

SUR LE THERMOPREFERENDUM ET LA PRODUCTION DE CHALEUR CHEZ LES ABEILLES

par

PIERRE LAVIE et MAURICE ROTH

Station de recherches apicoles, Bures - sur - Yvette, France

Reçu le 12 août, 1952

INTRODUCTION

Le thermopreferendum des insectes a fait l'objet de nombreux travaux mais on n'avait pas jusqu'à HERAN (1952) étudié celui des abeilles. Cet auteur s'est servi dans ses expériences de l' "orgue thermique" (temperaturorgel) d'abord utilisé par HERTER. Nous avons repris le problème avec l'appareil de CHAUVIN (1949) qui permet de soumettre les sujets à un flux calorifique venant d'en haut ou d'en bas. Rappelons qu'il se compose d'une plaque de cuivre épaisse, chauffée à une extrémité et refroidie à l'autre, identique pratiquement au dispositif de HERTER. Des trous très rapprochés sont percés dans l'épaisseur de la plaque et permettent d'y introduire des thermomètres à tige mince: c'est la seule méthode donnant réellement la température de la plaque. Au dessus d'elle se trouve une voûte de cuivre poli de la même longueur, chauffée à une extrémité et refroidie à l'autre. Les animaux se déplacent sur la plaque, qui peut être amenée à une température uniforme, et sont abrités contre les courants d'air par un tunnel en matière plastique (rhodoïd) mince; dans le cas des abeilles, la matière plastique doit être rouge; car nous avons trouvé, contrairement à HERAN, que la lumière blanche provoque chez ces Hyménoptères une forte agitation, et ne permet pas de mesurer commodément le thermopreferendum; par ailleurs, on sait que les abeilles confondent le rouge avec l'obscurité, ce qui rend peut-être compte de leur calme en lumière rouge. Il est nécessaire pour que les abeilles restent sur la plaque de l'appareil, de la froter de propolis.

Nous avons étudié le thermopreferendum chez les abeilles isolées, ou groupées dans l'appareil; jusqu'à trente abeilles et davantage étaient parfois introduites dans le tunnel en matière plastique. HERAN n'en mettait que de 5 à 7 à la fois, ce qui ne lui a pas permis d'observer certains phénomènes fort intéressants, dont nous parlerons tout à l'heure.

ETUDE DU THERMOPREFERENDUM

Abeilles isolées.

Nous serons très brefs sur le thermopreferendum des abeilles isolées ou groupées en petit nombre (moins de 5), car nous retrouvons pratique-

ment les résultats de HERAN. Il est toutefois un point sur lequel nous voudrions insister: c'est la grande variabilité du thermopreferendum: pour les abeilles d'hiver, il peut aller de 29° à 35°; celles d'été nous donnent des chiffres assez voisins. HERAN ne semble pas frappé par cette variabilité; il nous semble discerner à cela plusieurs causes:

- a. nous exprimons le thermopreferendum par ses limites supérieures et inférieures, alors qu'HERAN se sert de la méthode de formulation de HERTER, qui a déjà été critiquée par plusieurs auteurs, et qui escamote justement les limites du thermopreferendum. Toutefois, dans certaines de ses expériences, HERAN paraît admettre que les abeilles sont sensibles à des modifications relativement minimes de la température du banc thermique; nous n'avons rien vu de pareil, et il y a là une divergence que nous ne nous expliquons pas. Il est vrai que HERAN a utilisé des abeilles de race carniolienne, et nous la race noire commune. D'ailleurs une autre différence est à noter: cet auteur prétend aussi que la lumière rouge ou blanche ne modifie en rien le thermopreferendum: mais il n'en est pas moins vrai que les sujets manifestent en lumière blanche une si grande agitation que les mesures sont quasi impossibles; de cela non plus, HERAN ne dit mot.
- b. la méthode de mesure des températures utilisées par HERAN tombe pleinement sous le coup des critiques de CHAUVIN (1949). Il place en effet son thermomètre à quelques millimètres au dessus de la plaque chauffée du „temperaturorgel". Les températures qu'il obtient ainsi ne sont ni celles de l'air ni celles de la plaque, mais participent des deux; dans ces conditions, la formulation des résultats en dixièmes de degrés, employée par l'auteur allemand, n'a guère de sens.
- c. nous avons prélevé les abeilles d'hiver comme le faisait HERAN, par l'orifice supérieur du couvre-cadre, qui sert normalement au nourrissage. Mais nous avons prélevé les abeilles d'été de la même façon, vers le milieu de la journée, ce qui donne une forte prédominance d'abeilles jeunes, d'âges divers. Or, le preferendum varie avec l'âge (HERAN); il est donc possible qu'il y ait là une des causes de nos divergences, puisque l'auteur allemand a mesuré le preferendum d'abeilles jeunes, d'âge connu.

Abeilles groupées.

L'abeille isolée dans l'orgue thermique se trouve au fond dans des conditions peu physiologiques. Comme c'est un animal social, il importe toujours d'examiner, après la réaction de l'individu, celle du groupe, la dernière ayant même plus d'intérêt que la première. C'est pourquoi nous avons introduit dans l'appareil des groupes d'abeilles de plus en plus nombreux. Nous n'avons observé rien de bien net jusqu'à une trentaine d'abeilles. C'est aux environs de ce nombre que surviennent les premières tentatives de formation d'un groupe: il peut être unique, ou les ouvrières peuvent former trois groupes de 10, etc. . . . Alors apparaissent des

phénomènes extrêmement particuliers: *les abeilles paraissent insensibles à la température du sol*, et leur groupe se déplace lentement, dans une direction quelconque, vers l'extrémité la plus chaude ou vers la plus froide. A ce moment, un thermomètre à tige fine indique très régulièrement une température de 33°, qui peut monter à 37° si les abeilles se sont rapprochées de l'extrémité chaude. Elles commencent alors à battre des ailes, comme si elles voulaient ventiler, puis se dispersent. Le groupe se reforme un peu plus loin, *sans égard à la température du sol*. Nous assistons par conséquent à un véritable début de régulation thermique.

La température de l'air est le principal stimulus. Nous avons signalé tout à l'heure que le groupe d'abeilles se formait en n'importe quel point, que le plancher se trouve à 28° ou même à 42°. Simplement, lorsqu'elle se forme en ce dernier point, la grappe se disperse plus vite. Cela permettait de supposer que la température de l'air constituait le stimulus le plus important dans le comportement des abeilles vis-à-vis de la chaleur. Il nous restait à le vérifier en ne maintenant que le gradient thermique du sol, pendant que l'air resterait à peu près à la même température d'un bout à l'autre. Ceci est possible dans l'appareil de CHAUVIN: il suffit d'inverser le gradient de la voûte par rapport à celui du sol, en plaçant l'extrémité chauffée de la voûte au dessus de l'extrémité refroidie du sol. Dans ces conditions la température de l'air varie de 33° à 35° d'un bout à l'autre de l'appareil, alors que celle du sol varie de 28° à 45°. *Les abeilles ne se fixent pas et marchent lentement d'un bout à l'autre de l'appareil*. On en peut conclure que la température de l'air est le principal stimulus qui influence l'abeille dans le choix de son thermopreferendum; c'est l'air chaud qui stimulerait les antennes, si ce sont elles qui portent les organes thermosensibles comme le veut HERAN. Cela serait d'ailleurs vraisemblable, car chez *Rhodnius* l'orientation à la chaleur se fait aussi d'après la température de l'air (WIGGLESWORTH & GILLET, 1934). Par contre, il semble que les tarsi soient insensibles ou peu sensibles à la température.

L'importance de la production de chaleur sociale semble donc plus grande que celle du thermopreferendum. C'est ce qui nous a amené à tenter quelques expériences dans cette direction.

LA PRODUCTION DE CHALEUR PAR L'ABEILLE

Malgré l'importance de la production de chaleur par l'abeille, on n'est pas bien fixé sur son mécanisme. Dans une ruche vitrée sur les deux faces, et où les abeilles parviennent parfaitement à régulariser la température malgré leur petit nombre, on observe des déplacements de faible amplitude, une sorte de grouillement lent que l'on pourrait comparer à un mouvement brownien. Comment savoir si cette agitation musculaire est la seule cause de la production de chaleur? Nous avons pensé aussi à une vibration des muscles thoraciques, bien qu'on ne voie que rarement les ailes en mouvement; on peut essayer de les amplifier en plantant dans le thorax une aiguille très fine et très longue. Mais l'observa-

tion la plus attentive ne nous a pas montré de vibrations de l'aiguille.

Nous avons aussi placé les ouvrières dans deux petits calorimètres, l'un à eau et l'autre à glace (type Bunsen) où la production de chaleur est mesurée par la quantité d'eau résultant de la fusion de la glace. Dans les deux cas, les abeilles sont enfermées dans une petite cage de toile métallique, au centre du calorimètre.

Dans une première série d'expériences, nous plaçons des abeilles immobilisées par les ailes, dans un tube de verre assez large, et nous approchons de leur thorax un thermomètre à tige mince; l'abeille peut d'ailleurs être laissée libre pourvu que le réservoir du thermomètre soit enduit de propolis; elle s'y perche alors très souvent et y reste immobile.

RÉSULTATS

Dans tous les cas, que l'abeille soit libre ou non, qu'elle soit anesthésiée (à l'éther ou au CO_2) ou non, dans les mesures de température comme

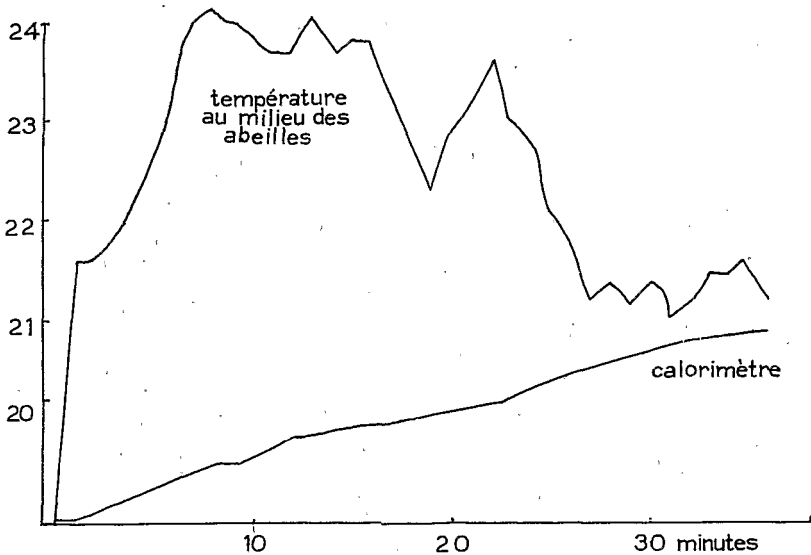


Figure 1. Dix-sept abeilles sont groupées dans le calorimètre à eau. On mesure la température au milieu de leur groupe (courbe supérieure) et l'élévation de la température de l'eau du calorimètre (courbe inférieure).

dans les essais au calorimètre, on constate une montée de la courbe thermique du même ordre, suivie d'une descente en pente très douce. Alors apparaît souvent l'agitation de l'abeille, suivie d'une remontée, plus importante que la première. Or, fait capital, cette courbe monte infiniment moins haut et baisse presque immédiatement lorsque l'abeille

est tuée par écrasement de la tête; la hausse thermique passagère correspond alors au seul refroidissement du corps de l'abeille. Il faut donc qu'il existe un mécanisme indépendant de l'agitation musculaire et vraisemblablement d'ordre chimique, qui rende compte de la production de chaleur de l'abeille, même complètement immobile. Un deuxième mécanisme, l'agitation musculaire, fait remonter la courbe thermique quand le premier ne suffit plus. Ce deuxième mécanisme est évidemment exclu dans le thermomètre à glace, où les sujets sont anesthésiés par le froid.

Les courbes typiques ne s'observent qu'avec les ouvrières groupées, car les isolés et les groupes de moins de 5 individus sont extrêmement

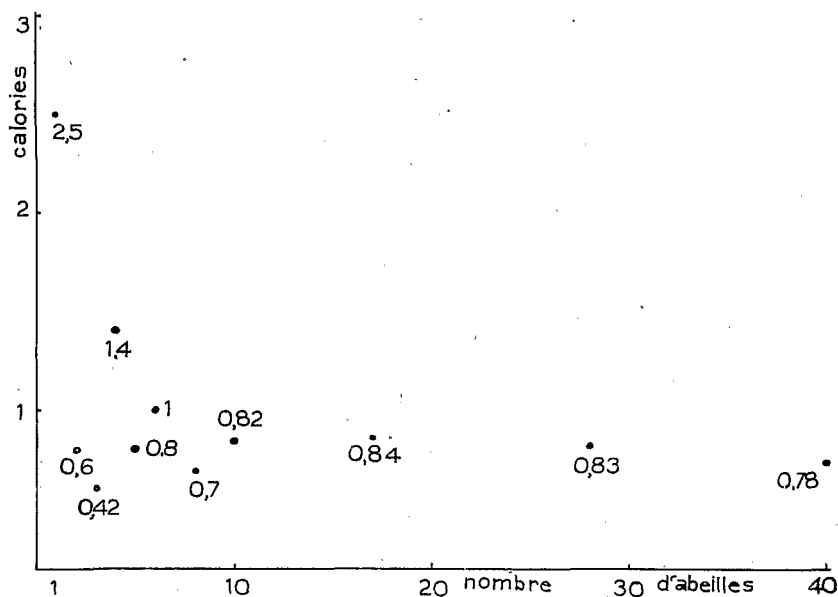


Figure 2. Quantités de chaleur, en petites calories, produites par abeille et par 10 minutes, suivant le nombre d'abeilles groupées.

agités. A partir de 5, les résultats sont beaucoup plus réguliers; A partir de 30, la courbe, même au bout de plusieurs heures, ne descend jamais au niveau de la température ordinaire, alors que cela s'observe assez vite chez les isolés. Chez les groupés étroitement rapprochés et ligotés les uns aux autres, ou placés dans des étuis de toile métalliques serrés les uns contre les autres, de façon à exclure l'agitation, la courbe ne redescend pas non plus.

Ajoutons que lorsqu'on a laissé le sujet s'agiter pendant plusieurs minutes contre une fenêtre avant de le mettre en expérience, la production de chaleur est très faible.

SECTION DES ANTENNES

Lorsque le funicule des antennes est sectionné, l'agitation est très irrégulière, affecte parfois une allure cyclique et les résultats diffèrent beaucoup d'un sujet à un autre. Si bien qu'on ne peut guère porter de conclusions sur le rôle de ces organes, pas plus que dans les expériences similaires de HERAN (ablation des antennes et thermopreferendum). En effet, cette opération a chez l'abeille des suites très graves, puisqu'elle entraîne habituellement la mort en quelques heures. Il est donc possible que les résultats observés soient tout simplement dus au traumatisme.

RÉSUMÉ

L'abeille ouvrière manifeste, en hiver et en été un thermopreferendum large, aux limites mal fixées.

Les abeilles groupées créent elles-mêmes leur chaleur propre et se placent d'une manière extrêmement variable dans le thermopreferendum.

La température de l'air semble les influencer bien plus que celle du substrat.

La chaleur développée par les abeilles peut continuer pendant une longue période indépendamment de toute agitation musculaire.

SUMMARY

Winter and summer bees show a wide, ill-defined thermopreferendum. Groups of bees show a considerable heat production, and a very variable position in the thermopreferendum apparatus.

Air temperature is of more importance than substratum temperature.

Bees are able to produce heat during a long period, without any muscular movement.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAUVIN, R., 1949. Sur le préférendum thermique des insectes. *Physiol. Comp. Oecol.* 1: 76—82.
- HERAN, H., 1952. Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene *Apis mellifica*, unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. *Z. vergl. Physiol.* 34: 179—206.
- HERTER, K., 1924. Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. *Id.*, 26: 221.
- WIGGLESWORTH, V. B., and GILLET, J. D., 1934. The functions of antennae in *Rhodnius prolixus*; confirmatory experiment. *J. Exp. Biol.* 11: 408—409.

PHYSIOLOGIA COMPARATA ET OECOLOGIA

AN INTERNATIONAL JOURNAL OF COMPARATIVE
PHYSIOLOGY AND ECOLOGY

EDITED BY:

J. TEN CATE Amsterdam	R. CHAUVIN Paris	S. DIJKGRAAF Utrecht	M. FLORKIN Liège	M. FONTAINE Paris
H. HEDIGER Basel	B. A. HOUSSAY Buenos Aires	C. W. MENG Peiping	C. F. A. PANTIN Cambridge	
CHR. ROMIJN Utrecht	P. SAWAYA Sao Paulo	P. F. SCHOLANDER Swarthmore	E. J. SLIJPER Amsterdam	
H. J. VONK Bogor	J. H. WELSH Cambridge, Mass.	C. A. G. WIERSMA Pasadena	J. DE WILDE Amsterdam	
	C. M. YONGE Glasgow			



PIERRE LAVIE et MAURICE ROTH
(Station de recherches apicoles, Bures-sur-Yvette, France)

Sur le thermopréférendum et la production de chaleur chez les abeilles

UITGEVERIJ DR W. JUNK — DEN HAAG — 1953

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 13438, ex 1

Cote B