sollicitent en effet par des mouvements appuyés de mandibules et de pattes et jamais par des touchers antennaires ritualisés. Lorsqu'ils sont eux-mêmes sollicités, ils peuvent régurgiter un peu au début du contact, mais ne répondent plus ensuite, ni par de nouvelles régurgitations, ni par des mouvements d'antennes. Les sollicitations non ritualisées et les refus des mâles font apparaître des agressions fréquentes chez les ouvrières.

Si les jeunes mâles d'Abeille sont nourris par des ouvrières pendant les jours qui suivent leur éclosion (jusqu'à 4 jours pour Levenets, 1956, une semaine pour Free, 1957), ils s'alimentent ensuite surtout dans les alvéoles à miel. Ils obtiennent alors peu de trophallaxies avec les ouvrières. Ces faits sont probablement en relation avec le comportement non ritualisé des mâles. Lorsqu'ils sollicitent, ils se servent surtout de leurs mandibules et de leurs pattes, alors que leurs antennes sont animées de mouvements de balayage appuyés et désordonnés sur les côtés de la tête de l'ouvrière sollicitée. Ils parviennent à retenir ainsi de jeunes ouvrières, mais plus difficilement les ouvrières de 3 semaines par exemple. Il est possible que les agressions des ouvrières sur les mâles soient déclenchées par le comportement non ritualisé de ces derniers, lorsque la nourriture manque.

3) La trophallaxie entre les ouvrières et la fondatrice (Guêpes) ou la reine (Abeilles)

Les fondatrices de guêpes doivent solliciter leur nourriture comme de simples ouvrières, lorsqu'apparaissent les compétitions très âpres de la fin de l'été. Leur rituel antennaire est le même que celui des ouvrières. La reine d'Abeilles sollicite aussi sa nourriture comme une ouvrière (cf. le film). En revanche, elle répond très peu aux sollicitations des ouvrières.

CONCLUSION

Les rituels antennaires sont très comparables dans les sociétés de Guêpes Vespa et la société d'Abeilles, malgré quelques différences dans la forme des signaux et une plus grande diversité des touchers antennaires chez l'Abeille (en cours d'analyse). En revanche, les 2 types de société diffèrent radicalement dans les mécanismes d'ontogénèse qui aboutissent à la mise en place des rituels antennaires depuis, l'éclosion imaginale et dans le comportement individuel qui résulte de l'intégration des contacts successifs.

a) les mécanismes d'ontogénèse

Les larves jouent un rôle essentiel dans l'intégration de la jeune Guêpe dans sa société, en lui fournissant ses premiers approvisionnements et aussi en assumant la fonction de premiers "réacteurs" sociaux.

En revanche, l'intégration sociale de la jeune Abeille se fait en grande partie grâce au comportement d'approvisionnement spontané de nourrices. C'est pendant ces contacts que ses rituels antennaires se mettent en place.

b) l'intégration des contacts successifs et le comportement

individuel.

Chez les Guêpes, les trophallaxies donnent lieu à des compétitions antennaires, à l'issue desquelles s'établissent des rapports de dominances. Par suite, tout se passe comme si chaque ouvrière était continuellement en situation de compétition. Nous avons ainsi montré qu'une ouvrière devient plus ou moins dominante, selon la résultante de ses compétitions successives. La place sur l'échelle sociale (dominante, dominée) détermine en partie la tâche de l'ouvrière pendant l'été (H. Montagner, 1967).

En revanche, les contacts trophallactiques de l'Abeille semblent répondre avant tout à un principe d'économie qui est peut être en relation avec la constitution de réserves et la pérennité de la société. En effet, les signaux de refus sont rapidement acceptés par les ouvrières solliciteuses et n'entraînent pas d'agressions sur la donneuse, même si elle est très jeune, contrairement aux ouvrières dominantes de Guêpes, elles en sollicitent d'autres, jusqu'à ce qu'elles obtiennent un comportement d'acceptation. Par leurs sollicitations successives, suivies ou non de régurgitations, les ouvrières ont ainsi à tout moment une bonne estimation du nombre des donneuses et donc de la nourriture en circulation dans la société. En même temps, elles sont peut être renseignées à travers les rituels antennaires sur la fonction sociale des soeurs qu'elles rencontrent. En effet, les signaux de refus des jeunes de 5 ou 6 jours durent beaucoup plus longtemps (4 à 5 secondes en moyenne) que ceux des ouvrières de 12 à 15 jours (de l'ordre de la seconde) et que ceux des butineuses (quelques détentes rapides de quelques 1/10èmes de seconde, parfois 2 ou 3 seulement). Il est donc possible que les caractéristiques temporelles des rituels antennaires codent la fonction sociale. Les ouvrières pourraient ainsi changer de fonction sociale, selon les rituels successifs rencontrés et répondre rapidement aux besoins de la colonie.

Dans les 2 types de sociétés, les sollicitations des mâles ne sont pas ritualisées. C'est peut-être la cause de l'expulsion des mâles a fondatrice de Guêpe et la reine d'Abeille ont les mêmes rituels antennaires que les ouvrières.

BIBLIOGRAPHIE

- BUTLER, C.G. (1960) Proc. R. ent. Soc. Lond. A, 35, p. 129-132
BUTLER, C.G. (1961) J. Insect Physiol. 7, p. 258-264
BUTLER, C.G. (1964) Symp. R. ent. Soc. Lond. 2, p. 66-77
BUTLER, C.G. (1967) Biol. Rev. 42, p. 42-87
DOUAULT, Ph. (1967) Anns. Abeille, 10, p. 39-44
EBERHARD, M.J.W. (1969) Miscellaneous publications, University of Michigan, 140, p. 1-101
FREE, J.B. (1956) J. Anim. Behav., 4, p. 94-101
FREE, J.B. (1957) J. Anim. Behav., 5, p. 41-47
FREE, J.B. (1959) Bee Wld, 40, p. 193-201
HOLLOBLER, B. (1970) Zeit. vergl. Physiol., 66, p. 215-250
HOLLOBLER, B. (1971) Scient. Am., 224, p. 86-93
ISTOMINA-TSVETKOVA, K.P. (1953) Pchelovodstvo, Mosk. 30, p. 25-29
KARLSON, P. ET BUTENANDT, A. (1959) A. Rev. Ent., 4, p. 39-58
LUSCHER, M. (1962) Gen. comp. Physiol., 2, p. 615
LUSCHER, M. ET MULLER, B. (1960) Naturwissenschaften, 47, p. 503
MASCHWITZ, U. (1966) Z. vergl. Physiol., 53, p. 228-252
MONTAGNER, H. (1963) Insectes soc., 10, p. 153-165
MONTAGNER, H. (1964) Insectes soc., 11, p. 301-316
MONTAGNER, H. (1967) Bull. biol. Fr. et Belg., 100, p. 189-323
MONTAGNER, H. ET PAIN, J. (1972) Insectes soc., 18, p. 177-192
PAIN, J. (1961) Anns. Abeille, 4, p. 73-158
PAIN, J., ROGER, B., DOUAULT, Ph. ET AZOEUF, P. (1973) C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, (sous-presse)
PERSHAD, S.B. (1966) Insectes soc., 13, 323-328
STUART, A.M. (1963) Physiol. Zool., 36, p. 69-84
STUART, A.M. in KRISHNA, K. AND WEESNER, F.M. (1969) Biology of Termites, 1, p. 193-232 Academic Press, New York.
WALLIS, D.I. (1961) Behaviour, 17, p. 17-47
WILSON, E.O. (1962) Anim. Behav., 10, p. 134-164
WILSON, E.O. (1971) The Insect Societies (Belknap Press Harvard, Cambridge), U.S.A.
WILSON, E.O. ET BOSSERT, W.H. (1963) in; Recent progress in hormone research, 19, p. 673-716