

Vibrations : les abeilles communiquent



Comme nous l'avons vu dans un premier article (voir A&Cie n°163), les abeilles utilisent deux modes de communication principaux. Le premier canal est chimique avec l'émission de phéromones, le second est physique avec la production de vibrations dont certaines sont audibles pour nous (chant des reines...). Dans cet article, nous allons développer ce second mode de communication en analysant les mécanismes anatomiques et biologiques qui y sont liés ainsi que les techniques mises en place pour l'analyser.

La colonie d'abeilles est un superorganisme dans lequel des milliers d'individus vivent ensemble et coordonnent leurs activités dans une harmonie qui assure leur survie. Sans un système de communication particulièrement efficace, tout cela ne serait pas possible.

Toute communication fait appel à un émetteur, à un récepteur et à une capacité d'émettre et de décoder des signaux émis. On parle alors de langage. Nous allons analyser ici quelle est l'origine des vibrations et des sons émis et quels sont les organes que l'abeille va utiliser pour les émettre et pour les capter. De nombreux sons et vibrations émis ne sont pas perceptibles pour nous et nécessitent dès lors le recours à des capteurs de vibration particulièrement sensibles. Si les sons émis dans la ruche sont analysés depuis plus de cent ans (voir figure 5), sans la technologie dont nous disposons aujourd'hui (programme d'analyse des données reçues), il n'aurait pas été possible d'analyser complètement le spectre des fréquences vibratoires émises par les abeilles. Ces nouvelles technologies nous permettent d'affiner grandement notre connaissance de ce mode de communication longtemps sous-estimé. Le projet Swarmonitor y travaille directement et va apporter un éclairage nouveau sur le sujet.

La communication au sein de la colonie

Les signaux émis par les abeilles se regroupent en différentes catégories en fonction de leur fonctionnalité et de leur rayon d'influence. Une première catégorie de signaux vibratoires va avoir une influence limitée à un petit nombre d'ouvrières. Les vibrations les plus connues sont celles liées aux danses (en rond et en huit). La danse opérée par les abeilles qui cherchent à s'épouiller fait également partie de cette catégorie. Ces danses provoquent des réponses spécifiques de leurs congénères et vont déclencher des comportements spécifiques chez des groupes spécifiques d'individus.

La deuxième catégorie comprend des signaux qui vont générer une réponse beaucoup plus globale au niveau de la colonie. Ces signaux vibratoires sont modulés et produits dans une grande variété de situations et ne génèrent pas le développement de tâches spécifiques mais provoquent une réponse comportementale plus ou moins importante. Ces signaux vibratoires ont été décrits au cours de l'histoire et portent des noms tels que la « danse de joie » (« good-time danse » - Haydak, 1929) ou la vibration abdominale dorso-ventrale (D-VAV - dorso-ventral abdominal vibration, Von Frisch 1967). Ils peuvent par exemple provoquer une augmentation de l'activité des jeunes abeilles qui vont consacrer plus de leur temps au soin du couvain et à la construction. Ils peuvent également influencer différents mécanismes comme le butinage, l'élevage de reines ou l'essaimage. Des signaux vibratoires sont produits pour aider à la préparation des reines pondueuses afin qu'elles prennent leur envol. D'autres concernent le développement et l'émergence de reines vierges et agissent sur l'issue de la rivalité entre reines vierges, pouvant ainsi aider au choix de la reine qui héritera du nid. Enfin des signaux vibratoires sont également produits lorsqu'un essaim est à la recherche d'un nouveau site. Un tel signal est nécessaire pour que l'essaim s'envole rapidement et s'installe avec succès dans le nouveau site de nidification. Les signaux vibratoires sont donc bien adaptés pour influencer simultanément de nombreuses tâches et intégrer le comportement de groupes d'ouvrières qui accomplissent des tâches étroitement liées. Ainsi, le message du signal vibratoire semble être « augmentez l'activité », ce qui, combiné à l'âge, au génotype et à la condition physiologique de l'abeille réceptrice, conduit à des réactions spécifiques.

De plus, les communications chimiques et vibrationnelles interagissent pour obtenir un comportement coordonné au niveau de la colonie. Prenons l'exemple des danses qui, associées à des phéromones, aident

Figure 1

La danse frétilante

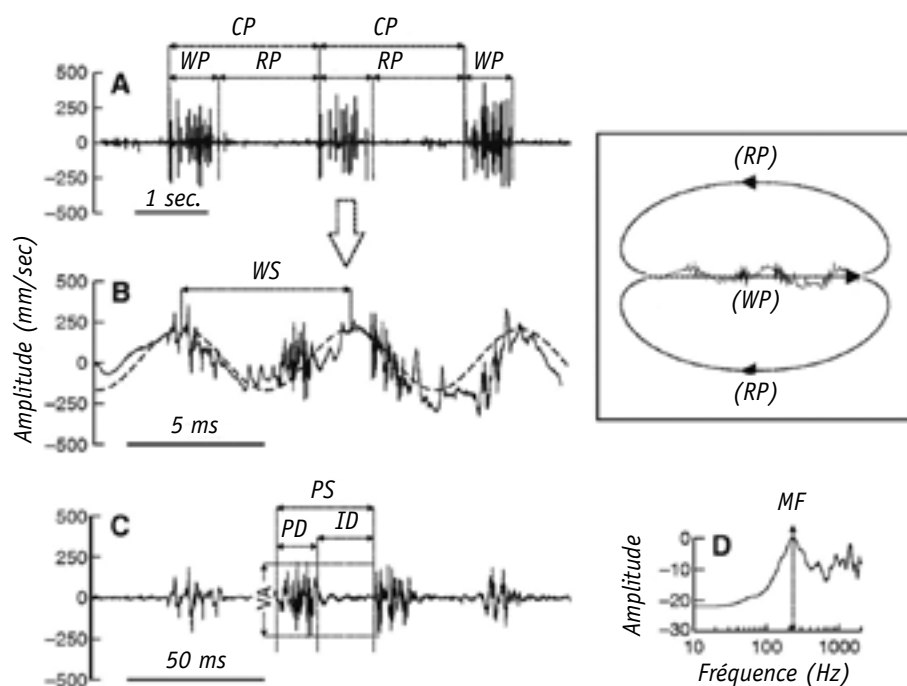
(A) Un cycle de danse (CP = phase du cycle) est divisé en une phase frétilante (WP) et une phase retour (RP) durant laquelle les butineuses retournent au point de départ de la danse en formant un cercle (en médaillon). Pendant la phase frétilante, les butineuses produisent souvent des vibrations thoraciques. Ainsi WP peut être séparé en deux principales composantes mécaniques :

(B) le mouvement frétilant lui-même (souligné par la ligne pointillée; WS, séquence frétilante), et

(C) les vibrations thoraciques pulsées (fréquences <20 Hz qui ont été filtrées numériquement pour permettre une meilleure visualisation). PD = la durée d'une impulsion unique; VA = amplitude de la vitesse (de pic à pic = p-p) d'une impulsion de vibration; ID = la durée de l'intervalle entre deux impulsions successives; PS = séquence d'impulsions (PD + ID).

(D) Spectre de la fréquence d'une impulsion indiquant la fréquence vibratoire principale (MF = 0 dB).

vibrations de substrat. Chez les abeilles la sensibilité de vibration a été principalement attribuée à un récepteur élastique situé sous le genou dans la partie proximale du tibia de chacune des pattes. Il est appelé organe subgenual de type chordotonal (organes constitués de récepteurs qui perçoivent des changements de tension) et constitué de scolopides (voir figure 2). Cet organe est étiré en longueur dans l'hémolymphe au cœur du tibia. Dès que le tibia est mis en mouvement latéral par la vibration du cadre, l'inertie de sa masse va le faire vibrer, le tendre ce qui va stimuler mécaniquement les cellules réceptrices qui enverront un signal au cerveau. Cet organe fonctionne donc un peu comme un mini-sismographe extrêmement sensible : une amplitude de quelques micromètres est déjà perçue, et cela dans une très large gamme de fréquences. La plus grande sensibilité des cellules sensorielles se marque pour des vibrations verticales à des fréquences comprises entre 150 et 900 Hz. La position horizontale ou verticale du tibia va influencer sa réception. Par conséquent, l'orientation des pattes d'une abeille par rapport au cadre sur lequel elle marche librement est d'une grande importance pour sa sensibilité aux vibrations du substrat. Avec ses six capteurs, l'abeille perçoit ainsi les moindres vibrations au niveau des cadres.



la colonie à formuler des décisions spécifiques par rapport au butinage et à adapter le travail de la colonie à l'abondance des ressources nutritionnelles. Les signaux vibratoires fournissent donc un excellent système pour étudier non seulement la complexité du système de communication de l'abeille domestique, mais aussi le rôle de la modulation dans les activités de coopération en général.

Sons et vibrations

Contrairement à d'autres insectes comme les grillons ou les cigales, les abeilles ne sont pas équipées de structures spécialement conçues pour la production de signaux acoustiques. Pourtant, elles émettent une gamme de vibrations très variables pouvant monter jusqu'à 1000 Hz (Bencsik, pers. comm.). On peut ainsi observer différentes fréquences allant des graves comme le bourdonnement aux plus aiguës comme le chant des reines (« piping »). Ici, les sons sont produits par des oscillations rythmiques thoraciques. Celles-ci sont générées par les étirements et les contractions des muscles antagonistes également utilisés pour le vol. Les muscles dorsaux-ventraux traversent le thorax verticalement, les dorsaux-longitudinaux le traversent horizontalement. Ces contractions sont extraordinairement rapides : en vol stationnaire, par exemple, l'abeille bat des ailes 230 fois par seconde (230 Hz). Comment expliquer cependant que la fréquence d'oscillation du thorax soit généralement beaucoup plus élevée

lors de la production d'un signal vibratoire que pendant le vol ? Le mode de fonctionnement des muscles lors de l'émission de sons diffère significativement de celui utilisé lors du vol. L'augmentation de la contraction des muscles entraîne une rigidification croissante du thorax, ce qui provoque l'émission de fréquences supérieures. (Une modulation de la fréquence fondamentale du « son » est ainsi observée). Les ailes vont amortir les vibrations. Par conséquent, la plus haute fréquence des vibrations du thorax est observée lorsque les ailes sont complètement repliées. Les vibrations sont transmises par le support qui, dans ce cas, est le rayon. Elles sont également transmises par l'air (c'est que nous entendons parfois).

Les vibrations des abeilles

Lors du chant des reines, les vibrations sont transmises par le rayon. C'est le contact étroit du thorax de la future reine avec la cire qui permet de transmettre les signaux au rayon. Dans le cas de la danse des butineuses de retour à la ruche, ce sont leurs pattes qui agissent comme un lien mécanique entre la cire et le thorax. C'est par leur positionnement sur la paroi des alvéoles que les abeilles optimisent le transfert de l'énergie vibratoire vers le rayon. C'est principalement le cas lorsqu'elles se retournent dans leurs danses (voir figure 1).

Les arthropodes ont une variété de récepteurs mécaniques capables de détecter des

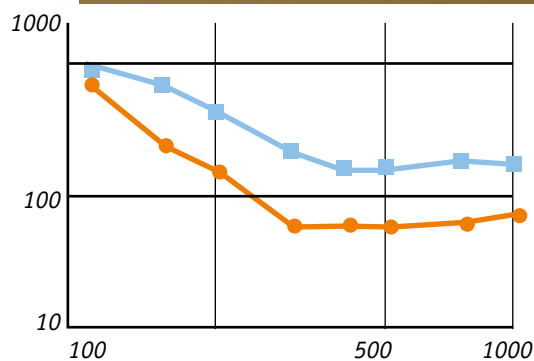


Figure 2
Organe subgénéral

La sensibilité aux vibrations du substrat a été principalement attribuée à l'organe subgénéral qui répond à des vibrations dans la direction axiale du tibia. Ce stimulus approprié est constitué d'une composante horizontale et d'une composante verticale. Les pattes d'abeilles montrent un seuil de réponse électro physiologique moins important aux vibrations verticales (cf. ligne orange du graphique ci-dessus) qu'aux vibrations horizontales (cf. ligne bleue). Par conséquent, on peut dire que la position géométrique de la patte (du tibia) lors de la réception du signal est importante pour la sensibilité d'un individu aux vibrations du substrat.

Figures 2 et 3
Quelques caractéristiques des récepteurs potentiels de signaux acoustiques

Les « cordes vocales »
des abeilles

Aussi étonnant que cela puisse paraître, ce sont les ailes des abeilles qui sont les principales sources d'émission sonores des abeilles. Elles vont transformer les vibrations thoraciques en sons aéroportés. Elles agissent ainsi comme un émetteur (dipolaire asymétrique), les pressions acoustiques au-dessus et au-dessous du plan des ailes sont en opposition de phase ce qui génère des gradients de pression à proximité du bord des ailes. Cela crée une zone de courants d'air à proximité de l'abdomen. Pendant la danse frétilante, les mesures d'écoulement d'air derrière les abeilles indiquent un mouvement rapide de l'air avec des vitesses de pointe d'environ 15 cm/s à une distance de 1 mm de la danseuse. Cela peut être comparé à un réel jet d'air. La direction du jet d'air est constante et indépendante de la direction du mouvement de l'aile. Contrairement à la diminution rapide de l'amplitude du signal d'émission dès qu'on s'écarte de la source, l'amplitude du jet d'air va diminuer plus lentement et de façon linéaire.

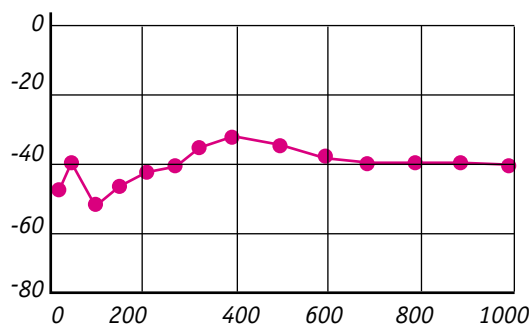


Figure 3
Organe de Johnston

Les oscillations des particules d'air induisent des vibrations du flagelle antennaire. Les vibrations des antennes (stimuli appropriés) stimulent les cellules sensorielles de l'organe de Johnston. Le flagelle antennaire des abeilles montre une réponse en fréquence plate (l'amplitude des vibrations par rapport à l'amplitude du stimulus, cf. ligne rose du graphique ci-dessus) sans résonances mécaniques.

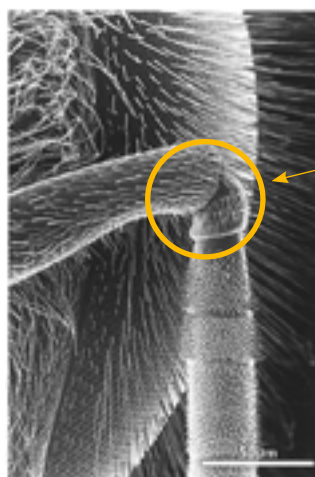
Les oreilles des abeilles

Près de la source sonore, les sons les plus importants correspondent aux mouvements des particules d'air. Par conséquent, les structures flagellaires, tels que des poils ou des antennes peuvent fonctionner comme des détecteurs de vitesse des particules. Nous savons depuis longtemps que les abeilles sont également capables de détecter les courants d'air au moyen de l'organe de Johnston, un organe chordotonal situé dans le pédoncule des antennes (voir figure 3 et 4). Les cellules sensorielles, petites structures élastiques (scolopides) de cet organe sont stimulées par la déviation du flagelle. Attachées d'un côté au flagelle et de l'autre au pédicelle, les scolopides se déforment au moindre

déplacement du flagelle et envoient un signal au cerveau. Si l'organe de Johnston a été principalement affecté à la détection de la vitesse de vol, Heran et al. a démontré que cet organe est le plus sensible à des fréquences d'oscillation des antennes entre 200 et 300 Hz. L'auteur émet l'hypothèse que les abeilles pourraient même être en mesure de détecter les sons de recrutement produits par les abeilles qui dansent (fréquence de 200-300 Hz).

Une technologie en pleine évolution

Les premiers enregistrements de sons d'insectes réalisés datent de 1924 et ont été réalisés par Lutz avec des micros assez primitifs. La technologie des micros a ensuite évolué rapidement. Après les années 60, ce sont les micros à capacité qui étaient d'usage courant. Les micros à condensateur sont toujours utilisés lorsqu'on cherche une grande qualité et une bonne calibration. Les systèmes d'enregistrement modernes ont une capacité d'amplification de 60-120 dB (amplification de 103 - 106 fois). Les micros permettent la détection de sons transmis par l'air mais ne permettent pas des enregistrements corrects des vibrations émises par les abeilles. Depuis 25 ans, avec le développement de la technologie, ce type d'enregistrement est devenu possible. Une série de capteurs ont été mis au point : des transducteurs piézoélectriques qui peuvent travailler comme des micros de contact, des géophones, des accéléromètres, des capteurs d'ultrasons. Les accéléromètres et certains géophones mesurent l'accélération, tandis que d'autres géophones mesurent



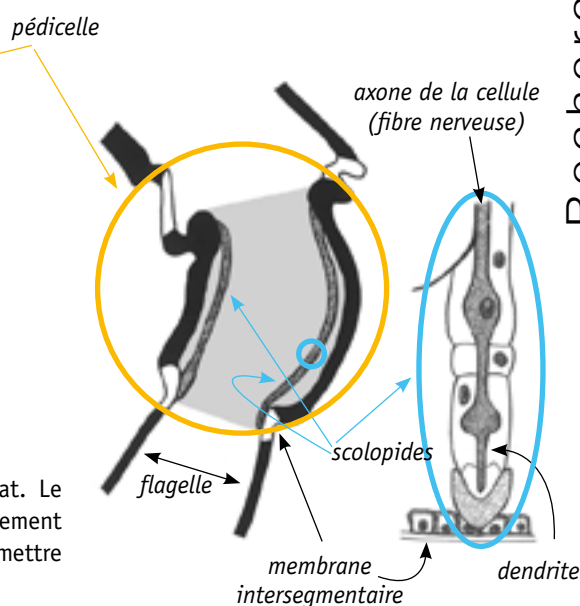
la vitesse des vibrations du substrat. Le choix du type de capteur sera directement influencé par ce qu'on va chercher à mettre en évidence.

Les géophones détectent de faibles amplitudes, des signaux basse fréquence, ~ 0-400 Hz, et les accéléromètres plus couramment utilisés fonctionnent jusqu'à des fréquences de ~ 13 kHz.

Les capteurs à ultrasons fonctionnent à des fréquences entre 20 et 200 kHz et plus. Les accéléromètres sont plus chers mais sont généralement mieux calibrés et sont plus robustes que les microphones de contact. Ils couvrent la gamme de mesure désirée. C'est la raison pour laquelle cette technologie a été choisie dans le projet Swarmonitor. Ces capteurs, dont la technologie a fortement évolué, peuvent maintenant capter même les vibrations les plus subtiles. Ils peuvent être placés près des abeilles sans les déranger. Ils ont été placés soit sur une paroi de la ruche, soit directement dans un rayon. Cela a permis aux chercheurs de suivre les colonies afin d'enregistrer les vibrations audibles ou non à l'intérieur de la ruche sans devoir l'ouvrir. Leur interprétation est en cours et ouvre des portes à des applications pratiques qui pourront être utiles aux apiculteurs.

Un espoir de mieux percevoir et peut-être de mieux comprendre les messages des abeilles se profile.

Figure 4
Organe de Johnston - coupes et détails



Références

Hrncir M, Maia-Silva C, Mc Cabe SI, Farina WM. 2011, The recruiter's excitement - features of thoracic vibrations during the honey bee's waggle dance related to food source profitability *J Exp Biol* 214, 4055 - 4064

Michael Hrncir, Friedrich G. Barth and Jürgen Tautz, 2005, Chapter 32. Vibratory and Airborne-Sound Signals in Bee Communication (Hymenoptera), in *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution* 431 - 436

R. W. Mankin, D. W. Hagstrum, M. T. Smith, A. L. Roda, and M. T. K. Kairo, 2011, Perspective and promise a century of insect acoustic detection and monitoring *American Entomologist*. Spring 2011 p 30 - 44

Heran H. Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1959;42:103 -163.

Michelsen A. *Physical Aspects of Vibrational Communication. Studying Vibrational Communication*. Springer; 2014. pp. 199 - 213. Available : http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-43607-3_11

Schneider SS, Stamps JA, Gary NE. The vibration dance of the honey bee. I. Communication regulating foraging on two time scales. *Animal behaviour*. 1986;34: 377 - 385

Lesley Goodman 2003 - Form and Function in the Honey Bee - IBRA. pp 21

Figure 5
Nombre de publications portant sur l'analyse des sons et des vibrations chez les insectes (publication sur 10 ans).

Décennies	nombre parutions
1901 - 1910	1
1911 - 1920	1
1921 - 1930	2
1931 - 1940	4
1941 - 1950	0
1951 - 1960	5
1961 - 1970	4
1971 - 1980	4
1981 -1990	22
1991 - 2000	44
2001 - 2010	50
Total	137

MOTS CLÉS :

biologie, sons, swarmonitor, vibrations

RÉSUMÉ :

les abeilles communiquent grâce aux vibrations. Les différents organes de production et de réception de ces vibrations sont décrits ainsi que le matériel utilisé pour les capter.