

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ PARIS VI

ÉCOLE DOCTORALE DIVERSITÉ DU VIVANT

présentée par

François-Xavier DECHAUME-MONCHARMONT

pour obtenir le grade de

DOCTEUR EN SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ PARIS VI

BUTINAGE COLLECTIF CHEZ L'ABEILLE *Apis mellifera* L. :
étude théorique et expérimentale

Soutenue le 22 décembre 2003 devant le jury composé de :

Marc JARRY	Professeur Université de Pau	Rapporteur
Minh-Hà PHAM-DELÈGUE	Directrice de Recherche INRA Bures-sur-Yvette	Directrice de thèse
Jean-Sébastien PIERRE	Professeur Université Rennes I	examineur
Odile PONS	Directrice de Recherche INRA Jouy-en-Josas	Directrice de thèse
Patrick PORCHERON	Professeur Université Paris VI	Président
Guy THERAULAZ	Chargé de Recherche CNRS Toulouse	Rapporteur

Remerciements

Cette thèse est le fruit de la collaboration entre deux départements de l'Institut National de la Recherche Agronomique. Merci à Pierre Ricci (chef du département Santé des Plantes et Environnement), Jean-Marie Cornuet (ex-directeur adjoint du département SPE) et à Elizabeth de Turckheim (ex-chef du département Biométrie et Intelligence Artificielle) pour avoir souhaité financer ce travail.

Je voudrais remercier chaleureusement mes deux directrices de thèse, Minh-Hà Pham-Delègue et Odile Pons, sans qui ce travail n'aurait pas été possible. Elles ont toujours su me faire partager leur intérêt pour leur discipline tout en encourageant mes recherches avec dynamisme et en laissant libre cours à ma curiosité. Merci à Minh-Hà, la reine des abeilles, pour son soutien scientifique et moral sans faille. Merci à Odile pour sa très grande disponibilité et son extraordinaire patience à mon égard.

Je dois à Jean-Sébastien Pierre mon intérêt pour l'Écologie et mon orientation vers le laboratoire de Bures-sur-Yvette. Il m'avait prévenu "Pour vouloir faire de la recherche, il faut être fou". Je ne l'ai pas écouté mais je ne le regrette pas. Merci aussi à Robert Barbault de m'avoir accueilli dans sa formation doctorale.

Marc Jarry et Guy Theraulaz ont accepté d'évaluer ce mémoire et d'en être rapporteur. Je leur en suis particulièrement reconnaissant. Mes remerciements vont aussi à Patrick Porcheron pour avoir bien voulu présider ce jury.

Je souhaite exprimer ma plus profonde reconnaissance à Jean-Louis Deneubourg pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée, son soutien considérable et sa très grande gentillesse. Contrairement à ce qu'il essaye de me faire croire, une grande partie de ce travail n'aurait pas été possible sans lui. Merci aussi à Jésus Millor pour son aide et son amitié, à Claire Detrain pour ses conseils et encouragements, et à toute l'équipe de Bruxelles.

Merci à Mandyan V. Srinivasan pour son aide lors de la conception et la réalisation du tunnel de leurre. Je remercie chaleureusement Jacqueline Pierre pour ses conseils lors de la thèse, ses suggestions sur le manuscrit et sa sympathique collaboration. Merci à David Laloi pour ses conseils, son aide

lors des expérimentations et sa très grande disponibilité. Je voudrais aussi remercier Rachid Lounes pour son aide patiente lors de l'étude de stabilité du modèle. Merci à Eric Wajnberg pour ses encouragements et ses critiques constructives sur mon travail. Merci à James Devillers, Frédéric Marion-Poll, Stéphane Chameron et Manuel Plantegenest pour leurs conseils et leur aide. Je voudrais aussi remercier Jean-Noël Tasei et Christiane Courant pour leur aide et leur compréhension.

Merci aussi aux étudiants sans qui les expérimentations n'auraient pas pu être conduites. Ils ont supporté les chaleurs caniculaires sans même pouvoir bronzer sous la combinaison d'apiculteur. Je souhaiterais remercier plus spécialement Alexandre Bout, Guillaume Delaunay, Claire Kernanec, et Nicolas Condevaux. Tous trouveront dans ce mémoire les traces de leurs contributions.

Je tiens aussi à adresser mes remerciements à Jean-Baptiste Denis ainsi qu'à toute l'unité de Biométrie de Jouy-en-Josas qui se sont toujours montrés attentifs à mon travail. Un grand merci à Christine Annasalon et Juliette Degrouard pour leur diligence à résoudre mes problèmes de logistique.

Je souhaite exprimer ma gratitude à Anne-Marie Duprat dont l'aide précieuse, la patience et la disponibilité ont grandement contribué à la réalisation de ce travail. Merci à Mercedes Charreton pour l'élevage et la préparation des ruches ainsi que pour ses conseils techniques. Elle a toujours accepté de bon cœur de se plier à mes tortueuses exigences apicoles. Merci aussi à Noel Menay pour la construction du tunnel de leurre. Merci enfin à toute l'équipe du Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés de Bures-sur-Yvette qui m'a soutenu et supporté pendant toutes ces années : Laure Kaiser, Yves Loublier, Bernard Roger, Eliane Lahaye, Evelyne Genecque, Camille Joffre. Même s'ils ont quitté Bures il y a déjà quelques années, je ne les oublie pas pour autant, merci à Anne-Lorraine Picard-Nizou, Martine Le Métayer, Jean-François Odoux, et Jean-Christophe Sandoz qui m'ont aidé à débiter mes recherches.

Je voudrais aussi remercier la "dernière génération" de Bures, ce fut un grand cru. Merci à Axel Decourtye pour son amitié, ainsi que pour son aide efficace et rare. Merci aussi Antoine Chaffiol, Nicolas Desneux, Hichem Azzouz, Ricardo Ramirez Romero et Jean-Christophe Lenoir, tous membres émérites de la FBBF, Fédération Buressoise de Baby-Foot. Merci aussi à Mr Bonzini pour le matériel expérimental, et les heures mémorables qu'il nous a permis de passer.

*A Caroline,
A mes parents.*

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	La structuration de la colonie	1
1.1.1	L'abeille, un insecte social	1
	La socialité	1
	Eusocialité.	2
	Degrés de socialité chez les abeilles.	2
	Les castes	3
	La caste des sexués.	4
	La caste des ouvrières.	5
	Sociobiologie et conflit de reproduction.	5
1.1.2	Polyéthisme	6
	Différentes tâches	8
	Polyéthisme d'âge.	8
	Les abeilles inactives.	10
	Super-organisme?	11
	Régulation du polyéthisme	12
	Déterminisme génétique.	13
	Seuils de réponse.	14
	Facteurs physiologiques.	14
	Facteurs externes.	15
1.2	La communication sociale	16
1.2.1	La communication chimique	17
	Phéromones impliquées dans le butinage	18
	Marquage attractif.	18
	Marquage répulsif.	20
	Phéromones de cohésion sociale	21
	Orientation vers la colonie.	21
	Phéromones de cour.	21
	Inhibition de l'essaimage.	22
	Soin au couvain.	22
	Phéromones sexuelles	23
	Inhibition du développement ovarien	23
	Phéromones d'attraction sexuelle.	23
	Phéromones de défense	24
	Recrutement pour la défense.	24

	Phéromones de stress de la reine.	24
1.2.2	La danse frétilante	25
	Les informations véhiculées par la danse en huit.	27
	Indication de la direction.	27
	Indication de la "distance".	30
	Indication de la qualité de la source.	35
	Perception des informations par les suiveuses	36
	Contacts directs.	37
	Perception des flux d'air.	37
	Perception des vibrations.	37
	Pourquoi frétiller?	39
	La controverse de la danse	39
	Origine évolutive de la danse.	41
	Les signaux primitifs d'excitation.	41
	Le codage de la distance.	43
	Les danses directionnelles vraies.	43
	Les dialectes.	45
	Un cas particulier : la danse lors de l'essaimage	48
	Absence de comparaison directe des sites.	49
	Décision collective.	49
	La danse est-elle un langage?	50
1.2.3	Les autres danses	51
	La danse tremblante : un mécanisme régulateur	51
	Effet activateur.	52
	Effet inhibiteur.	53
	Les autres signaux vibratoires	54
	Shaking signal.	54
	Effet des signaux vibratoires sur la reine.	55
1.2.4	Les interactions trophallactiques	56
	La trophallaxie	56
	Une forme de communication sociale non dansée.	57
1.3	Le butinage	59
1.3.1	Les sources de nourriture	60
	Le nectar	60
	Les fleurs mellifères.	60
	Le nectar extra-floral.	61
	Composition du nectar.	62
	Disponibilité du nectar.	64
	Le miellat	65
	Le pollen	66
	L'eau	67
1.3.2	Les butineuses	67
1.3.3	Portrait de la butineuse	68
	Capacité de butinage.	68
	Des abeilles âgées.	68
	Période de butinage	69

	Une activité saisonnière.	69
	Activité à l'échelle de la journée.	70
	Aire de butinage	71
	Apprentissage des indices relatifs au butinage	72
	Orientation	72
	Le vol d'orientation	75
	Le vol d'apprentissage	76
1.3.4	Le butinage : un problème d'écologie comportementale	77
1.3.5	Les stratégies individuelles de choix des fleurs	79
	L'évitement des fleurs déjà butinées.	80
	Importance de la variété florale.	81
	Butinage et théorie des jeux.	82
1.3.6	Le butinage collectif	85
	Butinage coopératif <i>vs</i> butinage social.	85
	Fourragement individuel.	85
	Fourragement social.	85
	Fourragement collectif.	87
	Organisation du butinage collectif	87
1.4	Les risques d'exposition à des produits phytosanitaires	90
1.4.1	Les risques d'exposition	91
	Les pesticides	91
	Les organochlorés et organophosphorés.	91
	Les carbamates et pyréthrinoïdes de synthèse	92
	Nouvelles molécules insecticides.	92
	Les produits de transgène	93
1.4.2	L'évaluation des risques	94
	Prépondérance des études sur les effets létaux	94
	Effets sublétaux	95
	Effets sublétaux non comportementaux.	95
	Effets sublétaux comportementaux.	95
	Les objectifs de la thèse	97
2	Activité de butinage à courte distance	100
	Données censurées.	100
	Le problème de la distribution des données.	101
	Des variables explicatives multiples.	102
2.1	Modèles à risques proportionnels	102
2.1.1	Définitions	102
	Fonction de survie.	102
	Fonction de risque.	103
2.1.2	Modèle de Cox	103
2.2	Article 1 : Analyse de survie	104
2.3	Article 2 : Le BBI ne modifie pas les stratégies de butinage	113
2.3.1	Contexte de l'étude.	113
2.3.2	Analyses de la stratégie de butinage	114

	Intervalle entre deux visites	115
	Nombre de visites successives	115
2.3.3	Stratégies de butinage	140
	Distribution libre et idéale.	140
	Échantillonnage de l'environnement.	141
3	Étude des danses	142
3.1	Étude des danses frétilantes en conditions contrôlées	142
3.1.1	Contraintes expérimentales	142
	Compétition avec les sources naturelles.	142
	Contrôle de l'activité individuelle.	143
	Pillage et compétition à la source.	143
3.1.2	Solutions expérimentales	144
	Marquage des butineuses.	144
	Expérimentations "hors saison".	145
	Des sites isolés.	145
3.1.3	Tunnel de leurre	145
3.2	Article 3 : modification du recrutement	146
3.3	Application : impact de l'imidaclopride sur les danses	172
3.3.1	L'imidaclopride et le problème Gauchon.	172
3.3.2	Effet de l'imidaclopride sur le butinage	173
4	Modélisation du butinage collectif	176
4.1	Présentation du modèle	178
4.2	Étude de la stabilité à l'équilibre	182
4.2.1	La question de la stabilité de l'état d'équilibre	182
4.2.2	Unicité de l'état d'équilibre	182
4.2.3	Étude de la stabilité de l'état d'équilibre	183
	Linéarisation autour de l'équilibre.	184
	Critères de stabilité.	185
4.3	Article 4 : L'optimalité du butinage est une propriété émergente du langage de la danse	186
4.3.1	Récolter ou recruter?	186
	Temps de danse.	186
	Efficacité collective.	187
4.3.2	Codage de la distance et efficacité collective.	187
4.3.3	Autres prédictions et évolution de la danse.	189
4.4	La taille des colonies et l'évolution de la danse	213
5	Discussion générale	216
5.1	Méthodes utilisées	216
	Expérimentations et modélisations.	216
5.1.1	Approches expérimentales	217
	Importance des conditions contrôlées.	217
	Petites colonies.	217
	Marquage des individus	217

	Sources artificielles	217
	Cage de vol intérieure	218
	Tunnel de leurre	218
	Modification des sources de nectar	219
5.1.2	Analyse statistique	219
5.1.3	Modèle déterministe	220
5.2	Le butinage comme activité collective	221
5.2.1	Stratégies de butinage	221
5.2.2	Durée optimale de danse	221
5.2.3	Le butinage collectif: une autre niveau d'optimalité	222
5.3	La question de l'impact de toxique sur le butinage: le rôle de la communication	223
5.4	Perspectives	225
5.4.1	Expérimentations complémentaires	225
	Écotoxicologie.	226
	Transpondeurs.	226
5.4.2	Modélisation statistique	227
5.4.3	Butinage collectif	227
	Danses tremblantes	227
	Recrutement à la source.	227
	Optimisation collective.	228
Annexes :		229
A Le butinage optimal		229
B Présentation des travaux		265
Bibliographie		271
Index		308

Table des articles

Article 1 : Dechaume Moncharmont FX, Decourtye A, Hennequet-Hantier C, Pons O, Pham-Delègue MH. 2003. Statistical analysis of the Honeybee survival after chronic exposure to insecticides. <i>Environmental Toxicology and Chemistry</i> 22:3088-3094	106
Article 2 : Dechaume Moncharmont FX, Azzouz H, Pons O, Pham-Delègue MH. Soybean proteinase inhibitor does not affect the foraging strategy of free flying honeybees. <i>Apidologie</i> (accepté pour publication)	118
Article 3 : Dechaume Moncharmont FX, Pons O, Pham-Delègue MH. Honeybee directional recruitment is dissymmetrically modified by changes of nectar quality. En préparation	148
Article 4 : Dechaume Moncharmont FX, Deneubourg JL, Pons O, Pham-Delègue MH. The Honeybee foraging optimality is an emergent property of the dance language. Soumis	191
Article 5 : Pierre J, Dechaume Moncharmont FX, Lefebvre D, Pierre JS. Social bees and optimal foraging theory: a review. En préparation .	231

Table des figures

1.1	Le polyéthisme d'âge	9
1.2	Situation des glandes exocrines de l'abeille	18
1.3	La communication par la danse en huit	28
1.4	Le codage de la "distance"	32
1.5	Relations taxonomiques au sein des apoïdes	41
1.6	Les dialectes de la danse en huit	46
1.7	Distribution des distances de butinage	73
1.8	Stratégies d'évitement des fleurs butinées	83
1.9	Organisation du butinage collectif	89
2.1	Distribution des durées d'intervalles entre visites	116
3.1	Effet de l'imidaclopride (24 $\mu\text{g/L}$)	174
4.1	Schéma du modèle	180
4.2	Durée de danse et efficacité du butinage	188
4.3	Effet du nombre de butineuses sur la danse	214

Chapitre 1

Introduction

Sommaire

1.1	La structuration de la colonie	1
1.1.1	L'abeille, un insecte social	1
1.1.2	Polyéthisme	6
1.2	La communication sociale	16
1.2.1	La communication chimique	17
1.2.2	La danse frétilante	25
1.2.3	Les autres danses	51
1.2.4	Les interactions trophallactiques	56
1.3	Le butinage	59
1.3.1	Les sources de nourriture	60
1.3.2	Les butineuses	67
1.3.3	Portrait de la butineuse	68
1.3.4	Le butinage: un problème d'écologie comporte- mentale	77
1.3.5	Les stratégies individuelles de choix des fleurs . . .	79
1.3.6	Le butinage collectif	85
1.4	Les risques d'exposition à des produits phytosa- nitaires	90
1.4.1	Les risques d'exposition	91
1.4.2	L'évaluation des risques	94

1.1 La structuration de la colonie

1.1.1 L'abeille, un insecte social

La socialité

Wilson (1975) définit une société comme un groupe d'individus organisés appartenant à la même espèce, grâce à une communication inter-individuelle, autour d'activités coopératives allant au-delà de l'activité sexuelle. Ainsi

cette définition n'englobe pas les cas de grégarisme (banc de poissons, troupeau de bovidés, volée d'oiseaux, etc.).

Eusocialité. Il existe différents degrés d'organisation sociale, depuis les espèces ne présentant que quelques caractères de socialité jusqu'aux sociétés à la structuration la plus avancée du règne animal, les espèces eusociales, dont les abeilles font partie. Les espèces eusociales présentent un soin coopératif au couvain, un chevauchement des générations et une spécialisation de la reproduction limitée à quelques individus (Wilson 1971, Bourke 1997). Elles se retrouvent essentiellement chez les insectes, même si un degré d'organisation sociale très avancée a aussi été décrit chez quelques espèces de mammifères comme le rat taupe glabre *Heterocephalus glaber* (Sherman *et al.* 1991, Burda et Kawalika 1993). Les insectes eusociaux les mieux connus appartiennent essentiellement à deux ordres phylogénétiquement éloignés : les isoptères et les hyménoptères. Alors que chez les isoptères, seule la famille des termites est sociale, de nombreuses familles d'hyménoptères (fourmis, guêpes, abeilles) présentent des espèces sociales. Récemment, il a été proposé que quelques sociétés d'homoptères (Itô 1989), de coléoptères (Kent et Simpson 1992), de thysanoptères (Crespi 1992) et d'araignées (Vollrath 1986) pourraient répondre à certains critères de l'eusocialité.

Degrés de socialité chez les abeilles. Michener (1974) distingue différents degrés de socialité chez les apoïdes. Les abeilles *solitaires*, comme par exemple les Megachiles, construisent des nids individuels et stockent assez de pollen et de nectar pour subvenir au bon développement de leur progénitures. Elles ne sont aidées d'aucune autre abeille, et meurent avant que leur descendance n'atteigne le stade adulte. Chez ces abeilles, il n'y a donc pas de chevauchement des générations. Cependant, chez quelques espèces comme les Xylocopes, la mère (fondatrice) s'occupe du nid et reste présente quand sa progéniture émerge. Chez les espèces dites *sub-sociales*, le degré de

socialisation est un peu plus élevé. Plusieurs fondatrices peuvent partager le même nid mais elles ne dépendent pas strictement les unes des autres car elles peuvent survivre séparément (Michener 1968). Chez les insectes *semi-sociaux*, les femelles fondatrices coopèrent pour la construction des cellules et il existe un système de castes et de division du travail (Michener et Kerfoot 1967).

Parmi les espèces d'apoïdes eusociales, on distingue deux grands groupes. Le premier rassemble les apoïdes *eusociales inférieures* Michener (1974) comme la plupart des bourdons, des Halictinae et des abeilles charpentières qui vivent en petites colonies annuelles, généralement fondées par une seule femelle. Cette reine effectue seule tous les travaux nécessaires à la fondation de la colonie : construction du nid, butinage, stockage de nourriture, ponte, élevage des larves. Plus tard, après l'émergence des abeilles filles, une vie sociale se met en place. Le travail est réparti entre la fondatrice (reine) et les ouvrières. Le deuxième groupe est formé par les abeilles *eusociales supérieures*, essentiellement les mélipones (ou abeilles sans dard) et les abeilles du genre *Apis* (comme l'abeille domestique). Ainsi chez *Apis mellifera* L., la colonie, fortement structurée, pérenne, est constituée d'une reine très différente des ouvrières stériles dans sa morphologie, sa physiologie et son comportement. Les membres de la colonie sont interdépendants et ne peuvent pas survivre s'ils sont isolés du reste du groupe. Les nouvelles colonies sont établies de façon sociale, par fission, à partir d'un essaim.

Les castes

Chez l'abeille domestique *Apis mellifera* L., la structuration sociale de la colonie repose sur une organisation en castes¹. On distingue deux castes : les sexués (mâles et femelles) et les ouvrières (femelles).

1. selon Wilson (1971), une caste est un groupe d'individus de morphologie identique ou ayant le même âge, et qui accomplissent une tâche spécifique, par exemple la reproduction.

La caste des sexués. Elle assure la fonction de reproduction et regroupe la reine et les mâles. Le déterminisme de la caste est différent pour les femelles et les mâles. Pour ces derniers, le déterminisme est génétique. En effet, chez les hyménoptères, la reine et les ouvrières sont diploïdes (issues d'œufs fécondés) et les mâles sont haploïdes (issus d'œufs non fécondés). On pourrait donc penser que la reine contrôle la production de mâles dans la colonie en choisissant de féconder ou non les œufs qu'elle pond. En réalité, le contrôle du nombre de mâles ne dépend pas uniquement de la reine. Tout d'abord, le mâle a besoin d'une cellule plus grande que celle des ouvrières pour pouvoir se développer. La reine ne dépose donc les œufs mâles que dans les grandes cellules, généralement construites en périphérie des rayons. Or les alvéoles sont construites par les ouvrières qui déterminent par ce biais le nombre de mâles. D'autre part, les ouvrières peuvent, dans certains cas, éliminer des œufs mâles en les mangeant (Ratnieks 1988, Oldroyd et Osborne 1999). A la différence des mâles, le déterminisme de la caste chez les femelles est lié au régime alimentaire. N'importe quelle larve issue d'un œuf fécondé peut être élevée en reine, si elle est nourrie par les ouvrières avec de la gelée royale (Beetsma 1979, de Wilde et Beetsma 1982).

La reine est normalement le seul individu de la colonie à pondre. Elle ne quitte le nid qu'à deux occasions, lors du vol nuptial au cours duquel elle est fécondée, et lors de l'essaimage. Si la reine de la colonie meurt accidentellement ou si sa réserve de sperme dans la spermathèque s'épuise (généralement au bout de trois à cinq ans), la colonie élève une ou plusieurs nouvelles reines à partir d'œufs fécondés. Si la colonie ne dispose plus d'œufs fécondés, aucune reine ne pourra plus être élevée.

Les quelques 300 mâles en moyenne n'assurent aucune tâche au sein de la ruche, mis à part leur rôle dans la reproduction. Ils se nourrissent seuls, exclusivement du miel stocké dans les rayons qui leur procure l'énergie nécessaire pour le vol de fécondation. Ils ne sont présents dans la colonie que

durant la période où les ressources alimentaires sont importantes. A la fin de l'été, ils sont tués ou chassés de la colonie.

La caste des ouvrières. C'est la caste la plus représentée de la colonie. En été, une colonie d'abeilles est constituée de 30 000 à 60 000 ouvrières, auxquelles il faut ajouter 6 000 œufs, 9 000 larves en phase de nourrissage, et 20 000 larves en nymphose (couvain operculé). Les ouvrières sont stériles. Elles n'ont pas de rôle dans la reproduction. En revanche, elles assurent les fonctions d'entretien, d'approvisionnement en nourriture, de thermorégulation et de défense de la colonie. Il est important de remarquer que les ouvrières n'ont pas toutes le même niveau d'apparentement entre elles. En effet, la reine stocke dans sa spermathèque le sperme de plusieurs mâles. Les ouvrières ont donc toutes la même mère, mais peuvent avoir des pères différents, jusqu'à plusieurs dizaines (Estoup *et al.* 1994). On parle alors de *fratrie* pour décrire les ouvrières issues de la même lignée paternelle.

Sociobiologie et conflit de reproduction. La question de la stérilité des ouvrières a longtemps constitué un problème important pour les biologistes. Darwin y voyait une objection "assez insurmontable pour renverser [s]a théorie" de la sélection naturelle (1859, p.289). Le problème de la non-reproduction des ouvrières a trouvé une résolution dans la théorie de la sélection de parentèle ou *kin selection* (Hamilton 1964). Je ne m'attarderai donc pas sur ce sujet, par ailleurs extrêmement intéressant, qui joue un rôle relativement mineur dans le contrôle du butinage chez l'abeille. En résumé, du fait de l'haplo-diploïdie qui caractérise le système de reproduction des hyménoptères, les ouvrières sont plus apparentées à leur sœurs (coefficient de parenté $r = 0.75$) qu'à leurs filles ($r = 0.5$). Elles n'ont donc pas intérêt à se reproduire directement, mais plutôt à élever les filles de la reine. Cependant la théorie de la sélection de parentèle ne fonctionne bien que dans les cas de colonies monogynes (une reine) et monoandres (un seul mâle a

fécondé la reine). Plus le taux de polyandrie est élevé, moins cette théorie, dans la formulation de Hamilton, est à même d'expliquer les cas de stérilité des ouvrières (Beekman et Ratnieks 2003).

En outre, d'importants conflits entre la reine et les ouvrières ont été décrits en ce qui concerne la production de mâles. Les ouvrières d'abeilles sont incapables de s'accoupler et ne possèdent pas de spermathèque fonctionnelle. En revanche, quand la reine meurt par exemple, elles peuvent développer leur ovaires et pondre des œufs non fécondés qui donneront naissance à des mâles. Or une ouvrière est plus apparentée à son fils ($r = 0.5$) qu'au fils de sa sœur ($r = 0.375$) ou de la reine ($r = 0.25$). Les ouvrières devraient donc préférer pondre des œufs mâles plutôt que d'élever les fils de la reine. On s'attend à voir apparaître des comportements de tricheuses, des ouvrières qui pondent des œufs mâles (Ratnieks 1988, Ratnieks et Reeve 1992). Et en effet, un tel comportement de ponte de la part des ouvrières, même en présence de la reine, a été décrit chez l'abeille puisque jusqu'à 10 % des ouvrières d'une colonie peuvent présenter des signes de développement ovarien (Jay 1968). Cependant, les œufs d'ouvrières arrivent rarement à maturité. En effet, une autre prédiction théorique est que les ouvrières devraient essayer de limiter le comportement "tricheuse" des autres membres de la colonie, dans la mesure où, en moyenne, elles sont plus apparentées aux œufs de la reine qu'aux œufs de l'une de leurs demi-sœurs ($r = 0.125$). Ce comportement existe et est appelé police des ouvrières ou *worker policing* (Ratnieks et Visscher 1989, Visscher 1996). La question des conflits de reproduction chez l'abeille constitue un sujet de recherche extrêmement actif depuis quelques années et il a donné lieu à une littérature très étendue que nous ne détaillerons pas ici (voir la revue de Beekman *et al.* 2003).

1.1.2 Polyéthisme

Le partage des tâches au sein de la colonie ne se limite pas seulement à la reproduction. Toutes les fonctions à l'exception de la reproduction sont

remplies par les ouvrières. Cependant, la réponse à un besoin de la colonie nécessite souvent la réalisation de plusieurs tâches de manière simultanée. L'approvisionnement en nourriture, par exemple, est une activité complexe. Pour assurer une collecte de nectar plus efficace, les abeilles impliquées dans le butinage se répartissent en deux groupes, les butineuses *s.s.* et les déchargeuses. Les butineuses effectuent les allers et retours entre les fleurs et la colonie. Elles transmettent leur nectar aux déchargeuses (*food-storers*) qui assurent son stockage dans les rayons. De plus, certaines butineuses se chargent de recruter les ouvrières inactives en leur indiquant la position des sources les plus profitables. Cette spécialisation permet une simultanéité des tâches, et rend ces dernières plus efficaces que si elles étaient accomplies de manière séquentielle par des individus non spécialisés (Seeley et Tovey 1994, Karsai et Wenzel 1998, Sendova-Franks et Franks 1999). Ces mêmes idées se retrouvent dans l'organisation du travail selon les principes du Taylorisme, et du travail à la chaîne. Cette division du travail a permis d'accroître l'efficacité collective et donc la valeur sélective des sociétés d'insectes, ce qui a contribué à leur succès évolutif (Wilson 1990). Certains auteurs vont encore plus loin, n'hésitant pas à voir une transition évolutive majeure dans l'apparition de ces groupes coopératifs organisés (Maynard Smith et Szathmáry 1995).

Chez les insectes sociaux, la division des tâches s'appuie souvent sur un polymorphisme des membres d'une colonie, avec par exemple des "soldats" (ou *majors*) de grande taille et des ouvriers (ou *minors*) parfois nettement plus petits. Une telle répartition du travail existe ainsi chez quelques espèces de fourmis et chez presque toutes les espèces de termites (Oster et Wilson 1978, Noirot 1989). Chez les abeilles, les ouvrières sont morphologiquement semblables. Les différences allométriques sont négligeables et leur poids varie peu. Malgré cela, une ouvrière accomplira au cours de sa vie une grande diversité de tâches, ce qui implique une plasticité compor-

tale particulièrement marquée. Cette forme de division du travail est appelée *polyéthisme*.

Différentes tâches

Polyéthisme d'âge. La distribution des ouvrières parmi les différentes tâches n'est pas aléatoire (Fig. 1.1). Chez l'abeille, le premier mécanisme de régulation du polyéthisme à avoir été décrit dans la littérature est lié à l'âge des ouvrières (pour une revue historique sur le polyéthisme d'âge, voir Laloi 1999). Il s'agit d'un des mécanismes les plus répandus chez les insectes sociaux (Robinson 1992).

Au cours de leur vie adulte, les ouvrières réalisent d'abord des activités à l'intérieur du nid avant de passer à des tâches à l'extérieur de la ruche. Les jeunes abeilles commencent par préparer les cellules pour que la reine puisse y pondre, et par débayer les résidus de cire ou de pollen et les cadavres (Visscher 1983). L'activité majeure associée aux soins du couvain est le *nursing*, au cours duquel les nourrices (qui ont des glandes hypopharyngiennes et mandibulaires bien développées) assurent l'alimentation du couvain. Une même larve est nourrie par plusieurs ouvrières et les larves sont inspectées plus fréquemment qu'elles ne sont nourries (Lindauer 1952). De plus, les jeunes ouvrières s'occupent de la reine. Un cercle d'une dizaine d'abeilles (la cour), dont la rotation est fréquente, est généralement formé autour de la reine. Durant cette visite qui dure généralement moins d'une minute Allen (1960), les ouvrières sont en contact avec la reine qu'elles lèchent, et qu'elles nourrissent. La cour est ainsi le lieu d'une communication phéromonale importante entre la reine et les jeunes ouvrières de la cour. Ces dernières transmettront par trophallaxie les phéromones royales à toute la colonie. Les abeilles plus âgées possèdent des glandes cirières bien développées et participent à l'operculation des cellules du couvain et à la construction des rayons.

Les ouvrières effectuent ensuite des tâches en périphérie du nid comme la réception, la manipulation et le stockage du nectar ramené à la colonie par

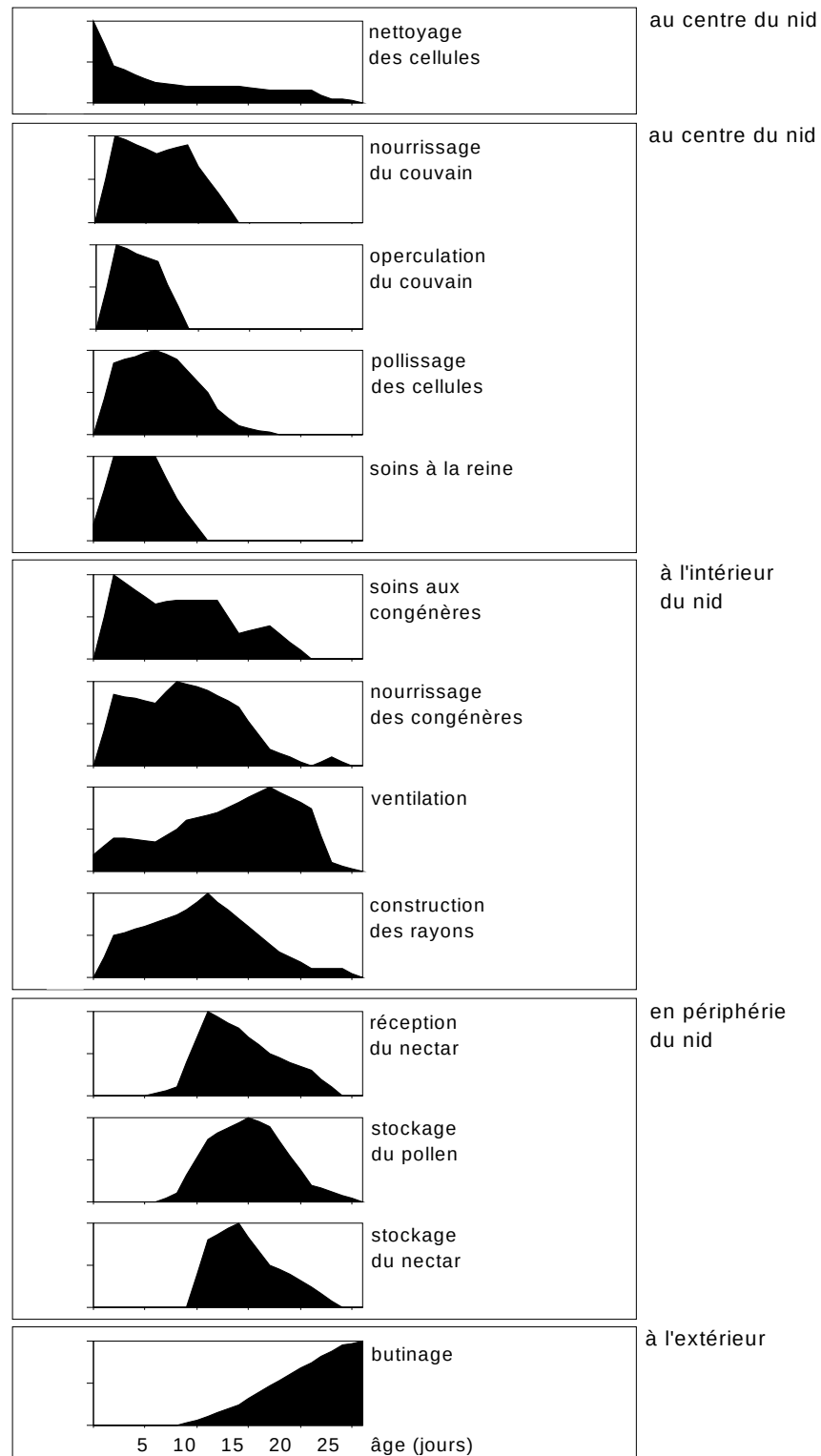


FIG. 1.1 – *Le polyéthisme d'âge (adapté d'après Seeley 1982). En abscisse, l'âge de l'ouvrière. En ordonnée, la probabilité d'effectuer une tâche à un âge donné. Plus l'abeille vieillit, plus elle augmente la fréquence des tâches en périphérie du nid, puis à l'extérieur de la ruche.*

les butineuses. En effet, le nectar, dont la teneur en eau est trop importante, n'est pas stocké tel quel dans les rayons. Il est transmis par la butineuse à la déchargeuse, qui se dirige ensuite vers une partie non encombrée du nid. Cette dernière déploie et replie alors plusieurs fois ses pièces buccales, exposant le nectar à l'air et permettant ainsi l'évaporation d'une partie de l'eau qu'il contient. Après cette opération qui peut durer vingt minutes, elle dépose le nectar partiellement évaporé dans une cellule, où l'assèchement est poursuivi par les abeilles ventileuses jusqu'à ce que l'humidité relative du nectar soit inférieure à 18 % (Winston 1987). Enfin, les ouvrières les plus âgées effectuent les tâches à l'extérieur du nid : la défense de la colonie (Moore *et al.* 1987, Breed *et al.* 1990, Giray *et al.* 2000), et le butinage. Nous discuterons plus loin dans le manuscrit (section 1.3.3, page 68) des raisons qui justifient que la collecte de nourriture soit assurée par les abeilles les plus âgées.

Les abeilles inactives. Les ouvrières passent la plus grande partie de leur temps à patrouiller dans les rayons ou à ne "rien faire" (Lindauer 1952, Kolmes 1985). Ces phases d'inactivité sont nécessaires au repos musculaire des ouvrières. En outre, il semble que les abeilles passent par un état physiologique similaire au sommeil chez les mammifères (Kaiser 1988) qui peut durer plusieurs heures, majoritairement la nuit Sauer *et al.* (2003). Ces auteurs décrivent un état "actif", avec des périodes de mouvements antennaires séparées par des phases d'immobilité.

Mais l'inactivité apparente des ouvrières joue aussi probablement un rôle dans la flexibilité du polyéthisme. D'une part, les ouvrières peuvent recevoir des informations sur l'état de la colonie tout en patrouillant. D'autre part, les ouvrières inactives constituent un groupe de réserve qui peut réagir aux brusques besoins de la colonie comme, par exemple, la découverte d'une nouvelle source de nectar. Ainsi, une étude théorique de Anderson (2001) a montré la valeur adaptative d'une proportion de butineuses inactives au

sein de la colonie. Le coût du vol d'exploration des scouts est très élevé en regard du coût du métabolisme basal d'une ouvrière inactive. En cas de faible production de nectar dans l'environnement, il est moins coûteux pour la colonie d'avoir des abeilles qui attendent des informations sur l'existence de sources de nectar profitables que d'investir un effort important dans la recherche de nourriture.

Super-organisme? Les capacités d'homéostasie de la colonie sont remarquables. Prenons l'exemple de la thermorégulation qui est le résultat d'une activité très structurée (Southwick et Mugaas 1971, Heinrich 1979b, 1981). En été, le centre de la ruche est maintenu à 36 °C. En hiver, les abeilles se regroupent et forment un essaim compact dans la ruche. Au cœur de celui-ci, la température ne tombe généralement pas en dessous de 25 °C. En revanche, à sa périphérie, la température n'est guère plus élevée que celle de l'air ambiant de la ruche. Celui-ci est toutefois nettement plus chaud que l'air extérieur. L'observation de telles propriétés d'organisation et de régulation ont conduit certains auteurs à utiliser l'image du *super-organisme* (Wheeler 1928, Southwick 1983, Seeley 1989, 1997, Moritz et Southwick 1992). Ils ont développé des analogies entre le fonctionnement d'un organisme avec de nombreux organes assurant les grandes fonctions vitales (respiration, excrétion, thermorégulation, reproduction, défense immunitaire etc.) et la société d'abeilles où chaque individu correspondrait à une cellule d'un organisme. Ces individus seraient regroupés en tâches comme un corps serait divisé en organes et l'ensemble fonctionnerait comme un tout harmonieux.

Cependant l'analogie du super-organisme est fausse ou du moins critiquable à de nombreux égards. Tout d'abord, elle laisse entendre que la régulation des tâches (les "organes") est centralisée (par un "système nerveux central"). Or le fonctionnement des colonies d'insectes sociaux repose souvent sur un contrôle décentralisé (Camazine *et al.* 2001, Seeley 2002). Si nous poursuivons l'exemple de la thermorégulation, Heinrich (1981) a mon-

tré que le contrôle de la température de la colonie d'abeilles ne repose ni sur la régulation par la reine, ni sur un groupe d'individus chargés de patrouiller dans la ruche et de centraliser l'information sur l'état du système. De même, il a montré qu'il n'existait pas de communication vibratoire (sons, danses, etc.) ou chimique (phéromones, dioxyde de carbone, etc.) qui permettrait à une minorité d'individus de centraliser et signaler un déséquilibre de température. Au contraire, des travaux théoriques (Myerscough 1993, Watmough et Camazine 1995) ont montré que la thermorégulation chez l'abeille était le résultat d'un processus auto-organisé reposant sur une multitude d'interactions entre les individus de l'essaim (voir la revue dans Camazine *et al.* 2001, chap. 15).

Une autre critique de l'image du super-organisme pour décrire le fonctionnement des colonies d'abeilles vient du fait que ces sociétés ne fonctionnent pas comme un groupe harmonieux. Comme nous l'avons mentionné plus haut (section 1.1.1, page 6), il existe de nombreux conflits d'intérêt entre les membres de la colonie. Certains auteurs n'hésitent pas à parler de *guerre* des sex-ratios (Keller et Reeve 1999) ou d'*anarchie* au sein de la colonie (Oldroyd *et al.* 1994). Enfin, les partisans de l'image du super-organisme (Moritz et Southwick 1992, Seeley 1997) se sont souvent risqués à voir dans ces sociétés d'insectes un cas de sélection de groupe, concept qui avait été fortement remis en cause par les travaux de Hamilton (1964) et les avancées de la sociobiologie (Wilson 1975). Ainsi, Dugatkin et Reeve (1994) ont montré qu'un problème de sélection à l'échelle de la colonie pouvait toujours être ramené à un problème de sélection de parentèle.

Régulation du polyéthisme

Le polyéthisme d'âge n'est bien sûr pas un schéma rigide. En effet, il existe une flexibilité individuelle importante quant aux âges auxquels sont effectués les différentes tâches (Rösch 1925). Ces âges se chevauchent largement (Sakagami 1953). A un âge donné, une même ouvrière peut effectuer plu-

sieurs tâches (Lindauer 1952). De plus, des retours à des tâches antérieures (Rösch 1930, Milojevic 1940), des phénomènes de fixation comportementale (Winston et Punnett 1982) ou d'omission de certaines tâches ont également été décrits (Nelson 1927). Le polyéthisme d'âge est donc plutôt un patron général de l'organisation de la division du travail chez l'abeille.

La division du travail est contrôlée par différents facteurs internes (caste, âge, physiologie, seuil de réponse, déterminisme génétique, etc.) ou externes (environnement, interactions sociales, etc.) qui interviennent à des échelles de temps différentes (régulation à court, moyen ou long terme). Le problème de la régulation de la division du travail est extrêmement riche et complexe. Il constitue un champ à part entière dans l'étude des insectes sociaux et a déjà donné lieu à de nombreux articles de revue (voir par exemple Gordon 1996, Ratnieks et Anderson 1999a, Anderson et McShea 2001, Beshers et Fewell 2001, Robinson 2002). Je me contenterai ici de résumer les grandes directions explorées pour expliquer la régulation du polyéthisme. Aucun des mécanismes présentés ci-dessous n'est exclusif. Bien au contraire, ils sont tous interdépendants, même s'ils agissent à des échelles parfois très différentes.

Déterminisme génétique. Comme nous l'avons vu précédemment (section 1.1.1, page 5), la polyandrie est très élevée chez les abeilles (Estoup *et al.* 1994) et la colonie est constituée de plusieurs sous-familles ou fratries qui coexistent simultanément. Le fait que des abeilles soient issues de pères différents pourrait expliquer des différences de probabilité d'effectuer certaines tâches. Par exemple, en ce qui concerne le butinage, il a été montré que le génotype des ouvrières affecte l'âge auquel elles commencent à butiner (Kolmes *et al.* 1989, Giray et Robinson 1994, Brillet *et al.* 2002), leur performance d'apprentissage (Scheiner *et al.* 2001), leur métabolisme lors du vol (Harrison et Fewell 2002), leur propension à collecter du pollen ou du nectar (Mackensen et Nye 1969, Robinson et Page 1989, Calderone et Page 1988, Oldroyd *et al.* 1993) ou leur probabilité de recruter (Oldroyd *et al.* 1993,

Dreller 1998, Arnold *et al.* 2002). Hunt et Page (1995) ont identifié une région du génome par QTL (*quantitative trait loci*) qui interviendrait dans les préférences de l'abeille pour des solutions de différentes concentrations en sucre. Et Page *et al.* (1998) ont démontré l'existence de différences génotypiques chez l'abeille dans les préférences entre des nectars plus ou moins concentrés et sur la spécialisation entre récolteuses de pollen et récolteuses de liquides (eau ou nectar).

Seuils de réponse. Le concept du seuil de réponse a été proposé pour expliquer la division du travail chez les insectes sociaux (Bonabeau *et al.* 1996, Beshers *et al.* 1999, Bonabeau et Theraulaz 1999). Les individus ont un seuil de réponse interne à une demande de travail. Si le stimulus occasionné par la demande de travail est plus élevé que son seuil de réponse, alors l'abeille a une forte probabilité d'effectuer la tâche requise. De tels exemples de comportements ont déjà été décrits dans la littérature (Bonabeau et Theraulaz 1999, Beshers et Fewell 2001). Le seuil de réponse peut bien sûr être fixé génétiquement, mais il peut aussi dépendre de l'expérience de l'abeille et évoluer au fur et à mesure des renforcements, *i.e.* du nombre de fois où l'individu effectue une tâche. On parle alors de *seuil de réponse renforcé* (Theraulaz *et al.* 1998, Gautrais *et al.* 2002).

Facteurs physiologiques. La masse corporelle et le métabolisme du vol influencent les tâches effectuées par les ouvrières (Harrison 1986, Winston 1987). De même, il existe un lien entre l'activité sécrétrice des glandes mandibulaires et hypopharyngiennes et les tâches qu'accomplissent les ouvrières (King 1933, Shearer et Boch 1965). Ces corrélations ne sont pas, bien sûr, des liens de cause à effet. Est-ce que l'abeille est butineuse parce sa physiologie musculaire change ou bien, au contraire, sa physiologie musculaire change-t-elle parce qu'elle devient butineuse?

Toutefois, il semble bien que quelques molécules sont impliquées dans le

contrôle du polyéthisme. Ainsi, la concentration de l'hormone juvénile (JH, produite par les *corpora allata*) dans l'hémolymphe ou d'octopamine dans les lobes antennaires influence la vitesse de transition entre les activités à l'intérieur de la ruche et les tâches de butinage (Robinson 1987, Huang *et al.* 1994, Schulz et Robinson 2001). Afin d'articuler ces aspects physiologiques, Huang et Robinson (1992) ont proposé un modèle de régulation de la division du travail par un système de type activateur-inhibiteur. L'hormone juvénile activerait le développement comportemental des ouvrières, alors qu'un inhibiteur le ralentirait. La nature de cet inhibiteur demeure encore inconnue, mais des travaux récents non encore publiés (Leoncini 2002) semblent montrer que l'oléate d'éthyle, présent majoritairement dans l'abdomen des butineuses, serait un bon candidat pour expliquer l'inhibition du développement des jeunes ouvrières par les butineuses.

Facteurs externes. Un grand nombre d'individus change de tâches constamment et, parfois, très rapidement (Cartar 1992, Gordon 1994). La division du travail se fait de manière dynamique, en fonction des contraintes sociales et environnementales. La saison, les conditions climatiques et la disponibilité en ressource jouent un rôle évident sur la division du travail (Winston 1987). Ainsi, en cas de miellée importante, des abeilles occupées à une autre tâche réagissent rapidement et commencent à collecter le nectar. La motivation à butiner d'une abeille dépend, en outre, de l'état des réserves dans la colonie (Rinderer et Hagstad 1984, Fewell et Page 1993, Schulz *et al.* 1998). De plus, si on diminue expérimentalement le nombre de butineuses ou de jeunes abeilles, les ouvrières passent plus précocement à l'état de butineuses (Winston et Fergusson 1985, Kolmes *et al.* 1989, Naumann et Winston 1990). Seeley (1998) donne une revue détaillée des indices qui peuvent être utilisés par les ouvrières pour évaluer les besoins de la colonie et qui influencent leur probabilité d'effectuer une tâche. Ainsi, une large part du flux d'informations entre les membres d'une colonie parvient indirectement (par l'intermédiaire

d'éléments de l'environnement commun la structure incomplète des cellules de cire, la température de la ruche, etc.) plutôt que directement d'une abeille à l'autre.

Les ouvrières ne sont pas omniscientes. Elles ne patrouillent pas en permanence dans la colonie et dans l'environnement de la ruche pour faire un bilan des réserves disponibles dans les rayons, des besoins de la colonie et de la production de nectar ou de pollen. Une colonie de 60 000 abeilles est confrontée au problème de la répartition de ses membres en fonction de ses besoins. Il s'agit d'un problème trop complexe pour être résolu par chaque ouvrière individuellement. Les ouvrières peuvent, bien sûr, intégrer certaines informations à partir d'indices partiels. Mais c'est surtout la multitude d'interactions entre les membres de la colonie qui leur permet de coordonner leurs activités de manière décentralisée (Camazine *et al.* 2001). Ces interactions reposent majoritairement sur une intense communication sociale, sujet que nous allons détailler dans la section suivante.

1.2 La communication sociale

La communication est l'émission par un individu d'un stimulus qui provoque une réaction chez un autre individu, la réaction étant bénéfique pour celui qui émet le stimulus, ou pour celui qui le reçoit (Wilson 1971). La communication peut ainsi avoir lieu entre des individus d'espèces différentes. Chez l'abeille, le terme de communication sociale fait référence aux échanges de signaux entre individus d'une même colonie. On distingue classiquement deux modes de communication, l'un reposant sur les signaux chimiques (les phéromones), l'autre sur les signaux vibratoires (les danses, les émissions sonores). On peut aussi considérer qu'un troisième mode de communication entre individus a lieu lors des interactions trophallactiques.

1.2.1 La communication chimique

Les abeilles sont capables d'apprendre les odeurs florales complexes (Laloi *et al.* 1999) et de s'orienter par rapport à ces indices olfactifs (Wilson 1971). De plus, les ouvrières qui travaillent sur les mêmes espèces florales se reconnaissent à l'intérieur de la ruche grâce aux odeurs florales véhiculées sur leur cuticule cireuse (von Frisch 1923, 1967a, Ribbands 1955, Gil et Farina 2003). C'est pourquoi certains auteurs évoquent la possibilité que les butineuses recrutent les abeilles inactives et leurs communiquent l'existence d'une source de nectar par le simple moyen des odeurs qu'elles véhiculent (Wenner *et al.* 1969, Wenner et Wells 1990). Mais il s'agit d'un cas de communication chimique extrêmement primitif et qui n'est pas modulable.

La communication chimique chez l'abeille repose, essentiellement sur les signaux phéromonaux. Les phéromones sont des substances exocrines émises par un individu induisant une réaction comportementale (phéromones incitatrices ou *primer*) ou modifiant la physiologie d'un congénère (phéromones modificatrices ou *releaser*). La sensibilité d'une ouvrière aux phéromones est variable en fonction de son état physiologique et de son âge. Ainsi, les ouvrières de quelques jours ont une faible réaction comportementale ou neurophysiologique aux phéromones d'alarme et aux odeurs produites par la reine, mais de fortes réactions sont visibles chez des ouvrières plus âgées (Winston 1987).

Du fait de la diversité des activités sociales chez l'abeille, le répertoire des signaux phéromonaux est particulièrement riche. Les glandes productrices des phéromones sont nombreuses : mandibulaires, tarsales, tergaux, de Koschevnikov etc. (Fig. 1.2). De nature chimique souvent complexe, ces phéromones peuvent comporter plusieurs dizaines de composés. Pour rendre compte de la diversité de la communication chimique chez l'abeille, on pourrait classer les phéromones d'après les glandes qui les sécrètent (Fig. 1.2), leur composition chimique, ou les individus qui les produisent (la reine, les

mâles, les ouvrières adultes, le couvain). Ainsi, la reine assure un contrôle très puissant sur les ouvrières, et ses signaux jouent souvent un rôle inhibiteur (du développement ovarien, de l'essaimage, etc.). Au contraire, les phéromones produites par les ouvrières sont surtout incitatrices et agissent lors de l'orientation et de la défense. J'ai choisi ici de présenter la communication chimique en regroupant les signaux suivant leur rôle social.

Phéromones impliquées dans le butinage

Marquage attractif. Un marquage attractif existe chez les abeilles car 24 h après une première visite, certaines fleurs déjà butinées sont plus fréquemment visitées que les autres (Stout et Goulson 2001). La phéromone de Nasonov est sécrétée par une glande située au niveau de la membrane inter-

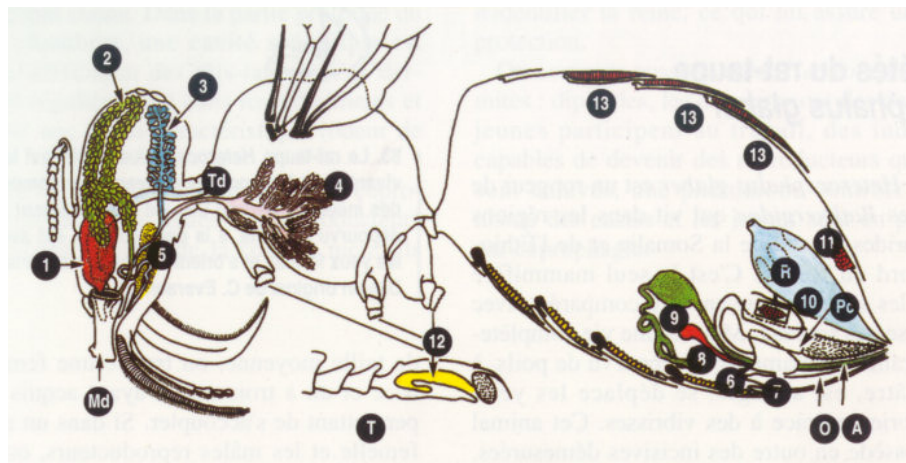


FIG. 1.2 — Coupe schématique d'une abeille avec situation des différentes glandes exocrines. **1** glande mandibulaire (phéromone de cour, ph. sexuelle, ph. d'alarme, ph. d'orientation), **2** gl. hypopharyngienne (aliment des larves), **3-4** gl. labiale (production d'enzymes digestives), **5** gl. pharyngienne, **6** gl. cirière (production de cire), **7-8** gl. à poison (sécrétion du venin), **9** gl. de Dufour (phéromone de marquage des œufs), **10** gl. de Koschewnikow (phéromone de cour, ph. sexuelle, ph. de stress, ph. d'alarme), **11** gl. de Nasonov (phéromone de marquage, ph. d'orientation), **12** gl. tarsale (phéromone de cour, ph. d'orientation), **13** gl. tergaux (phéromone de cour, ph. sexuelle). **T** tarsi, **Md** mandibules, **Td** Tube digestif, **R** ampoule rectale, **A** aiguillon, **O** oviducte (Brossut 1996, adapté d'après Michener 1974).

segmentaire, entre le sixième et le septième segment abdominal des ouvrières (glandes 11, Fig. 1.2), et dont les mâles et la reine sont dépourvus (Ribbands 1955). Les composés prépondérants de cette phéromone sont essentiellement des terpénoïdes volatils, géraniol, acide gérannique et citral (Boch et Shearer 1962, Cassier et Lensky 1994). Les ouvrières nouvellement nées produisent très peu de phéromone de Nasonov, mais les quantités augmentent rapidement avec l'âge, avec un maximum de production lorsque l'abeille a 28 jours, ce qui coïncide avec son activité de butinage. Il est possible d'estimer, sur le terrain, l'intensité du marquage à partir du comptage des abeilles présentant leur glande de Nasonov. L'exposition de la glande de Nasonov par une butineuse a lieu au cours d'une posture stéréotypée : l'abeille étire son abdomen et exhibe les glandes de Nasonov (von Frisch 1967a, p. 50).

La phéromone de Nasonov permet aux butineuses de s'orienter vers une source de nourriture de bonne profitabilité et stimule leur atterrissage sur la fleur (Free 1987). Cette communication chimique est modulée en fonction de la profitabilité de la source de nectar. La durée d'exposition de la glande de Nasonov est d'autant plus longue que la concentration ou le flux de nectar à la source sont élevés (Núñez 1971, Fernández et Farina 2001, Fernández *et al.* 2003). Ainsi, les butineuses peuvent signaler une source de bonne qualité en exposant leur glande de Nasonov pendant plus de trente secondes (Pflumm 1969, Fernández et Farina 2001). Enfin, signalons que les phéromones de Nasonov sont aussi utilisées lors de la collecte de l'eau en été quand les besoins de la colonie sont importants (Free et Williams 1970).

De plus, d'autres phéromones attractives sont connues. Les phéromones tarsales (*foot print pheromone*) laissées par une butineuse sur les fleurs (Williams *et al.* 1981, Schmitt et Bertsch 1990, Schmitt *et al.* 1991), la 2-heptanone sécrétée par les glandes mandibulaires (Cassier et Lensky 1992) ou le (Z)-11-eicosen-1-ol de la glande à venin (Free *et al.* 1982) pourraient constituer un signal attractif à l'égard des autres butineuses.

Marquage répulsif. De nombreuses espèces d'apoïdes sont capables de reconnaître et d'éviter les fleurs récemment visitées. Ce marquage leur évite de revenir sur une fleur peu profitable et limite les coûts en énergie et en temps associés à la visite de cette fleur. Cette capacité a été décrite chez l'abeille *Apis mellifera* (Núñez 1967, Corbet *et al.* 1984, Free et Williams 1983, Giurfa et Núñez 1992b, Williams 1998), chez différentes espèces de bourdons (Kato 1988, Goulson *et al.* 1998, Stout *et al.* 1998, Williams 1998) ou d'abeilles solitaires (Gilbert *et al.* 2001, Goulson *et al.* 2001), ainsi que chez les mélipones, les "abeilles sans dard" (Goulson *et al.* 2001). Outre l'évitement des fleurs marquées par la 2-heptanone sécrétée par les glandes mandibulaires (Simpson 1966, Ferguson et Free 1979), les butineuses réagissent aux phéromones tarsales (*footprint pheromones*) qui sont déposées sur la corolle des fleurs. Ces composés phéromonaux ont été identifiés et synthétisés. Des études comparées avec butineuses non marquantes (suite à lavage des tarses), et marquages artificiels par des composés phéromonaux de synthèse ont clairement montré l'importance de la communication chimique entre les butineuses pour le choix de la fleur (Stout *et al.* 1998, Goulson *et al.* 2001). Cependant, comme nous le verrons dans la suite du manuscrit (section 1.3.5, page 80), ces signaux chimiques sont interprétés de manière variable par la butineuse qui modifie sa stratégie de butinage en fonction des conditions environnementales (variété florale, abondance des ressources, compétition entre les butineuses, etc.).

Remarquons que cette forme de communication est plastique. Au cours d'un cycle de butinage, une abeille peut visiter jusqu'à 1400 fleurs (Ribbands 1949, Winston 1987). Le marquage à chaque visite d'une fleur, aussi peu coûteux soit-il, est alors peu probable. Si l'abeille est capable d'utiliser d'autres indices pour déterminer la profitabilité de la source, le marquage phéromonale systématique n'est plus nécessaire. Ainsi, il a été montré que le choix du marquage répulsif dépend de la facilité à discriminer visuelle-

ment les fleurs déjà visitées. Plus les fleurs profitables et celles qui ne le sont plus sont proches visuellement, plus le marquage olfactif répulsif est fréquent (Giurfa *et al.* 1994).

Phéromones de cohésion sociale

Orientation vers la colonie. Les phéromones de Nasanov et les phéromones tarsales, qui servent dans le marquage attractif des fleurs, sont aussi utilisées à l'entrée de la ruche pour guider les butineuses vers le nid (Butler *et al.* 1969, Williams *et al.* 1981), ce que les apiculteurs nomment "battre le rappel". Les phéromones de Nasanov jouent également un rôle important pendant l'essaimage lors de la mise en grappe après la sortie de l'essaim et lors de l'orientation vers le nouveau site (Free 1987, Schmidt 1999). Elles agissent en synergie avec les phéromones produites par la reine.

Phéromones de cour. Les jeunes ouvrières présentent une sensibilité particulière aux phéromones de cour (Pham *et al.* 1982). Elles forment autour de la reine une structure caractéristique, la cour (Allen 1960). Elles restent plusieurs minutes en contact antennaire avec la reine qu'elles lèchent et nourrissent. Les phéromones royales issues des glandes mandibulaires (Slessor *et al.* 1988, Naumann 1991), des glandes tergaux (Wossler et Crewe 1999b), des glandes de Koschewnikov (De Hazan *et al.* 1989, Cassier *et al.* 1990) et les phéromones sécrétées au niveau de la tête de la reine (Pankiw *et al.* 1995) interviennent dans l'organisation et le maintien de cette cour. Les sécrétions des glandes mandibulaires attirent les ouvrières à distance. Puis, les sécrétions des glandes tergaux maintiennent et stabilisent les ouvrières autour de la reine (Velthuis 1972). Les glandes tergaux de la reine sécrètent des hydrocarbures peu volatils qui ne sont actifs que lorsqu'il y a contact entre la reine et les chémorécepteurs des ouvrières (Smith *et al.* 1993).

Inhibition de l'essaimage. Quand la colonie est en phase de croissance, les ouvrières ne se préparent pas à l'essaimage et n'élèvent pas de nouvelle reine. C'est la reine qui est responsable de cette inhibition. Cependant, sa production de phéromone ne varie pas, que ce soit avant ou après l'essaimage (Seeley et Fell 1981). Lensky et Slabezki (1981) ont pu montrer que l'inhibition de la construction des cellules royales dépend de composés peu volatils issus des glandes tarsales. En dehors de la saison d'essaimage, il est possible d'induire la construction des cellules royales en augmentant la densité des ouvrières, ce qui restreint les déplacements de la reine et le dépôt des sécrétions tarsales à la périphérie des rayons. De même, la distribution des phéromones change en fonction du nombre d'abeilles dans la colonie. Ainsi le 9-ODA (produit par les glandes mandibulaires de la reine) suivi par marquage radioactif, est retrouvé sur le corps de 90 % des ouvrières dans une colonie normale, contre moins de 45 %, dans le cas d'une colonie surpeuplée. L'encombrement diminue la fréquence de contact entre les ouvrières et la reine (Naumann *et al.* 1993). Cet exemple de communication chimique est intéressant car un seul individu semble être responsable de l'inhibition du reste de la colonie. Cela pourrait faire penser à un contrôle centralisé. Mais en réalité, la reine ne module pas le signal en fonction des besoins. La fin de l'inhibition est plutôt une conséquence de l'augmentation de la taille de la colonie.

Soin au couvain. La reconnaissance des différents types de couvain est indispensable pour permettre un soin et un nourrissage adapté. Les phéromones du couvain sont constituées de dix esters méthyliques et éthyliques. La quantité et la qualité de ces esters constituent un signal chimique caractéristique de l'âge, de la caste et du sexe des larves. Ils stimulent le développement des glandes hypopharyngiennes des nourrices, qui produisent une grande partie des protéines contenues dans l'alimentation larvaire. Les phéromones du couvain sont aussi impliquées dans la stimulation de l'oper-

culation des cellules par les ouvrières (Le Conte *et al.* 1990, 1995). Enfin, le couvain a un effet sur le développement des ouvrières adultes et stimule de façon importante les activités de récolte de la colonie, en particulier celles du pollen, aliment riche en protéines destiné au nourrissement des larves (Free 1987).

Phéromones sexuelles

Inhibition du développement ovarien des ouvrières. Les phéromones du couvain et des glandes mandibulaires et tergaux de la reine inhibent le développement ovarien des ouvrières (Pettis *et al.* 1997, Wossler et Crewe 1999a). D'autre part, les phéromones sécrétées par la glande de Dufour de la reine lui permettent de marquer ses œufs (Ratnieks 1995). Ainsi, ces derniers sont reconnus comme ceux de la reine et non pas ceux d'une autre abeille. Ils ne sont donc pas mangés par les ouvrières lors de leur activité de *policing* (cf. section 1.1.1, page 6).

Phéromones d'attraction sexuelle. Le vol nuptial de la reine est une des étapes les plus dangereuses de son cycle de vie. La fécondation a lieu en vol à plusieurs mètres du sol. Les mâles doivent donc rapidement localiser la reine. Ainsi, ils sont attirés par les sécrétions des glandes mandibulaires (9-ODA) à une distance pouvant aller jusqu'à 400 m (Loper *et al.* 1993). A courte distance (moins de 30 cm), les sécrétions des glandes tergaux maintiennent les mâles à proximité de la reine et augmentent leur activité copulatoire (Renner et Vierling 1977). De même, des phéromones attractives sont libérées par les glandes de Koschewnikov, avant l'accouplement, lorsque la chambre de l'aiguillon où se trouvent les organes génitaux est ouverte (Butler et Simpson 1965).

Phéromones de défense

Recrutement pour la défense. Les ouvrières produisent de nombreuses phéromones utilisées pour l'alarme et la défense de la colonie (Mauchamp et Grandperrin 1982, Allen *et al.* 1987). Deux substances majoritaires agissent en synergie pour déclencher le comportement de défense. La 2-heptanone est produite par les glandes mandibulaires des ouvrières. Elle apparaît dès l'émergence de l'abeille (0,17 μ l par abeille) mais sa concentration augmente peu tant que les activités des ouvrières restent confinées dans la ruche. En revanche, elle croît rapidement à partir du stade de gardienne (2 μ l par abeille) et atteint une valeur maximale chez les butineuses (7 μ l par abeille) (Lensky et Cassier 1995). Par ailleurs, l'acétate d'isoamyl (que l'on retrouve dans l'arôme de banane) est produit par des glandes de Koschewnikov (Boch *et al.* 1962). Cette phéromone apparaît chez l'ouvrière dès l'âge de 3 jours et atteint un maximum de concentration au stade de gardienne ou au début des activités de butinage.

Ces phéromones d'alarme augmentent le seuil de sensibilité de la réaction d'attaque à travers l'activation du système opiacé (Núñez *et al.* 1998). Elles sont libérées par les gardiennes en réponse à une perturbation de la colonie. La gardienne effectue une course rapide vers l'intérieur de la ruche, tout en battant des ailes, son abdomen redressé et la chambre du dard ouverte libérant les phéromones d'alarme (Grandperrin et Cassier 1983, Moore *et al.* 1987, Breed *et al.* 1990). Ce comportement provoque le recrutement des ouvrières qui vont focaliser leur attaque sur le prédateur (Free 1977, Millor *et al.* 1999).

Phéromones de stress de la reine. Ces phéromones de stress sont sécrétées par les glandes de Koschewnikov qui sont associées à l'appareil vulnérant de la reine au niveau du septième segment abdominal. Elles stimulent chez les ouvrières un comportement de défense, l'emballage (ou *balling*) : des

abeilles enduites avec un extrait des glandes de Koschewnikov de la reine, et ré-introduites dans leur colonie sont immédiatement entourées (emballées) et attaquées par les autres ouvrières (Lensky *et al.* 1991).

1.2.2 La danse frétilante

Il s'agit sans doute de l'un des modes de communication le plus célèbre chez les animaux. Ses mécanismes sont largement compris et nous allons en rappeler succinctement les modalités et les commenter à la lumière de résultats récents. Depuis longtemps, les hommes s'étaient rendus compte qu'une source de nectar découverte par une abeille était rapidement exploitée par un nombre croissant de butineuses, comme si ces abeilles s'étaient passées le mot. Ainsi, la possibilité d'un recrutement était déjà évoquée par Aristote (*Histoire des animaux*, livre IX, 343 av. J.C.), même si les mécanismes qu'il proposait ressemblaient plutôt à des vols excités à l'extérieur de la ruche qu'à la danse telle que nous la comprenons aujourd'hui. Dujardin (1852), Maeterlinck (1901) et Bonnier (1906) avaient eux aussi commencé à percevoir l'importance du recrutement et de la danse en huit. Mais, c'est avec les travaux de Karl von Frisch (1967) que les paramètres de cette danse ont été décodés, ce qui lui a valu le prix Nobel de médecine en 1973 (prix qu'il partage avec les deux fondateurs de l'éthologie moderne, Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen).

La présence d'une source de nourriture (nectar, pollen, eau) proche de la ruche est indiquée par la danse en rond ou (*round dance*) : la butineuse exécute un ou plusieurs cercles, dans un sens puis dans l'autre (von Frisch 1967a). Le message de cette danse est en quelque sorte "sortez, il y a une source de nourriture à proximité de la ruche". La butineuse ne donne pas d'information sur la position de la ressource. Lorsque la source de nourriture est éloignée de plus de 50 m environ, la danse en rond se transforme graduellement (Fig. 1.3a) en danse en huit ou danse frétilante (*waggle dance*) qui indique aux suiveuses la distance et la direction de la source de nourriture.

L'abeille effectue une danse en forme de huit un peu aplati. La course centrale de ce huit est la partie la plus importante. Durant cette course frétilante (*waggle run*), elle agite latéralement son corps 13 à 15 fois et émet avec ses ailes des vibrations sonores d'une fréquence de 250 à 300 Hz (Michelsen *et al.* 1986, 1987). La communication entre la danseuse et les suiveuses est essentiellement tactile et auditive. En effet, la danse en huit a lieu à l'intérieur de la colonie, dans l'obscurité. La danse peut être interrompue pour effectuer une trophallaxie au cours de laquelle la butineuse régurgite une partie de son nectar. En moyenne, la danse dure quelques dizaines de secondes et se déroule essentiellement sur une aire restreinte que von Frisch appelle la piste de danse (*dance floor*), à moins de 30 cm de la sortie la ruche.

La compréhension de la danse frétilante ne s'arrête pas aux travaux de von Frisch et de son élève Martin Lindauer. A l'heure actuelle, la danse et ses implications ne sont toujours pas parfaitement comprises. Il s'agit d'un domaine de recherche très actif. Plusieurs équipes travaillent sur les conséquences du recrutement sur l'écologie du butinage et le succès adaptatif de l'abeille (Seeley 1985, Sherman et Visscher 2002, Steffan-Dewenter et Kuhn 2003). Un autre axe de recherche concerne l'étude du butinage comme une activité auto-organisée dont la danse de recrutement est une composante clé (Camazine *et al.* 2001, Cox et Myerscough 2003). Enfin, plusieurs équipes s'attachent encore aujourd'hui à décortiquer les mécanismes de transmission d'informations entre la danseuse et les suiveuses (Michelsen *et al.* 1992, Rohrseitz et Tautz 1999, Tautz *et al.* 2001). Ce type de travaux a donné lieu à quelques résultats célèbres. Ainsi, on peut presque dire que nous savons parler couramment le langage abeille. Il est non seulement possible de décoder les informations transmises par une danseuse, mais des abeilles pourraient être également dirigées vers un point que nous leur indiquerions. Pour arriver à ce résultat Axel Michelsen et son équipe (1992) ont construit un robot figurant une abeille montée sur un bras articulé, qu'ils promènent sur la piste

de danse d'une colonie. Il s'agit d'une version beaucoup plus élaborée que le petit modèle en bois (voir la photographie dans Frisch 1967, p.105) que Harald Esch (1964) tentait d'utiliser mais qui s'avérait incapable de recruter des butineuses. Le robot décrit par Michelsen *et al.* est capable d'émettre des sons et de "régurgiter" du nectar. Les abeilles qui suivent la danseuse-robot se dirigent vers la zone indiquée, alors qu'il n'y a pas de source naturelle à butiner. Bien entendu, l'intérêt de leur modèle serait mince s'il se limitait à une reproduction de la danse. Michelsen et ses collaborateurs ont aussi utilisé ce robot pour explorer l'importance relative des paramètres de la danse. Que ce passe-t-il si les frétillements n'ont pas lieu pendant la course centrale du huit mais pendant les phases de demi-tour? Si l'émission de sons n'est pas synchrone avec la course frétilante? Si ces sons ont des fréquences très différentes? etc. Ces travaux ont contribué à une meilleure compréhension des informations transmises lors de la danse.

Les informations véhiculées par la danse en huit.

Indication de la direction. La danse chez *Apis mellifera* s'effectue sur un plan vertical. L'angle formé par la direction de la course frétilante et la verticale indique l'angle que les recrues devront ultérieurement respecter entre leur direction de vol et l'azimut solaire (Fig. 1.3c). Cependant, il existe une erreur angulaire dans l'indication de la distance : l'axe de la course frétilante peut osciller sur plus de 30 degré au cours d'une même danse (Haldane et Spurway 1954, Wilson 1962, Gould 1976). De plus, cette erreur angulaire diminue avec la distance. L'hypothèse la plus communément admise est que ce manque de précision ne serait pas nécessairement un handicap car il assurerait une meilleure répartition des butineuses sur l'aire de butinage (von Frisch 1967a, Gould 1976). Une précision parfaite, si elle était possible, n'aurait pas de sens : pourquoi diriger les butineuses sur une fleur qui vient d'être visitée? En raison de l'erreur angulaire, les recrues pourraient butiner dans une autre partie du site où les fleurs sont encore pleines de pollen et de

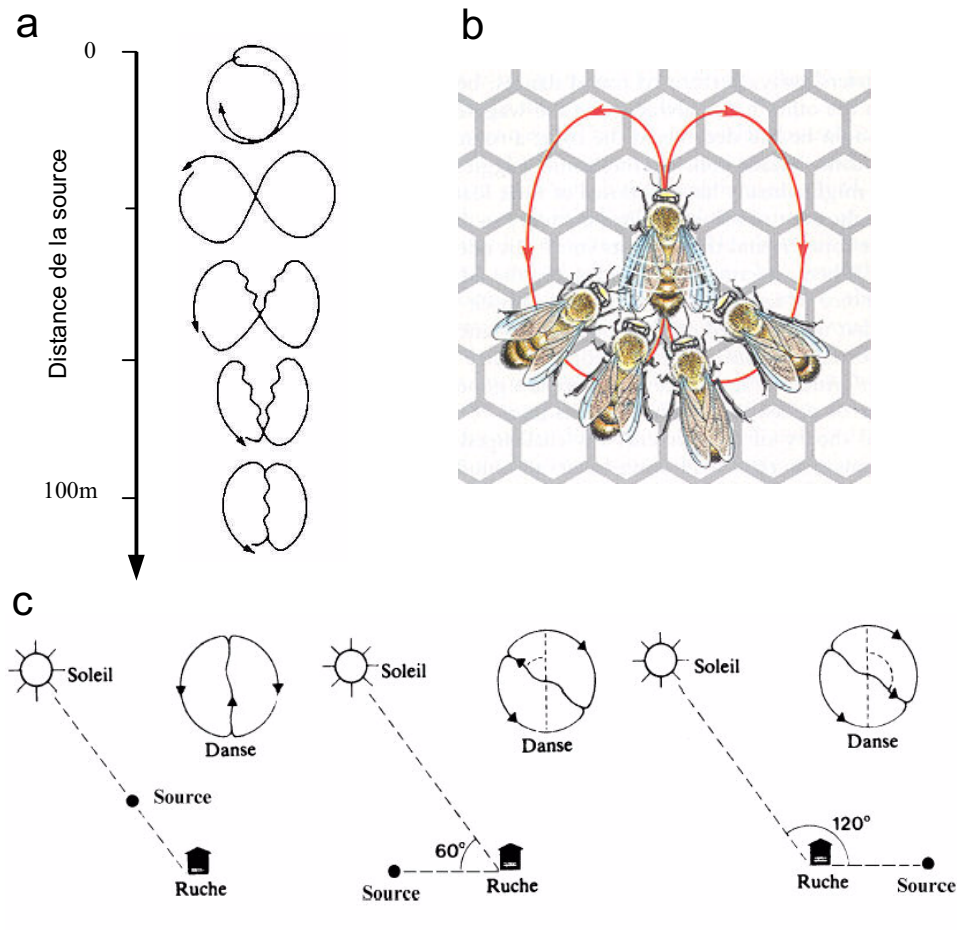


FIG. 1.3 – La communication par la danse en huit chez l'abeille. **[a]** Quand la source de nectar est proche de la colonie, la danse est non directionnelle (danse en rond), mais plus la source est éloignée, plus la danse prend une forme de faucille et enfin acquiert une structure typique en huit (adapté d'après von Frisch 1967a). **[b]** Une danseuse et quatre suiveuses (Gould et Gould 1988). La danse en huit a lieu à l'intérieur de la colonie, dans le noir, sur les cadres verticaux. La danseuse frétille de l'abdomen pendant la course centrale du huit qui code pour la direction et la distance de la source. La communication entre la danseuse et les suiveuses est essentiellement tactile et auditive. **[c]** Le codage de la direction (adapté d'après Louveaux 1985). L'angle entre l'axe du huit et la verticale lors de la danse, correspond à l'angle entre la direction de la source et l'azimut du soleil.

nectar. De proche en proche, tout le groupe de fleurs serait ainsi exploité.

Cette hypothèse séduisante a cependant été fortement critiquée par Weidenmüller et Seeley (1999). Pour cela, ils ont réalisé une étude comparée entre le recrutement alimentaire et le recrutement lors de l'essaimage. En effet, comme nous le verrons plus loin (section 1.2.2, page 48), les scouts peuvent indiquer à leurs congénères la position d'un emplacement d'essaimage pour la colonie. Or, dans ce cas, le lieu indiqué par la danse est quasiment ponctuel, et non plus diffus comme un patch de fleurs. Or l'essaimage est sans doute l'événement le plus critique dans le cycle de vie d'une colonie. Les deux auteurs de l'article font l'hypothèse qu'une imprécision dans la danse devrait donc être fortement contre-sélectionnée. Cependant, ils retrouvent, pour le butinage comme pour l'essaimage, que l'erreur angulaire augmente quand la distance diminue. La précision de la danse est bien modulée en fonction de la distance. Mais ils concluent que cette modulation n'est pas *maximale*, ce qui occasionnerait des coûts (en temps, en énergie, etc.) trop importants lors de la transmission d'information. Weidenmüller et Seeley parlent de précision *optimale*. L'abeille n'aurait pas un langage *parfaitement* précis, elle aurait un langage *suffisamment* précis au regard des coûts de communication. Ainsi, l'erreur angulaire chez l'abeille ne serait pas adaptative dans le sens où l'entend von Frisch. Elle n'aurait pas nécessairement pour fonction de distribuer les ouvrières sur une zone de butinage. Elle serait simplement le résultat d'un problème de coûts-bénéfices qui limiterait une trop grande précision dans le langage de l'abeille.

La transmission d'informations sur la localisation de la source est sujette à un grand nombre d'erreurs qui ne se limitent pas au codage de la direction. Par exemple, la butineuse peut se tromper sur la position de la source par rapport à la ruche. De même, sa danse peut être suivie imparfaitement ou mal décodée par les recrues. Mais, cette imprécision dans la danse nuit-elle réellement au butinage collectif? Sherman et Visscher (2002) ont répondu

à cette question de manière simple et élégante. Les abeilles s'orientent par rapport à la lumière polarisée (cf. section 1.3.3, p. 72). Ce type de lumière ne perturbe pas les danses. En revanche une lumière diffusée à travers une feuille de plexiglas translucide désoriente considérablement les danseuses qui dirigent alors l'axe de leur danse de manière complètement aléatoire. Ces auteurs ont comparé l'évolution du poids de plusieurs ruches, certaines exposées à une lumière polarisée, d'autres à une lumière diffuse. En effet, le poids d'une ruche est un très bon indicateur du succès de butinage de la colonie. Il ressort de cette étude que la précision de la danse n'est réellement importante que quand les sources de nourriture sont rares (en automne et en hiver). Au printemps et en été, des danses complètement désorientées ne modifient pas l'efficacité de la collecte du nectar. Peu importe l'endroit où les butineuses prospectent, il y aura toujours des fleurs à butiner.

Une autre étude vient compléter ce résultat (Steffan-Dewenter et Kuhn 2003). Elle s'appuie aussi sur des observations en situations naturelles, mais sans perturbation des danses. Ces auteurs ont montré que plus les sources de nectar sont difficiles à localiser (sources rares et variables dans un paysage complexe), plus les danses sont fréquentes. La polémique sur l'erreur angulaire est née d'une hypothèse concernant la stratégie de recrutement : plus la source est difficile à trouver, plus la danse doit être précise. Or l'abeille semble adopter une stratégie différente : plus la source est difficile à trouver, plus les butineuses répètent l'information. Même si chaque circuit de danse pris individuellement est imprécis, en moyenne un grand nombre de danses permettra un recrutement efficace.

Indication de la "distance". Comme nous venons de le voir, la danse frétilante est constituée de répétitions d'un même motif, le circuit de danse. Un circuit est constitué de deux portions caractéristiques : une course frétilante et une course de retournement. Karl von Frisch avait découvert que le nombre de circuits par quinze secondes, ce qu'il appelle le tempo de danse,

décroissait avec la distance entre la ruche et la source. On peut aussi représenter les données de von Frisch non plus en fonction du tempo de danse, mais en fonction de la durée moyenne d'un circuit. Cette durée augmente linéairement avec la distance (Fig. 1.4a). Von Frisch avait bien l'intuition que seule la course frétilante devait coder pour la distance mais il ne disposait pas, à l'époque, d'outil d'enregistrement suffisamment précis pour analyser plus en détail la partie de la danse codant pour la distance. Il lui a fallu attendre les travaux de Esch (1964) basés sur des enregistrements sonores des danses pour qu'une analyse précise des courses frétilantes soit possible. Ainsi, seule la durée de ces courses suffit à coder la distance (Fig. 1.4b). La question de savoir dans quelle mesure les abeilles tiennent compte du vol de retour a été abordée par l'étude d'un grand nombre de danses effectuées lors de conditions de butinage variables (vent de direction et de vitesse variées, butinage à flanc de montagne, etc.). Le vol aller est préférentiellement utilisé (von Frisch 1967a).

On sait que l'abeille a des capacités cognitives importantes. Elle retrouve sa ruche après un vol de plusieurs kilomètres. Elle est donc capable de mémoriser un trajet et de s'orienter à grande échelle. Mais l'existence d'un codage de la distance par une durée entraîne deux autres conclusions importantes. Premièrement, l'abeille a une notion précise de la durée qui va bien au delà d'une simple perception d'un temps cyclique (par une horloge interne, par exemple). Cette question est loin d'être triviale. Chez les vertébrés comme chez les invertébrés, elle donne lieu à un grand nombre de travaux de neurophysiologie et de psychologie expérimentale afin de proposer des mécanismes d'intégration de la durée qui soient réalistes par rapport aux structures nerveuses de l'animal (Dukas 1998). C'est aussi une question cruciale pour beaucoup d'études en écologie comportementale qui fondent leur raisonnement sur la capacité des animaux à évaluer très précisément le temps (par exemple, celui qu'ils passent dans un patch avant de le quitter).

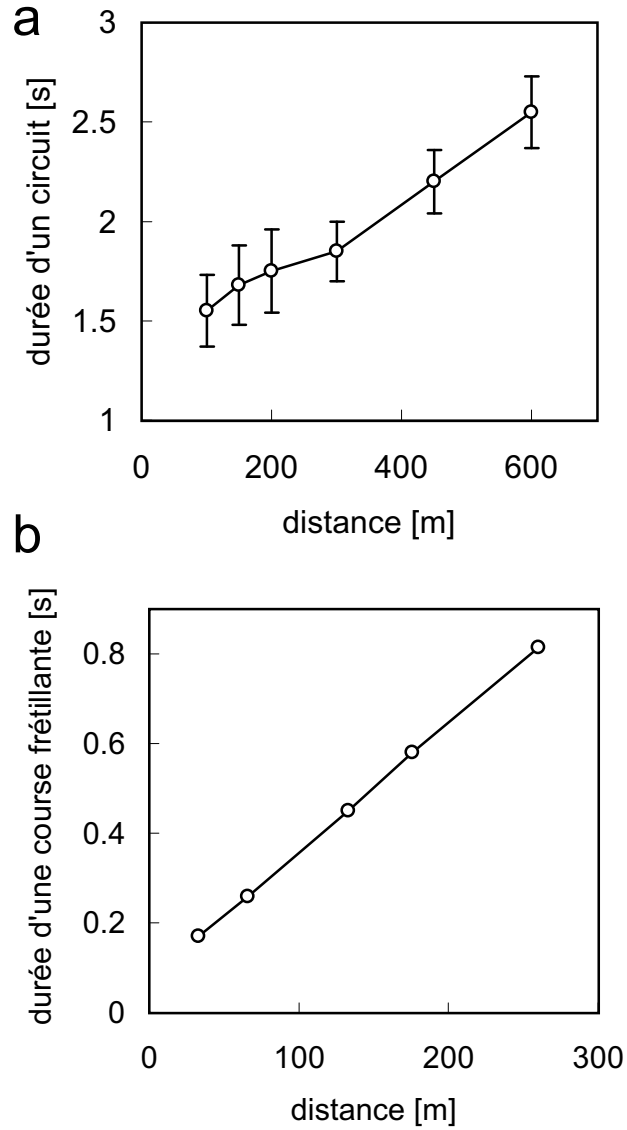


FIG. 1.4 – Le codage de la distance dépend du rythme de la danse. **[a]** La durée totale d'un circuit (une course frétilante et une course de retournement) est corrélée avec la distance (Goller et Esch 1990). **[b]** La durée de la course frétilante suffit à coder la distance (Esch et al. 2001). NB: les échelles ne sont pas les mêmes sur les deux figures.

Deuxièmement, l'abeille semble capable d'évaluer les distances. Mais selon quels mécanismes? Cette question a donné lieu à une vive polémique qui vient d'être résolue de manière un peu surprenante. Pour aborder cette question, les auteurs se sont presque toujours appuyés sur l'étude des danses frétillantes, manière d'interroger l'abeille sur l'idée qu'elle se fait de la distance parcourue au cours de différentes expérimentations. D'après von Frisch (1967), l'évaluation de la distance (aussi appelé odométrie) par les abeilles ne repose ni sur la perception de repères visuels ni sur l'estimation du temps nécessaire pour atteindre le but. Par contre, la dépense énergétique serait déterminante. Von Frisch rapporte plusieurs expériences où il augmente artificiellement la dépense énergétique lors du trajet en collant sur le thorax des abeilles des petits plombs qui les alourdissent ou une languette de papier (ce qui diminue fortement leur aérodynamisme). Il constate que dans ces conditions les abeilles surestiment la distance parcourue.

Mais cette hypothèse dite "de la dépense énergétique" a été fortement critiquée par Harald Esch et quelques autres auteurs (Goller et Esch 1990, Esch *et al.* 1994, 2001, Esch et Burns 1995, 1996, Ronacher et Wehner 1995, Srinivasan *et al.* 1996, 1997, 2000). Plusieurs indices laissaient penser que l'hypothèse de la dépense énergétique n'était pas satisfaisante. Ainsi, la durée de la danse est la même que l'abeille ait volé 65 m ou qu'elle ait volé la même distance et marché 3 m (Esch *et al.* 1994). Or, l'abeille est bien adaptée au vol mais très peu à la marche et l'énergie qu'elle consomme en marchant 3 m est équivalente à celle dépensée sur 55 m de vol (Scholze *et al.* 1964). De même, des abeilles entraînées à butiner une source de nourriture accrochée à un ballon à plusieurs dizaines de mètres au dessus du sol sous-estimaient la distance parcourue, et plus la source était élevée plus les abeilles "se trompaient" (Esch et Burns 1995, 1996).

Ces auteurs postulent que l'odomètre de l'abeille est basé essentiellement sur des repères visuels et plus précisément sur le flux optique engendré par

son déplacement. Ainsi dans l'expérience du ballon, plus l'abeille monte, moins elle ressent l'impression de défilement du paysage. Cette hypothèse a depuis été confirmée de manière très convaincante. Des abeilles qui traversent un tunnel étroit et tapissé de repères visuels contrastés (qui peuvent être modifiés pour manipuler le flux optique perçu par l'abeille), surestiment grandement la distance parcourue. L'ajout d'une soufflerie dans le sens opposé au déplacement des butineuses (et donc qui augmente leur dépense énergétique lors de leur vol) n'affecte pas du tout leur perception de la distance (Srinivasan *et al.* 1996, 1997, 1999). Enfin, après un vol de 6 m dans le tunnel, leurs danses indiquent une source à plus de 150 m de la colonie (Srinivasan *et al.* 2000). Mais alors, comment expliquer les résultats de von Frisch? Selon Esch et Burns (1996), ils ne sont pas incompatibles avec l'hypothèse du flux optique. L'ajout d'un petit plomb ou d'une languette de freinage gêne le vol de l'abeille et la contraint à voler plus près du sol, ce qui augmente sa perception du défilement du paysage et la conduit à surestimer la distance qu'elle a parcourue.

Enfin, une publication récente de Esch *et al.* (2001) ré-interprète complètement la question de l'estimation de la distance chez l'abeille. Ces auteurs ont dirigé le même tunnel tapissé de repères visuels dans différentes directions. Conformément aux résultats précédents, les durées des courses frétilantes étaient plus longues que pour la distance réellement parcourue, mais elles étaient identiques quelque soient les orientations du tunnel. Ils ont alors enregistré l'endroit où les suiveuses se rendaient. Celles-ci ne trouvaient bien entendu pas le tunnel puisqu'elles cherchaient une source de nourriture beaucoup plus éloignée. Ce qui est nouveau dans leur étude, c'est qu'en fonction du paysage traversé par les suiveuses, celles-ci cherchaient une source à des distances différentes. Quand le paysage était très monotone avec peu de repères visuels, les abeilles cherchaient plus loin que quand le paysage était très contrasté avec des repères visuels importants (arbres, haies, etc.).

Ce résultat montre que ce n'est pas la distance absolue qui est mémorisée et communiquée dans la danse, mais plutôt une impression visuelle globale. Dans sa danse, l'abeille ne dit pas "sortez, vous trouverez une source de nourriture par là, et à 100 m" mais plutôt "sortez, vous trouverez une source de nourriture par là, et après avoir reçu cette intensité de stimulation visuelle". Finalement, la question de la communication de la distance parcourue chez l'abeille s'effondre au profit de la question de la communication du flux optique ressenti.

Indication de la qualité de la source. La concentration de la source influe sur la température corporelle de l'abeille (Stabentheiner et Hagmüller 1991, Germ *et al.* 1997, Farina et Wainseboim 2001). Puisque l'information sur la qualité de la source existe sous une forme mesurable par les abeilles qui sont en contact avec la danseuse, Germ *et al.* (1997) se sont demandés si les suiveuses utilisaient cette information. Cependant, aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre le taux de recrutement et la température thoracique des danseuses. Donc, il semble peu probable que la température corporelle des danseuses serve de signal concernant la qualité de la source. Ce n'est pas parce que l'information existe qu'elle est utilisée.

De même, Seeley *et al.* (2000) ont montré que certains paramètres de la danse pouvaient être modulés en fonction de la qualité de la source. Le temps de retournement diminue notamment quand la concentration en sucre augmente (alors que la durée de la course frétilante, qui code la position de la source, reste constante). Ainsi, les butineuses qui ont trouvé une source de bonne qualité semblent effectuer des danses plus vivaces. Mais leur étude ne montre pas si les suiveuses tiennent compte de cette information.

Un codage de la qualité dans la danse est-il alors vraiment nécessaire? Le fait de danser est déjà une indication de la qualité de la source telle qu'elle est perçue par la danseuse. De retour d'une source très profitable, presque toutes les butineuses dansent. Lorsque le flux de nectar ou la concentration en sucre

diminue jusqu'à atteindre un certain seuil propre à chaque butineuse (Seeley 1995), les danses cessent. Bien que le butinage se poursuive, il n'y a pas de nouvelle recrue pour l'exploitation d'une source de faible profitabilité. Si les conditions deviennent encore plus mauvaises, les butineuses cessent leur activité (von Frisch 1967a, Seeley et Towne 1992, Stabentheiner *et al.* 1995). En outre, les suiveuses ne comparent pas les danses et se contentent d'écouter la première danse qu'elle rencontre (Seeley et Towne 1992).

Des études théoriques ont montré que des décisions collectives (le choix d'une source de nourriture ou d'un site d'essaimage, etc.) peuvent émerger de manière auto-organisée à partir du recrutement par la danse sans faire intervenir un codage de la qualité (Camazine et Sneyd 1991, Camazine *et al.* 2001, Myerscough 2002, Cox et Myerscough 2003, Sumpter et Pratt 2003). Une simple modulation de la probabilité de danser suffit à faire que la colonie focalise son activité sur la source la plus profitable. Il serait bien entendu tentant d'affirmer que puisque le codage de la qualité n'est pas nécessaire théoriquement, il n'existe pas. Mais, c'est un pas que je me garderai bien de franchir.

Perception des informations par les suiveuses

Les suiveuses potentielles détectent qu'il y a une danse à suivre à proximité par le flux d'air créé par les mouvements d'ailes de la danseuse (Storm 1998) et par les vibrations de la cire qui se propagent à plusieurs centimètres de celle-ci (Tautz et Rohrseitz 1998, Tautz *et al.* 2001). Il leur suffit parfois de suivre une seule course frétilante pour percevoir toutes les informations de la danse (Michelsen 2003). Les suiveuses se servent pour cela d'une multitude d'indices. Les contacts antennaires, les sons et les vibrations de la cire permettent une communication plus précise malgré l'obscurité totale qui règne à l'intérieur de la ruche (Michelsen *et al.* 1992, Michelsen 2003).

Contacts directs. Les informations contenues dans la danse frétilante peuvent tout d'abord être perçues par les suiveuses par contact physique direct. En effet, au début de la danse, les suiveuses sont dispersées autour de la danseuse puis, au fur et à mesure de la danse, les suiveuses se positionnent préférentiellement au niveau de son abdomen (Fig. 1.3b, p. 28). Pour une même suiveuse, les contacts antennaires avec la danseuse ont lieu pendant plus de 62 % du temps d'écoute de la danse Rohrseitz et Tautz (1999). Pendant la course frétilante, dont la durée est de l'ordre d'une seconde, l'orientation du corps de la suiveuse change rapidement. Ainsi, au début de la course frétilante, la suiveuse peut être orientée perpendiculairement à l'axe de la danse, mais elle cherche très vite à se positionner dans la même direction que la danseuse. En essayant de corrélérer l'orientation de la suiveuse avec la probabilité de découverte de la source indiquée, Judd (1995) a montré que pour percevoir l'information plus précisément, l'angle formé entre les suiveuses et la danseuse doit être inférieur à trente degrés.

Perception des flux d'air. Les antennes des abeilles possèdent des mécanorécepteurs sensibles aux mouvements de l'air. Les suiveuses de la danse sont donc capables de percevoir les flux d'air occasionnés soit par les frétillements de l'abdomen de la danseuse (distance optimale de perception de 1 mm), soit par les mouvements alaires (perçus à plusieurs millimètres). Or ces deux flux d'air sont détectés à des moments différents en fonction de la position de la suiveuse par rapport à la danseuse. Ainsi, selon Michelsen (2003), la suiveuse serait capable de déduire l'orientation de la course frétilante à partir du décalage temporel entre ces deux flux.

Perception des vibrations. L'énergie cinétique issue du balancement de l'abdomen lors de la course frétilante est transmise aux pattes puis à la cire à laquelle la danseuse s'agrippe fermement. Or, les abeilles possèdent au niveau des pattes des organes sensibles aux vibrations (Autrum et Schneider

1948). Elles perçoivent donc un grand nombre d'informations par les vibrations de la cire, sans même être en contact avec la suiveuse. Des études de vibrométrie au laser couplées avec des méthodes mathématiques d'analyse du signal ont permis l'enregistrement très précis des patrons d'oscillation de la cire à proximité d'une danseuse (Nieh et Tautz 2000, Tautz *et al.* 2001). Les vibrations les plus importantes ont lieu lors de la course frétilante, et se dégagent nettement du "bruit de fond" résultant de l'activité des autres abeilles sur le même rayon.

Un autre résultat spectaculaire a pu être dégagé de ces études. Tautz et ses collaborateurs (2001) décrivent deux types de vibrations. Le premier type est classique : une onde sinusoïdale se propage en surface du rayon comme les secousses d'un tremblement de terre à partir de "l'épicentre", la position de la danseuse au moment d'un frétillement. Le deuxième type de vibrations est beaucoup plus surprenant. Les danseuses prennent appui sur les cloisons des cellules vides. Ce comportement occasionne une déformation élastique de la cloison qui s'incline dans un sens puis dans l'autre à plusieurs reprises. Cette déformation se propage aux parois des cellules voisines. Il s'ensuit une onde de déformation périodique. Mais la propagation de cette onde s'opère selon le même axe que la déformation des cloisons. Des inversions de phases ont donc lieu au niveau des cellules dont les parois reviennent à la position initiale alors que l'onde suivante arrive. Ainsi on trouve une zone d'énergie maximum correspondant à une inversion de phase à une distance de deux cellules de la danseuse, c'est à dire exactement dans la zone de recrutement optimale décrite par (Tautz 1996). En effet, plusieurs travaux avaient déjà rapporté que le succès du recrutement dépendait du type de "surface" sur laquelle la danse avait lieu (Tautz 1996, Tautz et Rohrseitz 1998). Les danses sur des cellules ouvertes étaient détectées à plus longues distances, et étaient significativement plus suivies que des danses sur des cellules operculées. Les cloisons des cellules operculées ne peuvent pas se déformer, il n'y a donc pas

de zone d'inversion de phases sur ce type de "surface". La danse y est donc moins "audible".

Pourquoi frétiller ? Nous avons longuement détaillé le codage des informations transmises par une danseuse lors de la course centrale. Mais pourquoi l'abeille a-t-elle besoin de dépenser de l'énergie à frétiller ? Tout d'abord, les frétilllements aident à distinguer la phase codant la distance de la phase de retournement. Mais ce n'est sûrement pas tout. Comme nous venons de l'évoquer, les frétilllements de l'abdomen servent aussi à l'abeille à faire vibrer les rayons de cire, ce qui porte son message à une plus grande distance. De plus, ces frétilllements constituent un message "pulsé" qui, dans un environnement bruyé, est plus facilement audible qu'un message continu (voir par exemple les travaux sur les stridulations chez la sauterelle, Ronacher *et al.* 2000). Enfin, ces frétilllements entraînent une élévation de la température corporelle de la danseuse, ce qui pourrait la rendre plus facilement identifiable par les suiveuses, ou ce qui pourrait faciliter la diffusion des substances florales volatiles dont sa cuticule est imprégnée (Stabentheiner et Hagmüller 1991).

La controverse de la danse

Karl von Frisch a eu du mal à publier son ouvrage de synthèse sur la danse, qui lui vaudra pourtant le prix Nobel quelques années plus tard. Un éditeur refusa de publier son livre car ses conseillers scientifiques estimaient que l'importance du phénomène avait été exagérée (Gould et Gould 1988). De plus, au travers d'une série d'articles parus dans la revue *Science* (Johnson 1967, Wenner 1967, von Frisch 1967b, Wenner et Johnson 1967, Wenner *et al.* 1969), une polémique assez violente a été initiée dans les années soixante à propos de l'existence de la communication directionnelle chez les abeilles. Elle opposait les équipes allemandes ou autrichiennes ayant contribué à la découverte de la danse à des équipes américaines postulant que le recrutement des ouvrières se faisait principalement par les odeurs florales ramenées à la

ruche. Adrian Wenner et ses collaborateurs ne nient pas qu'une butineuse puisse effectuer une danse stéréotypée, mais ils n'attribuent à ce comportement qu'un rôle d'excitation non directionnel (Wenner *et al.* 1967). Une des nombreuses confusions ayant contribué à entretenir la polémique sur le langage dansé, provenait de la possibilité qu'ont les abeilles de s'orienter à partir d'indices olfactifs. Les ouvrières pourraient être attirées vers une source alimentaire par l'odeur émanant de la fleur. Les butineuses au cours de leurs sorties successives pourraient se constituer une "carte olfactive" de la zone de butinage. Ainsi une odeur, ramenée passivement à la colonie par la butineuse pourraient contribuer à recruter les abeilles vers la source.

En réaction à ces travaux, de nombreuses autres expériences telles que celles de Gould (1975) ou Seeley (1983) sont venues étayer la théorie de von Frisch. Plus récemment les travaux à partir d'un modèle mécanique (la danseuse robot que nous avons évoqué section 1.2.2, p. 26) ont montré que la danse seule suffit à diriger les butineuses vers une source que l'expérimentateur a choisi d'indiquer (Michelsen *et al.* 1992, Michelsen 1993). Une autre expérience très convaincante a été présentée par Randolph Menzel (2001). Une abeille est entraînée à venir butiner sur une source artificielle non odorante. Les suiveuses des danses exécutées par cette butineuse sont équipées de transpondeur permettant de suivre leur vol (technique du radar harmonique, cf. section 1.3.3, p. 75). Bien que la source ait été retirée, les suiveuses se dirigent directement vers le site indiqué par la danse et commencent un vol de prospection à la bonne distance de la colonie.

Sans doute les deux hypothèses, communication dansée et orientation olfactive, sont-elles complémentaires. Cependant Wenner, qui a pris sa retraite en 1993, refuse toujours de reconnaître le rôle de la danse comme moyen de recrutement directionnel, et continue de ré-interpréter les résultats de ses confrères à la lumière de sa théorie (Wenner et Wells 1990, Wenner *et al.* 1991, Wenner 2002).

Origine évolutive de la danse.

Assez rapidement, les biologistes qui ont contribué à décoder la danse frétilante se sont interrogés sur l'origine évolutive de ce langage. Pour tenter de répondre à cette question, ils ont conduit une série d'études comparatives de la variabilité de la danse entre différentes populations d'*Apis mellifera* ou entre les espèces d'*Apis* (Lindauer 1956, Boch 1957, von Frisch 1967a). Depuis les premières études, de nombreux travaux ont porté sur le recrutement alimentaire chez les apoïdes. Des études ont été conduites notamment sur les bourdons (*Bombidae*) et sur les abeilles sans dard (*Meliponinae*) qui sont, comme les abeilles, des insectes eusociaux et avec lesquels les relations taxonomiques sont bien établies (Fig. 1.5). Ces études comparées, complétées par les travaux récents, ont permis de reconstruire un scénario plausible expliquant l'évolution de la danse directionnelle (revue par Dyer et Seeley 1989, et Dyer 1991).

Les signaux primitifs d'excitation. Il est vraisemblable que la danse des abeilles dérive des signaux d'excitation (*arousal signal*) que l'on retrouve chez beaucoup d'hyménoptères sociaux. En effet, des comportements d'excitation

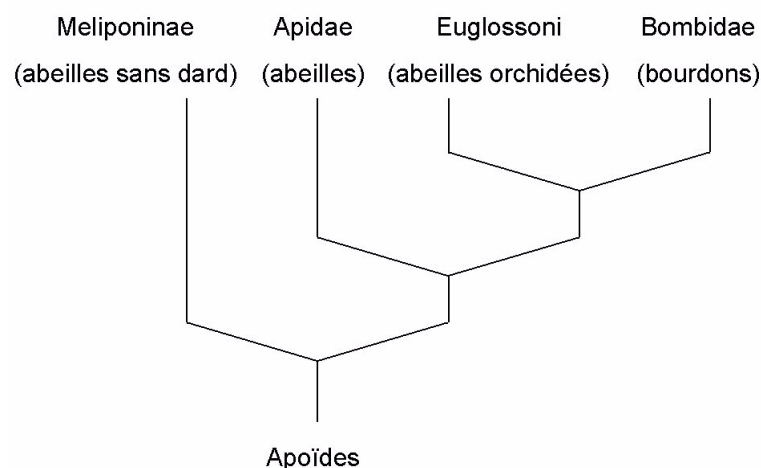


FIG. 1.5 – Relations taxonomiques au sein des apoïdes (adapté d'après Winston 1987).

effectués au nid, par les fourrageuses ont été rapportés à de nombreuses reprises chez les fourmis (Hölldobler et Wilson 1990) ou chez les guêpes sociales (Richter 2000). Ce type de comportement a, lui aussi, été décrit chez les bourdons. Pendant longtemps, on a pensé qu'il n'existait pas de mécanisme de recrutement au nid chez ces insectes. Comme nous l'avons évoqué plus haut (section 1.2.1, page 20), on savait déjà que les bourdons étaient capables de marquer chimiquement les sources de nectar (Cameron 1981, Stout *et al.* 1998), mais ils ne laissaient pas de signaux olfactifs en vol (Chittka *et al.* 1999b). Récemment, plusieurs travaux ont montré que les bourdons dans le nid pouvaient recevoir des informations sur l'existence de sources de nectar et sur les odeurs florales véhiculées par la cuticule cireuse de la butineuse (Dornhaus et Chittka 1999, 2001, Dornhaus *et al.* 2003). Les nids de bourdons sont souvent sous terre. Les butineuses ne peuvent donc pas utiliser des repères visuels pour communiquer. D'autre part, Heidelberg *et al.* (1998) a rapporté que la butineuse émet des sons en impulsions courtes au moyen de ses ailes, mais il est peu probable que ces sons soient perçus à plus de quelques millimètres (Tautz 1979, Michelsen *et al.* 1987). En revanche, la butineuse effectue une danse irrégulière (sans patron répété) au cours de laquelle elle parcourt l'ensemble du nid en libérant des phéromones tergaes, et entre en contact avec un grand nombre d'ouvrières. Ceci a pour effet de les inciter à quitter le nid et à prospecter dans leur environnement.

Le recrutement alimentaire dans la famille des mélipones a, lui aussi, été très étudié (Lindauer 1956, Lindauer et Kerr 1960, Lindauer 1961, Esch *et al.* 1965, Nieh 1998a, Jarau *et al.* 2000, Hrncir *et al.* 2000). Au retour d'une source de nectar de bonne qualité, une ouvrière mélipone du genre *Trigona* recrute ses congénères par une danse d'excitation sur les rayons. Au cours de cette danse, elle émet des sons réguliers qui attirent les ouvrières vers la sortie du nid où elle les attend. Elle les guide ensuite, en essaim, au moyen de signaux phéromonaux déposés régulièrement au cours du trajet,

jusqu'à la source (Lindauer et Kerr 1960). Le mécanisme de recrutement est ici assez comparable au recrutement par piste des fourmis.

Le codage de la distance. Le recrutement alimentaire est encore un peu plus complexe chez les mélipones du genre *Melipona*. Au cours de sa danse d'excitation, l'ouvrière ne transmet apparemment pas d'information sur la direction de la source de nectar. En revanche, le signal sonore est ici clairement différencié. Sa durée augmente linéairement avec l'éloignement de la source (Esch *et al.* 1965, Nieh et Roubik 1998). A sa sortie du nid, la butineuse guide les suiveuses pendant quelques dizaines de mètres en direction des fleurs (Esch *et al.* 1965), et ceci sans marquage phéromonale apparent (Nieh et Roubik 1995, Nieh *et al.* 1999, Jarau *et al.* 2000). La communication sur la position d'une source est ici découplée : la transmission d'information sur la distance a lieu à l'intérieur du nid, tandis que la communication sur la direction s'effectue en vol à l'extérieur du nid. En conséquence, plusieurs auteurs (von Frisch 1967a, Barth 1985, Dyer et Seeley 1989) s'accordent sur une hypothèse concernant l'évolution du recrutement : au cours de l'évolution, le vol de guidage directionnel se serait raccourci jusqu'à aboutir à un simulacre de vol à l'intérieur du nid. Karl von Frisch parle d'*intention de mouvement* et de *tentatives répétées d'envol* (1967, p.324). Plusieurs arguments confortent cette hypothèse. Au cours de sa danse frétilante, l'abeille domestique émet des sons au moyen des ses ailes actionnées par les muscles impliqués dans le vol. De plus, ces sons ont une fréquence qui correspond à la fréquence de battement des ailes lors du vol.

Les danses directionnelles vraies. La danse directionnelle complète est un comportement peu répandu. Près de 3 500 espèces d'apoïdes ont été décrites, mais à l'heure actuelle, seules quatre espèces, toutes issues du genre *Apis*, présentent ce comportement (Barth 1985). C'est Martin Lindauer (1967) qui a identifié le premier les danses chez trois espèces d'abeilles

que l'on retrouve au Sri Lanka. Ses travaux l'ont conduit à proposer une progression dans la complexité du langage dansé qui correspond à la phylogénie du genre *Apis*. Il a ainsi décrit une danse frétilante chez l'abeille naine *Apis florea* (7 mm de longueur, en moyenne 5 000 individus par colonie, originaire du sud-est asiatique) qui construit un seul rayon à ciel ouvert, supporté par une branche. La danse se déroule sur la plate-forme horizontale aménagée au sommet du rayon : la direction des fleurs est indiquée directement par l'axe de la course frétilante (Lindauer 1956). L'abeille géante *Apis dorsata* (17-19 mm de longueur, en moyenne 20 000 individus par colonie, originaire du sud-est asiatique) construit elle aussi des nids à ciel ouvert dans les arbres ou suspendus aux parois des falaises. Sa danse est plus élaborée que chez *Apis florea*, puisqu'elle a lieu sur les rayons verticaux et que la direction de la source est codée par rapport à la verticale (Lindauer 1956, Michener 1974). Enfin, une espèce d'abeilles morphologiquement très proche de l'abeille domestique, *Apis cerana* (10-11 mm de longueur, en moyenne 7 000 individus par colonie, originaire de l'Inde et de l'est asiatique) construit des nids à rayons parallèles dans des cavités. La structure de sa danse est assez proche de celle d'*Apis mellifera* (Lindauer 1956).

Ces résultats ont conduit plusieurs auteurs (Lindauer 1957, 1961, Dyer 1991) à proposer un scénario évolutif du codage de la direction chez les abeilles. Ce codage semble avoir évolué progressivement d'une indication directe sur une surface horizontale pour *Apis florea* (qui est l'abeille la plus proche de l'abeille ancestrale, parmi les quatre espèces décrites ici) vers un codage abstrait sur une surface verticale. Secondairement, la danse à la lumière a évolué vers une danse à l'obscurité. La perception du signal par les suiveuses a changé. Les abeilles qui dansent à la lumière présentent des postures qui facilitent la transmission d'informations visuelles, tandis que celles qui dansent dans l'obscurité de la ruche ont tendance à émettre des sons durant leur course frétilante.

Les dialectes. Le codage de la distance présente des différences importantes au sein du groupe *Apis*. Non seulement ce codage varie en fonction de l'espèce, mais aussi de la race géographique (Lindauer 1956, Boch 1957, Punchedewa *et al.* 1985). Les droites établissant le rapport entre la durée de la course frétilante et la distance n'ont pas toutes la même pente (Fig. 1.6a). On parle alors de dialectes pour décrire ces différences. Quelles sont les raisons de ces différences? Une première réponse serait qu'il n'y a pas de raison particulière à rechercher. Le langage dansé, comme tout langage, serait fondé sur des conventions arbitraires partagées par un groupe d'individus. Ces conventions seraient sélectivement neutres et auraient dérivé en fonction des populations ou des espèces (de manière similaire à celle du langage humain dont on pense qu'il aurait évolué à partir d'une langue commune, l'indo-européen, par le simple fait de l'isolement des différentes populations). Cette explication est assez peu convaincante. Sans pour autant tomber dans les excès du pan-sélectionnisme, la danse devrait être soumise à une très forte pression de sélection. En effet, le recrutement directionnel est un mécanisme permettant d'accroître fortement l'efficacité du butinage et à long terme de la valeur sélective (*fitness*) de la colonie (Sherman et Visscher 2002). Et comme nous le verrons dans la suite de ce manuscrit, de petites modifications de ses propriétés peuvent avoir des répercussions non-linéaires sur l'efficacité collective. Enfin, le langage dansé est soumis à un bruit important : le codage par la danseuse et le décodage par la suiveuse de la distance est sujet à l'erreur. Une pente plus forte devrait permettre une communication plus précise de la distance. Ainsi, la danse devrait évoluer vers la pente la plus importante possible.

Plusieurs hypothèses ont été formulées pour expliquer l'existence de ces dialectes (von Frisch 1967a, Dyer et Gould 1981, Gould 1982). Ainsi, pour Karl von Frisch (1967a), la pente de la fonction de codage de la distance ne pourrait varier que dans une gamme étroite et aurait évolué suivant deux

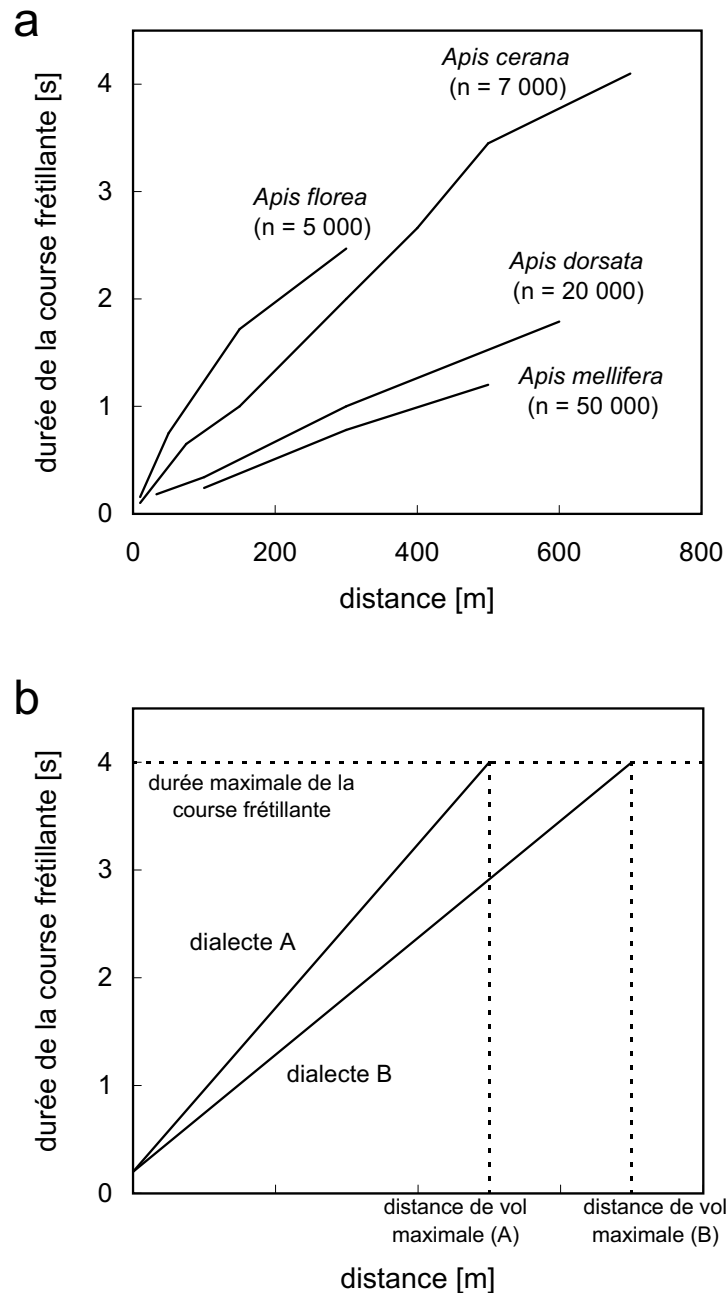


FIG. 1.6 – Les dialectes dans le langage dansé. **[a]** Codage de la distance pour quatre espèces d'abeilles (adapté d'après Gould et Gould 1988). Entre parenthèse, le nombre moyen d'individus dans une colonie de l'espèce considérée (Winston 1987). **[b]** Illustration des hypothèses formulées par von Frisch (1967) sur la fonction de ces différences (adapté d'après Dyer 2002). Plus la pente du codage est importante, plus la communication est précise. Mais cette pente ne pourrait varier que dans une étroite gamme de valeurs. Chaque espèce a une aire de butinage restreinte. Et la course frétilante aurait une durée "efficace" limitée au delà de laquelle elle ne pourrait plus être suivie.

influences principales qui sont résumées sur la figure 1.6b. D'une part, il fait l'hypothèse que la durée de course frétilante ne pourrait pas dépasser une valeur maximale, au delà de laquelle les suiveuses ne pourraient plus suivre efficacement la danseuse, et perdraient contact avec elle. D'autre part, suivant son espèce ou sa race géographique, une butineuse possède une aire de butinage limitée (cf. section 1.3.3, page 71 pour l'aire de butinage d'*Apis mellifera*). La danse devrait s'ajuster à la fois à la durée de la course frétilante efficace maximale et à la distance de vol maximale des abeilles de l'espèce considérée. La pente de la fonction de codage et l'étendue de l'aire de butinage d'une espèce devraient être inversement corrélées.

Ce raisonnement conduit à différentes prédictions. Par exemple, le dialecte des populations pour lesquelles la distance de vol est limitée (en raison de la taille des butineuses, ou de facteurs écologiques) devrait évoluer vers une pente plus importante. Quelques travaux (Visscher et Seeley 1982, Punchihewa *et al.* 1985, Dyer et Seeley 1991, Dyer 2002) ont considérablement remis en question l'hypothèse de von Frisch. Premièrement, au cours des expérimentations décrites, la durée maximale des courses frétilantes observées n'était pas constante, autour de 30 s pour *A. florea* et *A. dorsata*, et trois fois moins pour *A. cerana* ou *A. mellifera*. Ce résultat contredit l'hypothèse d'une durée efficace maximale universelle pour la course frétilante. Deuxièmement, les distances maximales de butinage variaient bien, mais pas dans les proportions prédites : 2 km pour *Apis cerana*, 11 km pour *Apis florea*, et 12 km pour *Apis dorsata*, alors que selon l'hypothèse de von Frisch (et même en tenant compte des différences de durées maximales de course frétilante) on se serait attendu par exemple à une distance de butinage maximale plus courte pour *A. florea* que pour *A. cerana*.

D'autre part, des résultats récents éclairent peut-être d'un jour nouveau le débat sur les dialectes. Comme nous l'avons vu précédemment (section 1.2.2, page 33), les travaux sur l'estimation de distance chez l'abeille

(Srinivasan *et al.* 2000, Esch *et al.* 2001) montrent que celle-ci ne communique pas réellement la distance qu'elle a parcouru, mais transmet plutôt à ses congénères une information sur le flux optique qu'elle a perçu lors de son vol. Dans un environnement plus complexe, Esch *et al.* (2001) rapportent des pentes de fonction de codage de la "distance" plus grande. Il est donc tout à fait possible que tout ou partie des différences de dialectes soient dues à des différences d'habitat. Il est d'ailleurs intéressant de noter que Fred Dyer et Thom Seeley (1991) avaient eu l'intuition de cette hypothèse du repère optique (mais l'avaient formulé incomplètement) quand ils remarquaient des différences de dialectes entre des abeilles de même espèce mais butinant dans des paysages très contrastés.

Enfin, à la fin du chapitre qu'ils consacrent à l'évolution de la danse dans leur ouvrage de vulgarisation sur l'abeille, Gould et Gould (1988) font une remarque générale sur les dialectes sans s'étendre outre mesure sur le sujet. La pente de la fonction de codage de la distance semble être corrélée à la taille de la colonie. Ce point illustré par la figure 1.6a avec le nombre moyen d'individus par colonie pour chaque espèce d'abeilles. Cette remarque non détaillée sur les dialectes n'est pas formulée par les autres auteurs qui ont travaillé sur le sujet. Elle pourrait être cependant extrêmement importante. En effet, les systèmes collectifs sont très sensibles au nombre d'agents en interaction (Camazine *et al.* 2001). Nous reviendrons plus précisément sur l'importance de la taille du groupe dans la suite du manuscrit, quand nous commenterons certains résultats de cette thèse (chap. 4, section 4.4, page 213).

Un cas particulier : la danse lors de l'essaimage

Au moment de l'essaimage, une partie de la colonie commence par se déplacer à une dizaine de mètres de la ruche et s'assemble sur une branche d'arbre. Des éclaireuses effectuent alors des vols de reconnaissance parfois à plus de 10 km de leur ancien nid. Ces éclaireuses représentent 5 % de la population de

l'essaim. Il s'agit des abeilles les plus âgées qui ont déjà butiné et connaissent le territoire s'étendant autour de l'ancien nid (Lindauer 1961, Seeley 1985, Seeley et Buhrman 1999). De retour à l'essaim, des éclaireuses recrutent pour ce nouveau site au moyen d'une danse en huit exécutée à la surface de l'essaim. Le codage de la position du site d'essaimage est identique à celui de la danse de recrutement alimentaire précédemment décrite. Certains sites sont annoncés par une danse longuement répétée, et d'autres par une danse moins active. La fréquence de la danse pour les sites non retenus diminue car les éclaireuses cessent de danser ou bien dansent pour un nouveau site. Les éclaireuses arrivent à un consensus sur l'emplacement du nouveau nid, au bout de plusieurs jours parfois. Après avoir choisi l'emplacement du nouveau nid, elles donnent le signal du départ, et l'essaim s'envole.

Absence de comparaison directe des sites. Des processus de choix sont proposés dans la littérature, comme par exemple la stratégie additive pondérée (*weighted additive strategy*) : confronté à un choix entre différentes situations, l'animal attribue une note aux différentes caractéristiques de chaque situation, somme ces notes avec un coefficient de pondération adapté et enfin choisit l'option qui a la valeur la plus élevée (Payne et Bettman 1993). Il s'agit d'une tâche déjà extrêmement complexe pour un être humain. Faire l'hypothèse d'une telle stratégie pour un insecte est assez peu parcimonieux. A supposer que l'éclaireuse visite plusieurs sites, leur comparaison supposerait des capacités cognitives trop étendues pour l'abeille. De plus, la proportion d'éclaireuses qui visitent plus d'un site ne représente que 6 à 9 % de l'ensemble des éclaireuses (Camazine *et al.* 1999). Le mécanisme de choix du site d'essaimage ne repose donc pas sur une comparaison directe par les abeilles (Visscher et Camazine 1999).

Décision collective. Il n'est pas nécessaire que les éclaireuses aient comparé tous les sites pour qu'une décision collective puisse être prise. Plu-

sieurs études théoriques (Britton *et al.* 2002, Myerscough 2002) ont montré qu'un consensus pouvait émerger de manière auto-organisée (Camazine *et al.* 2001) à partir des interactions entre les abeilles de l'essaim et en s'appuyant sur quelques règles simples observées expérimentalement : (i) les danseuses cessent progressivement de danser pour un site, et (ii) elle peuvent éventuellement se mettre à danser pour un autre site (Camazine *et al.* 1999, Seley et Buhrman 1999, 2001, Visscher et Camazine 1999).

La danse est-elle un langage ?

Les abeilles sont capables de conserver en mémoire des relations de position et de distance. Elles peuvent communiquer plusieurs informations sur un objet éloigné en les symbolisant. Ces symboles peuvent être interprétés par les autres abeilles. Pour décrire cette communication unique dans le règne animal, Karl von Frisch a utilisé à de nombreuses reprises le mot de *langage* (*die Sprache der Bienen*). De même, pour décrire les variations dans le codage de la distance entre les populations, il utilise le terme de *dialecte*. Cependant, ne souhaitant pas polémiquer sur l'existence d'un langage abstrait chez un animal, il a pris la précaution de préciser qu'il utilisait ces termes de manière métaphorique. Cette question a cependant son intérêt, ne serait-ce que parce qu'elle a contribué à rendre très célèbre le comportement de recrutement alimentaire chez l'abeille (Wenner et Wells 1990).

A ce sujet le point de vue d'un linguiste est intéressant. Émile Benveniste s'est lui aussi interrogé sur la danse comme langage (1974, p. 57-62). Il reconnaît que l'on trouve chez l'abeille "*les conditions mêmes sans lesquelles aucun langage n'est possible, la capacité de formuler et d'interpréter un signe qui renvoie à une certaine réalité, la mémoire de l'expérience et l'aptitude à la décomposer*". Il y voit plusieurs points de ressemblance avec le langage humain. En effet la danse repose sur un "*symbolisme véritable bien que rudimentaire, par lequel des données objectives sont transposées en gestes formalisés, comportant des éléments variables et de signification constante. En outre, la*

situation et la fonction sont celles d'un langage, en ce sens que le système est valable à l'intérieur d'une communauté donnée et que chaque membre de cette communauté est apte à l'employer ou à le comprendre dans les mêmes termes". Mais Benveniste perçoit néanmoins une différence majeure avec le langage humain. *"Le message des abeilles n'appelle aucune réponse de l'entourage, sinon une certaine conduite, qui n'est pas une réponse. Cela signifie que les abeilles ne connaissent pas le dialogue".* En ce sens, pour cet auteur, l'abeille est bien capable de communication, mais sa danse ne constitue pas pour autant un langage véritable. J'ajouterai que les abeilles transmettent une information mais ne nomment pas les choses, et elles ne forment pas de concept, or les concepts sont intimement liés au langage (Russell 1905). Mais cette question nous éloigne un peu trop du sujet de cette thèse.

1.2.3 Les autres danses

La danse tremblante : un mécanisme régulateur

Un autre type de danse avait été signalé par Lindauer (1948) et von Frisch (1967a). Ils suspectaient qu'elle jouait un rôle dans la communication, rôle qu'ils n'ont pas réussi à établir. Ce n'est que récemment que cette danse a été décrite précisément et interprétée (Seeley 1992). Certaines butineuses effectuent des mouvements vibratoires, des mouvements de rotation et de translation : la danse tremblante. Tout en effectuant une translation à travers le cadre de cire, elle secoue son corps d'avant en arrière, et à droite et à gauche en changeant constamment de direction. Les mouvements vibratoires ont une fréquence de 10 à 15 Hz et une durée moyenne de 27 minutes. La danse tremblante diffère de la danse frétillante de recrutement alimentaire par plusieurs points : lors de cette dernière, l'abdomen de l'abeille oscille autour d'un axe situé devant sa tête. Au contraire la danse tremblante ne possède pas de point de pivot. Elle n'est pas rythmique et est interrompue par des temps de repos durant lesquels elle change de direction. Cette danse semble avoir deux effets : un effet activateur sur les déchargeuses, et un effet

inhibiteur sur les butineuses et les danseuses.

Effet activateur. En cas de miellée abondante, la colonie mobilise les butineuses pour exploiter des nouvelles sources de nourriture. Si les butineuses reviennent à la ruche, chargées de nectar de bonne qualité et ne trouvent pas de déchargeuses, elles commencent une danse tremblante pour stimuler les ouvrières à décharger le nectar (Seeley *et al.* 1996). Ainsi, la cause principale de cette danse serait le déséquilibre entre la quantité de nectar qui arrive à la ruche et les capacités de réception de la colonie. La butineuse perçoit ce déséquilibre en fonction du temps qu'elle passe à chercher une déchargeuse (Seeley 1992). On sait que la probabilité d'effectuer cette danse varie en fonction de la lignée paternelle des ouvrières (Arnold *et al.* 2002). On peut faire l'hypothèse que suivant leur fratrie les abeilles ont des seuils de réponse différents au délai d'attente avant déchargement. Les abeilles qui ont le seuil le plus bas commenceraient une danse tremblante (Seeley 1995).

L'étude de la distribution spatiale de la danse montre que cette dernière stimule les abeilles situées en dehors de la zone préservée pour charger et décharger le nectar. En fait, il est important que les abeilles, qui ne sont impliquées ni dans la collecte de nectar ni dans la réception sachent qu'il y a un besoin en déchargeuses. En réponse à la danse tremblante, plusieurs abeilles deviennent déchargeuses. Le nombre d'abeilles engagées dans la réception du nectar avant et après la période intense de danse, passe de 17 % de la population à 30 - 50 % (Seeley *et al.* 1996). A long terme, l'une des conséquences de la danse est le changement de la répartition de l'âge des déchargeuses. Quand le flux de nectar est faible, les déchargeuses sont en moyenne plus âgées que lorsque le flux est important. Quand la colonie mobilise les abeilles âgées pour la collecte du nectar, les catégories d'âges les plus jeunes sont recrutées pour la réception du nectar (Seeley *et al.* 1996).

Effet inhibiteur. Parallèlement à l'effet excitateur sur le recrutement des déchargeuses, la danse tremblante paraît agir comme un rétro-contrôle négatif qui inhibe la danse frétilante. Au cours de leur danse, les butineuses émettent des sons semblables aux signaux d'arrêt (*stop signal*) des abeilles suiveuses des danses en rond et en huit (Nieh 1993). La danse tremblante interviendrait en cas de déséquilibre dans le ratio déchargeuses/butineuses. Elle aurait pour effet d'inhiber les danses de recrutement (Kirchner 1993b), et à terme de diminuer le nombre de butineuses incitées à collecter du nectar, qui de toute façon, ne pourra pas être réceptionné à la colonie de manière optimale.

Cependant, une étude récente sur des colonies d'abeilles butinant sur des sources naturelles a montré que près de la moitié des danses tremblantes n'étaient pas liées à un trop long délai avant déchargement (Biesmeijer 2003). Koos Biesmeijer s'étonne de ce résultat qui va à l'encontre de ce que l'on connaissait de cette danse, et il suggère que d'autres facteurs, probablement relatifs à la source de nectar, inciteraient les butineuses à effectuer ce type de danse. La qualité du nectar ne serait toutefois pas en cause puisque dans plus de 75 % des cas, ces danses tremblantes étaient effectuées par des butineuses exploitant des sources de très bonne profitabilité. Une autre étude publiée au même moment vient compléter ces observations. Corinna Thom (2003) a montré que la danse tremblante n'est pas toujours la conséquence d'un long délai avant déchargement. Comme l'avait suggéré Lindauer (1948), l'encombrement à la source devrait aussi jouer un rôle essentiel. Cependant, ces deux effets sont difficiles à démêler : s'il y a beaucoup de butineuses à la source, il y aura aussi quelques instants plus tard beaucoup de butineuses de retour au nid et donc un risque de saturation des déchargeuses. Afin de pouvoir séparer l'effet "encombrement à la source" de l'effet "saturation des déchargeuses", Corinna Thom a joué sur la taille de la source, ce qui lui a permis de maintenir constant le nombre de butineuses et le ratio déchargeuses/butineuses.

Quand l'encombrement à la source augmente, la probabilité d'effectuer une danse tremblante augmente aussi : cette danse limiterait le recrutement pour une source déjà saturée.

Remarquons toutefois que cette explication n'est pas pleinement satisfaisante dans un contexte d'exploitation de sources multiples. Comment en effet justifier un retro-contrôle négatif qui agit globalement sur toutes les butineuses de la colonie, alors qu'une seule source est limitante. On pourrait même s'attendre à une stratégie de recrutement inverse : puisqu'un patch est saturé en butineuses, il faudrait que l'effort de butinage de la colonie soit redistribué vers d'autres sources, et donc que les danses en huit pour ces sources alternatives ne soient pas inhibées.

Les autres signaux vibratoires

La danse frétilante et la danse tremblante ne sont pas les seuls signaux vibratoires utilisés par les abeilles. Il existe en effet toute une variété d'autres signaux vibratoires qui servent à stimuler d'autres activités telles que le toilettage, le comportement de cour, la trophallaxie, la ventilation, l'operculation des cellules, la construction des rayons de cire et le nourrissage du couvain (Schneider et Mac Nally 1991, Nieh 1998b). Un de ces signaux annexes, le *shaking signal*, intervient dans le butinage.

Shaking signal. Les abeilles peuvent stimuler leurs congénères à l'aide d'un signal très court appelé danse vibrante ou *shaking signal* (Allen 1959b, Gahl 1975, Schneider *et al.* 1986, Nieh 1998b). La butineuse se redresse et agrippe les abeilles qui passent à sa portée au moyen de ses pattes prothoraciques et mésothoraciques. Ses pattes métathoraciques adhèrent fermement aux rayons de cire. Elle agite alors vigoureusement sa congénère en effectuant des mouvements dorso-ventraux d'une façon vigoureuse et rythmique. Le signal vibratoire dure à peine plus d'une seconde avec une fréquence de 20 Hz. Cette danse peut se produire des centaines de fois par heure. Elle est

exécutée surtout dans la partie du cadre où sont effectuées la plupart des danses frétilantes.

Ces signaux sont exécutés pour moduler le butinage journalier et saisonnier suivant les fluctuations à court et à long terme de la disponibilité en nourriture. La reprise de l'activité de butinage après une période de pénurie alimentaire déclenche les signaux vibratoires. Ainsi, ces signaux augmentent pendant le printemps et l'été et diminuent à l'automne (Allen 1959b,a, Schneider *et al.* 1986). Le niveau des signaux vibratoires augmente le matin avant le début de l'activité de butinage et l'après-midi après l'arrêt du butinage. Le matin, il semble que les mouvements vibratoires servent à activer les butineuses. En effet, les abeilles produisent la majorité des signaux tôt le matin juste avant le pic d'activité de la danse frétilante (Fletcher 1975, Schneider *et al.* 1986, Nieh 1998b). L'après-midi, les mouvements vibratoires permettent aux abeilles de préparer la fin de l'activité de butinage et de se réorganiser pour décharger et emmagasiner la nourriture. En moyenne 83 % des abeilles qui produisent des signaux vibratoires sont des butineuses. Les abeilles répondent à cette stimulation en changeant leur direction de déplacement et en se dirigeant vers la sortie de la ruche (Nieh 1998b).

Effet des signaux vibratoires sur la reine. Les signaux vibratoires jouent un rôle important dans la régulation du comportement de la reine durant la période d'essaimage. Cette communication vibratoire est surtout faite par des ouvrières âgées qui sont normalement assez peu impliquées dans les tâches de soins à la reine (Painter-Kurt et Schneider 1998). Les signaux vibratoires diminuent l'activité de ponte et le poids de cette dernière, ce qui facilitera son vol (Schneider 1991). D'autre part, ces signaux contrôlent l'émergence de la nouvelle reine, les interactions agressives entre reines, et la fécondation. Certains signaux servent aussi à coordonner l'envol de l'essaim. La reine commence à en recevoir deux à trois semaines avant l'essaimage (Schneider 1991) pour la préparer à quitter la ruche au moment opportun.

Il semble que la reine ait un seuil élevé de réponse à ces stimulations. En effet, (Allen 1959b) rapporte que la reine reçoit en moyenne 250 signaux par heure. Ce niveau de répétition des signaux pourrait être expliqué par le besoin d'informations précises, afin d'éviter un départ prématuré ou retardé qui pourrait être fatal pour la colonie essaimante.

1.2.4 Les interactions trophallactiques

La plupart des études sur la communication par les danses a montré que les informations transmises dans la ruche concernent presque exclusivement des sources hautement profitables (Seeley et Visscher 1988, Seeley et Towne 1992, Seeley 1995). Cependant certaines fleurs, qui produisent du nectar en quantité faible et variable (Núñez 1977), peuvent constituer malgré tout des ressources de nourriture non négligeables. Même si la profitabilité de ces sources n'est pas suffisante pour justifier un recrutement important par la danse en huit, la colonie devrait néanmoins tirer avantage d'une transmission d'informations sur l'évolution de la qualité et de l'abondance de ces sources. Ainsi plusieurs auteurs ont eu l'intuition d'une communication sociale non-dansée pour des sources de nourriture de qualité intermédiaire, sans pour autant en démontrer les mécanismes (von Frisch 1923, 1967a, Núñez 1970). Ainsi Ribbands (1955) formulait clairement l'hypothèse que les trophallaxies pourraient être un moyen de communication entre les abeilles.

La trophallaxie est un échange direct de nourriture de "bouche à bouche" entre ouvrières, ou entre une ouvrière et la reine (Park 1923, Rösch 1925, Nixon et Ribbands 1952). L'abeille "receveuse" sollicite par contacts antennaires et en explorant les pièces buccales de l'abeille "donneuse" au moyen de son proboscis (*begging contact*). L'ouvrière "donneuse" écarte alors les mandibules et régurgite une partie du nectar contenu dans son jabot. Comme chez tous les insectes sociaux, ces interactions trophallactiques sont extrêmement fréquentes au sein de la colonie et sont l'occasion d'un très grand brassage

de substances (nourriture, phéromones, etc.) entre les abeilles. Seulement quelques heures après avoir nourri une ouvrière avec du miel marqué par un élément radioactif, la majorité des membres de la colonie porte la trace de ce marquage (Nixon et Ribbands 1952). Certaines observations laissent à penser que la trophallaxie ne joue pas seulement un rôle de transfert d'aliment mais également un rôle dans la communication sociale. Ainsi les échanges de nectar ont fréquemment lieu entre abeilles présentant le même niveau de remplissage du jabot, et d'ailleurs très peu de nourriture est transmise au cours d'une trophallaxie (Free 1957, Korts et Velthuis 1982).

Une forme de communication sociale non dansée. Une série d'articles théoriques ou expérimentaux ont montré le rôle essentiel de ces trophallaxies dans la communication et la coordination entre les ouvrières. L'existence d'une telle communication a été décrite à différents niveaux.

Premièrement, ces interactions trophallactiques permettent à des butineuses encore inactives et en attente d'informations sur une source de nourriture potentielle de goûter le nectar ramené par une abeille ayant butiné (Michelsen *et al.* 1986). Même en l'absence de danse, l'échange de nectar incite les butineuses inactives à reprendre leur activité de butinage (von Frisch 1923). Ces trophallaxies constituent un élément clé du recrutement alimentaire. Quelque soit l'intensité de la danse, les suiveuses qui n'ont pas pu effectuer de courtes trophallaxies avec la butineuse ne sont pas motivées à chercher la source indiquée par une danseuse Michelsen *et al.* (1992). C'est pourquoi, les danses sont fréquemment interrompues par de multiples trophallaxies avec les suiveuses (Visscher et Seeley 1982). Les suiveuses peuvent évaluer par elles mêmes la concentration en sucre du nectar. En outre, les ouvrières ont une mémoire olfactive très développée et les odeurs jouent un rôle essentiel dans leur orientation vers les fleurs (Wenner et Wells 1990, Menzel *et al.* 1993). Ainsi, au cours des trophallaxies, les suiveuses peuvent percevoir les odeurs florales dont le nectar est saturé ou qui sont véhiculées

sur la cuticule cireuse de la butineuse (von Frisch 1967a).

Deuxièmement, le nombre d'interactions entre les abeilles est fortement corrélé à la qualité de la source. Ainsi le nombre de contacts, que ce soit les interactions d'offre (*offering contact*) ou de demande de nectar (*begging contact*) augmentent fortement quand la profitabilité (flux de nectar, concentration en sucre) de la source augmente (Farina 1996, De Marco et Farina 2001). La trophallaxie est donc modulée avec la profitabilité de la source. Ces interactions entre butineuses ne sont pas couplées avec la communication dansée (De Marco et Farina 2001), mais sont bien corrélées avec une augmentation du nombre de butineuses arrivant sur la source (Fernández *et al.* 2003). Il semble donc s'agir d'un système de communication sociale, et cette communication permet un recrutement alimentaire indépendant de la communication phéromonale ou vibratoire.

Troisièmement, cette communication permet d'améliorer la coordination entre les ouvrières. Tout d'abord, les interactions trophallactiques sont l'occasion pour les butineuses d'estimer le flux de nectar à la ruche et la capacité de réception de la colonie (Seeley et Tovey 1994, Farina 1996, 2000, Hart et Ratnieks 2001). En effet, les butineuses ne stockent pas le nectar elles-mêmes dans les rayons, mais le transmettent par trophallaxie à un groupe d'abeilles spécialisées dans cette tâche, les déchargeuses ou *food-storer* (Seeley 1982, 1987). Il devrait exister un ratio optimum de déchargeuses par rapport au nombre de butineuses (Anderson et Ratnieks 1999a, Ratnieks et Anderson 1999b). S'il y a trop peu de déchargeuses, les butineuses doivent attendre longtemps avant d'être déchargées et de pouvoir retourner sur la source de nectar. Au contraire, s'il y en a trop, les déchargeuses ne sont pas utilisées de manière optimale. Il devient donc important pour les ouvrières de communiquer pour ajuster les activités de butinage aux capacités de déchargement de la colonie. A chaque retour à la ruche, une butineuse ne peut pas faire un état des lieux des besoins de la colonie. En revanche, elle dispose d'un bon esti-

mateur de la capacité de déchargement de la colonie : le délai d'attente avant de trouver une déchargeuse acceptant une trophallaxie et la fréquence des interactions trophallactiques. S'il n'y a pas assez de déchargeuses, le temps moyen que met une butineuse pour trouver une déchargeuse augmente. La trophallaxie permet donc une communication indirecte entre les ouvrières pour assurer un butinage efficace (Hart et Ratnieks 2001). De manière similaire, les trophallaxies entre abeilles nourrisseuses (ou *nurses*, qui s'occupent du couvain) et les butineuses permettraient à ces dernières d'estimer l'état des réserves en pollen de la colonie (Camazine *et al.* 1998).

1.3 Le butinage

Les besoins en nourriture de la colonie sont très importants. L'activité de butinage doit permettre l'alimentation de plus de 30 000 ouvrières et de 9 000 larves en phase de nourrissage. Une larve d'ouvrière demande environ 140 mg de miel pour son développement (Winston 1987). Une butineuse en vol consomme 0,5 mg de miel par kilomètre, et on estime qu'elle parcourt jusqu'à 800 km au cours de sa vie (Gould et Gould 1988). L'hiver, les abeilles n'hibernent pas. Elles ont une activité réduite mais doivent quand même assurer le maintien d'une température constante au cœur de l'essaim, ce qui nécessite une dépense énergétique importante (pour donner un ordre de grandeur, une colonie produit une chaleur comparable à celle émise par une ampoule à incandescence de quarante watts, Gould et Gould 1988). Ainsi, une colonie de taille moyenne a besoin de stocker vingt-cinq kilogrammes de miel qui sera consommé pendant l'hiver alors que plus aucune ressource en nectar ou pollen ne sera disponible. Au total, les besoins annuels d'une colonie sont estimés à près de 80 kg de miel et 30 kg de pollen (Louveaux 1954, Seeley 1985, Winston 1987).

1.3.1 Les sources de nourriture

Winston (1987) propose une définition surprenante des abeilles. Il les définit comme des guêpes qui, au cours de leur histoire évolutive, ont abandonné la prédation en faveur de l’approvisionnement de leur nid en nectar et en pollen. En effet, la plupart des guêpes aculéates (*i.e.* munies d’un dard) capturent d’autres insectes ou araignées pour l’alimentation protéique de leur larves. On pense que l’abeille a évolué à partir d’une guêpe ancestrale, probablement un sphécide qui possède des pièces buccales capables d’absorber du nectar, et qui a commencé à récolter du pollen pour nourrir son couvain au lieu de tuer des proies (Michener 1974).

Ainsi, les butineuses assurent l’approvisionnement de la colonie en différentes ressources (alimentaires ou non). Tout d’abord elles récoltent des aliments sucrés (nectar et miellat) destinés à la consommation immédiate ou au stockage sous forme de miel, et du pollen, aliment riche en protéines destiné essentiellement à l’alimentation des larves. En outre, les butineuses approvisionnent la colonie en eau, indispensable à la thermorégulation de la colonie. Enfin, les abeilles récoltent la propolis (mélange de résine et de gomme prélevé sur les bourgeons de certains arbres et utilisé par les abeilles comme mastic pour assurer l’étanchéité de la ruche).

Le nectar

Le nectar est une solution nutritive sucrée produite par les plantes au niveau de glandes spécialisées, les nectaires. Il en existe deux types. Les nectaires floraux se trouvent dans les fleurs, souvent au fond de la corolle, à la base des pétales tandis que les nectaires extra-floraux sont situés sur les structures végétatives des plantes.

Les fleurs mellifères. Le nectar possède une haute valeur énergétique. Son rôle écologique est d’attirer les pollinisateurs à proximité des anthères et des pistils des fleurs, et de permettre ainsi la fécondation croisée. Envi-

ron 225 000 espèces de plantes à fleurs (Angiospermes) sont pollinisées par 200 000 espèces d'animaux (Buchmann et Nabhan 1996, Kearns *et al.* 1998) attirés par le nectar floral. A l'échelle mondiale, un tiers des plantes dépendrait d'une pollinisation par un agent biotique (Holsinger 1992). Les pollinisateurs sont majoritairement des insectes (Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères ou Coléoptères), même si marginalement, quelques cas de pollinisation par des vertébrés (oiseaux, chauve-souris, rongeurs, etc.) ont été identifiés. De 25 000 à 30 000 espèces végétales sont pollinisées par les apoïdes (Buchmann et Nabhan 1996) à travers le monde. En Europe, 28 familles de plantes sauvages (Corbet *et al.* 1991) et 50 familles de plantes cultivées (Williams 1996) possèdent des espèces dépendantes de la pollinisation par les apoïdes. Cela correspondrait à plus de 80 % des espèces d'Angiospermes.

Les relations qui s'établissent entre les insectes pollinisateurs et les plantes mellifères constituent un système complexe dont dépend directement ou indirectement le succès reproducteur des deux partenaires. De nombreux travaux se sont intéressés à ces relations, chez l'abeille et chez les apoïdes en général. Les phénomènes de co-évolution ont été particulièrement étudiés, entre la physiologie, la morphologie ou le comportement de butinage des insectes d'une part (Macior 1971, Levin 1978, Herrera 1990, Cruden *et al.* 1983), et la couleur, la production de nectar, les signaux olfactifs des plantes d'autres part (Harborne 1982, Kaufeld et Sorensen 1971, Baker et Baker 1975, Bergström 1978).

Le nectar extra-floral. Si la production de nectar floral a pour but d'attirer les pollinisateurs sur les fleurs, certains auteurs se sont interrogés sur l'intérêt des nectaires extra-floraux (voir la revue par Elias 1983). En effet, de nombreuses familles de plantes (y compris des plantes sans fleur ou à reproduction anémophile) possèdent, sur leurs structures végétatives (sur le pétiole ou au bord des feuilles, au niveau des entre-nœuds sur les tiges, etc.), des glandes à nectar tout à fait comparables aux nectaires floraux. Ces

nectaires ne contribuent pas à la pollinisation, mais puisqu'il constitue une ressource énergétique abondante, ce nectar extra-floral est aussi exploité par les abeilles (Maurizio 1975). Deux hypothèses ont été avancées pour expliquer la présence de ces sécrétions extra-florales. La première hypothèse est d'ordre écologique. Les nectaires extra-floraux assureraient la relation de bénéfice mutuel entre les plantes et certaines espèces d'insectes, principalement des fourmis (Crane 1975). Ces insectes trouveraient dans ces nectaires une source de nourriture, et en retour protégeraient la plante contre les herbivores.

L'autre hypothèse sur la présence de ces nectaires extra-floraux est d'ordre physiologique. Ces nectaires serviraient de "soupapes à sucre" pour les tissus âgés de la plante. Quand une structure est en croissance, ses besoins en sève sont importants, et quand elle arrive à maturité, ses besoins diminuent. Cependant la circulation de sève met un certain temps avant d'être redistribuée. Les nectaires permettraient alors l'évacuation de certains sucres qui ne peuvent être stockés dans les tissus et qui sont responsables d'une trop grande pression osmotique (Schnepf 1969). Cette hypothèse explique alors la répartition régulière de ces nectaires sur les tissus végétatifs. Comme nous l'avons évoqué plus haut, de nombreuses familles de plantes possèdent des nectaires extra-floraux, y compris des plantes sans fleur. Il est donc possible que ces nectaires soient apparus très tôt au niveau évolutif, puis que secondairement ils aient été utilisés au niveau des fleurs pour attirer les pollinisateurs.

Composition du nectar. Le nectar est essentiellement une source de sucre pour l'abeille. Des études à grande échelle sur plus de 900 espèces (Percival 1961, Baker et Baker 1982) ont relevé que les nectars floraux et extra-floraux contenaient principalement du glucose, du fructose et du saccharose en proportions très variables entre les espèces. On trouve aussi quelques oligosaccharides, majoritairement du maltose, du melibiose et du mélozitose qui ont eux aussi une valeur nutritive pour l'abeille. La plupart des autres

sucres n'ont pas un goût sucré ni de valeur nutritionnelle pour les abeilles qui ne sont pas capables de les digérer (Winston 1987). Dans le cas des plantes pollinisées par les hyménoptères, la concentration en sucre des nectars varie de 5 % à 50 % m/m (Frey-Wyssling et Agthe 1950, Percival 1961, Crane 1975, Heinrich 1975a, 1979a, Baker et Baker 1982, Cruden *et al.* 1983). Certaines espèces sont cependant capables de produire un nectar de concentration pouvant aller jusqu'à 75 % (Fahn 1979). Notons toutefois qu'une telle concentration en sucre doit rendre difficile la collecte par les abeilles. Au delà d'une concentration de 60 %, les butineuses ont du mal à pomper le nectar devenu très visqueux. Les butineuses préfèrent des concentrations en sucre comprises entre 15 et 50 % (Waller 1972, Waddington et Kirchner 1992). Il est intéressant de noter que les concentrations en sucre et en acides aminés du nectar au niveau des nectaires sont supérieures aux concentrations mesurées dans le phloème (Frey-Wyssling et Agthe 1950, Fahn 1979, Durkee 1983). Ces mesures ont été effectuées au niveau des nectaires juste après la sécrétion. La concentration en sucre ne s'explique donc pas par un simple mécanisme d'évaporation, mais doit bien être considérée comme le résultat d'un mécanisme actif de la part des tissus glandulaires des nectaires.

Cependant, les nectars sont bien plus complexes qu'une simple solution d'eau sucrée. Une grande variété de protéines, de lipides et d'acides aminés, pouvant avoir une valeur nutritive (Inouye *et al.* 1980), ont été identifiés dans les nectars, mais toujours en faible quantité (Baker et Baker 1975, 1983). De plus les nectars ne contiennent pas que des substances nutritives intéressantes pour le pollinisateur. De nombreuses toxines (alcaloïdes, phénols, hydroquinones, etc.) sont aussi sécrétées par certaines plantes. Plusieurs auteurs (Baker et Baker 1983, Rhoades et Bergdahl 1981) expliquent leur présence comme une protection contre le vol du nectar (ou *nectar-robbing*) par des insectes ou vertébrés qui ne participeraient pas à la pollinisation. Cette hypothèse est satisfaisante quand la toxine agit sur des animaux peu

impliqués dans la pollinisation, comme certains coléoptères ou apoïdes ayant un proboscis trop court par rapport à la corolle et récoltant le nectar en sectionnant la base des pétales sans entrer en contact avec les anthères. Mais de nombreux travaux rapportent des problèmes de toxicité du nectar de plantes habituellement visitées par les abeilles. Ainsi les alcaloïdes présents dans le nectar de *Sophora microphylla* (Fabaceae) ou de *Senecio jacobaea* (Asteraceae) peuvent se révéler hautement toxiques pour les butineuses quand ils sont présents en grandes quantités (Clinch *et al.* 1972, Deinzer *et al.* 1977). De même le nectar de tilleul est parfois toxique pour les abeilles (Crane 1977, 1978). Madel (1977) précise qu'une fleur de tilleul peut produire suffisamment de toxines pour tuer un bourdon en quelques heures (cette étude porte sur quatre espèces de bourdons différentes). De manière surprenante, cette toxicité est due à un sucre, un monosaccharide : le mannose. Cependant peu d'hypothèses ont été formulées pour expliquer l'intérêt écologique de la présence de ces substances toxiques pour les apoïdes dans le nectar de plantes habituellement visitées par les abeilles.

Disponibilité du nectar. Le nectar n'est pas stocké dans les rayons de la ruche de manière continue. Les ouvrières doivent moduler leur activité de butinage en fonction de la disponibilité en nectar. En effet, en quelques jours, la situation peut basculer d'une absence complète de nectar à une miellée importante (Crane 1975). Même à l'échelle de la journée, la production de nectar est extrêmement variable. La sécrétion de nectar n'est pas la conséquence d'un processus passif de transpiration ou de filtration suite à la pression des faisceaux vasculaires. Au contraire, comme nous l'avons évoqué précédemment, il s'agit d'un processus actif de sécrétion par les nectaires (voir revue par Durkee 1983). Pour une plante donnée, le volume et la concentration du nectar varient considérablement en fonction de facteurs internes (âge et maturité de la plante, position de la fleur sur la plante) et de facteurs externes (heure du jour, température, vent, ensoleillement et humidité rela-

tive, type de sol, etc.). L'heure du jour est un critère déterminant. Il y a non seulement une différence drastique entre les sécrétions diurnes et nocturnes, mais aussi une grande variabilité au cours de la journée (Maurizio 1975). Pour la plupart des plantes butinées par les hyménoptères pollinisateurs, les auteurs décrivent une sécrétion de nectar optimale (volume et concentration en sucre maximale) pendant une période de cinq heures en moyenne, soit le matin soit en fin d'après-midi (Maurizio 1975, Corbet 1978, Corbet *et al.* 1979, Herrera 1990). Plus rarement certaines plantes présentent deux pics de sécrétion, un le matin et l'autre le soir. A la fin de la période de sécrétion, le nectar ne s'évapore pas. Il est ré-absorbé par la plante et ne peut plus être butiné par les ouvrières (Cruden *et al.* 1983).

Le miellat

Les abeilles exploitent une grande variété de miellats produits par les pucerons se nourrissant de sève de chêne, d'érable, de tilleul ou encore d'eucalyptus (Crane 1975). Les pucerons ou Aphidiens sont de petits homoptères suceurs de sève. La sève a une faible teneur en protéines et en acides aminés mais est relativement riche en sucre (Maurizio 1975). Pour obtenir une quantité suffisante de protéines, les pucerons doivent donc ingérer une grande quantité de sève. L'excès d'eau et de certains sucres traverse en grande partie directement le tube digestif et est éliminé sous la forme d'un liquide poisseux : le miellat. Si les conditions environnementales sont bonnes, le taux de fécondité des populations de pucerons est extrêmement élevé. Et à la belle saison, les feuilles des plantes qu'ils infestent peuvent être recouvertes de miellat. Bien que consommé par les abeilles, les fourmis et d'autres insectes, le miellat reste en quantité suffisante sur les feuilles pour y permettre le développement d'un champignon (la fumagine) et réduire considérablement l'activité photosynthétique de la feuille. Dans les forêts de conifères, le miellat de pucerons constitue même la première ressource en nourriture sucrée (Kloft *et al.* 1965). Si le miellat est dérivé de la sève véhiculée dans le

phloème comme le nectar, il en diffère sur plusieurs points. Tout d'abord il n'est pas sécrété activement par la plante, mais est excrété par les pucerons qui n'ont digéré que certains sucres. Le miellat possède donc une composition en sucre très différente de celle des nectars. De plus, il est fortement appauvri en protéines, acides aminés et sels minéraux. Il contient un grand nombre d'enzymes issues des glandes salivaires des pucerons et n'est pas sécrété à l'abri d'une structure protectrice comme la corolle des fleurs. Il s'évapore et se concentre rapidement, ce qui rend sa collecte difficile. Enfin, sa production ne suit pas les mêmes rythmes que la production de nectar. Elle est conditionnée par la pullulation des populations de pucerons.

Le pollen

Les plantes mellifères investissent beaucoup d'énergie dans la production de nectar sucré afin d'attirer les pollinisateurs. Les nectaires floraux sont souvent enfouis profondément au cœur de la fleur. Pour y accéder, la butineuse doit donc se poser sur la corolle de la fleur et étirer son proboscis jusqu'aux nectaires. Au cours du processus de récolte, le thorax et l'abdomen de la butineuse entrent en contact avec les étamines et sont saupoudrés de pollen. L'abeille véhicule alors de manière passive quelques grains de pollen adhérant par électricité statique à sa cuticule poilue (Corbet *et al.* 1982). Lors d'un cycle de butinage, les abeilles restent majoritairement fidèles à une variété florale. Ainsi, en passant de fleur en fleur, les butineuses contribuent à la fécondation croisée des plantes entomophiles.

Cependant, les abeilles ne font pas que récolter le nectar des fleurs. Elles consomment aussi le pollen qui leur sert d'aliment protéique pour l'élevage des larves. La qualité et la quantité de pollen produit peuvent énormément varier entre les plantes d'une même espèce. Certaines plantes produisent peu ou pas de nectar mais sont cependant très attractives pour les abeilles à cause de leur production abondante de pollen. Les abeilles comme les bourdons possèdent, sur leur troisième paire de pattes, des structures adaptées

au transport du pollen sous forme de pelotes (les corbeilles à pollen). Les grains de pollen amalgamés en pelotes avec des sécrétions mandibulaires ne permettent plus la pollinisation. Free (1993) formule une hypothèse sur la co-évolution entre les plantes entomophiles et les insectes pollinisateurs. Les plantes seraient confrontées à un problème quant à la quantité optimale de pollen à produire. Elles devraient en proposer suffisamment pour attirer les butineuses, mais suffisamment peu pour obliger ces dernières à visiter plusieurs fleurs pour remplir leurs corbeilles à pollen, et assurer ainsi la fécondation croisée.

L'eau

Au printemps et en été, une grande quantité d'eau est collectée quotidiennement par les butineuses qui, de retour à la ruche, effectuent les mêmes danses de recrutement que pour le nectar ou le pollen. Cette eau remplit essentiellement deux fonctions. Tout d'abord, si le nombre de larves à nourrir est très important, les abeilles chargées du soin au couvain doivent produire un grand volume de nourriture liquide, contenant donc une forte teneur en eau (von Frisch 1967a). D'autre part, l'eau joue un rôle essentiel dans la thermorégulation (Lindauer 1954). La température au centre de la ruche est maintenue constante autour de 36 °C, température nécessaire à un développement idéal du couvain. En cas de trop grande élévation de la température, les ouvrières répandent de l'eau sur les rayons et dans les cellules vides, et commencent à ventiler, ce qui fait baisser la température par évaporation.

1.3.2 Les butineuses

Toutes les abeilles d'une ruche ne sont pas impliquées dans des tâches de collecte de nourriture. La proportion de butineuses dépend de la saison et des besoins de la colonie. Seeley (1985) et Fewell et Winston (1996) estiment que seulement 3 à 10 % des ouvrières sont impliquées dans une tâche de butinage. En outre, les butineuses peuvent se spécialiser dans la collecte

d'un type de ressources. Il existe trois types de butineuses : les butineuses de nectar, celles de pollen, et celles, plus généralistes, qui récoltent ces deux types d'aliment (Free 1960, Fewell et Winston 1996). Le déterminisme de cette spécialisation est essentiellement génétique (Mackensen et Nye 1969, Robinson et Page 1989).

1.3.3 Portrait de la butineuse

Capacité de butinage. Une butineuse pèse 60 mg en moyenne et mesure de 10 à 12 mm de long. Sa vitesse de vol est de 8 m.s^{-1} le jabot vide et de 5 m.s^{-1} après avoir collecté du nectar (Kacelnick *et al.* 1986). Sa charge moyenne en nectar est de 40 mg, mais peut atteindre 70 mg (Ribbands 1953, Dade 1962), et elle peut ramener à la colonie des pelotes de 8 à 10 mg (Hodges 1952, Maurizio 1953). Au cours de sa vie, elle effectue une moyenne de 400 voyages entre la ruche et les sources de nourriture, ce qui représente une distance totale de plus de 800 km. Elle aura contribué à produire 7 g de miel, mais le nectar est parfois tellement dilué qu'il faut près de 75 voyages pour produire 1 g de miel. Le coût énergétique du butinage est assez élevé puisqu'une abeille en vol consomme 0,5 mg de miel par kilomètre² (Gould et Gould 1988) et, on estime que pour stocker un kilogramme de miel, la colonie doit en consommer huit autres (Crane 1975).

Des abeilles âgées. On reconnaît facilement une butineuse à l'usure importante du bord de ses ailes. En effet, le butinage est une activité dévolue aux abeilles les plus âgées (plus de vingt jours). Plusieurs hypothèses expliquent cela. Un premier niveau de réponses fait référence à la physiologie du vol. Associée avec le début du butinage, la masse corporelle (principalement de l'abdomen) des ouvrières diminue d'environ 40 %, et le taux de consommation d'oxygène augmente au niveau du thorax et des tissus glyco-

2. Si on s'intéresse uniquement au rendement énergétique du vol et que l'on fait abstraction des autres besoins de la colonie, cela revient à dire qu'à partir d'un kilogramme de miel, les butineuses pourraient parcourir deux millions de kilomètres.

gènes (Harrison 1986). L'effet de ces modifications physiologiques est d'augmenter la charge maximum par voyage, et de diminuer le coût énergétique du butinage. En effet, la collecte de nourriture est une activité très coûteuse. A la fin de leur vie, au bout d'une à trois semaines de butinage intensif, les butineuses ont les muscles alaires complètement atrophiés. Il semble que leur mort soit causée par une rupture des mécanismes enzymatiques qui métabolisent les hydrates de carbone en glycogènes. Lorsque les réserves accumulées dans les muscles du vol des jeunes ouvrières sont épuisées, les butineuses sont incapables de synthétiser de nouveaux glycogènes et meurent (Neukirch 1982).

Un autre niveau d'explication est lié à l'écologie du butinage. Le butinage est une activité risquée. La survie des butineuses est faible, indépendamment de l'épuisement musculaire. L'abeille en vol est soumise à la prédation, aux intempéries et peut se perdre au cours de son trajet (Visscher et Dukas 1997). On peut donc difficilement concevoir une stratégie de division du travail où les abeilles jeunes ou d'âge intermédiaires assureraient la tâche de collecte de nourriture.

Enfin, les sources de nourriture peuvent être très éloignées de la ruche et la butineuse doit pouvoir retrouver la colonie après un trajet de plusieurs kilomètres. Or l'orientation spatiale est une activité complexe et il faut du temps pour que l'abeille apprenne les repères visuels et olfactifs qui lui permettront de retrouver sa colonie (Gould et Gould 1988). Cet apprentissage se fait au cours des nombreux vols d'orientation que les ouvrières effectuent avant de devenir butineuse (cf. le paragraphe sur l'orientation, section 1.3.3, page 72).

Période de butinage

Une activité saisonnière. Le butinage n'a lieu que pendant la période de floraison, qui varie énormément en fonction de la région du globe où l'on se trouve. Il existe très peu d'endroits dans le monde où le nectar est sécrété

toute l'année. Même dans les régions subtropicales, il existe une période de faible production (Crane 1975). En région parisienne, la période de butinage s'étend essentiellement de mars à octobre, avec un pic d'activité en mai et juin. Les apiculteurs désignent les périodes de récolte de nectar sous le nom de miellée.

Activité à l'échelle de la journée. Les butineuses ne présentent pas une activité constante au cours de la journée. Elles sont plus actives le matin et en fin d'après-midi. La collecte de nectar peut débuter très tôt le matin, dès qu'il commence à faire jour, à condition que la température extérieure soit supérieure à 12 °C. En effet, d'une part, très peu de plantes produisent du nectar à des conditions de température inférieure (Crane 1975), et d'autre part, comme beaucoup d'insectes, les abeilles sont très sensibles au froid. (Winston 1987). Elles limitent également les sorties hors de la ruche pendant les périodes d'ensoleillement maximum, *i.e.* aux heures les plus chaudes de la journée. Ceci permet d'éviter l'augmentation non contrôlée de leur température corporelle (Heinrich 1979b, Stone *et al.* 1988, Herrera 1990). Selon ces auteurs, la masse corporelle est un facteur déterminant de la thermorégulation chez les insectes. Les insectes les plus gros, c'est à dire ceux présentant un rapport surface sur volume le plus faible sont les plus sujets à un réchauffement rapide. Les gros insectes pollinisateurs comme les bourdons ou les abeilles domestiques présenteraient une activité réduite aux heures les plus chaudes alors que des insectes ayant un rapport surface sur volume plus important (comme c'est le cas chez certaines espèces de papillons) seraient moins sensibles aux températures extrêmes.

Selon Herrera (1990), cette sensibilité à la chaleur de la part des hyménoptères pollinisateurs pourrait expliquer la faible sécrétion de nectar par les plantes aux heures les plus chaudes de la journée. En effet, comme nous l'avons évoqué précédemment (section 1.3.1, page 64), le nectar n'est sécrété que quelques heures par jour. Très souvent le pic de production de nectar est

relevé le matin ou en fin de journée. Selon Cruden *et al.* (1983), il s'agirait ici de cas de co-évolution entre les plantes entomophiles et les hyménoptères pollinisateurs. Cette explication est séduisante mais reste à être démontrée. Il pourrait s'agir de simples contraintes physiologiques : les températures élevées limitant à la fois la sortie des butineuses et la production de nectar. Cependant, comme nous l'avons évoqué plus haut (section 1.3.1, page 61), de nombreux autres exemples de co-évolution ont été déjà décrits dans la relation entre les plantes mellifères et les apoïdes.

Quoiqu'il en soit, que la limitation de la sécrétion de nectar par les plantes soit un cas de co-évolution ou non, les ouvrières ne peuvent pas butiner une même espèce florale de manière continue au cours de la journée. Elles doivent être attentives aux fluctuations des ressources en nectar. Les abeilles ont une notion précise du temps et sont capables d'apprendre à visiter une source alimentaire à un moment particulier de la journée (von Frisch 1967a). Les butineuses peuvent donc ajuster leur activité en fonction des rythmes de sécrétion par les plantes.

Aire de butinage

Une méthode d'évaluation de la distance de butinage consiste à entraîner des abeilles à venir s'approvisionner sur une source de nectar artificielle, que l'expérimentateur recule progressivement. Avec cette technique, von Frisch (1967a) rapporte des distances maximales de butinage de 12 km. Une autre méthode repose sur la "lecture" des danses des butineuses (Visscher et Seeley 1982, Beekman et Ratnieks 2000, Steffan-Dewenter et Kuhn 2003). Ainsi, dans un environnement où les ressources en nectar sont abondantes, la distance de butinage moyen est de près de 2 km, et 90 % des danseuses ont butiné à moins de 5 km de la ruche (Fig. 1.7). Cependant, en fonction de la saison et de la disponibilité en nectar, l'aire de butinage peut-être considérablement étendue. Beekman et Ratnieks (2000) rapportent des observations durant lesquelles 50 % des butineuses allaient à plus de 6 km, et 10 % à plus

de 9 km. Remarquons que l'aire de butinage d'une colonie est considérable. Une distance de prospection moyenne de 12 km correspond à une aire de plus de 450 km².

Apprentissage des indices relatifs au butinage

Le butinage suppose des capacités cognitives étendues. L'abeille doit mémoriser un grand nombre d'informations liées à la source (localisation, qualité et abondance du nectar, odeur et couleur de la fleur, etc.) ou indépendantes de celle-ci (heure de la journée, état des stocks dans la colonie, conditions météorologiques, etc.). Lorsqu'une butineuse visite une fleur, elle mémorise les caractéristiques chimiques et visuelles de la fleur. Il s'agit de phénomènes d'apprentissage associatif, au cours desquels l'abeille associe les différents signaux floraux à la présence de nourriture, en tenant compte des informations sur la qualité et la quantité de nectar. Les signaux appris peuvent être visuels, tels que les couleurs (Menzel 1968, Kriston 1973, Gould 1988, Srinivasan 1994), les contrastes (Spaethe *et al.* 2001), les formes (Zhang *et al.* 1992, Giurfa et Menzel 1997), ou olfactifs, pour les émissions volatiles florales (Menzel *et al.* 1993).

Si la diversité des signaux que l'abeille est capable d'apprendre isolément est très étendue, l'intégration d'une multitude de signaux et leur comparaison supposent des capacités mnésiques trop étendues. Les butineuses se limitent souvent à l'apprentissage d'un caractère simple (Spaethe *et al.* 2001). Ainsi, parmi les signaux qui interviennent dans la reconnaissance des sources alimentaires, les signaux odorants ont un rôle déterminant. Ils sont appris plus rapidement que la couleur ou la forme (Kriston 1973, Menzel 1985) et ils sont utilisés pour la reconnaissance à courte distance (Menzel *et al.* 1993).

Orientation

La butineuse doit être capable de s'orienter et de retrouver sa ruche même après un trajet de plus de 10 km. Elle utilise pour cela de nombreux repères.

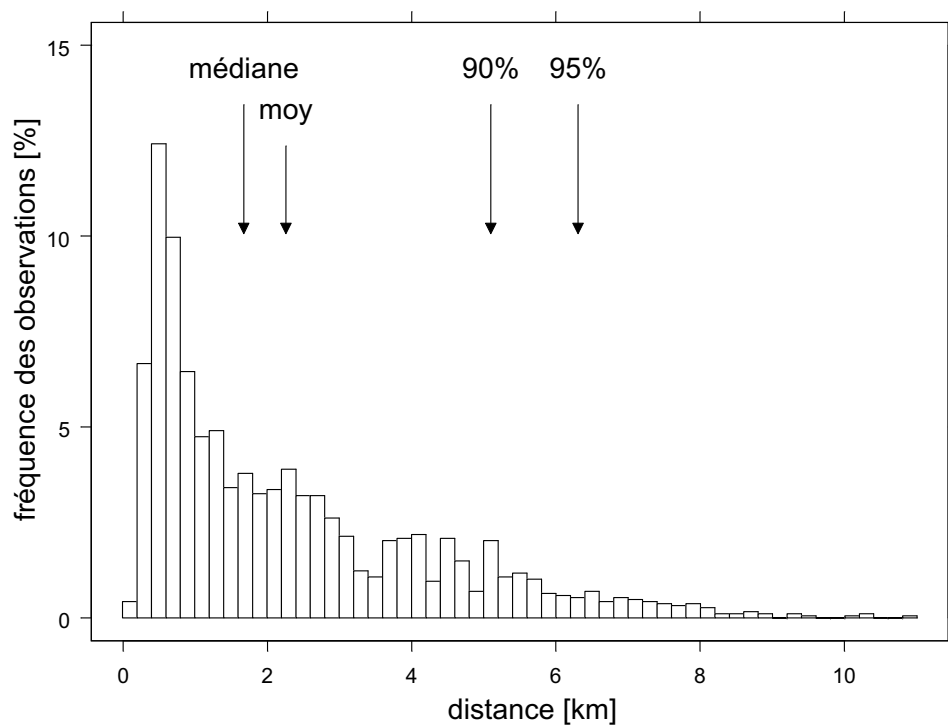


FIG. 1.7 – *Distribution des distances indiquées par les butineuses lors de leur danse (adapté d'après Visscher et Seeley 1982). Les 1871 danseuses ont butiné à une distance moyenne de 2,28 km de la ruche, et 95 % des danses indiquent une distance inférieure à 6,3 km.*

Il peut s'agir d'un repère céleste, comme le soleil dont elle perçoit la position même par temps très couvert à partir de la polarisation de la lumière (Dyer 1994, Dyer et Dickinson 1996). Il a aussi été montré que les abeilles peuvent s'orienter par rapport au champ magnétique terrestre. Des cristaux de magnétites se forment au cours de la nymphose et se concentrent dans l'abdomen (Gould 1980, Collett et Baron 1994, Frier *et al.* 1996).

L'abeille s'oriente également par rapport aux repères visuels terrestres (Cartwright et Collett 1982, Chittka et Geiger 1995, Chittka *et al.* 1995). Comme nous l'avons vu plus haut, quand nous avons évoqué la communication de la position des sources de nectar par la danse et les expérimentations aux moyens de tunnels tapissés de repères visuels (section 1.2.2, page 34), la question de l'estimation de la distance a donné lieu à un grand nombre de travaux. Il est maintenant clairement établi que l'odomètre de l'abeille est basé essentiellement sur des repères visuels, et plus précisément sur le flux optique engendré par le vol (Srinivasan *et al.* 1996, 1997, 1999, 2000). Les références de distance et de direction sont comparées aux informations perçues lors du vol pour corriger le trajet et atteindre le but (Chittka *et al.* 1995, Cheng 2000).

Sur le plan des mécanismes mnésiques impliqués dans l'orientation, plusieurs travaux suggèrent que l'abeille est capable d'élaborer des cartes cognitives. Celles-ci correspondraient à une mémoire spatiale de l'ensemble des informations d'un lieu, et seraient une sorte de représentation topographique d'un site permettant notamment à l'abeille d'emprunter des raccourcis entre deux points géographiques (Gould 1986, Menzel *et al.* 2000). A plus court terme, un autre type de mémoire serait impliqué dans la reconnaissance de fleurs visitées consécutivement lors du même vol de butinage. Il s'agit de la mémoire de travail qui correspondrait à un stockage temporaire des informations (Brown *et al.* 1997).

La notion d'échelle à laquelle on étudie l'orientation est importante.

Ainsi, à grande distance, l'abeille utilise majoritairement des repères célestes et terrestres Dyer (1998), tandis qu'à proximité de la fleur ou de la colonie, ce sont les repères visuels (von Frisch 1967a, Cartwright et Collett 1982, Slaa *et al.* 2003) et surtout olfactifs (Wenner et Wells 1990, Menzel *et al.* 1993, Tautz et Sandeman 2003) qui sont prépondérants. Cette différence d'échelle se retrouve au niveau de deux comportements d'orientation, le vol d'orientation (orientation à grande échelle, construction de la carte mentale) et le vol d'apprentissage (mémorisation des repères permettant le retour sur une fleur).

Le vol d'orientation Les jours qui précèdent les premiers voyages de butinage, l'abeille effectue de nombreux vols d'orientation au cours desquels elle s'envole du nid mais ne participe à aucune collecte de nourriture. Elle apprend progressivement les repères (célestes, visuels, olfactifs ou magnétiques, etc.) qui lui permettront de retrouver sa colonie (Becker 1958, von Frisch 1967a, Vollbehrr 1975) et qui seraient stockés dans une mémoire de référence, à long terme et stable (Menzel *et al.* 1998).

Ainsi, l'abeille est capable de s'orienter très rapidement. Plusieurs études ont rapporté qu'une ouvrière qui n'avait effectué qu'un seul vol d'orientation avant d'être transporté à plusieurs centaines de mètres de sa ruche, était pourtant capable de la retrouver (von Frisch 1967a, Vollbehrr 1975, Capaldi et Dyer 2000). C'est pourquoi, certains auteurs pensaient que lors de son vol d'orientation, les butineuses effectuaient des trajets concentriques autour de la colonie (von Frisch 1967a, Wenner *et al.* 1991), afin d'explorer rapidement l'ensemble des environs de la ruche. Cependant, comme les abeilles sont très difficiles à suivre en vol (avec une vitesse de vol de 8 m.s^{-1}), leur trajet était très mal connu. Mais récemment, une technique de suivi au radar harmonique d'une butineuse en vol a été développée. L'abeille a été équipée d'un transpondeur, une antenne verticale de 16 mm et de 12 mg (soit moins que le poids de deux pelotes de pollen) jouant le rôle de dipôle (Riley *et al.* 1996).

L'étude a permis de montrer que l'abeille n'explore pas l'ensemble de son environnement au cours d'un vol. Au contraire, elle effectue un trajet rectiligne de près de 200 m dans une direction avant de revenir à la ruche. Au cours des vols suivants, elle choisira d'autres directions, et s'éloignera de plus en plus de la ruche.

Le vol d'apprentissage En complément des repères olfactifs pour se diriger à courte distance vers une source de nourriture, l'abeille s'oriente à partir de repères spatiaux (von Frisch 1967a, Cartwright et Collett 1982). Chez les insectes volants, l'apprentissage de ces repères terrestres a lieu au cours d'un comportement caractéristique, le vol d'apprentissage (*learning flight*). Pendant celui-ci, l'insecte examine précisément le lieu où il doit revenir (Opfinger 1931, Tinbergen et Kruyt 1938, van Iersel et van den Assem 1964). Ce comportement a été très bien décrit chez l'abeille (Lehrer 1991, 1993, Wei *et al.* 2002) où il est aussi appelé "demi-tour d'observation" (*turn back and look* ou TBL). La fréquence et la durée de ce vol d'apprentissage sont modulées en fonction de différents paramètres. Ainsi, le vol d'apprentissage est plus long quand la source de nourriture est nouvellement découverte que quand l'abeille y revient déjà régulièrement (Wei *et al.* 2002). Ceci suggère que l'investissement dans cette tâche d'apprentissage peut être modulé par l'individu alors qu'il acquiert de l'expérience. En outre, le vol d'apprentissage est plus long quand l'environnement visuel autour de la source est complexe ou quand la source de nourriture est de très bonne qualité.

1.3.4 Le butinage : un problème d'écologie comportementale

La question de l'approvisionnement en nourriture ou fourragement³ (*foraging*) est un des sujets les plus étudiés en écologie comportementale (Stephens et Krebs 1986, Krebs et Davies 1993, Giraldeau et Caraco 2000). Il a souvent été abordé sous l'angle des causes ultimes, en terme d'approvisionnement optimal par exemple. Mais beaucoup d'éthologistes se méfiaient des "réponses de mathématicien" qui connaît le problème dans son entier, et suppose que l'animal est capable d'estimer tous les paramètres du problème, de les comparer et d'en tirer une conclusion adaptée. Souvent l'animal n'a qu'une connaissance très partielle du problème et doit procéder par approximation. D'où le regain d'intérêt porté aux règles de décisions et aux mécanismes proximaux permettant à l'animal de collecter la nourriture de manière efficace (Krebs et Davies 1992).

Une abeille est confrontée à un grand nombre de choix. Doit-elle butiner, travailler à la ruche (réceptionner le nectar, ventiler, etc.) ou encore ne rien faire (ce qui augmente son espérance de vie, la butineuse pouvant être plus utile quand les conditions environnementales seront meilleures)? Si elle décide de partir butiner, doit-elle collecter du nectar, du pollen, de l'eau ou même de la propolis (en fonction des besoins de la colonie)? Quelle stratégie de recherche de nourriture doit-elle adopter (suivie des danses ou prospection indépendante, altitude et vitesse de vol, etc.)? Une fois qu'elle a trouvé un massif de fleurs, quel itinéraire intra-patch doit-elle suivre (problème du "voyageur de commerce")? Combien de temps doit-elle passer dans un massif de fleurs avant de le quitter (sachant que plus le temps passe, plus le risque de rencontrer des fleurs qu'elle a déjà visitées augmente, théorème de

3. Remarque étymologique : contrairement à ce qui est souvent dit, le terme de *fourragement* n'est pas francisé à partir de l'anglais. C'est bien un mot français qui signifie "amasser des provisions en parlant des troupes militaires" (cité dans les *chroniques de Jean Le Bel, Société de l'histoire de France*, éd. J. Viard et E. Déprez, Paris, 1904-1905, t. 2, p. 60. Source : dictionnaire en ligne ATILF, <http://atilf.inalfr.fr/>, CNRS - Univ. Nancy 2) et qui est encore utilisé de nos jours.

la valeur marginal, cf. article 5)? Quel volume de nourriture doit-elle collecter en fonction de la distance ou du temps de vol? De retour à la ruche, doit-elle recruter pour la source (ce qui permet de signaler une source à des butineuses encore inactives, mais qui lui fait perdre un peu de temps) ou doit-elle retourner directement sur la source? Si elle est prête à investir du temps dans le recrutement, doit-elle danser pour la première source trouvée ou doit-elle attendre de voir s'il n'y en a pas d'autres de meilleure profitabilité? Doit-elle ensuite retourner sur le même site (dont elle a pu estimer la profitabilité) ou doit-elle plutôt continuer à explorer l'environnement (c'est la stratégie "*scout*" qui offre la possibilité de trouver une autre source de meilleure qualité, mais aussi le risque de perdre du temps et de l'énergie dans cette prospection)? Enfin, même si un site était de qualité médiocre, doit-elle y retourner quelques jours plus tard (possibilité d'une floraison plus importante, de conditions environnementales plus favorables, etc.)?

Les questions liées au butinage sont très diverses et ont donné lieu à un grand nombre de publications. L'article de revue en préparation (Annexe A, p.231) reprend ces questions et les replace dans la problématique de la théorie de l'approvisionnement optimal. On reconnaît par exemple des problèmes déjà fréquemment étudiés chez d'autres animaux. L'abeille doit exploiter des ressources variables, discrètes, organisées en *patch*, et dispersées dans un environnement hétérogène. Elle est confrontée à une compétition intra et inter-spécifique pour l'accès à la nourriture. Enfin, l'abeille doit revenir fréquemment à un lieu central, la ruche. Contrairement à un animal solitaire et qui n'a pas de nid, elle ne peut pas explorer son environnement au hasard.

A des questions relativement classiques relatives à la théorie de l'approvisionnement, viennent s'ajouter un degré de complexité supplémentaire, lié à l'organisation sociale de la colonie. L'abeille ne butine pas pour sa propre consommation puisqu'une faible proportion d'individus assure la collecte de nourriture pour l'ensemble de la colonie. De plus, les abeilles stockent la

nourriture, et ces réserves excèdent souvent les besoins de la colonie à court ou moyen terme. Enfin, comme nous avons commencé à le voir dans cette introduction bibliographique, le butinage est une activité fortement coopérative. Le partage des tâches (par exemple le découplage entre butineuses et déchargeuses), et la communication entre butineuses (par la danse de recrutement, les danses de rétro-contrôle, ou les interactions trophallactiques) contribuent à augmenter l'efficacité du butinage. Ainsi, la question du butinage ne peut être envisagée uniquement à l'échelle de l'individu, mais doit être aussi considérée à l'échelle de la colonie. Ces deux niveaux d'études sont étroitement liés.

1.3.5 Les stratégies individuelles de choix des fleurs

Les abeilles estiment très rapidement la qualité d'un patch. Du fait de l'auto-corrélation spatiale et/ou temporelle dans la qualité des fleurs (Waser et Mitchell 1990), si l'échantillon visité dans le patch est mauvais, il vaut mieux que la butineuse parte prospecter ailleurs. L'abeille n'a pas besoin d'une mémoire de travail très étendue. Une règle de décision basée sur les dernières visites est suffisante (Real 1991). La visite sur une fleur de mauvaise qualité incite la butineuse à poursuivre son activité de butinage à une plus grande distance que si la première fleur visitée avait été de bonne profitabilité (Dukas et Real 1993b).

La profitabilité d'une fleur est liée à la concentration en sucre, au volume et à l'accessibilité du nectar, aux temps de manipulation (*handling time*, temps qu'il faut pour se poser sur les fleurs, atteindre les nectaires et collecter une quantité suffisante de nectar) et à la distance entre la source et la colonie (Núñez 1966, 1970, 1982, Waller 1972, Waddington 1980, Waddington *et al.* 1981, De Marco et Farina 2001). Pour évaluer la qualité d'une source, la butineuse s'appuie sur différents critères. Elle peut tout d'abord évaluer, à distance, la quantité et la qualité du nectar ou du pollen disponibles sans nécessairement avoir besoin de se poser sur la fleur. Ainsi elle peut détecter

et répondre à l'odeur du nectar, aux variations d'humidité au niveau de la corolle, à la réflectance de la lumière à la surface du nectar (Thorp *et al.* 1975, Marden 1984, Creswell et Robertson 1994). Elle peut aussi se baser sur des indices indirects qu'elle a pu mémoriser lors de ses précédentes sorties et associer à la qualité de la ressource (cf. section sur l'apprentissage, p. 72).

Enfin, elle peut se fier aux indices donnés par les autres butineuses. Le vol bourdonnant et même la seule présence de congénères à proximité d'une source peut augmenter (*local enhancement*) ou diminuer (*local inhibition*) la probabilité de visite de celle-ci (Tautz et Sandeman 2003, Fernández *et al.* 2003, Slaa *et al.* 2003). En outre, nous avons vu dans la section 1.2.1 consacrée aux phéromones du butinage (p. 18) que l'abeille pouvait détecter le fait qu'une fleur avait déjà été visitée. Les conséquences d'un tel marquage sur la stratégie de butinage méritent d'être étudiées plus en détail.

L'évitement des fleurs déjà butinées.

Non seulement l'abeille évite les fleurs qu'elle a déjà visitées en utilisant sa mémoire spatiale de travail (Greggers et Menzel 1993, Brown et Demas 1994), mais les butineuses sont aussi capables de reconnaître les fleurs récemment visitées soit par une autre abeille, soit par un autre apoïde (bourdon, abeille solitaire, voir la revue par Pierre 2003). Ces hyménoptères pollinisateurs déposent des phéromones sur la corolle des fleurs qu'ils ont butinées. Les signaux de marquage de bourdons sont reconnus par les abeilles, et réciproquement (Goulson *et al.* 1998, Stout *et al.* 1998, Stout et Goulson 2001). Ces phéromones, constituées d'hydrocarbures à longues chaînes, s'évaporent lentement (demi-vie du marquage de plusieurs heures). Or une fleur ayant été butinée continue à sécréter du nectar. Un marquage répulsif définitif de la fleur n'aurait de sens que si le nectar n'était pas renouvelé au niveau des nectaires. La fleur perd donc progressivement son marquage répulsif à mesure qu'elle reconstitue son stock de nectar. Au bout d'un certain temps, la fleur est reconnue par l'abeille comme potentiellement exploitable et est à

nouveau visitée par les butineuses (Goulson *et al.* 2000).

Cependant le mécanisme de reconnaissance de l'âge du marquage n'est pas encore parfaitement élucidé. En effet, l'abeille elle discrimine difficilement deux intensités proche d'un même odeur (Pelz *et al.* 1997). Ce que l'on sait en revanche, c'est qu'elle discrimine très bien des bouquets d'odeurs complexes (Pham-Delègue *et al.* 1993, Laloï *et al.* 1999). Il est possible que les différents composés volatils constituant le marquage répulsif ne s'évaporent pas tous à la même vitesse. L'abeille percevrait alors ces changements qualitatifs dans la composition du bouquet phéromonale, et pourrait ainsi estimer l'heure de la dernière visite sur la fleur.

Importance de la variété florale. Dans le principe, ce marquage augmente l'efficacité du butinage en signalant les fleurs déjà visitées. Le gain associé au marquage est d'autant plus grand que le temps d'inspection d'une fleur est long, et que le coût du marquage est faible. Cependant la vitesse de sécrétion du nectar peut varier de quelques minutes à quelques heures suivant les espèces florales (Crane 1975). Or, en première approximation, on peut supposer que le marquage répulsif est déposé en quantité constante à chaque visite et possède la même durée d'évaporation quelle que soit la fleur butinée. Une stratégie d'évitement constante dépendant uniquement de l'intensité du marquage peut alors s'avérer être contre-optimale. Éviter durablement une fleur à sécrétion rapide, ou au contraire revenir trop fréquemment sur une fleur n'ayant pas eu le temps de reconstituer son stock de nectar sont deux mauvaises stratégies. L'abeille ne doit donc pas s'appuyer uniquement sur le marquage phéromonal, elle doit aussi tenir compte du type de plante qu'elle visite : la communication chimique ne suffit pas, l'expérience de butinage de l'abeille doit aussi être prise en compte. Ce type de comportement a déjà été mis en évidence chez les bourdons (Stout et Goulson 2002), mais reste à être décrit chez l'abeille. Cependant cette hypothèse semble réaliste. L'abeille a de très importantes capacités cognitives (Menzel

1999, Menzel et Giurfa 2001), et a tendance à revenir sur les mêmes espèces de fleurs (Free 1963, Waser 1986, Wells et Wells 1986, Chittka *et al.* 1999a). Cette fidélité florale (ou *flower constancy*) a donné lieu à un grand nombre de travaux (voir Article 5, p. 231). Elle devrait permettre à une butineuse spécialisée sur certaines variétés de fleurs d'ajuster précisément sa stratégie de butinage aux caractéristiques de la plante.

Butinage et théorie des jeux. Un autre critère devrait aussi accélérer le retour sur une fleur déjà visitée en dépit d'un marquage répulsif : la compétition intra ou inter-spécifique entre les butineuses. Considérons un groupe de butineuses théoriques exploitant des fleurs toutes identiques : même concentration, même vitesse de sécrétion et même volume maximal de nectar disponible par fleur, même temps d'inspection d'une fleur (pour savoir si elle a sécrété à nouveau du nectar), et même temps de manipulation (pour pomper un volume de nectar). Toutes les abeilles coopèrent et adoptent une même durée d'évitement des fleurs butinées pour leur laisser le temps de reconstituer leur stock de nectar. Un calcul d'optimisation nous montre qu'il existe une durée optimale d'évitement maximisant le gain de la butineuse. Un temps d'évitement des fleurs marquées trop court est coûteux car les butineuses perdent du temps à visiter des fleurs vides ou peu profitables. De même une stratégie de rejet trop longue est inefficace car les abeilles perdent trop de temps à rechercher une fleur acceptable (Stout et Goulson 2002). Quand toutes les abeilles coopèrent et adoptent la même durée d'évitement, le gain énergétique par unité de temps est maximal pour une durée d'évitement t_o (Fig. 1.8, trait épais). Bien entendu, t_o est fonction de la vitesse de sécrétion de la plante, du coût en temps à inspecter chaque fleur et de la proportion de fleurs non encore butinées.

Considérons maintenant que parmi toutes les abeilles exploitant ces fleurs, une seule adopte une stratégie "tricheuse". Elle visiterait toutes les fleurs indifféremment. Le gain énergétique que celle-ci peut espérer augmenter avec

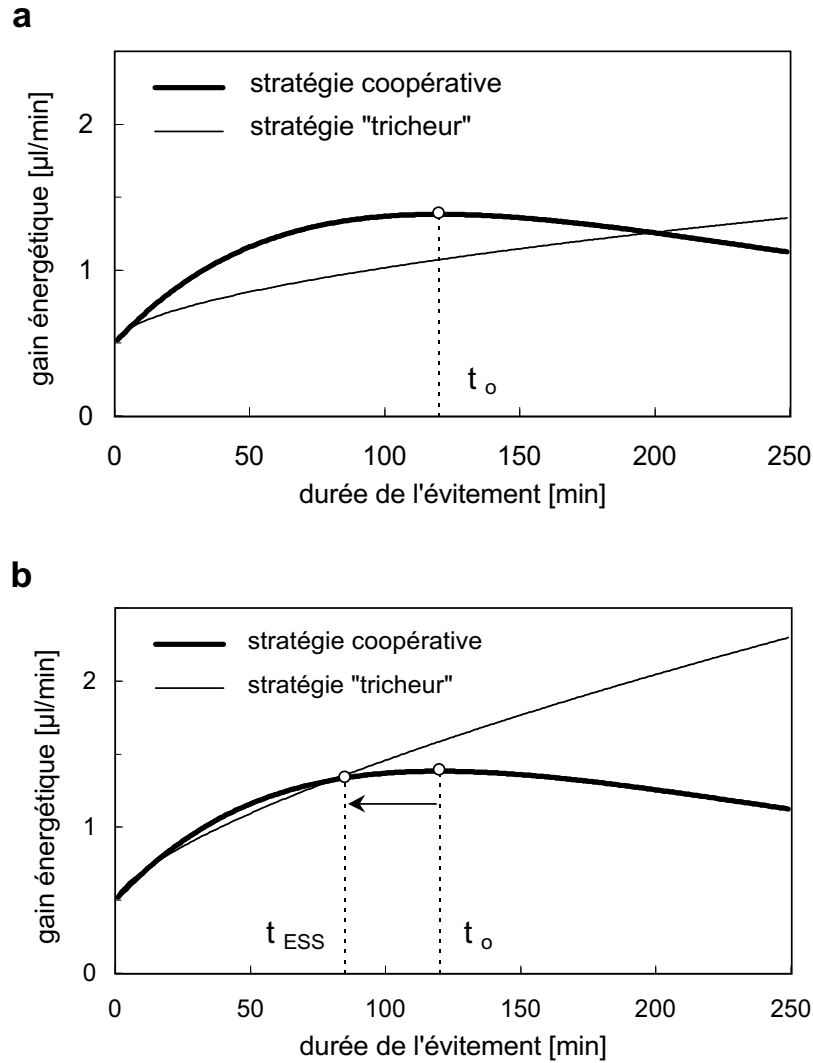


FIG. 1.8 – *Espérance du gain énergétique d'une butineuse en fonction de la durée d'évitement des fleurs butinées adoptée par toutes les autres butineuses. Si toutes les abeilles coopèrent et adoptent une même durée d'évitement (trait épais), le gain énergétique par unité de temps est maximal pour une durée d'évitement optimale t_o . Si une abeille "triche" et visite toutes les fleurs indifféremment, son gain va dépendre de la stratégie d'évitement des autres abeilles (trait fin). [a] La stratégie "tricheur", trop coûteuse, ne peut pas envahir le système. [b] La stratégie "tricheur" est rentable, et le temps optimal t_o n'est pas une stratégie évolutivement stable. Le temps de rejet commun tombe à t_{ESS} (adapté d'après Stout et Goulson 2002).*

l'allongement de la période d'évitement des fleurs par les autres butineuses (Fig. 1.8a, trait fin). Plus les autres abeilles attendent avant de revenir sur des fleurs marquées, plus la tricheuse a de chance de rencontrer fréquemment des fleurs ayant reconstitué une partie de leur stock de nectar. On peut imaginer une situation extrême dans laquelle les abeilles éviteraient définitivement toutes les fleurs déjà butinées une fois (temps d'évitement infini). Elle perdraient alors beaucoup de temps à chercher une fleur jamais visitée, tandis que leur environnement serait rempli de fleurs à nouveau profitables mais "marquées". Dans cette situation, la stratégie de la tricheuse, qui ne tient pas compte du marquage et butine au hasard, devient rentable : pour un temps d'évitement collectif très grand, son gain énergétique par unité de temps est supérieur à celui des abeilles qui adoptent toutes la même stratégie d'évitement minimum des fleurs marquées. Mais, dans la plupart des situations, la stratégie "tricheur" conduit à un gain énergétique plus faible que la stratégie coopérative optimale (t_o , Fig. 1.8a). La stratégie coopérative résiste à une invasion par la stratégie "tricheur". On parle alors de stratégie évolutivement stable ou ESS (Maynard Smith 1972, 1982).

Cependant, ces stratégies d'évitement sont fortement dépendantes du temps nécessaire pour inspecter chaque fleur et de la proportion de fleurs non encore butinées. Parfois, il arrive que la stratégie "tricheur" ne soit pas très coûteuse. C'est le cas par exemple avec des fleurs à corolle ouverte où le nectar est bien exposé, et donc pour lesquelles le coût d'inspection est faible. Stout et Goulson (2002) ont montré expérimentalement qu'il existe des situations où la stratégie "tricheur" est plus efficace que la stratégie coopérative (Fig. 1.8b). La stratégie "tricheur" bénéficie de la longue période de rejet des fleurs marquées t_o . La stratégie coopérative t_o ne peut pas résister à l'invasion de la stratégie "tricheur" et le système dérive vers la durée d'évitement t_{ESS} . Bien sûr, dans ce cas, le gain énergétique est plus faible que si toutes les butineuses coopéraient mais le système est évolutivement

stable. Une abeille qui adopterait une stratégie d'évitement plus faible aurait une espérance de gain moindre, et une abeille qui attendrait plus longtemps avant de visiter une fleur risquerait de voir celle-ci à nouveau visitée par une autre butineuse qui adopte la période d'évitement plus faible t_{ESS} .

1.3.6 Le butinage collectif

Butinage coopératif *vs* butinage social.

On confond souvent le fourragement social et le fourragement collectif. Je souhaite donc bien distinguer les différents degrés de coopération dans les problèmes de fourragement, depuis le fourragement strictement individuel jusqu'au butinage collectif chez les animaux eusociaux.

Fourragement individuel. Il s'agit du degré de coopération le plus bas. Les animaux adaptent leur comportement à la qualité du patch, mais sans tenir compte des indices liés aux autres fourrageurs (de la même espèce ou non). Au début des années 80, la plupart des travaux d'écologie comportementale sur l'approvisionnement se plaçaient, explicitement ou non, dans ce cadre de travail qui constitue une hypothèse simplificatrice (Stephens et Krebs 1986). Le fourragement individuel est tout à fait pertinent dans le cas d'animaux solitaires ayant peu de compétiteurs.

Fourragement social. Les individus ont une capacité de prospection de leur environnement limitée et ils ont intérêt à tenir compte de l'ensemble des indices à leur disposition pour trouver les ressources les plus profitables. Ainsi, l'utilisation des informations produites par ses congénères peut considérablement accroître l'efficacité de fourragement d'un individu. Ce type de comportement a d'abord été montré chez les oiseaux, comme les étourneaux ou les mésanges (Krebs *et al.* 1972, Tinbergen 1981) mais aussi chez certains poissons ou mammifères carnivores (Giraldeau et Caraco 2000). Le comportement le plus simple est basé sur le comportement de copie des aires de

fourragement ou *area copying* (Ward et Zahavi 1973, Sibly 1983, Clark et Mangel 1984). Un individu qui trouve une source de nourriture passe un certain temps à l'exploiter. Il est alors détecté par d'autres individus qui s'approchent de lui et qui se mettent à exploiter à leur tour le même patch.

Un partage d'information a lieu dans ce genre de stratégie. Les individus restent en contact avec les membres de leur groupe tout en continuant à chercher de la nourriture de leur côté. Le groupe agit alors comme un "centre d'information" (Ward et Zahavi 1973). On parle de *fourragement social* même si ces comportements n'impliquent pas nécessairement l'idée de transfert coopératif d'informations. Krebs et Davies (1993) parlent même de "parasitisme mutuel avec bénéfice à long terme". Dans certains cas, cette stratégie permet d'augmenter l'efficacité de la collecte de nourriture ou de diminuer le risque de mourir d'inanition (Giraldeau et Caraco 2000). Mais, les travaux théoriques ou expérimentaux sur le fourragement social font souvent référence à des conflits entre des individus producteurs ou *producers* (d'informations par exemple, qui cherchent de la nourriture) et les parasites ou *scroungers* (qui se contentent d'exploiter l'information produite par les premiers). Ces conflits s'interprètent en terme de théorie des jeux (Barnard et Sibly 1981, Giraldeau et Caraco 2000). Les individus auraient une meilleure efficacité de fourragement si tout le monde coopérait et adoptait la même stratégie. Mais, si un individu refuse de coopérer et se contente d'exploiter l'information produite par ses congénères, il ne perd pas d'énergie à produire lui-même de l'information et, au contraire, bénéficie de l'activité des autres membres du groupe. Peu à peu cette stratégie envahit le système jusqu'à un certain équilibre. Si tout le monde triche, il n'y a plus d'information produite. C'est pourquoi les systèmes de fourragement sociaux convergent généralement vers une proportion évolutivement stable, non nulle, de tricheurs qui ne jouent pas le jeu de la coopération.

J'ai longuement détaillé (section 1.3.5, p. 82) l'exemple sur le marquage

répulsif des fleurs visitées parce qu'il est très proche de ce type de jeux entre "producteurs" et "parasites". La production d'informations sur la qualité de la source devrait augmenter l'efficacité du butinage si toutes les abeilles coopéraient et respectaient le même délai optimal d'évitement des fleurs marquées. Mais dans certains cas, le groupe de butineuses ne résiste pas à l'invasion de tricheurs qui viennent récolter le nectar alors qu'il n'a pas encore été sécrété au volume optimal pour l'ensemble du groupe.

Fourragement collectif. Le fourragement collectif repose sur des comportements coopératifs avec communication à bénéfice réciproque. Les stratégies pleinement coopératives sont rares et résultent souvent d'un fort apparentement entre les membres du groupe qui ne cherchent plus à maximiser leur efficacité individuelle mais plutôt l'efficacité collective (Krebs et Davies 1993, McNamara *et al.* 1994, Emlen 1995). Ces phénomènes coopératifs reposent sur les notions de valeur sélective indirecte (*inclusive fitness*) et de sélection de parentèle (*kin selection*, dont nous avons déjà parlé section 1.1.1, p. 5) : en raison de l'étroite parenté génétique entre les membres du groupe, un individu qui sacrifie son efficacité de fourragement au profit de celle des individus qui lui sont apparentés augmente sa valeur sélective indirecte (Hamilton 1964). Les cas de fourragement collectif se retrouvent essentiellement chez les insectes eusociaux.

Organisation du butinage collectif

Le butinage collectif est une activité complexe qui repose sur la coopération et la coordination entre les abeilles. Cette activité dépend essentiellement de deux groupes d'ouvrières, les butineuses qui collectent le nectar, et les déchargeuses qui le réceptionnent et le stockent dans les rayons. La colonie doit donc assurer un déséquilibre entre le nombre de déchargeuses et le nombre de butineuses, sinon les butineuses risquent d'attendre trop longtemps avant de pouvoir retourner à la source. Wilson (1971) définit le recrutement comme

le résultat de la communication entre les membres d'une même colonie, qui dirige les individus vers un endroit où une tâche est requise, comme par exemple l'activité de déchargement (recrutement par la danse tremblante) ou l'activité de collecte (recrutement par la danse en huit et les signaux phéromonaux). En effet, les butineuses ne prospectent pas leur environnement au hasard, elles choisissent les sources de nectar en fonction de leur expérience et du recrutement par leurs congénères.

Les butineuses se répartissent entre les différents comportements représentés sur la Figure 1.9. Elles effectuent des allers et retours entre la source (collecte) et la ruche (déchargement). Si la source n'est pas d'assez bonne rentabilité, elles peuvent redevenir suiveuses et attendre des informations sur les fleurs disponibles. Au contraire si elle est de bonne qualité, elles peuvent effectuer des danses en huit indiquant aux suiveuses la position de cette source. Enfin, en cas de saturation des déchargeuses ou d'encombrement sur les sources, les butineuses peuvent effectuer des danses tremblantes qui inhibent la danse en huit et incitent les autres ouvrières de la ruche à devenir déchargeuses.

Le butinage collectif dépend d'un très grand nombre de facteurs que nous avons évoqués tout au long de cette introduction. *A moyen et long terme*, le butinage collectif dépend de facteurs environnementaux (la saison, les conditions climatiques, le nombre de sources disponibles, etc.) et sociaux (la population de la ruche, l'activité de ponte de la reine, l'état des réserves en nectar et en pollen, etc.). *A court terme*, à l'échelle de la journée, le butinage dépend de facteurs environnementaux (heure du jour, conditions météorologiques, etc.), de la coordination entre les ouvrières et de la communication sociale à la ruche (ratio déchargeuses/butineuses, danse en huit, danse tremblante, etc.) ou à la source (marquage phéromonal, attraction visuelles par les congénères, etc.), de la qualité des sources disponibles (volume de nectar, concentration en sucre, présence éventuelle de toxiques, accessibilité du nec-

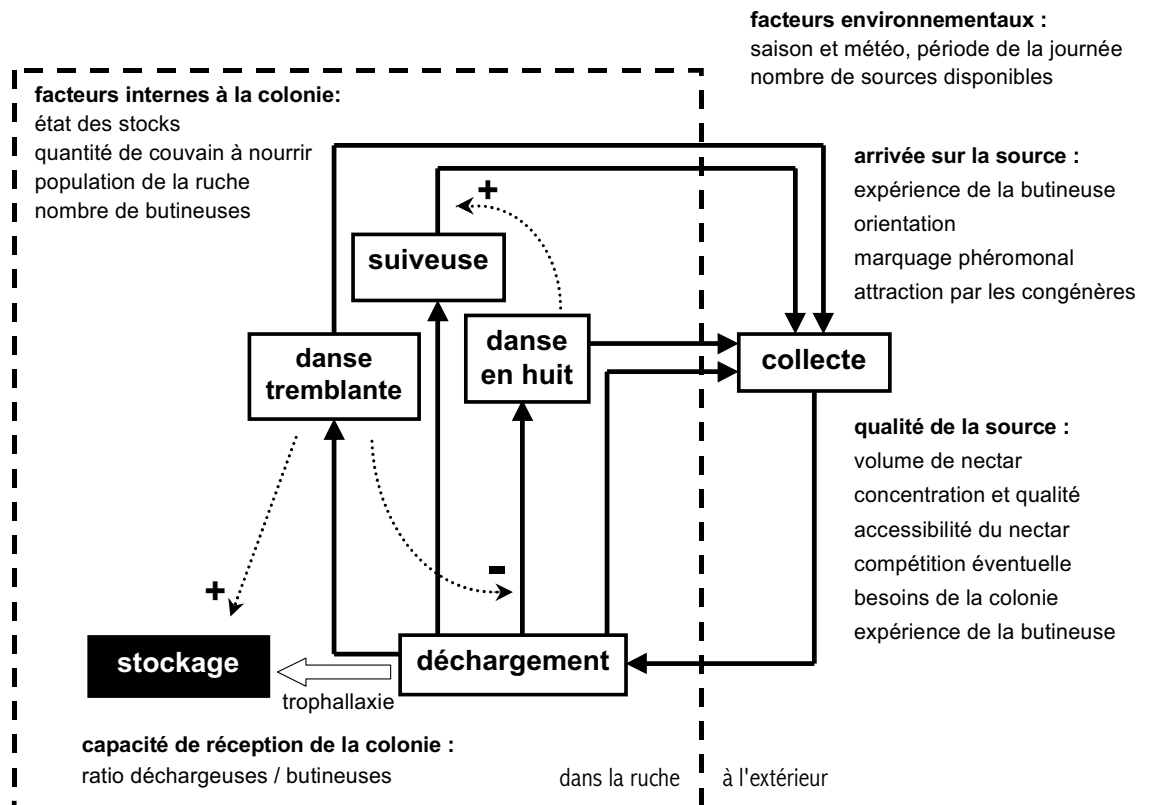


FIG. 1.9 – Organisation du butinage collectif. Le rectangle en hachuré figure ce qui se passe à l'intérieur de la ruche. Les abeilles sont distribuées dans les comportements représentés par les six cases. Deux groupes d'abeilles sont essentiellement impliqués dans le butinage. Les butineuses collectent le nectar, le rapportent à la colonie, dansent ou suivent ces danses (cases blanches). Les déchargeuses réceptionnent le nectar par trophallaxie (case noire). Les flèches en traits pleins représentent les transitions entre ces différents états comportementaux. Les flèches en pointillés représentent les rétro-contrôles. Le butinage collectif dépend de la coordination et de la communication entre les ouvrières, mais aussi d'autres facteurs comme l'état de la colonie, l'expérience des butineuses, les conditions environnementales, etc.

tar, compétition avec d'autres butineuses), et de l'expérience des butineuses (capables de s'orienter et de trouver rapidement une source ou une espèce florale qu'elles auraient déjà visitée).

1.4 Les risques d'exposition à des produits phytosanitaires

Récemment, un déclin des populations d'abeilles domestiques a été observé en Amérique du Nord et en Europe (Allen-Wardell *et al.* 1998, Kearns *et al.* 1998, Kevan et Phillips 2001). Aux États-Unis, le nombre de colonies commercialement exploitées est passé de 4,3 millions en 1985 à 2,7 millions en 1995 (Ingram *et al.* 1996). Ce déclin touche autant les colonies exploitées par les apiculteurs que les colonies sauvages (Watanabe 1994). En Europe, le nombre de ruches a diminué d'environ 16 % entre 1985 et 1991, et le nombre d'apiculteurs d'environ 8 % (Williams *et al.* 1991). En France, l'effectif des apiculteurs et des ruches aurait diminué de respectivement 20 et 30 % entre 1996 et 2001 (Védrenne 2002).

Les causes possibles du déclin des populations d'abeilles domestiques et sauvages sont la destruction et la fragmentation de leur habitat (urbanisation, monoculture céréalière, etc.), la prolifération des parasites et des maladies, mais aussi l'impact des produits phytopharmaceutiques (Kearns *et al.* 1998). Toute plante cultivée visitée par les abeilles et traitée par un ou plusieurs produits phytopharmaceutiques (insecticides, fongicides, etc.), ou des plantes génétiquement modifiées (exprimant des produits de transgène destinés à lutter contre les insectes ravageurs) peut entraîner un risque d'intoxication chez l'abeille. Ainsi, l'utilisation de ces procédés pour assurer la protection des plantes cultivées n'est pas toujours compatible avec le butinage et l'activité pollinisatrice des abeilles.

1.4.1 Les risques d'exposition

Les butineuses peuvent s'éloigner à plus de 12 km de leur ruche, ce qui représente une aire de butinage considérable de plus de 450 km². Ainsi, dans une région d'agriculture intensive, les abeilles sont susceptibles d'être exposées à un grand nombre de molécules toxiques.

Les pesticides

Les composés chimiques provoquant des intoxications dans le cheptel apicole changent de nature selon l'évolution des pratiques phytosanitaires dans le monde agricole. Le premier empoisonnement de ruches par un insecticide aurait été constaté à la fin du XIX^{ème} siècle aux États-Unis (Johansen 1977). Les matières actives alors utilisées étaient souvent d'origine minérale et peu sélectives, telle que l'arsenic. Il a ainsi été démontré que le pollen contaminé à l'arsenic induisait le dépeuplement des colonies (Eckert 1935).

Les organochlorés et organophosphorés. Après la deuxième guerre mondiale, les problèmes d'intoxication se sont généralisés avec l'utilisation accrue des traitements phytopharmaceutiques et l'apparition des molécules d'insecticides synthétiques. Les composés organochlorés, qui sont les précurseurs des insecticides synthétiques, ont provoqué de nombreux cas d'intoxication aux États-Unis dans les années 50 et notamment la dieldrine (Johansen et Mayer 1990). Les organochlorés agissent au niveau des récepteurs de l'acide g-aminobutyrique (GABA). Les insecticides organophosphorés, tels que le fénitrothion, le parathion, le méthyl-parathion ou le malathion, proviennent de la recherche sur les gaz de combat pendant la deuxième guerre mondiale. Ils inhibent l'acétylcholinestérase. Ils ont été la cause d'importantes mortalités d'abeilles et de dépeuplements de ruchers entre les années 50 et 80 en Amérique du Nord (Kevan 1975, 1977, Johansen 1977, Siebert 1980).

Les carbamates et pyréthrinoïdes de synthèse Les carbamates correspondent à la troisième famille d'insecticides synthétiques qui furent développés vers les années 60. Ils agissent en inhibant l'acétylcholinestérase. Pour l'année 1967, on estime à 500 000 le nombre de colonies d'abeilles détruites aux Etats-Unis par les traitements phytosanitaires et principalement par un représentant des carbamates, le carbaryl (Louveau 1985). Les recherches faites sur les extraits de fleurs de pyrèthres (pyréthrines naturelles), qui sont instables à la lumière, ont conduit au développement de pyréthrinoïdes de synthèse photostables. Les pyréthrinoïdes de synthèse (qui perturbent l'ouverture des canaux sodium voltage-dépendants) sont très efficaces contre les insectes ravageurs, même à faibles doses. Ils sont peu rémanents et ont un puissant effet paralysant (effet *knock down*). Ces caractéristiques ont conduit à l'expansion de leur utilisation dans les années 70 et 80. Toutefois, les pyréthrinoïdes seraient en partie impliqués dans de nombreux cas d'affaiblissements de ruches (Fléché 1994). De plus, la synergie reconnue de certains insecticides pyréthrinoïdes et de fongicides imidazoles ou triazoles (Colin et Belzunces 1992) a provoqué la destruction de nombreuses ruches françaises à la suite de l'emploi simultané de ces composés (Doussau 1989).

Nouvelles molécules insecticides. La prédominance et l'intensité de l'utilisation des organochlorés, des organophosphorés, des carbamates et des pyréthrinoïdes dans l'agriculture mondiale a engendré des phénomènes de résistance envers ces familles d'insecticides chez les insectes ravageurs (Hervé 1982). Il a donc été nécessaire de développer de nouvelles molécules insecticides ayant un mode d'action pharmacologique différent de celui des anciennes molécules. A partir des années 80, on a alors synthétisé de nouvelles molécules ayant une action au stade larvaire, tels que les analogues de l'hormone juvénile (méthoprène), les inhibiteurs de mue (diflubenzuron), ou une action sur les récepteurs nicotiniques de l'acétylcholine, tels que les néonicoïdes (dont l'imidaclopride est le premier représentant). Globalement, les

insecticides de la nouvelle génération agissent à des doses plus faibles et ils peuvent produire des effets sublétaux plus marqués que ceux de l'ancienne génération. Pour certains composés, les effets sublétaux peuvent être aussi nocifs pour les populations non cibles que les effets létaux (Stark *et al.* 1998). Cette caractéristique peut induire une prédiction de leur impact environnemental plus compliqué et implique parfois une adaptation des procédures classiques d'évaluation des risques.

Les produits de transgène

Depuis le milieu des années 80, la lutte contre les ravageurs des cultures passe aussi par l'utilisation de plantes génétiquement modifiées. Cette technologie est souvent présentée comme une alternative aux insecticides chimiques dont le coût d'utilisation annuel avoisine les 10 milliards de dollars et qui sont de moins en moins efficaces contre les phytophages (Estruch *et al.* 1997). Le développement de plantes transgéniques résistantes aux insectes repose sur la copie (*nature copy*) de résistances existantes (Boulter 1993). En effet, de nombreux gènes codant pour des protéines insecticides existent dans la nature et peuvent être exprimés dans des plantes transgéniques. Différents types de gènes ont été étudiés. Les plus répandus sont sans doute les gènes codant pour les endotoxines de *Bacillus thuringiensis* (Bt). Le Bt constitue un véritable réservoir d'insecticides, et on compte actuellement 50 gènes différents efficaces sur l'ensemble des familles d'insectes (Wolt *et al.* 2003). La digestion de l'endotoxine libère une toxine provoquant des lésions mortelles de l'épithélium intestinal. Cette stratégie permet à la plante entière d'être protégée et ce pendant l'intégralité de son cycle et celui de son ravageur.

Des gènes dérivés de plantes sont aussi utilisés. On trouve des gènes codant pour les lectines chélatrices des carbohydrates, des chitinases qui altèrent la membrane de l'intestin et les tryptophanes décarboxylases dont l'action libère des molécules à propriétés anti-nutritionnelles. Mais les gènes les plus utilisés codent pour des protéines possédant des propriétés anti-

nutritionnelles, les inhibiteurs de protéases, IP (Hilder *et al.* 1987, Christeller *et al.* 2002). Les IP bloquent l'activité des protéases digestives en prenant la place du substrat sur le site actif, ce qui provoque un retard de développement ou la mort du ravageur (Hines *et al.* 1990, Oppert *et al.* 1993). On distingue quatre classes d'IP : les IP à sérine (trypsine, chymotrypsine, élastase), les IP à cystéine (papaïne, bromelaïne, différentes cathepsines), les IP à métalo-protéases (carboxypeptidase) et les IP à aspartyl-protéases (pepsine, chymosine). La toxicité d'un IP va dépendre du type de protéases que possède l'insecte qui entre en contact avec lui. Or l'abeille possède dans son tube digestif des protéases à sérine (Moritz et Crailsheim 1987, Belzunces *et al.* 1994, Burgess *et al.* 1996). Ainsi, des abeilles qui butineraient des plantes transgéniques exprimant des IP à sérine pourraient être intoxiquées et tuées. Des essais de toxicité au laboratoire ont montré que des IP altéreraient la survie, la physiologie digestive et les capacités d'apprentissage des abeilles (Girard *et al.* 1998, Pham-Delègue *et al.* 2000).

1.4.2 L'évaluation des risques

Prépondérance des études sur les effets létaux

Un schéma séquentiel en trois tiers (laboratoire, conditions semi-naturelles ou naturelles) a été proposé afin d'évaluer les effets non intentionnels des pesticides ou des produits de transgènes sur l'abeille (OEPP/EPPO 1993, Dohmen 1998). Le premier tiers évalue la toxicité aiguë du produit en laboratoire essentiellement à partir du calcul de la DL50 (dose létale 50 induisant la mortalité de 50 % des individus traités) et décrit la "situation du pire cas" (*worst case scenario*). Par la suite, on évalue les facteurs écologiques et comportementaux qui affectent la probabilité d'exposition au toxique en conditions semi-naturelles (second tiers), puis en conditions naturelles (troisième tiers).

Outre les conditions expérimentales dans lesquelles ces études sont conduites, on peut classer les tests de toxicité selon deux grands critères. Le

premier est relatif à la durée d'exposition. Celle-ci peut être aiguë (administration ponctuelle d'une dose unique), chronique (administration de faibles doses, répétée durant un cycle de vie d'une ouvrière), ou sub-chronique (administration de faibles doses, répétée sur moins d'un cycle de vie). Le deuxième critère est relatif aux effets biologiques mesurés : létaux (induisant la mort de l'individu exposé) ou sublétaux (tout effet biologique mesurable qui n'induit pas la mort de l'individu exposé (Moriarty 1969).

La majorité des études d'impact des produits phytopharmaceutiques sur l'abeille portent essentiellement sur les effets létaux aigus et sous estiment l'exposition chronique et les effets sublétaux (Devillers et Doré 2000, Decourtye 2002). Or Les abeilles peuvent être exposées de manière répétée à de faibles quantités de toxiques sur les cultures ou à la ruche. De nombreux travaux ont rapporté des cas d'accumulation dans la ruche de molécules insecticides, par l'intermédiaire d'une contamination du pollen ou du nectar (revue Decourtye 2002).

Effets sublétaux

Effets sublétaux non comportementaux. Les insecticides ou les entomotixines issus de transgènes peuvent affecter le métabolisme glucidique, lipidique ou enzymatique des ouvrières (Bounias *et al.* 1985, Bendahou *et al.* 1999), l'intensité de ponte de la reine (Lensing 1987), ou le développement des larves (Stoner *et al.* 1982, Stoner et Wilson 1982, Oomen *et al.* 1992)

Effets sublétaux comportementaux. De nombreux travaux ont décrit des modifications du comportement des ouvrières au sein de la colonie et tout particulièrement un bouleversement des tâches effectuées, telles que le nourrissage ou l'operculation des larves (Barker et Waller 1978, Stoner *et al.* 1982, Cox et Wilson 1987), l'élevage des reines (Nunamarker *et al.* 1984), ainsi que le nettoyage ou la défense de la colonie (Nation *et al.* 1986). Des effets sur le comportement de butinage ont été mis en évidence que ce

soit lors d'études sur plantes entières (Free *et al.* 1967, Fell *et al.* 1983, Fries et Wibran 1987) ou sur des sources artificielles (Cox et Wilson 1984, Colin *et al.* 2000, Schmuck *et al.* 2001). On constate notamment un effet répulsif qui correspond à un arrêt ou à une importante diminution de l'activité de butinage (Bocquet *et al.* 1980, Pike *et al.* 1982, Bos et Masson 1983, Shires *et al.* 1984, Delabie *et al.* 1985, Faucon *et al.* 1985, Montury *et al.* 1987, Rieth et Levin 1988). L'activité de vol à l'entrée de la ruche (Shires *et al.* 1984, Struye *et al.* 1994), la communication par les danses (Schricker et Stephen 1970, Stephen et Schricker 1970), l'orientation du vol de retour à la ruche (Cox et Wilson 1984, Vandame *et al.* 1995), ainsi que l'apprentissage (Taylor *et al.* 1987, Mamood et Waller 1990, Stone *et al.* 1997, Abramson *et al.* 1999, Guez *et al.* 2001, Lambin *et al.* 2001, Decourtye *et al.* 2003, sous presse) peuvent aussi être modifiés.

Certaines des ces approches permettent de quantifier les effets sublétaux de pesticides sur le comportement de butinage, et pourraient être des outils prometteurs pour l'évaluation des effets sublétaux de pesticides, sous réserve de leur validation comme tests de routine en écotoxicologie (Pham-Delègue *et al.* 2002).

Les objectifs de la thèse

Cette thèse a pour but de préciser le fonctionnement du butinage collectif chez l'abeille *Apis mellifera* L. Elle présente tout d'abord un **intérêt académique**. La collecte de nectar est une activité complexe mettant en jeu non seulement des processus individuels d'orientation et d'apprentissage, mais aussi des processus collectifs de communication et de coopération. Ce travail a pour objectif de caractériser le butinage à l'échelle de la colonie et de décrire le rôle de certains mécanismes de recrutement, notamment la danse frétillante. J'ai tout d'abord étudié les modifications des stratégies de butinage de colonies dans une situation simplifiée où les danses de recrutement directionnelles n'intervenaient pas (Chapitre 2). Dans un second temps, j'ai étudié dans quelle mesure les comportements de recrutement étaient affectés par la modification de certains paramètres environnementaux comme la profitabilité (Chapitre 3) ou la distance (Chapitre 4) de la source de nourriture. Quels sont les comportements clés impliqués dans le recrutement ? Leur modification influence-t-elle le comportement collectif ?

Cette thèse présente aussi un **intérêt appliqué**. En tant que pollinisateurs des cultures, les abeilles sont susceptibles d'être exposées à de faibles doses d'insecticides ou de produits de transgène. Cette intoxication ne tue pas les abeilles, mais peut induire des modifications comportementales altérant l'efficacité du butinage. En outre, une modification même légère de certains paramètres liés au recrutement peut avoir des répercussions très importantes à l'échelle collective. Dans cette thèse, j'ai évalué les modifications de stratégie de butinage suite à l'ajout dans la solution de nourrissage d'une

dose réaliste de BBI (Bowman-Birk Inhibitor), un inhibiteur de protéase analogue de produit de transgène (Chapitre 2) ou d'imidaclopride (Chapitre 3), une molécule insecticide neurotoxique (notamment commercialisée sous l'appellation Gaucho) dont j'ai montré qu'elle altérerait la survie à long terme d'abeilles élevées en cagette (Chapitre 2).

Pour répondre à ces questions, j'ai adopté une **double approche expérimentale et formelle**. Le recrutement directionnel n'intervient que si la source de nourriture est située à plusieurs dizaines de mètres de la ruche. L'étude de ce comportement repose donc sur des études en extérieur, ce qui pose le problème du contrôle des paramètres d'intérêt. J'ai donc cherché à développer des **expérimentations en situation contrôlée**, en leurrant les abeilles sur la distance qu'elles ont parcourue (Chapitre 3, article 3).

D'autre part, l'enregistrement de données comportementales dépendantes du temps pose des problèmes d'**analyse statistique**. Dans ce manuscrit de thèse, je présente des outils d'analyse originaux basés sur des modèles à risques proportionnels (modèles de Cox). L'utilisation de ce type de modèle est relativement classique en analyse de données de survie. J'ai donc choisi d'introduire cet outil statistique au travers d'une étude sur la survie d'abeilles en cagettes exposées à deux traitements insecticides (Chapitre 2, article 1). Je donne ensuite un exemple de ce type d'analyse sur des données de comportements de butinage d'abeilles en vol libre (Chapitre 2, article 2). Cette modélisation stochastique devrait permettre de mettre en évidence des modifications comportementales.

Enfin, j'ai étudié les propriétés collectives du butinage chez l'abeille au moyen d'un **modèle mathématique** simple (système dynamique non linéaire) comportant un nombre restreint de paramètres, dont les valeurs ont été fixées à partir des données de la littérature et des expérimentations que j'ai réalisé au laboratoire. L'analyse des propriétés du système m'a conduit à

considérer le **temps de danse** comme un critère essentiel du recrutement, et ce paramètre devrait être modulé en fonction de la distance. Les différentes prédictions théoriques du modèle ont été testées expérimentalement. Ces résultats m'ont amené à reconsidérer le codage de la distance chez l'abeille dans une problématique écologique et évolutive (Chapitre 4, article 4).

Chapitre 2

Activité de butinage à courte distance

Ce chapitre traite de l'analyse des stratégies de butinage à courte distance. J'ai cherché à voir en quoi la qualité des sources alimentaires affectait l'activité de butinage des abeilles en vol libre. Les abeilles pouvaient exploiter deux fleurs artificielles de qualité variable, mais je voulais éviter que le choix de la fleur exploitée soit le résultat de phénomènes collectifs lié au recrutement directionnel. C'est pourquoi j'ai travaillé en cage de vol intérieure, les fleurs étant disposées à moins de deux mètres de la colonie. En outre, ce dispositif expérimental permettait de contrôler un certain nombre de variables environnementales pouvant affecter le butinage : température, humidité, photopériode, éclairage des fleurs artificielles, etc. La question posée était de savoir si la stratégie d'exploitation des sources (intervalle entre deux visites, choix des sources, etc.) des abeilles dépendait de la qualité du nectar qu'elle pouvait récolter (concentration en sucre, présence d'un toxique). Cependant, ce type de données pose des problèmes d'analyse statistique.

Données censurées. Considérons le cas des intervalles entre deux visites successives pour une même abeille. L'expérimentation avait lieu chaque jour pendant une durée déterminée. Pour un individu i nous connaissons l'instant de sa dernière visite t_i , et nous savons qu'à l'heure de la fin des observations

t_F , il n'est pas revenu sur les sources. La durée de l'intervalle entre la dernière visite observée et la visite qui aurait eu lieu si l'expérimentation n'avait pas été interrompue n'est pas connue. Nous avons ici à faire à un cas de censure des données. Une censure peut aussi intervenir si un individu s'échappe de la cage de vol, s'il meurt accidentellement au cours de l'expérimentation ou si on choisit de le sacrifier à des fins d'analyse.

Comment exploiter ce type de données censurées ? Si on choisit de ne pas tenir compte du dernier intervalle, on perd beaucoup d'informations. On sait que la durée de l'intervalle entre la dernière visite (observée à t_i) et la visite qui aurait eu lieu si l'expérimentation n'avait pas été interrompue (à t_F) aurait été supérieure à $t_F - t_i$. Si les abeilles effectuent un grand nombre de visites par période d'observation, la perte de données n'est pas très importante, mais au contraire si l'abeille est très peu active, il est dommage de se priver de l'information, pourtant observée, sur le fait que la durée de son dernier intervalle était supérieure à une durée connue.

Le problème de la distribution des données. Les données sur les durées d'intervalles posent un autre type de problème. L'hypothèse de la normalité de leur distribution ne peut pas être acceptée et ceci même après transformation. Les distributions normales sont symétriques et ont des queues de distributions infinies de part et d'autre de la moyenne. Or les intervalles entre les visites ont une durée minimum. En effet, une abeille qui s'envole de la source doit revenir à la ruche, décharger son nectar, et faire à nouveau le trajet vers la source. Cela implique un délai minimum avant son retour sur l'une des deux sources. Il est donc souvent impossible d'analyser ce type de données au moyen de méthodes paramétriques (comme l'analyse de variance, modèles linéaires, etc.) qui supposent une distribution des données particulière (distribution normale, de Poisson, de Weibull, etc.)

Des variables explicatives multiples. On pourrait envisager d’analyser les données sur les durées des intervalles entre deux visites au moyen d’outils statistiques non paramétriques, *i.e.* qui ne font pas d’hypothèses sur la distribution des données (test de Kruskal-Wallis, etc.). Mais au contraire des approches paramétriques, ces tests ne permettent pas de prendre en compte des variables explicatives multiples et leurs interactions.

2.1 Modèles à risques proportionnels

Les modèles à risques proportionnels, ou modèles de Cox (1972), sont des modèles de régression. Ils permettent d’analyser des données de durée en tenant compte de variables explicatives multiples (comme les modèles paramétriques) mais sans faire d’hypothèse sur la distribution des données (comme les approches non paramétriques). C’est pourquoi ils sont souvent décrits comme des *modèles semi-paramétriques*. En outre, les événements de censure peuvent être pris en compte.

Ces modèles sont classiquement utilisés en *analyses de survie* quand on étudie par exemple la durée de vie d’individus soumis à différents traitements (Collett 1994). Ainsi, au cours de ma thèse, j’ai été amené à travailler sur l’analyse de données de survie d’abeilles en cagettes lors d’expositions chroniques à deux pesticides (article 1). Je vais m’appuyer sur un exemple d’utilisation du modèle de Cox en analyse de survie pour introduire ce type d’approche.

2.1.1 Définitions

Fonction de survie. Considérons T la date des instants de mort, une variable aléatoire à valeur dans $\mathbb{R}^+$. Nous supposons que T a une densité f et une fonction de distribution :

$$F(t) = P(T \leq t) = \int_0^t f(u) du \quad (2.1)$$

On définit la fonction de survie $S(t) = 1 - F(t)$. Elle mesure la probabilité qu'un individu vive plus longtemps que t .

Fonction de risque. La fonction de risque $\lambda(t)$ est la densité de probabilité de mourir pour un individu en vie en un instant donné t :

$$\lambda(t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(t \leq T < t + h \mid T \geq t)}{h} = \frac{f(t)}{S(t)} \quad (2.2)$$

La fonction de risque cumulé est définie par

$$\Lambda(t) = \int_0^t \lambda(u) du \quad (2.3)$$

On remarque que la fonction de survie et la fonction de risque sont liées : $S(t) = \exp(-\Lambda(t))$. Chacune de ces fonctions caractérise la loi de T . Il suffit de connaître l'une d'entre elles pour en déduire les autres. La modélisation de T porte souvent sur celle de sa fonction de risque, car cette fonction reflète des différences entre les modèles plus nettes qu'avec la fonction de survie ou la fonction de distribution de T . Elle constitue une description probabiliste du futur immédiat de l'individu encore vivant.

2.1.2 Modèle de Cox

Posons λ_i la fonction de risque de mort d'un individu i . Afin d'identifier les facteurs qui interviennent dans la loi de la variable T , le modèle de Cox lie la fonction de risque à une fonction de risque de base λ_0 , à un vecteur p covariables $\mathbf{Z} = (z_1, \dots, z_p)$ qui peuvent dépendre du temps et à un vecteur β de coefficients de régression par :

$$\lambda(t) = \lambda_0(t) \exp \left[\sum_{j=1}^p \beta_j z_{ij}(t) \right] \quad (2.4)$$

On pose $\delta_i = 1$ si l'événement observé est un instant de mort ou $\delta_i = 0$ s'il s'agit d'une censure. Un estimateur des coefficients de régression β est obtenu à partir des instants de mort ou de censure des I individus en maximisant

la vraisemblance partielle de Cox :

$$L^c(\beta) = \prod_{i=1}^I \left(\frac{\exp \left[\sum_{j=1}^p \beta_j z_{ij}(T_i) \right]}{S_n(T_i, \beta)} \right)^{\delta_i} \quad (2.5)$$

avec

$$S_n(s, \beta) = \sum_{k=1}^I \mathbf{1}_{\{T_k \geq s\}} \exp \left[\sum_{j=1}^p \beta_j z_{kj}(T_k) \right]$$

Remarquons que cette vraisemblance partielle ne dépend pas de la fonction de risque de base λ_0 . Il n'est donc pas nécessaire de formuler une hypothèse sur la distribution de ce risque de base.

2.2 Article 1: Analyse statistique de la survie d'abeilles lors d'expositions chroniques à des pesticides

L'article n°1 constitue un exemple d'utilisation de modèles de Cox dans le cadre d'une analyse de survie. Au cours de cette étude, nous avons analysé la survie d'abeilles élevées en cagettes et exposées à deux concentrations de deux insecticides, l'imidaclopride (4 et 8 $\mu\text{g/L}$) et la deltaméthrine (15 et 30 $\mu\text{g/L}$). Ce travail s'intégrait dans un programme plus large d'étude d'impact de l'exposition chronique à différents pesticides. Mais cette étude m'a aussi permis de déterminer une gamme de concentration d'imidaclopride ayant un effet à long terme chez l'abeille. L'effet de ces concentrations sur le comportement de recrutement a ensuite pu être testé en conditions contrôlées (cf. Chapitre 3, section 3.3, p. 172).

L'objectif de cet article était de proposer une méthode d'analyse des données de survie d'abeilles en cagettes, problème qui concerne un grand nombre d'écotoxicologues. En effet, selon les recommandations de l'organisation Européenne de Protection des Plantes (OEPP/EPPO 1993), l'évaluation de l'impact d'un pesticide sur l'abeille commence par des études de mortalité au laboratoire. Les abeilles sont élevées en cagettes d'une cinquantaine d'individus. On enregistre la date des événements de mort. Chaque traitement est

répété sur plusieurs cagettes. En exposition chronique, nous sommes confrontés à des problèmes d'analyse de la mortalité en fonction du temps. Dans cet article nous discutons des différentes méthodes utilisées dans la littérature. Le modèle de Cox est sans doute une des méthodes les plus adaptées dans ce type de problème. Il permet d'évaluer l'effet traitement (pesticide et concentration), et de tenir compte de la variabilité entre les réplicats (effet "cagette").

L'originalité de cette étude repose sur la proposition d'un modèle adapté à l'analyse de la survie chez l'abeille. Les échanges de nourriture par trophallaxies et les soins entre ouvrières sont extrêmement fréquents chez cet insecte social. Il est donc peu probable que les abeilles d'une même cagette meurent indépendamment les unes des autres. Dans le modèle que nous proposons, chaque événement de mort ou de censure est supposé modifier la probabilité de mourir des abeilles survivantes. La fonction de risque d'une abeille dépend du nombre d'abeilles encore vivantes dans la cagette.

Dans cette étude, nous avons montré que les traitements augmentaient significativement la probabilité de mourir des abeilles et que ni la variabilité entre les cagettes ni l'effet densité-dépendance ne pouvaient pas être négligés. L'analyse des résidus de martingale montre que les données étaient correctement décrites par le modèle et l'analyse des résidus de Schoenfeld ne nous a pas conduit pas à rejeter l'hypothèse de proportionnalité.

Article 1

Dechaume Moncharmont FX, Decourtye A, Hennequet-Hantier C, Pons O, Pham-Delègue MH. 2003. Statistical analysis of the Honeybee survival after chronic exposure to insecticides. *Environmental Toxicology and Chemistry* 22:3088-3094

STATISTICAL ANALYSIS OF HONEYBEE SURVIVAL AFTER CHRONIC EXPOSURE TO INSECTICIDES

FRANÇOIS-XAVIER DECHAUME MONCHARMONT,*† AXEL DECOURTYE,† CHRISTELLE HENNEQUET-HANTIER,‡
 ODILE PONS,‡ and MINH-HÀ PHAM-DELÈGUE†

†Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, BP23, 91440 Bures-sur-Yvette, France

‡Unité de Biométrie, INRA Centre de Recherches de Jouy-en-Josas, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France

(Received 4 December 2002; Accepted 22 April 2003)

Abstract—Studies concerning long-term survival of honeybees raise the problem of the statistical analysis of mortality data. In the present study, we used a modeling approach of survival data of caged bees under chronic exposure to two pesticides (imidacloprid and deltamethrin). Our model, based on a Cox proportional hazard model, is not restricted to a specific hazard functional form, such as in parametric approaches, but takes into account multiple covariates. We consider not only the pesticide treatment but also a nuisance variable (variability between replicates). Moreover, considering the occurrence of social interactions, the model integrates the fact that bees do not die independently of each other. We demonstrate the chronic toxicity induced by imidacloprid and deltamethrin. Our results also underline the role of the replicate effect, the density-dependent effect, and their interactions with the treatment effect. None of these parameters can be neglected in the assessment of chronic toxicity of pesticides to the honeybee.

Keywords—Honeybee survival Cox model Chronic toxicity Imidacloprid Deltamethrin

INTRODUCTION

As crop-plant pollinators, honeybees may be exposed to several pesticides that can affect their life expectancy. The European Plant Protection Organisation [1] has set up test guidelines for the assessment of pesticide-related risks to bees. Risk assessment of pesticides for bees is built on a sequential scheme including laboratory, semifield, and field evaluations. The laboratory toxicity tests lead to the calculation of the hazard quotient (ratio between treatment dose and median lethal dose [LD50]). Its value determines the subsequent tests to be carried out: Cage tests, tunnel tests, or field tests [2]. The classical way of estimating the acute toxicity of chemicals is to determine their acute lethal dose, particularly the LD50 [3]. However, the lethal dose estimated during acute toxicity tests appears to be a partial measure of the lethal effect because of the short duration of these tests (1–3 d in most cases). It assumes that only foragers visiting crop are likely to be exposed to the toxic compound. Besides, young hive bees also can be exposed through contaminated stored food. Thus, the possible long-term exposure to a toxic agent by contamination of stored food has been established by studying the transfer into the colony of pesticides sprayed on a crop [4–7]. Therefore, many studies investigating the chronic toxicity to insecticides on honeybees have been carried out at the colony level [8–14]. Although tests on colonies probably reflect the best natural conditions of exposure to pesticides, a high variability (resulting from outdoor conditions, colony size, etc.) can affect the reliability of records. Therefore, we developed experiments involving small groups of caged bees subjected to chronic exposure to pesticides via the oral route. Such caging conditions were previously shown to allow long-term survival [15] and to be suitable for testing the sublethal effects of chemicals [13,16–18].

In chronic toxicity tests, most often only the end result of long-term poisoning (i.e., an increase of cumulative mortality) is analyzed [8,10]. This approach does not consider the evolution of mortality during the course of continuous exposure. The most frequently used statistical methods to analyze survival data in the honeybee can be classified into three categories: Life-table analysis, parametric modeling, and semi-parametric modeling. A very common way of describing survival in the literature has been to compute the life table [19,20]. The distribution of survival times is divided into a certain number of intervals. The analysis relies on the computation, for each interval, of the number and proportion of individuals that entered the respective interval alive, the number and proportion of subjects that died in the respective interval, and the number of cases that were censored in the respective interval. On the basis of these numbers and proportions, several values can be computed: Proportion or cumulative proportion of surviving subjects [21,22], hazard rate [23], and median-survival time (LT50) [24]. These parameters are simple to analyze with nonparametric tests. However, they are inefficient for coping with interacting covariates, and they do not use all the information given by the individual life durations. That is why several authors have preferred to analyze survivorship in the honeybee with a parametric model assuming an exponential distribution [25] or a Weibull distribution [26] for the survival time. To analyze the chemical toxicity during the course of the honeybee life span, Bounias [27] proposed algebraic parameters derived from the Hill equation. He tried to fit the sigmoidal mortality curve with an equation analogous to those used in the description of the enzymatic kinetics. Parametric approaches have widespread applicability and include explanatory covariates, but they are strongly dependent on the validity of the assumption that the survival time has a particular probability distribution. Conversely, the nonparametric approaches are not dependent on a specific distribution function,

* To whom correspondence may be addressed
 (dechaume@jouy.inra.fr).

but they do not allow several explanatory covariates to be integrated.

The statistical methods classically used for quantifying chronic toxicity assume that each individual death has no influence on the probability of dying of the congeners. This hypothesis of independence between bees belonging to the same group is not realistic. A covariate that has special importance in the case of honeybees is the density-dependent effect. Indeed, food exchanges, contacts, and pheromonal communication occur among workers [28]. The survival duration of a bee may depend on the survival duration of its nestmates. This fact induces a nonnegligible, time-dependent, population-size effect, and this dependence does not allow a direct comparison of the lifetime empirical distributions. We then developed a Cox proportional hazard model, a statistical method particularly appropriate for survival data analysis [29–31].

The objective of the present study was to present a statistical model for examining survival-curves analysis of honeybees undergoing a chronic exposure to chemicals. This model was applied to the analysis of the effects of two insecticides (imidacloprid and deltamethrin) used at sublethal concentrations.

MATERIALS AND METHODS

Chemicals

We used deltamethrin (98% [w/w] pure; AgrEvo, Gif-sur-Yvette, France) and imidacloprid (99.8% [w/w] pure, Bayer AG, Leverkusen, Germany). These two insecticides were selected because their acute effect on mortality is known [18,32–34] and because their agronomic use is suspected to have induced deleterious effects in field conditions [33,35,36]. The doses were chosen according to the LD50 at 48 h previously established for the tested chemicals [32,37]. These doses were arbitrarily divided by 80 and 160, assuming that the resulting doses would lead to sublethal effects over long-term exposure. Thus, we used two concentrations for each chemical: 15 and 30 $\mu\text{g/L}$ for deltamethrin and 4 and 8 $\mu\text{g/L}$ for imidacloprid. Stock solutions with the proper concentration of each chemical were prepared in acetone and kept at -18°C . Aliquots were used to make each test sucrose solution of specific concentration. The final concentration of acetone in sucrose solutions was equal to 1% (v/v). The test pesticides were compared to an untreated sucrose solution (1% [v/v] acetone).

Insects and experimental setup

Worker bees (*Apis mellifera ligustica*) of known age were produced by placing brood combs from outdoor hives in an incubator at 33°C , then putting the emerging bees in small cardboard cages with 50 ± 2 bees per cage. Bees were reared in an incubator ($33 \pm 2^\circ\text{C}$, $50\% \pm 10\%$ relative humidity). They were provided with sugar food (75% icing sugar and 25% honey mixture [w/w]) and water ad libitum during the first 2 d and with pollen during the first 8 d. After 2 d, the sugar food was replaced by a contaminated sucrose solution (500 g/L). The feeding solutions were renewed every 1 or 2 d. The experiment was replicated twice for each concentration of chemical and three times for controls. All the treatments were applied simultaneously to avoid date or sample effect. The mortality and the consumption of syrup were recorded every 1 or 2 d. Dead bees were removed after each observation. In some cases, the survival time of all the individuals could not be observed, because honeybees either died accidentally or escaped from the cage during handling. Nevertheless, in the latter case, we recorded the time of this censoring event.

Statistical analysis

The survival distribution was estimated directly from the continuous death times. We used the empirical estimator of the lifetime distribution functions proposed by Kaplan and Meier [38] to take into account the censoring time. The Kaplan-Meier survival estimate is a step function, which is constant on the intervals defined by the death times and changes at every distinct death time but does not change at the censoring time (unless a death time happens to be simultaneous with a censoring time). The censoring event only influences the size of the step. If the final observation is an uncensored survival time t , then the Kaplan-Meier survival estimate after t is zero. If the final observation is a censoring time instead of a survival time, then the final value of the Kaplan-Meier estimator at the last uncensored survival time is greater than zero. In this situation, the survival estimate is conventionally represented as continuing at the value calculated at the final censored survival time. However, this estimate generally assumes independence among the individual death events.

The survival analysis was performed with a Cox proportional hazard model [39]. The hazard function or death rate is the instantaneous probability of death for individuals still alive. The Cox model assumes that the individual hazard function depends on a common baseline hazard and the values of the covariates. Given two individuals with particular values for time-independent covariates, the ratio of the estimated hazards over time is supposed to be constant over time. The individual hazard functions are proportional to a common baseline hazard function. We considered not only the treatment but also the nuisance variables as explanatory covariates. The variability among cages under the same treatment was taken into account. Moreover, given that the honeybee is a social insect, it would be too strict an approximation to consider that individuals would die independently from each other. The dependence between workers is taken into account, because the proportion of previously dead insects influences the instantaneous mortality of caged bees. This proportion at time s was computed as the number of total deaths in the cage at time s divided by the number of honeybees still alive in the cage. This covariate induced a nonnegligible, time-dependent, population-size effect. Moreover, interactions between cage and population size were introduced in the model.

The death rate of an individual under treatment i in a cage k at time s had the form

$$\lambda_{ik}(s) = \lambda_0(s) \exp\{t_i + c_{ik} + [\alpha + \beta_i + \gamma_{ik}]X_{ik}(s)\} \quad (1)$$

where λ_0 is the unknown baseline hazard function; t_i is the effect of the treatment i ; c_{ik} is the effect of cage k under treatment i ; $X_{ik}(s)$ is the proportion of dead bees before time s in cage k of treatment i ; α is the main effect of the population size; and β_i and γ_{ik} are the interactions between the proportion of dead bees and, respectively, treatment i and cage k of treatment i . We considered I treatments. For each treatment $i \leq I$, we tested K_i cages of n_{ik} individuals. We considered T_{ikj} to be the instant of the death or censoring of the j -th bee in the cage (i, k) . If T_{ikj} is a death time, then let $\delta_{ikj} = 1$, and if it is a censoring event, then let $\delta_{ikj} = 0$. The set ψ of the model parameters t_i , c_{ik} , α , β_i , and γ_{ik} is estimated by maximizing the Cox partial likelihood:

$$L^c(\psi) = \prod_{i=1}^I \prod_{k=1}^{K_i} \prod_{j=1}^{n_{ik}} \left(\frac{\exp\{t_i + c_{ik} + [\alpha + \beta_i + \gamma_{ik}]X_{ik}(T_{ikj})\}}{S_n(T_{ikj}, \psi)} \right)^{\delta_{ikj}}$$

(2)

where $Y_{ikj}(s) = 1\{T_{ikj} \geq s\}$ and

$S_n(s, \psi)$

$$= \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^{K_i} \sum_{j=1}^{n_{ik}} Y_{ikj}(s) \exp\{t_i + c_{ik} + [\alpha + \beta_i + \gamma_{ik}]X_{ik}(s)\} \quad (3)$$

We stress the fact that the Cox partial likelihood $L^c(\psi)$, which allows us to estimate the parameters of the model, does not depend on the baseline hazard λ_0 . So, it is not necessary to specify the form of this baseline hazard function, contrary to a completely parametric approach. Maximum likelihood tests are performed for the significance of the parameters. The aim of the modeling process was to determine which combination of potential explanatory variables affects the hazard rate and, more precisely, whether the treatment effect was more important than the variability among cages. The estimators of the parameters are approximately gaussian, because the total number of bees is large enough and the variance of the approximating distributions are estimated from the data. These approximations provide confidence intervals for the true parameter values and for the hazard ratios $\lambda_{ik}(s)/\lambda_0(s)$ from Equation 1 and according to the value of the proportion of dead bees at s . This analysis was done using S-plus® software [40].

RESULTS

Consumption of syrup

We compared the mean consumption per bee and per day using a multivariate analysis of variance including the treatment effect, the time from the beginning of the experiment, and the variability among cages nested in the treatment. No significant difference of consumption was found among treatments on average over the cages ($F_{8,299} = 1.614$, $p = 0.12$). The consumption of syrup was constant during the experiment on average on the cages ($F_{1,299} = 0.582$, $p = 0.45$) and was barely significantly different among cages under the same treatment ($F_{10,299} = 1.92$, $p = 0.042$). The mean consumption of syrup per bee and per day was $20 \pm 0.95 \mu\text{l}$.

Definition of the survival model

We tested the adequacy of the complete model against four nested models:

$$\text{model } M_1: \lambda_{ik}(s) = \lambda_0(s) \exp\{t_i + c_{ik} + [\alpha + \beta_i + \gamma_{ik}]X_{ik}(s)\}$$

$$\text{model } M_2: \lambda_{ik}(s) = \lambda_0(s) \exp\{t_i + c_{ik} + [\alpha + \beta_i]X_{ik}(s)\}$$

$$\text{model } M_3: \lambda_{ik}(s) = \lambda_0(s) \exp\{t_i + c_{ik}\}$$

$$\text{model } M_4: \lambda_{ik}(s) = \lambda_0(s) \exp\{t_i\}$$

$$\text{model } M_5: \lambda_{ik}(s) = \lambda_0(s)$$

The model M_1 is the complete model described by Equation 1; all the covariates and their interactions are taken into account. In the model M_2 , we only consider the treatment effect, the cage effect, the density-dependent effect, and its interaction with the treatment effect. The model M_3 considers the treatment effect and the cage effect without any density-dependent effect. The model M_4 only takes into account the treatment effect, without any consideration of the nuisance variable (cage effect) or density-dependent effect. The last model (M_5) is the null model of interest.

Table 1. Log-likelihood ratio test between the complete model M_1 and the four models nested in the complete model for each chemical^a

Nested model	df	Imidacloprid		Deltamethrin	
		SL	p	SL	p
M_2	4	27.8	10^{-5}	23.8	$<10^{-5}$
M_3	7	31.8	10^{-5}	25.0	$<10^{-5}$
M_4	11	200	10^{-5}	187	$<10^{-5}$
M_5	13	342	10^{-5}	291	$<10^{-5}$

^a The SL represents the log-likelihood ratio as defined in the text, and df represents the degree of freedom of the test. The p value associated with the χ^2 (SL, df) is indicated.

Consider models M_i and M_j (nested in M_i), and let the value of the maximized log-likelihood for each model be $(\hat{L}_i)$ and $\log(\hat{L}_j)$, respectively. We compared the two models by their statistical SL (log-likelihood ratio) $= -2[\log(\hat{L}_j) - \log(\hat{L}_i)]$ that has an asymptotic χ^2 distribution under the null hypothesis that the coefficients of the additional variables from M_j to the complete model M_i are zero. Table 1 presents the values of SL with their degree of freedom and the p value associated to the ratio test for each chemical.

The tests between the complete model M_1 and the four nested models were highly significant in all cases. The complete model was the best model. Therefore, we could not reject any variable of the complete model, and all the interactions were significant. One variable to be taken into account was the density-dependent effect (effect of the ratio of bees still alive). For the two chemicals at the two doses, the density-dependent effect and its interactions with the treatments were significant: The bees from the same cage did not die independently from each other. The variability among cages was also significant, and this nuisance variable was retained as an explanatory covariate. These analyses were completed by diagnostic statistics [30].

For the two chemicals, we plotted the Martingale residuals. These residuals can take value between $-\infty$ and 1, and individuals with a large residual are poorly predicted by the model. In the present study, the residuals were roughly centered around zero, and no widely deviant data were found (Fig. 1). Moreover, to assess the proportional hazards assumption, we also examined the Schoenfeld residuals. These residuals were calculated using the S-plus function *cox.z.ph* [40] for each covariate and all their interactions used in the model corresponding to each chemical. Because the smooth curves were flat and centered around zero, we concluded that the proportionality assumption was reasonable.

Effect of the treatment

The lifetime distributions were plotted in Figure 2. Because all variables and their interactions were significant (Table 1), we explored the treatment effect for each chemical in the complete model M_1 . The cage and the density-dependent effects as well as their interactions were significant, but the treatment effect was more significant. The hazard function of a bee exposed to a chemical was globally multiplied, all other things being equal, by $\exp\{t_i\}$, where t_i is the coefficient associated to the treatment effect. Table 2 gives the coefficient estimates for this treatment effect for each chemical. Imidacloprid and deltamethrin at the two doses increased the hazard of death of caged bees.

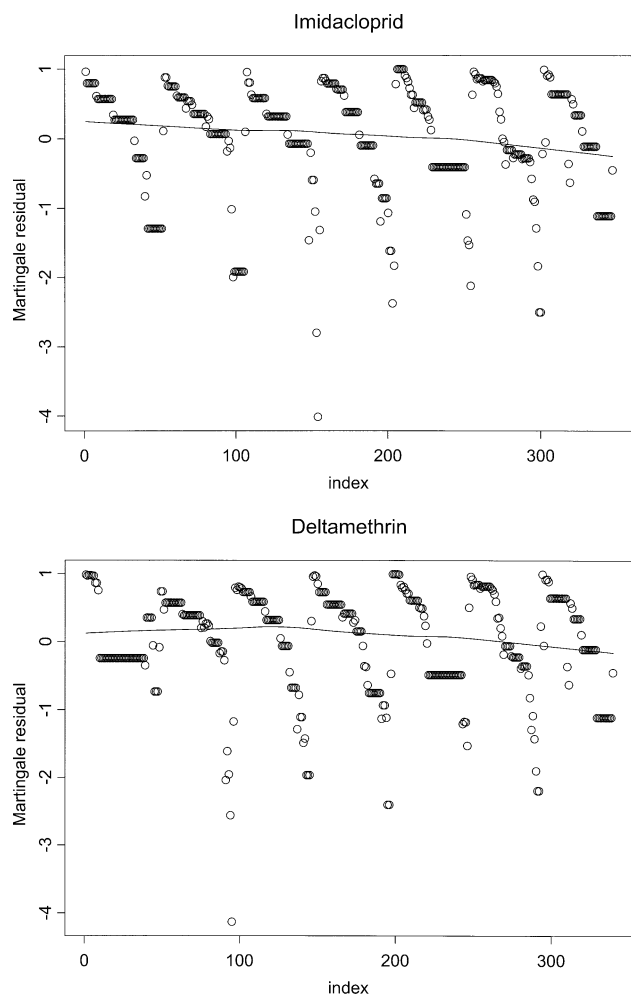


Fig. 1. Martingale residuals plot with loess smooth line for the analysis corresponding to the two chemicals (imidacloprid [top] and deltamethrin [bottom]). These residuals were roughly centered around zero, and no widely deviant observations were noted.

DISCUSSION

Interest of the Cox model

The model proposed in the present study is a semiparametric model. As a nonparametric approach, this model does not need to assume a specific probability distribution, but as a parametric method, it can also take into account the influence of covariates. The model expresses the data in terms of death rate depending on explanatory covariates that include the density-dependent effect. Survival analysis could be conducted by a simple comparison of the Kaplan-Meier curves obtained after the different treatments, and no model assumption would be required. However, such a nonparametric approach would not allow us to take into account the time-dependent covariate that was shown to modify significantly the hazard function in the Cox model. Because a survival function is equivalently defined by a unique hazard function, the nonparametric model may be viewed as equivalent to the submodel M_4 of the Cox model M_1 . As shown in Table 1, the hypothesis of model M_4 should be rejected. A semiparametric approach should be preferred. However, the survival data of caged honeybees cannot be studied via multiple-regression techniques for the following reasons: The nonnormal distribution of survival times, the presence of censoring, and the time-dependent covariates. The

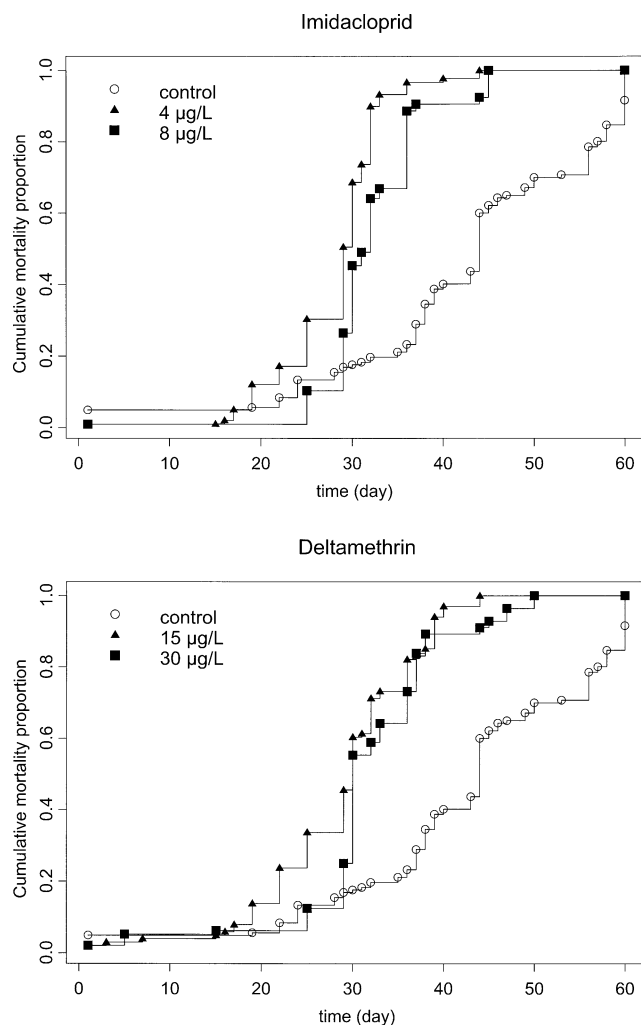


Fig. 2. Kaplan-Meier estimates of the lifetime distribution of bees fed a sucrose control solution, imidacloprid (top), or deltamethrin (bottom). The y-axis represents the Kaplan-Meier estimates of the cumulative mortality proportion. For each chemical, two doses were tested. These lifetime distributions were obtained by pooling all the cages under the same treatment (same chemical and same dose).

survival times being always positive, we could not assume that this type of data has a normal distribution, which assumes that the distribution is symmetric around zero. Therefore, parametric models for the analysis of survival data, like the Weibull analysis, have been used by several authors to study survival times in the honeybee [24,26]. These models are very useful tools, especially in exploratory works, because they can usually be fitted much faster than the Cox models. However, they

Table 2. Coefficient estimates for the treatment effect (t_i) and its standard error (SE) on fitting the complete model M_1 for each chemical^a

Chemicals	Dose	t_i	SE	$\exp\{t_i\}$	p
Imidacloprid	4 µg/L	2.58	0.567	13.2	$<10^{-5}$
	8 µg/L	1.59	0.548	4.9	3.7×10^{-3}
Deltamethrin	15 µg/L	2.23	0.527	9.33	2.3×10^{-5}
	30 µg/L	1.54	0.535	4.64	4.1×10^{-3}

^a The hazard function of a bee exposed to a chemical was globally multiplied by $\exp\{t_i\}$. This table gives the p value of the Wald's test for the significance of the estimated coefficient in model M_1 . For all the treatments, the value $\exp\{t_i\}$ differed significantly from 1.

rely on the assumption of a given parameter of the hazard function. When a less parametric approach, such as the Cox model, is used in the analysis of survival data, a particular probability distribution for the survival times need not be assumed. The hazard function is not restricted to a specific functional form.

The other major feature of the survival data is the censoring. The survival analysis using a Cox model allows us to take into account the partial information contained in the censored data (i.e., the fact that the individual is alive from the beginning of the experiment up to the censoring time). This feature is useful to cope with individuals escaping or dying accidentally, but it also allows us to plan the sacrifice of some individuals for some biological analysis without affecting the result of the experiment. Moreover, the survival of a group of bees depends on several explanatory variables that can be time-dependent (e.g., the number of nestmates already dead in the cage). In most cases, the variability among cages and its interaction with the treatment were significant and could not be discarded. The modeling process also showed that the density-dependent effects and their interaction with the treatment variable significantly affected the form of the hazard function. This result was consistent with that of a previous study investigating the effects of proteinase inhibitors on the survival of bees in a 60-d chronic test [17], in which the individual hazard function was correlated with the number of surviving bees. Nevertheless, it seems relevant to consider the variability among cages not as a fixed effect but as a random effect in a frailty model [41–43]. This random effect may be considered as a nonobserved variable that describes the unexpected risk, or frailty, for the bees of a given cage as compared to another cage with slower mortality under the same treatment. In the present study, the tests of significance for the treatment and the group-size effect into a frailty model gave the same results as those obtained with the model without random effect. Thus, variability among cages must be considered as a fixed effect.

Effects of the pesticide on honeybee survival

A critical point in evaluation of the toxicity of chemicals to caged bees is the actual concentration of the toxic compound received by each bee. In the present experiment, because the mean consumption of syrup per bee and per day was constant during the experiment and did not differ significantly among treatments, and assuming that trophallactic exchanges ensure an equal distribution of food among bees, the exposure to the chemical was considered as homogeneous among bees. In other words, we assumed that the nominal concentration in the contaminated solution was proportional to the dose received per bee. The statistical approach based on the comparison of survival data by a Cox proportional hazard model demonstrated the chronic toxicity of imidacloprid at 4 and 8 $\mu\text{g/L}$. When focusing on the dynamics of survival, we observed a strong increase of mortality with imidacloprid approximately 30 d after the beginning of the observations (Fig. 2). This effect of the pesticide would not have been detected in a short-term experiment. Besides, the classical analysis of toxicity is based on determination of the LD50 estimated after 1 or 2 d of treatment, which is mainly representative of potential effects on foragers. The delayed toxicity of imidacloprid may rely on the differential sensitivity of bees according to age or on the accumulation of the compound in bees. Two arguments favor an age effect as the critical factor. First, imidacloprid has a low lipophilicity ($\log\{P_{ow}\} = 0.57$), which implies that its

fixation in the adipose tissues of animals (i.e., bioaccumulation) is unlikely. Second, our data are consistent with those of previous chronic oral tests on caged honeybees [18]. In a 10-d chronic oral test with honeybees fed syrup contaminated with imidacloprid at 1 and 10 $\mu\text{g/L}$, Suchail et al. [18] observed mortality after 3 d. The worker bees used in that study were captured on honey and pollen combs in the hive corresponding mainly to old bees (20–25 d) [44]. Those bees died after 3 d of exposure (i.e., at the age of 23–28 d). In the present study, the survival time (mean $\pm$ standard error) was 28.3 ± 5.6 d for the treatment with imidacloprid at 4 $\mu\text{g/L}$ and 31.3 ± 4.1 d at 8 $\mu\text{g/L}$, which is in the same range of values as the data given by Suchail et al. [18]. These results are consistent with the hypothesis of an age effect (i.e., variation of the sensitivity to the imidacloprid treatment according to age) rather than of an accumulation of imidacloprid in bees. To confirm this hypothesis, further experiments following the experimental setup and the survival model described in the present study should be conducted by starting the exposure at different ages. The characterization of a differential sensitivity with age is important in the risk assessment of pesticides for honeybees, because it can significantly alter the age distribution within the colony.

The treatment effect was significant for bees exposed to deltamethrin (15 and 30 $\mu\text{g/L}$). An increase of the mortality after 30 d also appeared in deltamethrin-treated bees. Contrary to imidacloprid, the lipophilicity of deltamethrin ($\log\{P_{ow}\} = 4.6$) makes the hypothesis of accumulation likely. Chronic toxicity, such as that caused by deltamethrin, has been previously observed with other pyrethroids in honeybees. During a test period of 10 weeks, permethrin caused an increase of the death rate [12]. Illarionov [45] showed that the toxicity was higher in the case of multiple ingestion of food containing cypermethrin or alphasmethrin than in the case of a single ingestion. Moreover, long-term exposure of bees to cypermethrin showed that this insecticide caused serious damage to treated colonies [16]. Thus, both the present results and those found in the literature demonstrate that pyrethroids, used at low concentrations over a long period of time, might induce mortality.

Inverse concentration–response effects were found, because the lowest concentrations tested of imidacloprid (4 $\mu\text{g/L}$) and deltamethrin (15 $\mu\text{g/L}$) led to the highest level of mortality. For imidacloprid, similar unusual concentration–response effects had been reported in acute toxicity tests [46], in motor activity tests [47], and in cytochrome oxidase staining of the bee brain [48]. Thus, both the present results and those of previous works are in agreement with the conclusion of Calabrese and Baldwin [49]: When studies are properly designed to evaluate chemical toxicity below the traditional toxicological threshold (e.g., LD50), toxic effects at low concentrations can be observed with high frequency. For imidacloprid, Suchail et al. [46] suggested that nonlinear concentration–response effects might account for complex detoxification mechanisms, with low concentrations inducing strong toxic effect because no detoxification mechanism takes place and higher concentrations triggering the induction of detoxifying enzymes, leading to a lower toxicity. The present results suggest that such a detoxification mechanism might be involved in the inverse concentration–response effect with deltamethrin. A recent review [49] established that numerous highly reliable toxicological studies demonstrate the existence of such effects and that they can be generalized to the class of chemicals assessed.

In conclusion, the assessment of long-term toxicity to honeybees from chronic exposure to pesticides by means of a proportional hazard model revealed that the analysis should not neglect the time variation of the mortality through a non-parametric baseline hazard function, the interactions among bees (i.e., the density-dependent effect), and the variability among cages under the same treatment. The originality of the present model is not only to focus on the treatment effect but also to consider explicitly the density-dependent effect and nuisance variables (cage effect). This statistical model seems particularly adapted to the assessment of chronic toxicity to honeybees and, more generally, to any social insect or animal with strong social interactions studied in groups.

Acknowledgement—We thank M. Le Metayer and A.L. Picard-Nizou for their help during the experiments and B. Roger for rearing the bees. F.X. Dechaume Moncharmont was supported by a Ph.D. grant from the National Institute for Agricultural Research, France, and A. Decourtye was supported by a grant from the European Community Programme for French Beekeeping coordinated by the French Ministry of Agriculture.

REFERENCES

- European and Mediterranean Plant Protection Organization. 1993. Guideline on test methods for evaluating the side effects of plant protection products on honeybees. *OEPP Eppo Bull* 22:203–215.
- Cluzeau S. 2002. Risk assessment of plant protection products on honey bees. In Devillers J, Pham-Delègue MH, eds, *Honey Bees: Estimating the Environmental Impact of Chemicals*. Taylor & Francis, London, UK, pp 42–55.
- De Villiers J. 2002. Acute toxicity of pesticides to honey bees. In Devillers J, Pham-Delègue MH, eds, *Honey Bees: Estimating the Environmental Impact of Chemicals*. Taylor & Francis, London, UK, pp 56–66.
- Fries I, Wibran K. 1987. Effects on honey-bee colonies following application of the pyrethroids cypermethrin and PP 321 in flowering oilseed rape. *Am Bee J* 127:266–269.
- Koch H, Weisser P. 1997. Exposure of honey bee during pesticide application under field conditions. *Apidologie* 28:439–447.
- Russel D, Meyer R, Bukowski J. 1998. Potential impact of microencapsulated pesticides on New Jersey apiaries. *Am Bee J* 138: 207–210.
- Villa S, Vighi M, Finizio A, Bolchi Serini G. 2000. Risk assessment for honeybees from pesticide-exposed pollen. *Ecotoxicology* 9:287–297.
- Barker RJ, Waller GD. 1978. Sublethal effects of parathion, methyl parathion, or formulated methoprene fed to colonies of honey bees. *Environ Entomol* 7:569–571.
- Stoner A, Wilson WT, Rhodes HA. 1982. Carbofuran: Effect of long-term feeding of low doses in sucrose syrup on honey bees in standard-size field colonies. *Environ Entomol* 11:53–59.
- Stoner A, Wilson WT. 1982. Diflubenzuron (Dimilin): Effect of long-term feeding of low doses in sugar-cake or sucrose syrup on honey bees in standard-size field colonies. *Am Bee J* 122:579–582.
- Waller G, Erikson B, Harvey J, Martin J. 1984. Effects of dimethoate on honeybees (Hymenoptera: Apidae) when applied to flowering lemons. *J Econ Entomol* 77:70–74.
- Nation JL, Robinson FA, Yu SJ, Bolten AB. Influence upon honeybees of chronic exposure to very low levels of selected insecticides in their diet. *J Apic Res* 25:170–177.
- Fiedler L. 1987. Assessment of chronic toxicity of selected insecticides to honeybees. *J Apic Res* 26:115–122.
- Schmuck R, Schöning R, Stork A, Schramel O. 2001. Risk to honeybees (*Apis mellifera* L., Hymenoptera) by an imidacloprid seed dressing of sunflowers. *Pest Manag Sci* 57:225–238.
- Pain J. 1966. Nouveau modèle de caquettes expérimentales pour le maintien d'abeilles en captivité. *Annales de l'Abeille* 9:71–76.
- Bendahou N, Fléché C, Bounias M. 1999. Biological and biochemical effects of chronic exposure to very low levels of dietary cypermethrin (cymbush) on honeybee colonies (Hymenoptera: Apidae). *Ecotoxicol Environ Saf* 44:147–153.
- Pham-Delègue MH, Girard C, Le Métayer M, Picard-Nizou AL, Hennequet C, Pons O, Jouanin L. 2000. Long-term effects of soybean protease inhibitors on digestive enzymes, survival and learning abilities of honeybees. *Entomol Exp Appl* 95:21–29.
- Suchail S, Guez D, Belzunces LP. 2001. Discrepancy between acute and chronic toxicity induced by imidacloprid and its metabolites in *Apis mellifera*. *Environ Toxicol Chem* 20:2482–2486.
- Cutler SJ, Ederer F. 1958. Maximum utilization of the life table method in analyzing survival. *J Chronic Dis* 8:699–712.
- Gehan EA. 1969. Estimating survival functions from the life table. *J Chronic Dis* 21:629–644.
- Garofalo C. 1978. Bionomics of bombus (*Fervidobombus morio*). II. Body size and length of life of workers. *J Apic Res* 17:130–136.
- Goldblatt J, Fell R. 1987. Adult longevity of workers of the bumble bees *Bombus fervidus* (F.) and *Bombus pennsylvanicus* (De Geer) (Hymenoptera: Apidae). *Can J Zool* 65:2349–2353.
- Strassmann J. 1985. Worker mortality and the evolution of castes in the social wasp polistes exclamans. *Insectes Soc* 32:275–285.
- Bounias M, Navonnectoux M, Popeskov D. 1995. Toxicology of cupric salts in honeybees. I. Hormesis effects of organic derivatives on lethality parameters. *Ecotoxicol Environ Saf* 31:127–132.
- Visscher P, Dukas R. 1997. Survivorship of foraging honey bees. *Insectes Soc* 44:1–5.
- Hutchinson T. 2000. Graphing the survivorship of bees. *Insectes Soc* 47:292–296.
- Bounias M. 1989. Derivation of actual toxicological constants in lethality studies. *Biomathematics* 107:29–45.
- Wilson EO. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Kalbfleisch JD, Prentice RL. 1980. *The Statistical Analysis of Failure Time Data*. John Wiley, New York, NY, USA.
- Collett D. 1994. *Modelling Survival Data in Medical Research*. Chapman & Hall, London, UK.
- Hennequet-Antier C, Pons O. 2000. Rapport technique—Guide pour l'analyse de données de survie à long terme chez l'abeille—méthode et application. Technical Report. Institut National de la Recherche Agronomique, Jouy-en-josas, France.
- Stevenson JH. 1978. The acute toxicity of unformulated pesticides to worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Plant Pathol Oxf* 27: 38–40.
- Colin ME, Belzunces LP. 1992. Evidence of synergy between prochloraz and deltamethrin in *Apis mellifera* L.: A convenient biological approach. *Pestic Sci* 36:115–119.
- Nauen R, Ebbinghaus-Kintscher U, Schmuck R. 2001. Toxicity and nicotinic acetylcholine receptor interaction of imidacloprid and its metabolites in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Pest Manag Sci* 57:577–586.
- Faucon J, Flamini C, Colin M. Evaluation de l'incidence de la deltaméthrine sur les problèmes de cheptel apicole. 2ème partie: Essais en plein champ: Etude de la deltaméthrine en conditions de terrain. *Bulletin des Laboratoires Veterinaires* 18:33–45.
- Pham-Delègue MH, Cluzeau S. 2000. Effets des produits phytosanitaires sur l'abeille. Incidence du traitement des semences de tournesol par Gaucho sur les disparitions de butineuses. Rapport Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris, France.
- Decourtye A, Lacassie E, Pham-Delègue M. 2003. Learning performances of honeybees (*Apis mellifera* L.) are differentially affected by imidacloprid according to the season. *Pest Manag Sci* 59:269–278.
- Kaplan EL, Meier P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *J Am Stat Assoc* 53:457–481.
- Cox DR. 1972. Regression models and life tables. *Biometrics* 38: 67–77.
- Venables WN, Ripley BD. 1999. *Modern Applied Statistics with S-plus*. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Lancaster T. 1979. Econometric methods for the duration of unemployment. *Econometrica* 47:939–956.
- Vaupel J, Manton K, Stallard E. 1979. The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography* 16:439–454.
- Hougaard P. 1984. Life table methods for heterogeneous populations: Distributions describing the heterogeneity. *Biometrika* 71: 75–83.
- Seeley TD. 1982. Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 11:287–293.
- Illarionov A. 1991. Toxic effects of some insecticides on the honeybee. *Agrokhimiya* 8:121–125.

46. Suchail S, Guez D, Belzunces LP. 2000. Characteristics of imidacloprid toxicity in two *Apis mellifera* subspecies. *Environ Toxicol Chem* 19:1901–1905.
47. Lambin M, Armengaud C, Raymond S, Gauthier M. 2001. Imidacloprid-induced facilitation of the proboscis extension reflex habituation in the honeybee. *Arch Insect Biochem Physiol* 48:129–134.
48. Armengaud C, Causse N, Ait-Oubah J, Ginolhac A, Gauthier M. 2000. Functional cytochrome oxidase histochemistry in the honeybee brain. *Brain Res* 859:390–393.
49. Calabrese E, Baldwin L. 2002. Applications of hormesis in toxicology, risk assessment and chemotherapeutics. *Trends Pharmacol Sci* 23:331–337.

2.3 Article 2 : L'inhibiteur de protéase du soja n'affecte pas la stratégie de butinage d'abeilles en vol libre

2.3.1 Contexte de l'étude.

En tant que pollinisateurs des cultures, les abeilles sont susceptibles de butiner sur des plantes génétiquement modifiées résistantes aux insectes. Du fait de son rôle écologique et de son poids économique, la question de l'impact de ces plantes OGM sur l'abeille est cruciale. Un schéma séquentiel en trois tiers a été proposé pour tenter d'évaluer les risques pour la faune auxiliaire de l'exposition aux plantes transgéniques. Des études sont tout d'abord conduites au laboratoire, en conditions contrôlées, sur des petits groupes d'individus. Elles cherchent à évaluer l'impact des produits de transgène dans la situation de "pire cas" (*worst case scenario*). Ensuite, les études sont étendues à de plus grands groupes d'individus, et tentent d'évaluer les facteurs écologiques et comportementaux qui pourraient affecter la probabilité d'exposition au toxique. Enfin, les études en plein champs constituent l'échelle d'étude la plus réaliste mais les problèmes de variabilité environnementale et le faible nombre de réplicats lors des expérimentations rendent difficiles les conclusions sur l'impact plantes OGM résistantes aux insectes sur les organismes non cibles.

Les inhibiteurs de protéase (IP) sont des produits de transgène de plus en plus utilisés dans la cadre de la lutte contre les ravageurs des cultures. Ils tuent ou limitent la croissance des insectes en perturbant la digestion des protéines, ce qui occasionne des carences en acides aminés. Il existe différentes classes d'IP dont l'efficacité dépend des protéases digestives présentes chez l'insecte. Or, les abeilles possèdent dans leur tube digestif des protéases à sérine. Ainsi les abeilles qui butineraient sur des plantes transgéniques exprimant des inhibiteurs de protéase à sérine pourraient être affectées par ce produit de transgène. Des études préalables au laboratoire, sur des pe-

tits groupes d'individus, ont montré qu'une exposition à un inhibiteur de protéase, le Bowman-Birk Inhibitor (BBI) diminuait la survie, les capacités d'apprentissage et la physiologie digestive des abeilles. En suivant le schéma séquentiel, des études en conditions contrôlées à l'échelle de la colonie devaient être conduites pour préciser l'impact des inhibiteurs de protéases à sérine sur les abeilles.

En situation naturelle, les abeilles ont la possibilité d'éviter les sources de nourriture contaminées par des inhibiteurs de protéases. Cependant très peu d'études ont porté sur les choix comportementaux des pollinisateurs face à des sources contaminées.

2.3.2 Analyses de la stratégie de butinage

Nous avons travaillé avec des colonies installées en cage de vol intérieure (situation contrôlée). Un grand nombre d'abeilles en vol libre pouvait butiner deux heures par jour sur deux fleurs artificielles. Lors d'une première phase de contrôle de cinq jours, les deux sources étaient de qualité identiques. Dans une seconde phase de cinq jours, la qualité d'une des sources était modifiée. Les butineuses étaient marquées individuellement par une pastille numérotée collée sur le thorax. On pouvait ainsi enregistrer leur activité de butinage (choix de la fleur artificielle, heure d'arrivée et temps de présence sur la fleur) plusieurs heures par jour pendant plusieurs jours.

Afin de nous assurer que le protocole expérimental nous permettait bien de détecter des modifications comportementales, nous avons effectué une expérience contrôle dans laquelle nous avons modifié la concentration en sucre. Nous avons choisi deux concentrations en sucrose (33 et 16 %) dont on sait qu'elles induisent un bon niveau d'activité chez les butineuses (Waller 1972, Waddington et Kirchner 1992).

L'objectif de cette étude était de voir si les abeilles modifiaient leur stratégie de visite quand la solution sucrée d'une des sources était contaminée par du BBI (Bowman-Birk Inhibitor) à une concentration réaliste avec le niveau

de production *in planta* alors que la seconde contenait la même concentration d'une protéine neutre (BSA, Bovine Serum Albumine).

Intervalle entre deux visites

Nous avons analysé la distribution des durées des intervalles entre deux visites successives (visite v et $v + 1$) au moyen d'un modèle de Cox. Plusieurs auteurs ont déjà utilisé des modèles de survie en écologie pour étudier les durées de dormance de graine, ou les périodes de floraison de plantes (Muenchow 1986, Fox 1993) ou en éthologie pour étudier par exemple, les comportements alimentaires chez le lapin ou les stratégies de pontes d'insectes parasitoïdes (Pons et de Turckheim 1988b,a, Haccou et Meelis 1992, Wajnberg *et al.* 2000). En effet, les données sur la durée d'un intervalle entre deux comportements sont très proches des données de survie. En analyse de survie, l'expérimentateur enregistre la date des événements de mort depuis le début des observations. Ici nous avons enregistré l'heure des événements de retour sur une source depuis la dernière visite. On peut d'ailleurs représenter la distribution cumulée des durées d'intervalles entre deux visites (Fig. 2.1) de la même façon que l'on représentait la distribution cumulée des événements de mort dans une cage (cf. courbes de survie, Fig. 1, Article 2).

Nombre de visites successives

Les abeilles visitent régulièrement une même fleur artificielle avant d'en changer, pour aller butiner sur l'autre fleur. Il est possible que leur probabilité de changer de fleur soit affectée par la qualité de la source. Nous avons donc analysé le nombre de visites successives sur une même fleur. Mais nous arrêtons les observations au bout d'une période déterminée à l'avance et non pas dès que les abeilles changeaient de sources pour la i -ième fois. Ainsi, pour toutes les abeilles, la longueur de leur dernière série de visites sur une même source est censurée. Si on veut calculer simplement un nombre moyen de visites successives, on ne peut pas tenir compte de ces dernières séries.

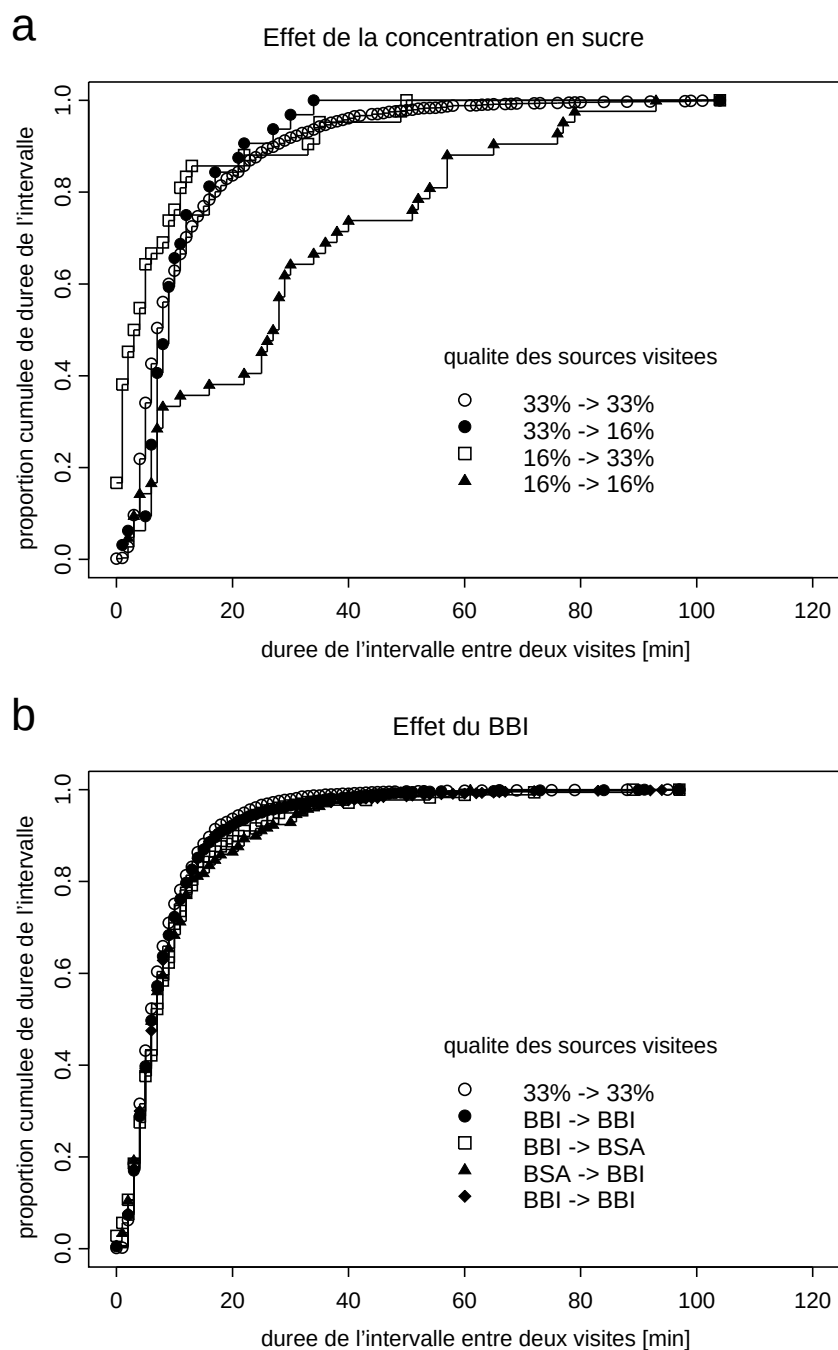


FIG. 2.1 – La distribution des durées de l'intervalle entre deux visites successives en fonction de la qualité des deux sources visitées. **[a]** Modification de la concentration en sucre. **[b]** Ajout d'un produit de transgène (le BBI) ou d'une protéine neutre (BSA).

Soybean proteinase inhibitor does not affect the foraging strategy of free flying honeybees

François-Xavier DECHAUME MONCHARMONT ^{1*}, Hichem AZZOUZ ¹,
Odile PONS ², Minh-Hà PHAM-DELEÈGUE ¹

(Apidologie, accepté pour publication)

(1) Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, BP23, 91440 Bures-sur-Yvette, France. (2) Unité de Biométrie, INRA Centre de Recherche de Jouy-en-Josas, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.

(*) Corresponding author: François-Xavier DECHAUME MONCHARMONT, Telephone: 33.1.69.29.87.66, Fax: 33.1.69.07.50.54, E-mail: dechaume@jouy.inra.fr

Abstract. The non-intentional effects of insect resistant genetically modified plants on beneficial insects such as pollinators should be assessed through a sequential scheme from laboratory to field evaluations. We have investigated the effect of Bowman-Birk inhibitor (BBI), a serine proteinase inhibitor, at a dose compatible with the level of expression *in planta*. As small scale laboratory studies previously reported disruption of the digestive physiology and learning behaviour in the Honeybee, an intermediate scale study under controlled conditions needed to be carried out at the level of the colony to make precise the impact of the proteinase inhibitor. Under natural conditions, the honeybees could possibly avoid the proteinase inhibitor-contaminated food source. However, behavioural choice experiments have received little attention in studies examining the effect of transgene on pollinator insects. We set up a behavioural choice experiment, based on a large number of free-flying individuals visiting the flowers a large number of times, so as to be able to detect differences in. The mean number of visits per hour, the interval between consecutive visits and the flower constancy were not sig-

nificantly different when the inhibitor was added to the feeding solution. We concluded that the Honeybee did not modify its foraging strategy to avoid the sucrose solution added with BBI at 100 $\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$. The methodology proposed herein to test the feeding avoidance of honeybees could form a colony scale risk assessment procedure. This procedure seems particularly relevant to the assessment of the impact of PIs or other transgene to be possibly expressed in melliferous plants on honeybees and more generally to any pollinator insect.

Keywords: honeybee *Apis mellifera*, foraging behaviour, behavioural choice, proteinase inhibitor, risk-assessment

Introduction

Engineering genes encoding insecticidal proteins into crop plants offers numerous benefits to agriculture. However, as with many conventional insecticides, the environmental consequences of this new technology need to be assessed. Most of the environmental concerns about genetic modification (GM) technology in plants have derived from the possibility of gene flow to close relatives of the transgenic plant, the possible undesirable effects of the exotic genes or traits (e.g., resistance in pest insect or herbicide tolerance), and the possible effect on non-target organisms. With regard to this last point, it is not possible to test all the potential non-target organisms in contact with a transgenic crop. Commonly used non-target herbivorous insects are those selected for conservation needs, soil functions and roles in pollination (review by Cowgill and Atkinson 2003). In particular, the insect resistant GM plants raise the question of the impact on both survival and foraging activity of the pollinator. Beneficial insects such as honeybees or bumblebees may be repeatedly exposed to the entomotoxin present in the nectar of the GM plants. And, due to its economical importance, the

Honeybee *Apis mellifera* is one of the most studied pollinators. The economical value of honey bees results not only from the hive products (honey, royal jelly, wax, etc.) but also from their pollinating activity on crop plants (Williams 1994).

A scheme similar to the one used to assess the effect of pesticides on beneficial organisms (EPPO 1993) has been proposed to assess the effect of insect resistant GM plants on beneficial insects (Dohmen 1998, Schuler et al. 2001, 2003, Cowgill and Atkinson 2003). Thus, risk assessment for the Honeybee should follow a sequential scheme from laboratory to field evaluation. First, the studies rely on small-scale laboratory experiments in which the individual bees are exposed to high doses of transgene product in order to assess the lethal effect of the toxin. This first step represents the "worst-case scenario" (Malone and Pham-Delegue 2001). Second, more extended laboratory or semi-field, hive scale, experiments should be carried out. The ecological and behavioural factors affecting the probability of exposure to toxic are studied under more controlled conditions than in the field. Third, large scale field studies represent the most realistic scenario, but the environmental variability and small number of replications make it difficult to assess effects on non-target insects.

Among the transgene products capable of protecting a crop against herbivorous insects, the development of transgenic plants expressing proteinase inhibitors (PI) has emerged in the recent years as an additional strategy for pest control (Hilder et al. 1987, Christeller et al. 2002). The proteinase inhibitors slow down the growth or kill the insect by binding with digestive proteinases resulting in the disruption of protein digestion and lack of several amino acids (Hines et al. 1990, Oppert et al. 1993). There are several classes of PIs, and their efficiency depends on the proteinase present in the target-insect. Previous studies have shown the presence of digestive serine proteinase in the Honeybee digestive tract (Moritz and Crailsheim 1987,

Belzunces et al. 1994, Burgess et al. 1996). Honeybee foraging on plants expressing serine proteinase inhibitors could be exposed to this transgene product and potentially disturbed or killed. The effect of ingestion of a soybean serine proteinase inhibitor was investigated in small-scale laboratory studies (Girard et al. 1998, Pham-Delègue et al. 2000). At doses corresponding to the level of expression *in planta*, the soybean proteinase did not affect the Honeybee survival (Girard et al. 1998, Pham-Delègue et al. 2000), long term ingestion did not modify the digestive activity (Girard et al. 1998). Individual olfactory learning performances were unchanged (Pham-Delègue et al. 2000). However, a 10 times higher dose significantly disrupt honeybees digestive physiology and learning behaviour. While lethal effects are rather easy to determine and can lead to discard a product, more subtle effects at various levels of bees physiology or behaviour are less obvious to detect, but may also affect honeybee populations. Following the sequential scheme for evaluating non-intentional effect of transgene products on beneficial organisms, an intermediate scale study under controlled situation needed to be carried out.

The purpose of this paper is to present an assessment of the impact of the soybean proteinase inhibitor on the Honeybee foraging strategy at intermediate scale. The originality of this paper lies in three points. (1) We chose to assess the impact of the proteinase inhibitor at the level of the colony under a controlled situation. The complete group of foragers, and not only a small sample of the worker bees, are subjected to the treatment. Even if the individual honeybees are only slightly affected by the presence of the inhibitor, the collective response could be strongly modified. The colony could collectively decide to avoid a contaminated source of nectar as a self-organized process (Camazine et al. 2001). (2) The procedure used relied on behavioural choice experiments. The free flying bees could avoid the contaminated food source by choosing a control source. In the case of choices among nectar

sources, the forager bees were reported to accurately modify their behaviour according to the nectar quality (Seeley 1985). Only choice experiments could detect the impact of BBI on the foraging strategy. Thus we focused on the behavioral choices in free flying honeybees and we paid particular attention to the key components of the foraging strategy: flower constancy, interval duration between consecutive visits to the flowers. (3) The behavioural data over time raise the problem of the statistical analysis. In this paper, we use an accurate modelling approach of the foraging strategies based on proportional hazards models taking into account multiple covariates and censoring events.

Material and Methods

Each experiment was conducted using a queenright colony of about 4000 workers, taken from a ten-frame hive and housed in a three-frame hive with few stored nectar. This hive was placed in an indoor flight cage (2.5 x 2.2 x 2.2 m) under controlled situation (23 ± 2 °C, 55 ± 10 % RH, 12/12 h photoperiod). The colony was allowed one week to settle. Outside the experiment periods, pollen and water were supplied *ad libitum*.

The artificial flowers. During the experimental periods, individual forager bees could collect sucrose solution on two artificial flowers. Each artificial flower was made of three glass dishes (diameter 6 cm) delivering sucrose solution *ad libitum*, and arranged on a 50 cm turntable with slow rotation (one revolution every three minutes). The three nectar dishes were filled with glass marbles to prevent the honeybee from being drawn in the solution. The size of the dishes allowed more than thirty bees to forage on a single flower at the same time, and the rotational movement ensured a homogeneous distribution of the forager bees. As the odour-food association facilitates the location and the learning of the nectar source (von Frisch 1967,

Kriston 1973, Wenner et al. 1991), we used scent marks of linalool, a floral compound (Blight et al. 1997) well learned by the honeybee (Sandoz et al. 2000). We deposited 10 μ L of linalool on two strips of filter paper beneath each glass dish. The scent was not renewed throughout the daily counting. Two artificial flowers were arranged 1.5 m apart, symmetrically to the colony, at 2 m from the nest entrance, and at a height of 40 cm. The symmetry of the 200 lux illumination on the two flowers was regularly checked. The experimenter was sitting between the two sources so as not to disturb the foraging activity.

Procedure. We assessed the impact of the feeding solution quality in experiments lasting 10 days. For each experiment, during the control phase (the first five days), the two artificial flowers delivered a feeding solution of same quality. Thus we could check the symmetry of the foraging activity on both flowers. During the test phase (the last five days), the quality of one flower was modified. We could thus compare the foraging behaviour of the worker bees between flowers, and between the control and the test phases. Each day, at 01.00 P.M., the two artificial flowers were introduced in the flight cage. They were available during a two hour-period, at the end of which they were removed. A forager bee visiting for the first time one of the two artificial flowers was labelled with individual bee tag glued on the thorax: the combination of numbers and colours on the tag ensured the unambiguous identification of up to 500 bees. This marking made possible a continuous record of the individual foraging activity: the identity of the worker bees, the time of the visit and the flower chosen. For each worker bee we could then determine the mean interval duration between two successive visits on the same flower, and the mean number of successive visits on the same flower before changing flower.

Chemical. The proteinase inhibitor used was BBI soybean Bowman-Birk Inhibitor (Sigma, St-Quentin Fallavier, France). BBI is a serine proteinase inhibitor from soybean displaying high homology with CII (Odani and Ikeneka 1977) and available in large amounts. The dose chosen ($100 \mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$) corresponds to the level of expression *in planta* (Girard et al. 1998, Jouanin et al. 1998) when the transgene expression is controlled by the CaMV-35S promotor, usually 10-100 μg per g fresh weight (Hilder et al. 1987, Johnson et al. 1989, Masoud et al. 1993).

Experimental series. Two experiments lasting 10 days were conducted. Different colonies were used in the two experiments. In the first experiment, the control sucrose experiment, we modified the sucrose concentration. In the control phase the two flowers delivered a 33 % (w/w) sucrose solution. For the test phase, the sucrose concentration for the flower at the right side of the hive was 16 % (w/w), while the left flower remained at 33 %. The purpose of this control experiment was to check whether the experimental design allows the assessment of behavioural discrimination.

In the second experiment, the BBI experiment, we assessed the impact of BBI on the foraging behaviour. In the control phase, the two flowers delivered a 33 % (w/w) sucrose solution. In the test phase, the solution of the flower at the right side of the hive was replaced by a sucrose solution (33 % w/w) to which BBI at $100 \mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$ was added. As added protein in the feeding solution can increase its attractiveness to the bees (Pham-Delègue et al. 2000), the test BBI solution was compared to a neutral protein, 100 $\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$, BSA Bovine Serum Albumine added to a control solution

Statistical analysis For each bee, the interval durations between two foraging bouts were computed for visits in the same two hours daily observation. In order to integrate several explanatory covariates, the analysis should rely on parametric models assuming a theoretical distribution for the interval du-

ration. But the interval between two visits were limited by a lower bound of two minutes, the incompressible time to leave the flower, come back to the hive, discharge the nectar and return to the flower. Thus, the data distribution differed significantly from classical distributions such as the normal or Poisson distribution. One of the other feature of the interval data was the problem of the censored event. Indeed, for each bee, the interval between the last visit during the daily observation period and the next one was not recorded because the record ended before this event happened. The bee visited a flower at time T and did not return before the end of the observation period at time $T + t$. Thus, the interval durations until the next visit of the bee was larger than t . This duration t could be rather long and the censoring would induce a loss of information especially if the bee visited few flowers per observation period. The actual interval duration was not known, nevertheless it was possible to take into account the partial information contained in the censored data, *i.e.* the fact that the non-recorded interval duration was at least t .

We analyzed the interval durations by the mean of a Cox's proportional hazards model (Cox 1972). This statistical approach, commonly used in survival analysis (Collett 1994, Dechaume Moncharmont et al. 2003), has been recently used by several authors for the analysis of ecological (Muenchow 1986, Fox 1993) or behavioural data (Pons and de Turckheim 1988, Haccou and Meelis 1992, Wajnberg et al. 2000). This "survival analysis" refers to the time until an event occurs. Consider t the time since the bee left the last flower visited. The model expresses the interval between two visits in terms of return tendency (so-called hazard rate). The return tendency λ_i is a probability that a worker bee i returns to a flower given that it was not already on a flower. The p covariates z_i act multiplicatively on the return tendency:

$$\lambda_i(t) = \lambda_0(t) \exp \left[\sum_{j=1}^p \beta_j z_{ij} \right] \quad (1)$$

in which $\lambda_0(t)$ is the baseline return tendency (so-called baseline hazard function), and β_i the regression coefficients that give the relative contributions of the covariates z_{ij} . For a positive covariate value, a positive coefficient indicates an increase of the return tendency, *i.e.* a decrease of the interval duration as a function of this covariate. The baseline return tendency function is estimated non-parametrically and the regression coefficients are estimated by a maximum likelihood procedure. Thus, the survival analysis is a semi-parametric approach. As a non-parametric approach, this model does not need to assume a specific probability distribution for the variable of interest, but as a parametric method it can also take into account multiple covariates. As explanatory covariates, we considered not only the quality of feeding solution at the two visits between which the interval duration was calculated but also nuisance variables. As a high number of foragers on the flower could induce competition, we considered the number of bees present on the flowers as a covariate. We also assessed the influence of the individual variability, the total number of visits or the number of the successive visits on the same flower already performed by the individual. We also checked the variability among days of observation.

Similarly, we used a proportional hazards model to study the flower constancy. The individual bees performed a large number of successive visits on the same flower, then changed flower, and visited regularly the other flower before changing again several times. For a given sequence of consecutive visits on a given flower, the terminal event in the model was the first visit to the other flower. We stress that, in this analysis, we did not model a duration, a number of minutes until the terminal event for example, but a number of events. Indeed, we wanted to discriminate two components of the foraging strategy: on the one hand the level of activity that we previously analysed by the interval between visits, and on the other hand the flower constancy. This second analysis is based on the number of visits and we analyse the

time of shifts from a flower to the other one in the discrete time-scale determined by the counting process of visits. So there is no difference between two foragers performing 25 visits before changing flower, one very actively during two hours and the other one during ten hours.

Here again the proportional hazards model was useful for coping with censored data. For the sequences of successive visits interrupted by the end of an experimental phase, the direct analysis from the recorded sequences is meaningless to assess the individual flower constancy: the bee could have continued to visit the flower a long time after the end of the experimental phase. The computation of the mean number of successive visits including these incomplete records could considerably bias the analysis. Conversely, not taking into account these sequences would remove a large amount of data from the analysis, especially in the case of highly constant bees which visited the same flower over long sequences interrupted only by the end of the records. These sequences were taken into account in the model as censored data. We assumed that the baseline hazard of changing flowers could be increased or decreased by explanatory co-variables such as the quality of the feeding solution, the competition effect on the flower, the variability among individuals and among days. Moreover, we studied the influence of the number of sequences already performed. Indeed a bee that has already shifted between flowers a great number of times is likely to perform shorter sequences of visits on the same source. Finally, the change of flowers could be explained by a long interval before the return to the flower; the bees may have forgotten the flower visited. Thus the interval duration between the last visit on a flower and the first visit on the other one was also included in the model as a possible explanatory co-variate of the changing tendency.

For these analyses with a proportional hazards model, the significant effects of the covariates were tested using maximum likelihood tests. As in Dechaume Moncharmont et al. (2003), these tests were used through an

iterative procedure to identify the parameters having a significant influence on the variables of interest. The adequacy of the final fitted model was assessed by making the martingale residual plots and checking for widely deviant data (see Dechaume Moncharmont et al. 2003, for an example of such plots). For all the models used, these diagnostic statistics did not lead us to suspect any over dispersion of the data. Moreover, in order to assess the proportional hazards assumption, we also examined the Schoenfeld residuals. These residuals were calculated using the Splus function *coxz.ph* (Venables and Ripley 1999) for each covariate used in the models. As the smooth curves were flat and centred around zero, and as the statistical tests for significant slope in the scatter plots supported the interpretation of the graphical displays, we concluded that the proportionality assumption was reasonable for all the models.

The individual number of visits per hour on the flowers were analysed in a generalised linear model assuming a Poisson distribution. As explanatory covariates, we considered the treatment effect, the variability among individuals or among days. The analyses were done using Splus software (Venables and Ripley 1999).

Results

Visits per hour. During control sucrose experiment, we recorded the foraging activity of 95 bees which performed a total of 2511 visits. For each flower we computed the mean number of visits per hour performed by the bees active on the flower (Fig. 1a). Both the quality of the feeding solution ($\chi^2_1 = 75.74$, $p < 10^{-5}$) the variability among days ($\chi^2_8 = 42.6$, $p < 10^{-5}$) and the variability among individuals ($\chi^2_{94} = 391$, $p < 10^{-5}$) significantly affected the number of visits per hour. There was no difference between flowers during the control phase ($\chi^2_1 = 0.522$, $p = 0.47$), but when the feeding solution of the right source was replaced by a solution of sucrose 16 %,

the activity increased on the richer flower and decreased on the poorer flower ($\chi^2_1 = 63.6$, $p < 10^{-5}$).

During the BBI experiment, we recorded the foraging activity of 150 bees which performed 7704 visits. The mean number of visits per hour is shown Figure 1b. Neither the variability among days ($\chi^2_8 = 210$, $p < 10^{-5}$) and the variability among individuals ($\chi^2_{149} = 391$, $p < 10^{-5}$) could be neglected in the assessment effect of the proteinase inhibitor on the number of visits per hour. There was no difference between flowers during the control phase ($\chi^2_1 = 1.12$, $p = 0.29$). When BBI was added to the feeding solution of the right flower, the worker did not modify the number of visits on this flower ($\chi^2_1 = 2.37$, $p = 0.12$), but the number of visits on the control flower with BSA was lower ($\chi^2_1 = 6.17$, $p = 0.012$).

Interval duration. For the control sucrose experiment, the number of shift between flowers already done by the individual had no significant influence on the distribution of the interval duration ($\chi^2_1 = 0.19$, $p = 0.67$). The effect of the competition on the flower was not significant ($\chi^2_1 = 0.57$, $p = 0.45$). Neither the number of successive visits on the source ($\chi^2_1 = 1.47$, $p = 0.23$), nor the total number of visits since the beginning of the experiment ($\chi^2_1 = 1.75$, $p = 0.19$) had significant effect. The final fitted model included the quality of the two flowers visited between which the interval was recorded ($\chi^2_3 = 44.5$, $p < 10^{-5}$), the variability among bees ($\chi^2_{86} = 310$, $p < 10^{-5}$) and the variability among days of observation ($\chi^2_9 = 222$, $p < 10^{-5}$). As can be seen in Figure 2a, there was no significant modification of the interval duration when the bee leaves the good profitability flower (33 % $\rightarrow$ 33 % sequence) to visit the lower profitability one (33 % $\rightarrow$ 16 %) (Wald's test $z = 0.746$, $p = 0.46$). But the return tendency on a poor quality flower (16 % $\rightarrow$ 16 %) was 3.12 ($z = 5.17$, $p < 10^{-5}$) lower than on the good profitability flower (33 % $\rightarrow$ 33 %). Inversely, the bees leaving the low quality food source for the high quality flower (16 % $\rightarrow$ 33 %)

showed 1.46 ($z = 2.014$, $p = 0.04$) higher return tendency than during the control sequence (33 % $\rightarrow$ 33 %).

For the BBI experiment, the number of shifts between flowers by the individual had no significant influence on the distribution of the interval duration ($\chi^2_1 = 1.61$, $p = 0.20$). The effect of the competition on the flower was not significant ($\chi^2_1 = 2.90$, $p = 0.09$). Neither the number of successive visits on the source ($\chi^2_1 = 1.78$, $p = 0.18$), nor the total number of visits since the beginning of the experiment ($\chi^2_1 = 3.38$, $p = 0.07$) had significant effect. As can be seen in Figure 2b, the quality of the two flowers visited had no significant effect on the interval duration ($\chi^2_3 = 0.84$, $p = 0.93$). The final model only integrated two covariates, the variability among days ($\chi^2_9 = 135$, $p < 10^{-5}$) and the variability among individuals ($\chi^2_{132} = 763$, $p < 10^{-5}$).

Flower constancy. For the control sucrose experiment, neither the competition on the flower ($\chi^2_1 = 1.42$, $p = 0.23$), nor the number of changes in the flower choice already done ($\chi^2_1 = 0.95$, $p = 0.33$), nor the interval duration between the last visit and the change of flower ($\chi^2_1 = 0.03$, $p = 0.85$) had significant influence on the distribution of the number of successive visits. The final model included the quality of the flower ($\chi^2_1 = 4.86$, $p = 0.026$), the variability among days ($\chi^2_9 = 44.4$, $p = 2.7 \times 10^{-5}$) and among individuals ($\chi^2_{94} = 171$, $p < 10^{-5}$). As plotted in Figure 3a, the 33 % sucrose concentration favoured long sequences of consecutive visits on this high profitability food source.

For the BBI experiment, neither the competition on the flower ($\chi^2_1 = 2.10$, $p = 0.14$), nor the number of changes in the flower choice already done ($\chi^2_1 = 0.03$, $p = 0.86$), nor the interval duration between the last visit and the change of flower ($\chi^2_1 = 0.64$, $p = 0.42$) had significant influence on the distribution of the number of successive visits. As plotted in Figure 3b, the presence of BBI or BSA in the solution had no influence on the number of consecutive visits on the same source ($\chi^2_2 = 2.60$, $p = 0.27$). The final model

included only the variability among days ($\chi^2_9 = 108$, $p < 10^{-5}$) and among individuals ($\chi^2_{149} = 204$, $p = 1.7 \times 10^{-3}$).

Discussion

The purpose of this study was to assess the impact of a proteinase inhibitor, BBI Bowman-Birk Inhibitor, on the foraging behaviour of a pollinator hymenoptera. At the dose of $100 \mu\text{g.ml}^{-1}$ no modification of the foraging strategy in the Honeybee was observed.

A colony scale study. We assessed the impact of BBI at intermediate scale: the colony level over repeated observations of the foraging behaviour of free flying honeybees. We recorded continuously the behaviour of each individual over a 5 days-control phase and a 5 day-exposure to the inhibitor. Using a very large data set, based on a total of 7704 visits on the flowers performed by 150 bees, we were unable to detect any significant modification of the individual foraging activity when BBI was added to the feeding solution.

We first checked that the procedure was adequate to discriminate differential foraging behaviours. We showed the impact of the modification of the sucrose concentration in the feeding solution. The control 33 % sucrose solution was compared to a 16 % sucrose solution. Both concentrations remain highly valuable for the honeybees (Waller 1972, Waddington and Kirchner 1992). Nevertheless, the Honeybee is very sensitive to the food source quality (Seeley et al. 1991, DeMarco and Farina 2001, Pernal and Currie 2001). The worker bees accurately modify their behaviour in order to optimise their foraging activity. In our study, we first checked a global indicator of the foraging activity: the mean number of visits on the poor quality flower decreased significantly in favour of the control flower. But the global number of visits on each flower is not a sufficient parameter to assess the impact

of modification of the feeding solution quality. Thus, we focused on two distributions describing the individual foraging strategy: the distribution of the durations between visits at the feeding place and the distribution of the changes of flower in the sequence of the visits. Both distribution functions indicated that the worker bees modified their behaviour. The interval between two consecutive visits on the poor quality flower increased, while the interval before the return to the rich flower decreased significantly. Similarly, the number of consecutive visits on the poor quality flower was significantly lower. The bees experiencing a food source of a too poor quality (relative to the one on which they usually forage) are more inclined to change flowers. Thus the procedure appeared to be fully reliable to assess slight modifications of the foraging behaviour.

Impact of the BBI Previous studies of the impact of soybean proteinase inhibitor on the Honeybee had been already conducted at the individual level in small-scale laboratory experiments (Belzunces et al. 1994, Girard et al. 1998, Pham-Delègue et al. 2000). BBI at $100 \mu\text{g.ml}^{-1}$ did not cause short term (Girard et al. 1998) or long term mortality (Pham-Delègue et al. 2000). Long term ingestion did not disrupt total digestive proteolytic activity (Girard et al. 1998). And olfactory learning performances were unchanged when the inhibitor was added to the reward (Pham-Delègue et al. 2000). However, a 10-fold higher dose significantly disrupts honeybees digestive physiology, survival and learning behaviour. Following the sequential scheme for evaluating non-intentional effect of transgene products on beneficial organism (Dohmen 1998), we chose to assess the impact of BBI at the level of the colony, in intermediate scale study under controlled situation.

Thus we assessed the impact of a five days exposure to BBI on the foraging strategy. The mean number of visits on the contaminated flower was not modified by the presence of the inhibitor. The interval duration and the number of consecutive visits on the same flower remained constant. As

shown during the control sucrose experiment, even a small difference of behaviour should have been detected by the experimental procedure based on a large number of individuals visiting the flower a large amount of times. We concluded that the Honeybee did not modify its foraging strategy to avoid the proteinase inhibitor added to the sucrose solution. We could not conclude that the bees did not detect the presence of BBI, but at least they did not avoid the BBI-contaminated solution. Behavioural choice experiments have received little attention in studies examining the effect of transgene on pollinator insects. Several studies based on no-choice assay, such as proboscis extension reflex, were previously carried out (Pham-Delègue et al. 2000) in order to check the learning performances after exposure to BBI. But these procedures were not designed to assess the feeding avoidance. Indeed, in more natural condition, the honeybees could possibly avoid the PI-contaminated food source. And this avoidance could only be checked in behavioral choice experiment. The methodology, with sharp statistical analysis, proposed herein to test the feeding avoidance of free flying honeybees could form a colony scale risk assessment procedure. This procedure appears particularly relevant to the assessment of the impact of PIs or other transgene to be possibly expressed in melliferous plants on honeybees and more generally to any pollinator insect.

Acknowledgements

We are thankful to Mercedes Chareton for rearing the bees and to Bernard Roger for technical assistance. F.X. Dechaume Moncharmont was supported by a Ph.D. grant from the National Institute for Agricultural Research, France.

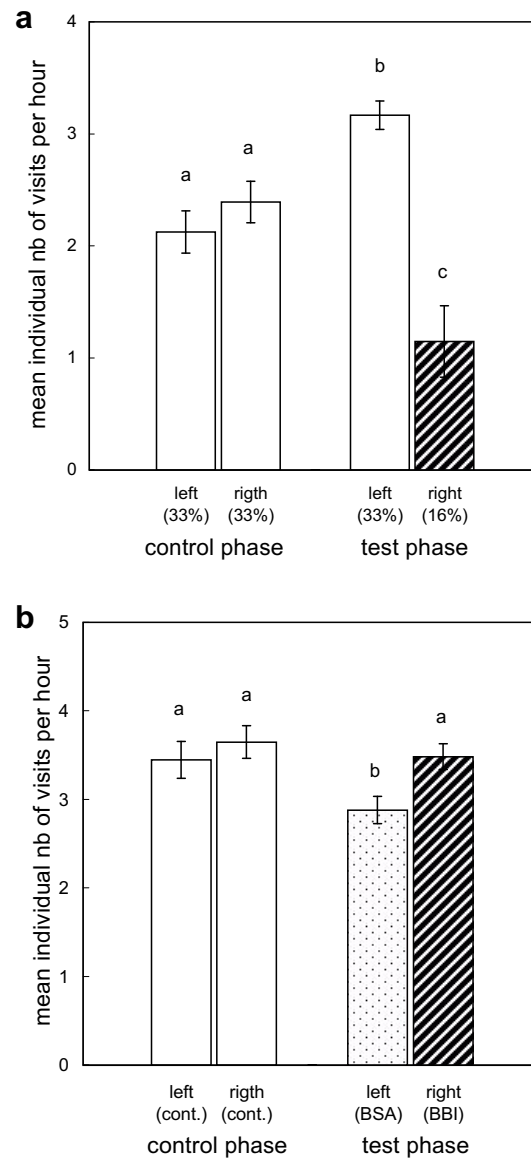


Figure 1: mean ($\pm$ SEM) number of visits on the flowers per hour. Different letters above bars indicate statistically significant effect of the flower on number of visits. **[a]** Control sucrose experiment: the modification of sucrose concentration induces a transfer of the activity on the best quality food source. **[b]** BBI experiment: the introduction of the proteinase inhibitor does not modify the individual number of visits.

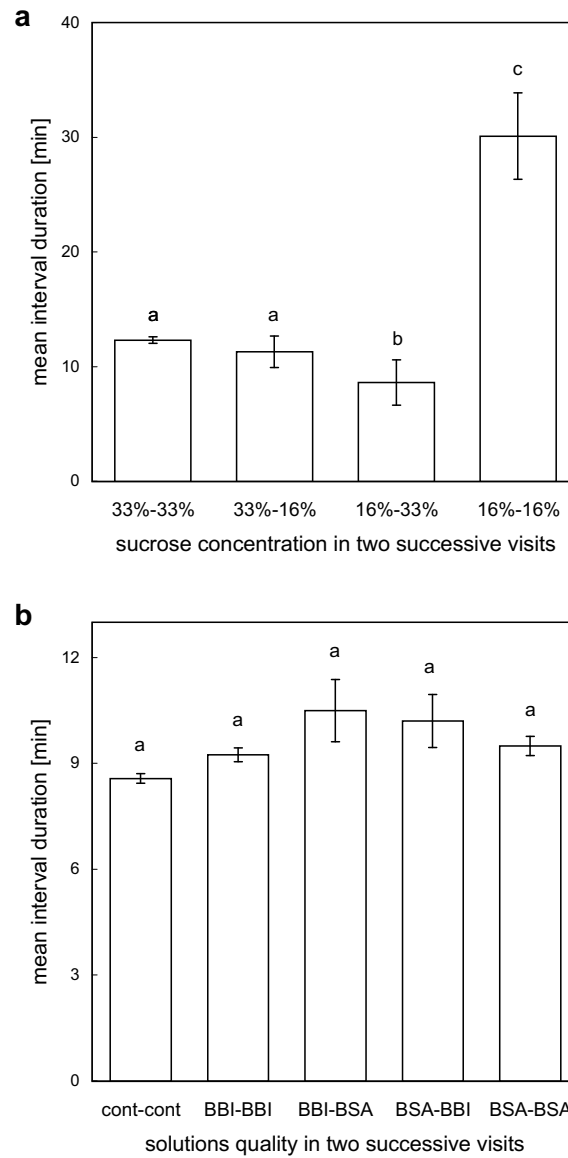


Figure 2: mean ($\pm$ SEM) interval duration between two successive visits. The intervals were categorized according to the quality of the two successive solutions. Both mean and standard error to the mean were computed from the Kaplan-Meier estimator of the corresponding survivor functions. Different letters above bars indicate statistically significant effect of the flowers quality on interval duration. **[a]** Impact of the sucrose concentration. **[b]** Impact of the BBI proteinase inhibitor. The control solution is a 33 % sucrose solution.

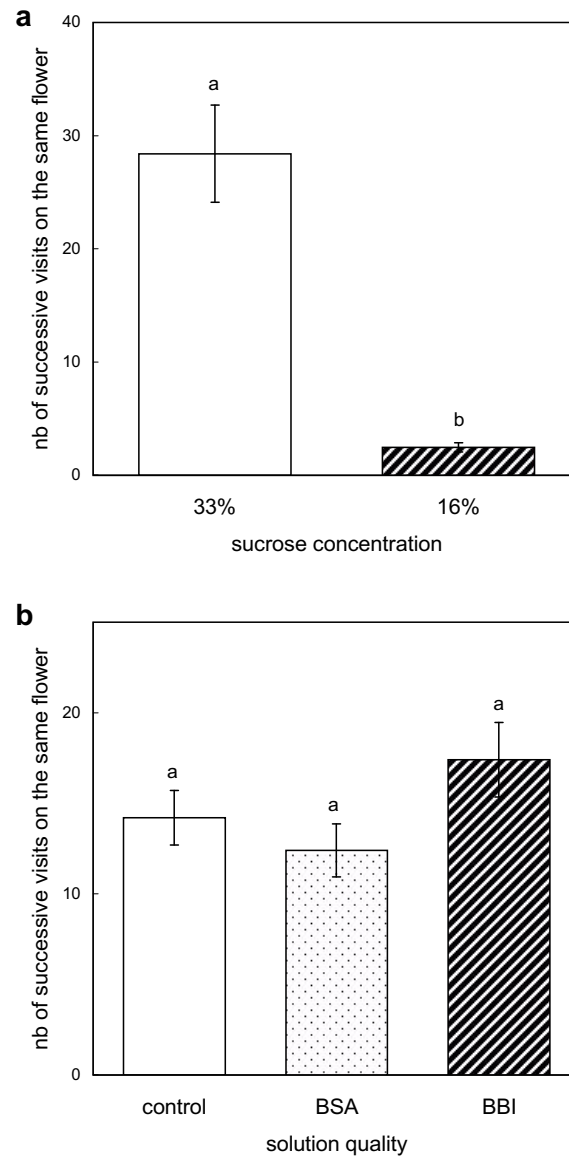


Figure 3: mean ($\pm$ SEM) number of successive visits on the same flower as a function of the quality of this flower. Both mean and standard error to the mean were computed from the Kaplan-Meier estimator of the corresponding survivor functions. Different letters above bars indicate statistically significant effect of the flower quality on number of visits. **[a]** The decrease of the sucrose concentration induces a significant decrease of the number of successive visits on this flower. **[b]** The introduction of the BBI proteinase inhibitor does not affect significantly the flower constancy.

References

- Belzunces L.P., Lenfant C., Di Pasquale S., Colin M.E. (1994) *In vivo* and *in vitro* effects of wheat germ agglutinin and Bowman-Birk soybean trypsin inhibitor, two potential transgene products, on midgut esterase and protease activities from *Apis mellifera*, *Comp. Biochem. Physiol.* 109, 63–69.
- Blight M.M., Le Metayer M., Pham-Delègue M.H., Pickett J.A., Marion-Poll F., Wadhams L.J. (1997) Identification of floral volatiles involved in recognition of oilseed rape flowers, *Brassica napus* by honeybees, *Apis mellifera* L., *J. Chem. Ecol.* 23, 1715–1727.
- Burgess E.P.J., Malone L.A., Christeller J.T. (1996) Effects of two proteinase inhibitors on the digestive enzymes and survival of honey bees, *J Insect Physiol* 42, 823–828.
- Camazine S., Deneubourg J.L., Franks N.R., Sneyd J., Theraulaz G., Bonabeau E. (2001) *Self-Organization in biological systems*, Princeton Univ. Press, Princeton.
- Christeller J.T., Burgess E.P.J., Mett V., Markwick P., Murray C., Malone L.A., Wright M.A., Philip B.A., Watt D., Gatehouse L.N., Lövei G.L., Shannon A.L., Phung M.M., Watson L.M., Laing W.A. (2002) The expression of a mammalian proteinase inhibitor, bovine spleen trypsin inhibitor in tobacco and its effects on *Helicoverpa armigera* larvae, *Transgen. Res.* 11, 161–173.
- Collett D. (1994) *Modelling survival data in medical research*, Chapman & Hall, London.
- Cowgill S.E., Atkinson H.J. (2003) A sequential approach to risk assessment of transgenic plants expressing protease inhibitors: effects on nontarget herbivorous insects, *Transgen. Res.* 12, 439–449.
- Cox D.R. (1972) Regression models and life tables (with discussion), *J. R. Statistical Soc. B* 74, 187–220.
- Dechaume Moncharmont F.X., Decourtye A., Hennequet C., Pons O., Pham-Delègue M.H. (2003) Statistical analysis of the Honeybee survival after chronic exposure to insecticides, *Environ. Toxicol. Chem.* 22, 3088–3094.
- DeMarco R., Farina W. (2001) Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.), *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50(5), 441–449.
- Dohmen G.P. (1998) Comparing pesticide effects on beneficial in a sequential testing scheme, in: McEwen P. (Ed.), *Ecotoxicology: pesticides and beneficial organisms*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht pp, 92–109.
- EPPO (1993) Decision-making scheme for the environmental risk assessment of plant protection products, European and Mediterranean Plant Protection Organization Bulletin 23, 151–165.
- Fox G. (1993) Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times, in: Scheiner S.M., and Gurevitch, J. (Eds.), *Design and analysis of ecological experiments*, Chapman & Hall pp, 253–289.

- von Frisch K. (1967) The dance language and orientation of bees, The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Girard C., Picard-Nizou A.L., Grallien E., Zacommer B., Jouanin L., Pham-Deelègue M.H. (1998) Effects of proteinase inhibitor ingestion on survival, learning abilities and digestive proteinases of the honeybee, *Transgen. Res.* 7, 239–246.
- Haccou P., Meelis E. (1992) Statistical analysis of behavioural data, an approach based on time-structured models, Oxford University Press, Oxford.
- Hilder V.A., Gatehouse A., Sheerman S.E., Barker R.F., Boulter D. (1987) A novel mechanism of insect resistance engineered in tobacco, *Nature* 300, 160–163.
- Hines M., Nielsen S., Shade R., Pomoeroy M. (1990) The effect of two proteinase inhibitors, E-64 and the Bowman-Birk inhibitors, on the developmental time and mortality of *Acanthoscelides obtectus*, *Entomol. Exp. Applic.* 57, 201–207.
- Johnson R., Narvaez J., Ryan C.A. (1989) Expression of proteinase inhibitors I and II in transgenic tobacco plants: effects on natural defense against *Manduca sexta* larvae, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86, 9871–9875.
- Jouanin L., Girard C., Binadé-Bottino M., Le Metayer M., Picard-Nizou A.L., Lerin J., Pham-Delegue M.H. (1998) Impact de colzas transgéniques exprimant des inhibiteurs de protéases sur coléoptères phytophages et sur abeilles, *Cahiers agricultures* 7, 531–536.
- Kriston I. (1973) Die Bewertung von Duft- und Farbsignalen als orientierungshilfen an des Futterquelle durch *Apis mellifera* L., *J. Comp. Physiol. A* 84, 77–94.
- Malone L., Pham-Delegue M. (2001) Effects of transgene products on honey bees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus* sp.), *Apidologie* 32(4), 287–304.
- Masoud S.A., Johnson L.B., White F.F., Reeck G.R. (1993) Expression of a cysteine proteinase inhibitor (oryzacystin-I) in transgenic tobacco plants, *Plant Mol. Biol.* 21, 655–663.
- Moritz B., Crailsheim K. (1987) Physiology of protein digestion in the midgut of the honeybee (*Apis mellifera* L.), *J. Insect. Physiol* 33, 923–931.
- Muenchow G. (1986) Ecological use of failure time analysis, *Ecology* 67, 246–250.
- Odani S., Ikeneka T. (1977) Studies on soybean trypsin inhibitors: complete amino-acids sequence of a soybean trypsin-chymotrypsin-elastase inhibitor, CII, *J. Biochem* 82, 1523–1531.
- Oppert B., Morgan T., Cubertson C., Kramer K. (1993) Dietary mixtures of cysteine and serine proteinase inhibitors exhibit synergistic toxicity toward the red flour beetle, *Tribolium castaneum*, *Comp. Biochem. Physiol* 105, 379–385.
- Pernal S., Currie R. (2001) The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.), *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51(1), 53–68.
- Pham-Delegue M.H., Girard C., Le Metayer M., Picard-Nizou A.L., Hennequet C., Pons O., Jouanin L. (2000) Long-term effects of soybean protease inhibitors on digestive enzymes, survival and learning abilities of honeybees, *Entomol. Exper. Appl.* 95, 21–29.

- Pons O., de Turckheim E. (1988) Modèle de régression de Cox périodique et étude d'un comportement alimentaire, INRA Institut National de la Recherche Agronomique, Versailles, France.
- Sandoz J.C., Laloi D., Odoux J.F., Pham-Delègue M.H. (2000) Olfactory information transfer in the Honeybee: compared efficiency of classical conditioning and early exposure, *Anim. Behav.* 59, 1025–1034.
- Schuler T.H., Denholm I., Clark S.J., Poppy G.M. (2001) Population-scale laboratory studies of the effect of transgenic plants on nontarget insects, *Mol. Ecol.* 10.
- Schuler T.H., Potting R.P.J., Denholm I., Clark S.J., Clark A.J., Stewart C.N., Poppy G.M. (2003) Tritrophic choice experiments with Bt plants, the diamond-back moth *Plutella xylostella* and the parasitoid *Cotesia plutellae*, *Transgen. Res.* 12.
- Seeley T.D. (1985) Honeybee ecology, a study of adaptation in social life, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Seeley T.D., Camazine S., Sneyd J. (1991) Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 277–290.
- Venables W.N., Ripley B.D. (1999) Modern applied statistics with S-plus, Springer-Verlag, New-York.
- Waddington K.D., Kirchner W.H. (1992) Acoustical and behavioral correlates of profitability of food sources in honey bee round dances, *Ethology* 92, 1–6.
- Wajnberg E., Fauvergue X., Pons O. (2000) Patch leaving decision rules and the marginal value theorem: an experimental analysis and a simulation model, *Behav. Ecol.* 11, 577–586.
- Waller G.D. (1972) Evaluating responses of honey bees to sugar solutions using an artificial-flower feeder, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65, 857–862.
- Wenner A.M., Meade D.E., Friesen L.J. (1991) Recruitment, search behavior and flight range of the honey bees, *Amer. Zool.* 31, 768–782.
- Williams I. (1994) The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees, *Agric. Zool. Rev.* 6, 229–257.

2.3.3 Stratégies de butinage

Bien que l'objectif de cet article n'était pas de traiter des questions de butinage optimal chez l'abeille, plusieurs remarques peuvent être formulées à propos des résultats de l'expérience contrôle (impact de la modification de la qualité en sucre).

Distribution libre et idéale. Les abeilles effectuent un total de 4,5 visites par heure à la fois au cours de la phase contrôle (33 % - 33 %) et de la phase de test (33 % - 16 %). Quand la qualité d'une source diminue, les butineuses ne diminuent pas leur activité mais semblent plutôt la reporter sur la fleur la plus profitable (Fig. 1). Ce type de résultat fait penser aux prédictions de la théorie de la Distribution Libre et Idéale (Fretwell et Lucas 1970) qui est présentée dans l'article de synthèse sur le butinage optimal chez l'abeille (Annexe A, p. 231). Cette théorie décrit la distribution des fourrageurs en fonction de la compétition et de la profitabilité des sources. Les butineuses se répartiraient de manière à assurer un gain énergétique égal sur les différentes sources possibles. Quand deux sources sont de même profitabilité, les individus les exploitent de manière symétrique. Une source deux fois plus profitable devrait être exploitée par deux fois plus d'individus. En raison de phénomènes d'encombrement, tous les individus ne peuvent pas exploiter efficacement la meilleure des deux sources. Dans ce cas, l'exploitation de la source de moins bonne profitabilité mais moins encombrée assure un gain énergétique équivalent.

Cependant dans notre étude, il semble que les phénomènes d'encombrement n'entrent pas en jeu. D'une part, les sources avaient une grande taille et permettaient la visite de plus de trente abeilles en même temps. Les solutions sucrées étaient proposées *ad libitum*. D'autre part, l'effet du nombre de butineuses sur la source n'augmentait pas significativement la probabilité de quitter la source ou la durée du délai entre deux visites.

Échantillonnage de l'environnement. Un autre résultat mérite d'être discuté. Les butineuses font moins de visites successives sur la source profitabilité faible mais elle y reviennent quand même de temps en temps (Fig. 3). Nous avons vu dans l'introduction bibliographique (section 1.3.3, p. 72), que les abeilles apprennent très rapidement la position des sources les plus profitables. Il leur suffit de quelques visites d'échantillonnage pour estimer le gain énergétique qu'elle peuvent attendre d'une source (Dukas et Real 1993b, Greggers et Menzel 1993). En outre, dans la nature, le volume et la concentration du nectar dans une fleur donnée peuvent être très variables au cours de la journée (cf. section 1.3.1, p. 64). Les abeilles ont donc intérêt à revenir régulièrement sur des sources de moindre qualité mais qui étaient profitables peu de temps auparavant. Ainsi, dans notre étude, il est possible que lors de la première phase, les butineuses aient appris que les deux sources pouvaient être de bonne qualité. Dans la seconde phase, même si elles ont eu l'occasion de se rendre compte que la concentration en sucre avait baissé, elle y retournent régulièrement.

Cette première partie du manuscrit nous a permis de décrire le butinage dans une situation simplifiée où le recrutement directionnel n'intervenait pas. Dans la suite, nous allons chercher à étendre notre approche du butinage collectif à l'étude des danses.

Chapitre 3

Paramètres du butinage collectif : étude des danses

3.1 Étude des danses frétilantes en conditions contrôlées

Comme nous l'avons vu dans l'introduction (section 1.2.2, p. 25), pour des sources de nourriture proches de la colonie, les butineuses se contentent d'effectuer des danses en rond qui ne véhiculent aucune information sur la position des fleurs. Le recrutement directionnel par la danse en huit n'intervient que pour des sources éloignées de plusieurs dizaines de mètres. L'étude des danses frétilantes repose donc sur des expérimentations en extérieur ce qui soulève un certain nombre de problèmes.

3.1.1 Contraintes expérimentales

Compétition avec les sources naturelles. Afin de contrôler la qualité de la source de nourriture, les abeilles de la colonie expérimentale sont entraînées à venir butiner sur une fleur artificielle proposant des repères visuels et olfactifs. Malheureusement, en période de floraison, les sources de nectar naturelles sont souvent plus attractives que cette source artificielle. Les butineuses délaissent alors la fleur artificielle et se dispersent sur les sources naturelles. Il est donc difficile d'enregistrer des comportements collectifs sur la source expérimentale.

Cette compétition avec les sources naturelles pose un autre problème. Les ouvrières qui exploitent ces fleurs peuvent rapporter à la colonie un volume important de nectar et saturer la capacité de déchargement de la colonie. Les butineuses perçoivent très rapidement cette saturation et peuvent effectuer des danses tremblantes qui ont pour effet d'inhiber les danses en huit (cf. section 1.2.3, p. 51). L'étude des paramètres du recrutement peut donc être extrêmement perturbée par la présence d'autres sources dans l'environnement.

Contrôle de l'activité individuelle. Dans une étude sur l'effet de la modification de la concentration de sucre sur l'activité de butinage et de danse, il est indispensable de contrôler la qualité de toutes les sources exploitées par les butineuses. Or, si les conditions météorologiques le permettent, le butinage peut commencer dès l'aube jusqu'à la tombée de la nuit. Il est donc très difficile d'enregistrer l'activité de butinage des ouvrières sur une source artificielle pendant plusieurs jours. Si on retire la source en dehors des périodes d'expérimentation, les abeilles se mettent à prospecter leur environnement et à exploiter d'autres fleurs.

Pillage et compétition à la source. En dehors des périodes de miellée, à la fin de l'été et au début de l'automne, les sources de nectar sont rares. Les butineuses sont alors très actives et peuvent rechercher des sources de nectar très éloignées de la ruche. Si on dispose une source artificielle avec des repères visuels et un signal olfactif, cette source sera rapidement découverte par les abeilles de la ruche expérimentale mais aussi par celles des autres colonies. A cela s'ajoutent le recrutement à la source (marquage attractif par les phéromones de Nasanov, attraction visuelle par les abeilles actives sur la fleur, vol bourdonnant, etc.) et le recrutement au nid. Il suffit d'une scout ayant découvert la fleur artificielle pour que toutes les butineuses de la colonie sauvage s'y rendent.

Ceci pose deux problèmes. Premièrement, un grand nombre d'abeilles sur la source entraînent des phénomènes de compétition. Les abeilles se gênent lors du chargement en nectar et peuvent avoir des comportements agressifs entre elles. Deuxièmement, même si la source est assez grande pour permettre le butinage de toutes les abeilles, l'expérimentateur ne peut pas être certain d'enregistrer uniquement la visite des abeilles de la colonie étudiée.

3.1.2 Solutions expérimentales

Afin de répondre à ces problèmes expérimentaux, j'ai exploré plusieurs solutions.

Marquage des butineuses. Pour enregistrer uniquement l'activité des butineuses de la colonie expérimentale, j'ai cherché à marquer toutes les abeilles de la colonie. La solution offrant le plus de confort lors des observations serait de constituer une colonie d'abeilles toutes identifiées avec des pastilles numérotées collées sur le thorax¹. Mais cette opération est extrêmement longue (plusieurs jours) et ne peut pas être répétée souvent. Une autre méthode repose sur un marquage non individuel. J'ai ainsi construit une boîte de marquage placée sur la planche d'envol et sous laquelle les abeilles doivent passer pour quitter la ruche. Cette boîte est remplie de pigments fluorescents et son fond est constitué d'un fin voile de tulle. En se faufilant sous la boîte, la butineuse frotte son thorax sur le tulle ce qui entraîne le dépôt de quelques pigments sur sa cuticule poilue. Il est alors facile, à la source, de reconnaître les abeilles qui viennent de la colonie expérimentale. Quelques pigments suffisent car ils sont bien visibles sous un éclairage U.V. portatif.

1. le nombre de combinaisons entre le numéro de la pastille, sa couleur et un marquage colorée à la peinture sur l'abdomen permet l'identification individuelle de plus de 3000 abeilles.

Expérimentations "hors saison". En travaillant en dehors des périodes de floraison, on peut éviter que les abeilles se dispersent sur d'autres fleurs que la source expérimentale. Nous avons retenu cette méthode pour une expérimentation décrite dans l'article 4 (p. 191). Bien sûr, à l'automne il y a très peu de fleurs dans l'environnement de la ruche, mais les périodes de temps stable sont aussi beaucoup plus rares. En outre, les problèmes de pillage par les abeilles d'autres colonies deviennent très importants.

Des sites isolés. Karl von Frisch ou Thomas Seeley résolvent une partie de ces problèmes en travaillant sur des sites isolés (en forêt ou sur des îles). Mais en France, il est presque impossible de trouver un site à moins de quelques kilomètres d'une ruche ou d'une colonie sauvage. Nous avons aussi envisagé de travailler avec un tunnel de grandes dimensions, mais ceux-ci coûtent très chers.

3.1.3 Tunnel de leurre

Comme nous l'avons évoqué dans l'introduction de ce manuscrit (section 1.2.2, page 34), la butineuse estime la distance qu'elle a parcourue à partir du flux optique qu'elle a ressenti. En augmentant artificiellement son impression de défilement du paysage, on arrive à leurrer l'abeille sur la distance parcourue. Au retour d'un vol de six mètres dans un tunnel étroit tapissé de repères visuels contrastés, la danseuse effectue une danse frétillante dans la bonne direction mais indique une distance de plus de cent mètres (Srinivasan *et al.* 2000).

Nous avons utilisé ce résultat pour élaborer un protocole d'étude du recrutement directionnel en conditions contrôlées. Une ruchette d'observation avec peu de réserves et du couvain operculé était placée en cage de vol ($2.2 \times 2.2 \times 2.5$ m). La seule source de nourriture disponible était située à l'extrémité d'un tunnel de leurre adapté de celui décrit par Srinivasan *et al.* (2000) et introduit dans la cage pendant les périodes d'observations. Les

butineuses effectuaient alors des danses directionnelles. Aucune autre source de nourriture n'était disponible. Le flux de nectar à la colonie pouvait être maintenu bas, et nous évitions ainsi d'avoir des problèmes de saturation des déchargeuses.

3.2 Article 3 : modification du recrutement

En utilisant le protocole décrit plus haut, nous avons pu voir comment les abeilles modifiaient leur stratégie de butinage et de recrutement en fonction de plusieurs modifications de la concentration en sucre de la solution de nourrissage. Chaque jour, de midi à 16h00 nous avons relevé l'activité de butinage (heure de visite sur la source, heure et type de danses) des abeilles préalablement marquées individuellement au moyen d'une pastille numérotée collée sur le thorax. Nous avons aussi enregistré à la caméra les paramètres des danses frétilantes (durée, nombre de cycles, etc.).

Nous avons effectué deux expérimentations "en miroir", de trois jours chacune et avec deux colonies différentes. Dans la première expérimentation, les abeilles pouvaient butiner une source de concentration en sucrose de 50 % (m/m), le lendemain une source de 25 %, puis le troisième jour à nouveau une source de 50 %. Dans la seconde expérimentation, l'ordre de modification était inversé : 25 % - 50 % - 25 %.

Le comportement de butinage ne dépendait que de la concentration en sucre. Une source de bonne qualité entraînait une augmentation du nombre de visites par heure, alors qu'une source moins concentrée faisait baisser le rythme de retour sur la source. A l'inverse, l'intensité du recrutement (probabilité de danser, durée des danses) ne dépendait pas uniquement de la profitabilité absolue de la source mais aussi de l'ordre de modification de la concentration en sucre. Ainsi, une baisse de la profitabilité ne modifiait pas la durée des danses, alors que son augmentation entraînait des danses plus longues.

Dans l'article présenté ici, nous discutons des implications comportementales et écologiques de cette dissymétrie dans la réponse à la modification de la qualité de la source.

Article 3

Dechaume Moncharmont FX, Pons O, Pham-Delègue MH. Honeybee directional recruitment is dissymmetrically modified by changes of nectar quality - (en préparation)

Honeybee directional recruitment is dissymmetrically modified by changes of nectar quality

F.-X. DECHAUME MONCHARMONT ¹,
O. PONS ², M.-H. PHAM-DELÈGUE ¹

(en préparation)

(1) Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, BP23, 91440 Bures-sur-Yvette, France. (2) Unité de Biométrie, INRA Centre de Recherche de Jouy-en-Josas, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.

Corresponding author: François-Xavier DECHAUME MONCHARMONT, Telephone: 33.1.69.29.87.66, Fax: 33.1.69.07.50.54, E-mail: dechaume@jouy.inra.fr

Abstract. During their trips outside the hive, the foragers gather information the quality of food sources available in the environment. A forager bee that has discovered a food source of good profitability comes back to the hive and performs a recruitment dance in order to inform its nestmates about the direction and the distance of the flowers. The bee takes foraging decisions, and decide to reject or recruit for a nectar source not only as a function of the profitability of the source, but also according to their previous foraging experience. We determined whether successive changes of nectar sucrose concentration affected the resource assessment by foragers and their motivation to visit and to dance for this source. In order to study the directional dances under controlled conditions, we used an original experimental set-up that led the bees to over-estimate the distance flown. Thus we could record the individual foraging and recruitment behaviour. The number of trips to the feeder was a function of the sucrose concentration alone. The number and duration of the dances were dissymmetrically modified by series of nectar quality changes.

Keywords: honeybee *Apis mellifera*, foraging behaviour, dance recruitment, controlled conditions

Introduction

The foraging activity in the Honeybee relies on very well structured cooperative behaviours. The nectar collection *s.s.* is made by forager bees which perform several round trips between the hive and the food source. During the foraging trips, these bees gather information on food source quality (Greggers et Menzel 1993). Back to the hive, the foragers do not stock it load directly in the comb, they transfer the nectar to another group of worker bees, the dischargers. The forager bee which has discovered a good quality food source could indicate to his nestmates the direction and the distance of this feeding place by the recruitment dance (von Frisch 1967). If the source is close to the hive, only the round dance is performed. This dance is non-directional and informs the inactive forager about the presence of a source somewhere in the vicinity of the hive. When the source is more than 100 m from the hive, this round dance is replaced by the waggle dance. Unlike the round dance, this directional dance conveys information about the direction and the distance of the feeding place.

In order to study the directional recruitment behaviour experiments have to be conducted outdoor. But uncontrolled conditions raise several problems such as scattering of the foragers on more attractive natural nectar sources. The experimental food source is unable to attract enough foragers, and most important, the experimenter could not control the total nectar intake at the colony. Foraging activities on competing nectar sources by others foragers than the ones recruited on the experimental sources could induce a saturation of the nectar processing ability of the colony, and could lead to a decrease of the recruitment behaviour (Kirchner 1993). Moreover, outdoor experiments lack of control over the individual activity outside the experimental periods.

In summer, under good weather conditions, the bees could forage up to 16 h per days. If the foraging behaviour is recorded over several days, the experimenter could not easily control the foraging experience of the individual bees studied. Blocking the entrance of the hive could cause stress, and carrying out experiments in autumn (when there is no competing natural nectar in the environment) runs the risk of unstable weather conditions (in the north of France). Finally, outdoor experiments raise the problem of the competition at the source due to foragers from other colonies set in the surrounding of the experimental site. Some authors studied the recruitment strategy in indoor experiments (Waddington et Kirchner 1992, Raveret-Richter et Waddington 1993), but they could not record the directional waggle dance.

In this paper, we propose an original procedure to study the waggle dance under outdoor controlled conditions, based on odometric, showing that the forager uses optic flow to measure the distance of the travel to the source (Esch et Burns 1995). In our study, the hive is located in a flight cage. Bees are allowed to forage an unique nectar source, after flying through a narrow tunnel that led them to over-estimate the distance flown (Srinivasan *et al.* 2000, Esch *et al.* 2001). Back to the hive, the forager performed directional dances. Thus, we could control the daily foraging period, the source exploited and the nectar flow at the colony. The purpose of this study was to assess the impact of modifications of flower profitability on the directional recruitment in the Honeybee. The foragers does not assess the absolute food quality alone. The order of modification of the sucrose concentration could induce dissymmetrical response in the recruitment intensity.

Material and Methods

Each experiment was carried out using a queenright colony of about 3000 workers, taken from a ten-frame hive and transferred in a two-frame observation hive with few stored nectar. This hive was placed in an outdoor flight

cage (2.5 x 2.2 x 2.2 m). The colony was given one week to settle. Of the experiment periods, pollen and water were supplied *ad libitum*.

The striped tunnel. The Honeybee directional dance is performed when the food source is located at more than fifty metres from the hive. In order to study the waggle dance under controlled conditions, we mislead the honeybee on the distance they flew from the hive to the food source. We set-up a tunnel adapted from the one described by Srinivasan *et al.* (2000). The tunnel was 6.5 m long, 20 cm high and 8 cm wide (internal dimensions). The inside walls and floor were lined with black and white stripes of 4 cm period, oriented perpendicular to the axis of the tunnel. The top of the tunnel was covered with 0.3 cm black screen mesh which permitted observation and allowed the foragers flying in the tunnel to see the sky. The tunnel was inserted into an opening in the flight cage, at a height of 1 m. Bees could enter and leave the tunnel only through this near end, as the far end was closed off.

Individual forager bees were trained to collect sucrose solution on an unique nectar source disposed at the entrance of the tunnel. This artificial flower was made up of a glass plate (2 cm high and 7 cm in diameter) filled with glass marbles to prevent the honeybee to draw in the solution. The surface of this flower allowed more than thirty bees to forage on it at the same time. The food source was a sucrose solution provided *ad libitum*. As the odour-food association facilitates the location and the learning of the nectar source (von Frisch 1967, Kriston 1973, Wenner *et al.* 1991), we used scent marks of linalool which is a floral compound (Blight *et al.* 1997) well learned by the honeybee (Sandoz *et al.* 2000). We deposited 10 μ L of linalool on three strips of filter paper beneath the feeder. The scent was renewed every hour.

A forager bee visiting the flower for the first time was labelled with individual bee tag glued on the thorax: the combination of numbers and colours on the tag ensured the unambiguous identification of up to 500 bees. This

marking enabled a continuous record of the individual behaviours. Every thirty minutes we took the roll call of the labelled bees visiting the flower. When more than 150 foragers had return to the feeder, we slowly moved the flower 10 cm in the tunnel. And we repeated the procedure until the flower was disposed at the far end of the tunnel, and at least 150 bees regularly visited the feeder.

Procedure. We assessed the impact of the modification of the feeding solution quality in a sequential procedure over three phase-experiments, with one day per phase. The first day we recorded the control foraging activity with a given sucrose concentration. During the test phase, the second day, the sucrose concentration was modified. Finally, the third day, we returned to the original sucrose concentration in order to check whether the initial foraging activity was recovered. Every day, at 12.00 A.M., the tunnel was inserted in the flight cage, allowing the bees to forage on the artificial flower disposed at the far end. The tunnel was used during a four-hour period, and then was removed. We recorded continuously the individual activity : the identity of the worker bees, the behaviour observed inside the hive(landing on the flower, round or waggle dance, tremble dance, shaking signal), the time at which the behaviour was observed. Thus, for each worker bee, we could then compiled the number of trips per hour, the number of each type of dances performed per trip. Moreover, in the hive we recorded using a video camera the dancing bees (JVC, GR-S707). Then, the dances properties were analysed in a "blind" manner, using *The Observer* software (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands). We only analysed the dancing bees that we could track from its entrance in the hive to its next flight to the source. For each of these bees, we recorded the number of runs and the total duration of the dance. The walk on the comb and the trophallactic interaction were not included in the dance time.

Experimental series. Two mirror experimental series were conducted with different colonies. (1) In the first experiment, bees first collected high profitability 50 % w/w sucrose solution. During the second phase, the artificial flower feeder delivered low profitability 25 % sucrose solution. Then, during the third phase, the forager bees could once again collect 50 % sucrose solution. (2) During the second experiment, the flower feeder delivered low profitability 25 % sucrose solution the first day, then 50 % sucrose solution the second day, and finally 25 % sucrose solution once again the third day. In both experiment, the training phase in the tunnel was done with the same sucrose concentration than during the corresponding first phase. Thus transient rewards that could affect the bee's motivational state at the start of the experiments were avoided McFarland (1971), DeMarco et Farina (2001).

Statistical analysis The number of trips on the artificial flower per hour and the individual number of dances, during each phase, were analysed using Wilcoxon signed-rank tests (Conover 1980). Moreover, for each individual bee, we computed a large number of behavioural variables possibly correlated one to the other. These variables could be of interest to discriminate some foraging strategies among the complete range of behaviours. This analysis of the data set was done with a principal component analysis. These analyses were done using Splus software (Venables et Ripley 1999).

Results

During the first experiment (sequence 50 %-25 %-50 % sucrose concentration), we recorded the foraging activity of 186 bees which performed a total of 4375 visits on the artificial flower, 580 waggle dances, 350 tremble dances and 58 shaking signals. During the second experiment (mirror sequence 25 %-50 %-25 % sucrose concentration), we recorded the foraging activity of 221 bees which performed a total of 7223 visits, 1646 waggle dances, 607

tremble dances and 94 shaking signals.

Number of trips per hour. The mean individual number of trips per hour was plotted in Fig 1. In both experiments, the bees accurately modified their visit frequency as a function of the profitability of the food source. During the first experiment (sequence 50 %-25 %-50 % sucrose concentration), the individual number of trips per hour significantly decreased when the food source profitability decreased ($z = 4.70$, $p < 10^{-5}$), and increased when the food source profitability increased ($z = 0.0004$, $p < 10^{-5}$). Similarly, during the second experiment (mirror sequence 25 %-50 %-25 % sucrose concentration), the individual number of trips per hour significantly increased when the food source profitability increased ($z = -8.81$, $p < 10^{-5}$), and decreased when the food source profitability decreased ($z = 9.00$, $p < 10^{-5}$). In both experiments, there was no significant difference between the visits frequency in the first and the third phases (experiment 1: $z = 0.26$, $p = 0.80$, experiment 2: $z = -0.013$, $p = 0.98$).

Waggle dances. The mean individual number of waggle dances per trip for each experiment was plotted in Fig 2. During the first experiment (sequence 50 %-25 %-50 % sucrose concentration), the individual number of dances per trip significantly decreased when the food source profitability decreased ($z = 4.85$, $p < 10^{-5}$), but did not increase when the food source profitability increased in the third phase ($z = -1.17$, $p = 0.24$). During the second experiment (sequence 25 %-50 %-25 % sucrose concentration), the individual number of trips per hour significantly increased when the food source profitability increased ($z = -7.92$, $p < 10^{-5}$), and decreased when the food source profitability decreased ($z = 5.35$, $p < 10^{-5}$). In both experiment, the return to the initial conditions, did not restore the dancing probability. There was a significant difference between the visit frequencies in the first and the third phases (experiment 1: $z = 4.35$, $p < 10^{-5}$,

experiment 2: $z = -4.28$, $p < 10^{-5}$).

As the mean number of dances per trip is a partial measure of the recruitment intensity at the colony, we also assessed the impact of the modification of the sucrose concentration on the waggle dance duration (Fig 3). For this parameter, there is no direct correlation between the modification of the food source quality and the modification of the dance duration. The sequence of the modifications was important. During the first experiment (sequence 50 %-25 %-50 % sucrose concentration), there was no significant difference among phases (phase 1 vs phase 2: $z = 0.2059$, $p = 0.83$, phase 2 vs phase 3: $z = 0.5943$, $p = 0.55$, phase 1 vs phase 3: $z = 0.6603$, $p = 0.51$). During the second experiment (sequence 25 %-50 %-25 % sucrose concentration), the dance duration significantly increased when the food source profitability increased ($z = -4.34$, $p < 10^{-5}$), but remained constant when the food source profitability decreased ($z = 1.53$, $p = 0.13$). The return to the initial conditions did not restore the dance duration ($z = -3.57$, $p = 4 \times 10^{-4}$).

Tremble dances and shaking signals. During the first experiment, the number of trembled dances (Fig. 4a) increased when the profitability of the source decreased ($z = -2.12$, $p = 0.035$), and decreased with the return to the original food source quality ($z = 2.53$, $p = 0.012$). The number of tremble dance did not significantly differ between the first and the third phase ($z = 0.464$, $p = 0.642$). During the second experiment there was no significant difference between the first and the second phase ($z = -0.662$, $p = 0.508$), nor between the second and the third phase ($z = -1.66$, $p = 0.098$). The only difference occurred between the first and the third phase ($z = -2.19$, $p = 0.029$). Moreover, the number of tremble dances per 20 min was not correlated to the number of visits on the flower per 20 min (first experiment: $F_{1,34} = 0.40$ $p = 0.53$; second experiment $F(1, 34) = 0.26$, $p = 0.61$).

Principal Components Analysis. For each individual, we recorded a large number of behavioural data. For each successive phase during the experiments, we computed the individual number of trips on the flower per hour, the number of dances per trip, the number of tremble dances and the number of shaking signals. In order to detect a structure in such large number of observed variables, it is often useful to consider a small number of linear combinations of the original variables. Using the Splus function *princomp* (Venables et Ripley 1999), we performed a principal component analysis. The principal component analysis is a linear dimensionality reduction technique, which identifies orthogonal directions of maximum variance in the original variables, and projects the data into a lower-dimensionality space formed of a sub-set of the highest-variance components (Bishop 1995). Thus, we computed a set of linear combinations, called the principal components, which are orthogonal and taken together explain all the variance of the original data. The first two components explained 81 % of the variability (49.2 % for the first component, 31.9 % for the second). As the two experiments led to the same conclusions, we only gives here the results of the first experiment.

The main results of this analysis are plotted in Fig. 5. The x-axis represents the scores for the first principal component, the y-axis the scores for the second principal component. The variables are represented by arrows which graphically indicate the proportion of the original variance explained by the first two principal components. The variables during the three phases were highly correlated. The most active individuals in the first phase were also the most active individuals in the other phases. To simplify the figure, we pooled the behavioural variables over the three phases.

The individual are mainly discriminated according to the number of visits on the flower and the number of the waggle dances performed per trip. Most of the bees did not perform any tremble dance or any shaking sig-

nal. Moreover, two arrows having the same orientation indicate that the corresponding variables are correlated to each other. Two orthogonal arrows indicate that the two corresponding variables are uncorrelated. Thus, Fig. 5 illustrates the fact that the most active bees at the source also performed a higher number of waggle dances per trip. Conversely, there is no correlation between the number of tremble dances and the number of visits on the flower or the number of dances. Thus in our experiment, the tremble dancers were neither more nor less active at the nectar source than the other bees. Similarly, we did not detect any correlation between the number of waggle dances per trip and the number of tremble dances performed.

Discussion

We assessed the foraging and recruitment strategy using an original experimental procedure. This procedure allows to record the directional dances behaviour, and to control the daily foraging period, the source exploited and the nectar flow at the colony. Thus the controlled conditions allow detection of slight small modification of the recruiting behaviour as a function of the modification of the food source quality.

Visit frequency. The individual number of visits per hour was a function of the food source quality. The natural foraging environment is highly auto-correlated in time (Waser et Mitchell 1990, Dukas et Real 1993). The foragers anticipate the level of reward they could expect from a given species of flowers (Bitterman 1976, Greggers et Menzel 1993, Sandoz *et al.* 2000). Unrealized expectations of nectar concentrations may cause foragers to decrease their foraging activity. Thus, the bees update their information on food sources periodically, and a single visit to a flower could be sufficient to affect the bees foraging strategy (Real 1991, Dukas et Real 1993). In our experiment, a decrease of the sucrose concentration led to a decrease of the

frequency of visits to the feeder, an increase of the concentration led to an increase of the visit frequency (Fig. 1). The interval durations between two successive visits were previously reported to be significantly shorter when the food source quality increased (Seeley *et al.* 1991, Giurfa et Núñez 1992, Giurfa 1996, Dechaume Moncharmont *et al.* accepted). This could be related to the fact that the unloading duration at the hive decreased when the sucrose concentration increased (Farina et Núñez 1993, Tezze et Farina 1999), allowing bees to return more quickly to the feeding place. Moreover, several authors proposed that the foraging motivation could increase with the increase of sources profitability (Bladerram *et al.* 1992, Giurfa et Núñez 1992, Giurfa 1996)

In our experiment, the bees were trained to forage to a given sucrose concentration. Despite the difference in the sucrose concentration, during the first phase of both experiments, we recorded nearly the same (although statistically different) visit frequency of about 2 trips per hour. Then, when the source profitability changed, the foragers modulated their visit frequency from their basic activity level. Indeed, under natural conditions, the bees do not have a complete knowledge of the different quality of sources in their environment. Their foraging decisions do not rely on the absolute but on the relative profitability of the flower visited.

Modulation of the dances. In our study, the waggle dance probability and the waggle dance duration were not always related with the absolute food source profitability. The sequence of modifications of the sucrose concentration and the previous foraging experience affected the recruitment behaviour. The first modification of the nectar concentration modified the probability of waggle dancing as a function of the food source quality (Fig. 2). But the return to the original food source quality (third phase) did not restore the original dancing probability. Similarly, the waggle dance duration did not decrease when the sucrose concentration decreased.

During our second experiment, the increase of the dance duration when the sucrose concentration increased was consistent with the dance duration reported by Waddington et Kirchner (1992) during an increasing concentration experiment. Our results were also consistent with a study of Raveret-Richter et Waddington (1993). These authors recorded the durations of the dances during increasing and then decreasing concentration series. The bees foraged on a source of sucrose first in an increasing order of concentration (20 % - 30 % - 40 % - 50 % - 60 %), then in the reversal order (from 60 % down to 20 %). In their experiment the number of dances per trip increased with the increasing concentration of the sources, and decreased when the concentration decreased. And most important, for each given concentration, the number of dances performed during the decreasing series was lower than during the increasing series. DeMarco et Farina (2001) also assessed the impact of changes in the source profitability on the recruitment behaviour. These authors modified the sucrose concentration of the feeding source during five phase-experiments. They performed two experimental series, a serie with small differences (29 % - 38 % - 29 % - 45 % - 29 %) and one with high differences (17 % - 38 % - 17 % - 45 % - 17 %). In their study, the mean number of waggle runs performed per dance was a function of the sucrose concentration, and did not depend of the sequence. In good accordance to our second experiment, the first increase of the sucrose concentration after the training phase led to an increase of the number of waggle-runs performed. But contrary to our study, the decrease of the sucrose concentration to return to the original quality (for example from 45 % to 29 % sucrose solution) led to a decrease in the number of waggle runs. The difference between our results and theirs could possibly come from the experimental procedure. Although we used similar sucrose concentrations, in our experiments the sucrose solution was proposed *ad libitum*. During their experiments, they used a 5 $\mu\text{L}/\text{min}$ controlled nectar flow. Moreover, we recorded a much larger

data set. During each experiment, they recorded the behaviours of five or six bees performing four successive visits during each phase.

It has been previously proposed (Bitterman 1976, Raveret-Richter et Waddington 1993) that during the feeding on a sucrose solution, sensory adaptation occurs, and this adaptation modifies the apparent concentration of the following concentrated sucrose solutions for a short period of time. But no disturbance was reported if 20 min had elapsed between the two successive presentations of the sucrose solution. In our experiment we allowed 20 hours between the last presentation of one sucrose concentration and the first presentation of the next. Thus, it is unlikely that sensory adaptation was responsible for such pattern in our experiment.

Win-stay strategy. An ecological explanation of the weak impact of the decrease of the source quality on the dance behaviour can be proposed. The foragers learned that the source quality could be highly variable, and they did not need to modulate very precisely the recruitment intensity. Under natural conditions, the bees encounter constantly changing nectar concentrations (Real et Rathke 1988), but they are able to gather information on previous trips, and build reward expectations. They memorise the properties of food sources and use this information in their decision-making process. The foraging activity in honeybee is controlled by both short-term memory initiated by the immediate experience, and specific long-term memory of the feeding place (Greggers et Menzel 1993). At a very short term, during a forager bout inside the patch, the Honeybee tends to avoid depleted flowers using its spatial working memory, seeming to adopt a "win-shift strategy" (Brown et Demas 1994). But on a longer term, it is favourable for a forager to return to previously visited patches of good profitability, and to follow a "win-stay" strategy (Demas et Brown 1995, Giurfa 1996). The rule "return to the food source after a feast" is a strong rule, not depressed by a negative experience even after a large number of trials (Greggers et Menzel 1993).

The strategy to continue to recruit for a source that was previously a good one, could be a good strategy in a variable environment.

Response threshold to sucrose concentration. Another explanation to the fact that the honeybees tend to dance the same duration even in the case of a decrease in the sucrose concentration, could be that the depleted sucrose concentration was still higher than their response threshold. Decision-making process are often based on internal thresholds (Seeley 1995, Beshers *et al.* 1999, Bonabeau et Theraulaz 1999). If the concentration is assessed by a forager as exceeding its internal threshold, the bee will decide to recruit for this source. It is often assumed that all individuals use the same threshold in their decision-making, but because of the high level of polyandry in the colony (Estoup *et al.* 1994), the workers are genetically heterogenous and have different response thresholds. Genetical variances has been previously reported for a large range of behaviours related to foraging: number of trips per day, nectar load volume (Guzman-Novoa et Gary 1993), onset of foraging (Kolmes *et al.* 1989), propensity to recruit (Oldroyd *et al.* 1993, Dreller 1998, Arnold *et al.* 2002). In our experiment, we analysed the dance duration of the bees which actually performed dances, and not for example the mean dance duration per trip. We found that the dance duration was constant even after the decrease of the sucrose concentration possibly because the sucrose concentration was still higher than the response threshold to initiate the dance of some bees. For these bees still dancing at this concentration, the food source quality was perceived as sufficient and they did not modify their dance duration. This hypothesis is consistent with the good correlation between the number of trips performed and the number of waggle dances per trip (Fig. 5). The best dancers, *i.e* the bees with the lowest response threshold, were also the most active at the source.

Ferguson *et al.* (2001) suggested that threshold differences among individual workers may make the colony more flexible to respond to a wide range

of rewards. High threshold individuals that rapidly shift to an alternative resource type after non-reinforcement, might be better at the exploitation of relatively invariant rewards. The impact of empty flowers might be greater on such worker bees leading it to stop dancing, abandon that resource and search for new food sources. Conversely, slow-reversers would be more capable of exploiting patchy food sources, which may be in the process of being depleted.

Tremble dances. Back to the hive, the forager transfers the nectar collected to discharger bees. The transfer among workers generates queuing delay when there is too many forager bees for a given number of dischargers (Anderson et Ratnieks 1999). The tremble dances were commonly reported to be performed by foragers from a rich food source which, upon return to the hive, experience a long delay before unloading their nectar to a discharger bee (Seeley 1992, Kirchner et Lindauer 1994). The tremble dance could constitute a negative feedback system counterbalancing the positive feedback of recruitment by waggle dances (Kirchner 1993, Nieh 1993). Moreover, it prevents the inactive foragers from flying out in search of a feeding site advertised by waggle dances when there are already so many foragers coming in that the food storers can not unload them. The tremble dancers may be more sensitive than others to the duration of time that elapses until they find a discharger bee to unload them (Seeley 1995, Arnold *et al.* 2002).

Nevertheless, in our experiments, there was no correlation between the number of tremble dances and the number of visits on the feeder, *i.e.* the number of bees unloading their nectar load at the hive. This results is consistent with the fact that the tremble dances could be independent of the queuing delay (Lindauer 1948, Kirchner et Lindauer 1994, Biesmeijer 2003, Thom 2003). Lindauer (1948) suggested other possible causes for the tremble dance. This dance could be elicited by disadvantageous foraging conditions. He observed that tremble dancing was elicited when salty or bitter substances

were supplemented to the sucrose solution. Crowding of nectar foragers at the food source increased the probability of tremble dancing (Lindauer 1948, Thom 2003). Kirchner et Lindauer (1994) reported that tremble dances were performed when the dancer encountered a too low sugar concentration. Thus, the increase of the number of tremble dances in our first experiment could possibly be due to the decrease of the food source quality.

In conclusion, we observed that the modification of the sucrose concentration elicited different behavioural modifications. The visit frequency on the source was only dependent of the quality of the nectar. The dance behaviours were dependent not only of the sucrose concentration but also of the sequence of its modifications and the previous foraging experience of the bees. Finally, the experimental test was adequate to test, under controlled conditions, the modification of the foraging and dance behaviour in the Honeybee under controlled conditions. The methodology could be generalized in order to assess for instance the impact of various toxics including pesticides on the recruitment strategy of free flying honeybees.

Acknowledgements: we are thankful to Mandyan Srinivasan for his help during the design of the experiment, to David Laloi, Alexandre Bout and Guillaume Delaunay for experimental assistance, to Mercedes Chareton for rearing the bees and to Noel Menay for building the tunnel. F.X. Dechaume Moncharmont was supported by a Ph.D. grant from the National Institute for Agricultural Research (INRA), France.

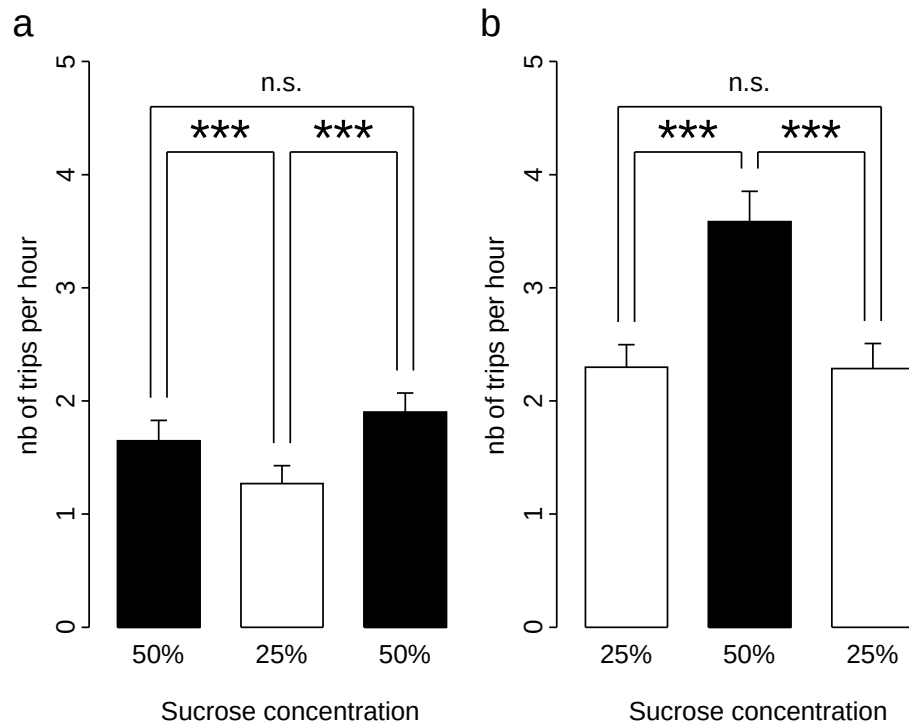


Figure 1: mean ($\pm$ SEM) number of foraging trips per hour as a function of the sequence of modification of the sucrose solution concentration. The richer food sources (sucrose concentration 50 %) are figured in black, the poorer (sucrose concentration 25 %) are figured in white. **[a]** first experiment: the bees first foraged on the richer source, n=186. **[b]** second experiment: the bees first foraged on the poorer source, n=221.

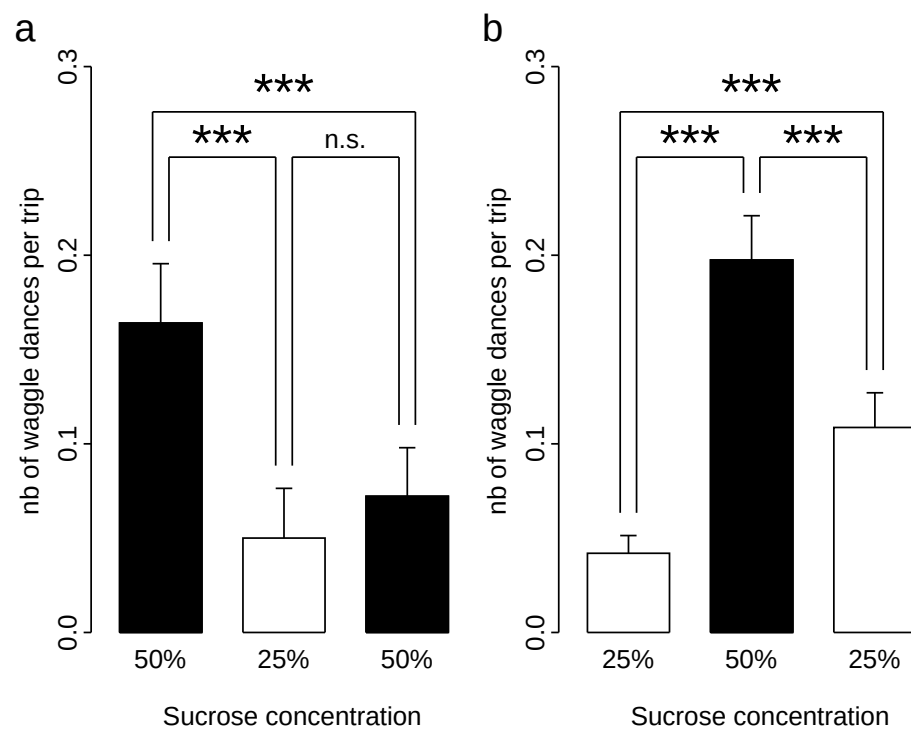


Figure 2: mean ($\pm$ SEM) number of waggle run per trip as a function of the sequence of modification of the sucrose solution concentration. **[a]** first experiment: the bees first foraged on the richer source, n=186. **[b]** second experiment: the bees first foraged on the poorer source, n=221.

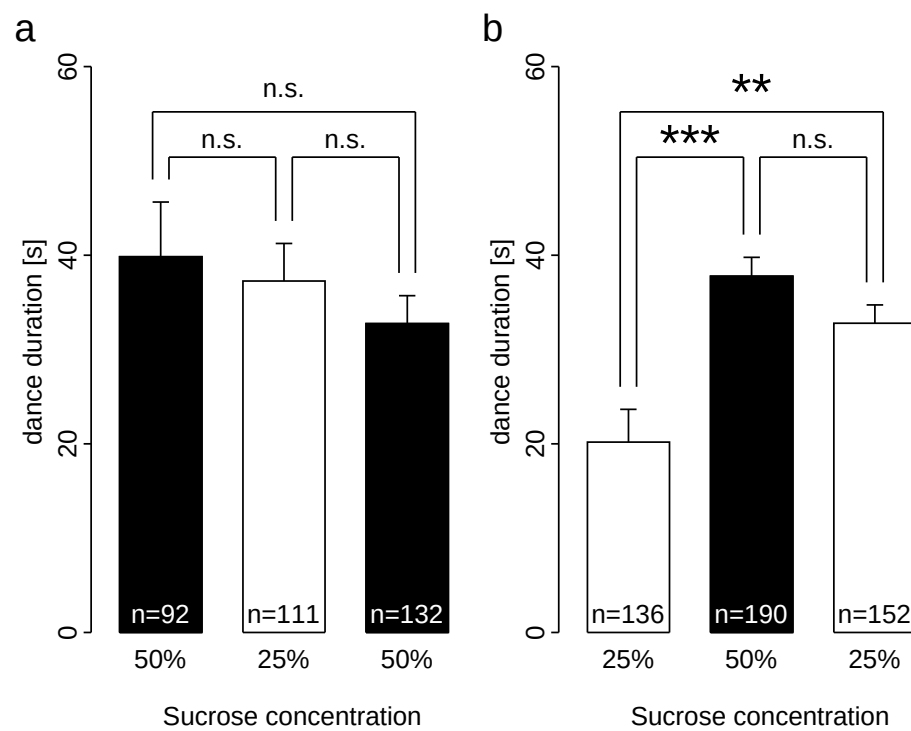


Figure 3: mean ($\pm$ SEM) the waggle dance duration as a function of the sequence of modification of the sucrose solution concentration. **[a]** first experiment: the bees first foraged on the richer source. **[b]** second experiment: the bees first foraged on the poorer source.

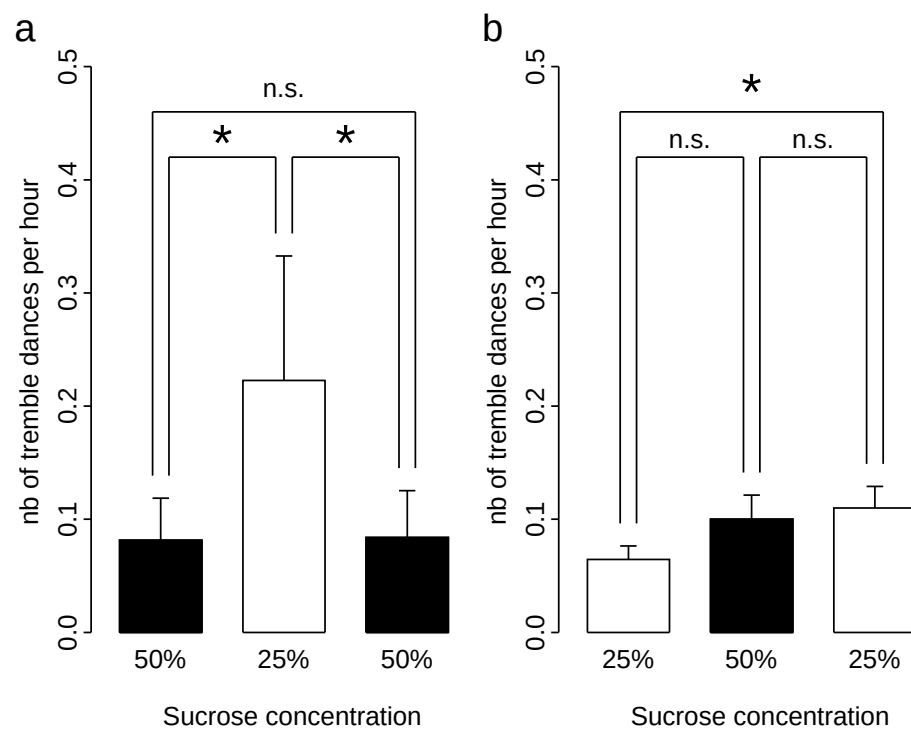


Figure 4: mean ($\pm$ SEM) number of tremble dance per hour as a function of the sequence of modification of the sucrose solution concentration. **[a]** first experiment: the bees first foraged on the richer source, n=186. **[b]** second experiment: the bees first foraged on the poorer source, n=221.

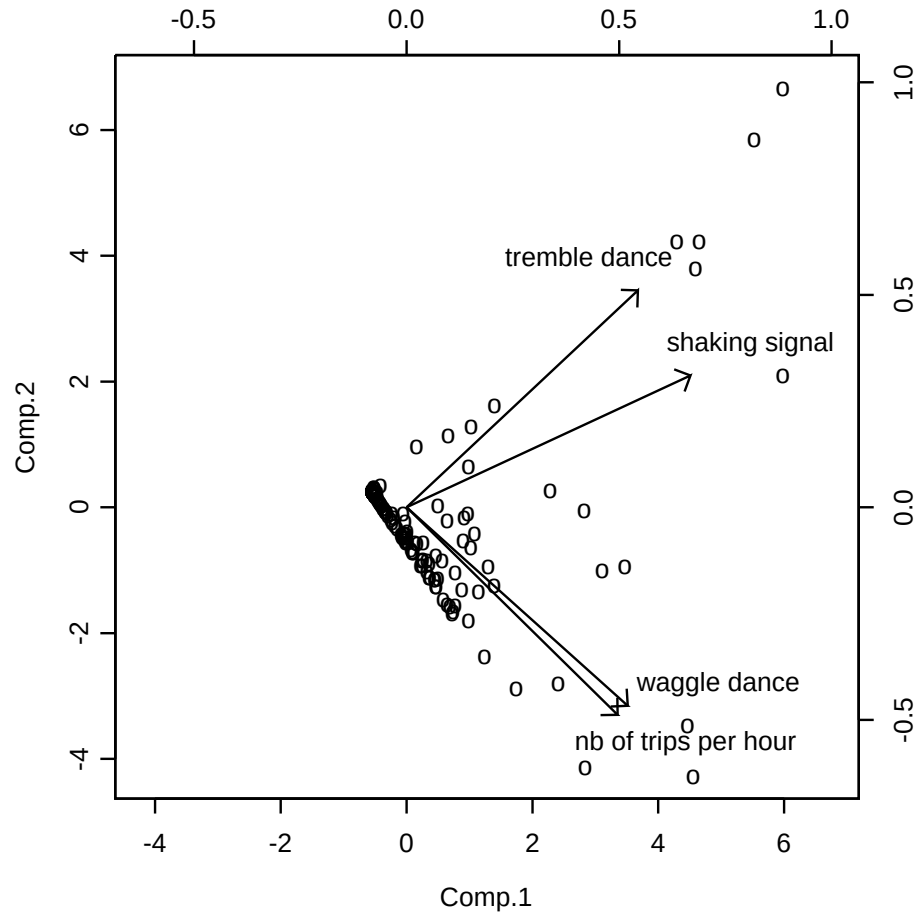


Figure 5: Principal component biplot of the individual observations (first experiment, sequence 50 % - 25 % - 50 %, data pooled over the three phases). The two components explain 81 % of the variability. The biplot represents both the observations (circle, lower/left scales) and the covariances between the variables (arrows, upper/scale) on the principal components axes. The individual are mostly discriminated according to the number of visits on the flower and the number of the waggle dances performed per trip. The number of tremble dances performed by a bees appears to be uncorrelated to its total number of visits on the flower or to the number of dances performed.

References

- Anderson C, Ratnieks F. 1999. Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency. *Am Nat* 154 (5):521–535.
- Arnold G, Quenet B, Papin C, Masson C, Kirchner WH. 2002. Intra-colonial variability in the dance communication in honeybees (*Apis mellifera*). *Ethology* 108:751–761.
- Beshers SN, Robinson G, Mitterthal JE. 1999. Response thresholds and division of labour in insect colonies. Dans *Information processing in social insects* (Detrai C, Deneubourg JL, Pasteels JM, réds.), Birkhäuser, Basel, p. 141–163.
- Biesmeijer JC. 2003. The occurrence and context of the trembling dancing in free-foraging honey bees (*Apis mellifera*). *Behav Ecol Sociobiol* 53:411–416.
- Bishop C. 1995. *Neural Networks for Pattern Recognition*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Bitterman M. 1976. Incentive contrast in honey bees. *Science* 192:380–382.
- Bladerram NM, Almeida de B LO, Núñez JA. 1992. Metabolic rate during foraging in the honeybee. *J Comp Physiol B* 162:440–447.
- Blight MM, Le Metayer M, Pham-Delègue MH, Pickett JA, Marion-Poll F, Wadhams LJ. 1997. Identification of floral volatiles involved in recognition of oilseed rape flowers, *Brassica napus* by honeybees, *Apis mellifera* L. *J Chem Ecol* 23:1715–1727.
- Bonabeau E, Theraulaz G. 1999. Role and variability of response thresholds in the regulation of division of labour in insect societies. Dans *Information processing in social insects* (Detrai C, Deneubourg JL, Pasteels JM, réds.), Birkhäuser, Basel, p. 141–163.
- Brown M, Demas GE. 1994. Evidence for spatial working memory ability in the honeybees (*Apis mellifera* L.). *J Comp Psychol* 108:344–352.
- Conover WJ. 1980. *Practical Nonparametric Statistics*. 2^e éd., Wiley, New York.
- Dechaume Moncharmont FX, Azzouz H, Pons O, Pham-Delègue MH. accepted. Soybean proteinase inhibitor does not affect the foraging strategy of free flying honeybees. *Apidologie* accepted.
- DeMarco R, Farina W. 2001. Changes in food source profitability affect the trophalactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav Ecol Sociobiol* 50 (5):441–449.
- Demas GE, Brown MF. 1995. Honeybees are predisposed to win-shift but can learn win-stay. *Anim Behav* 50:1041–1045.
- Dreller C. 1998. Division of labor between scouts and recruits: genetic influence and mechanisms. *Behav Ecol Sociobiol* 43:191–196.
- Dukas R, Real LA. 1993. Effects of recent experience on foraging decisions by bumble bees. *Oecologia* 94:244–246.

- Esch HE, Burns JE. 1995. Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source. *Naturwissenschaften* 82 (1):38–40.
- Esch HE, Zhang S, Srinivasan MV, Tautz J. 2001. Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature* 411:581–583.
- Estoup A, Solignac M, Cornuet JM. 1994. Precise assessment of number of patrines and of genetic relatedness in honey bee colonies. *Proc Roy Soc Lond B* 258:1–7.
- Farina W, Núñez JA. 1993. Trophallaxis in honey bees: transfer delay and daily modulation. *Anim Behav* 45:1227–1231.
- Ferguson HJ, Cobey S, Smith BH. 2001. Sensitivity to a change in reward is heritable in the honeybee, *Apis mellifera*. *Anim Behav* 61:527–534.
- von Frisch K. 1967. *The dance language and orientation of bees*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Giurfa M. 1996. Movement patterns of honeybee foragers: motivation and decision rules dependent on the rate of reward. *Behaviour* 133:579–596.
- Giurfa M, Núñez JA. 1992. Foraging by honeybees on *Carduus acanthoides*: pattern and efficiency. *Ecol Entomol* 17:326–330.
- Greggers U, Menzel R. 1993. Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behav Ecol Sociobiol* 32:17–29.
- Guzman-Novoa E, Gary NE. 1993. Genotypic variability of components of foraging behaviour in honey bees Hymenoptera: Apidae. *J Econom Entomol* 86:715–721.
- Kirchner WH. 1993. Vibrational signals in tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behav Ecol Sociobiol* 33:169–172.
- Kirchner WH, Lindauer M. 1994. The causes of the tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behav Ecol Sociobiol* 35:303–308.
- Kolmes SA, Winston ML, Fergusson LA. 1989. The division of labor among worker honey bees Hymenoptera: Apidae. The effect of multiple patrines. *J Kansas Entomol Soc* 62:80–95.
- Kriston I. 1973. Die Bewertung von Duft- und Farbsignalen als orientierungshilfen an der Futterquelle durch *Apis mellifera* L. *J Comp Physiol A* 84:77–94.
- Lindauer M. 1948. Über die einwirkung von Duft- und Geschmackstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. *Z Vgl Physiol* 31:348–412.
- McFarland DJ. 1971. *Feedback mechanisms in animal behaviour*. Academic Press, London.
- Nieh JC. 1993. The stop signal of honeybees: reconsidering its message. *Behav Ecol Sociobiol* 33:51–56.
- Oldroyd BP, Rinderer TE, Buco SM, Beaman LD. 1993. Genetic Variance in honey bees for preferred foraging distance. *Anim Behav* 45:323–332.
- Raveret-Richter M, Waddington K. 1993. Past foraging experience influences honey dance behaviour. *Anim Behav* 46:123–128.

- Real LA. 1991. Animal choice behaviour and the evolution of cognitive architecture. *Science* 253:980–986.
- Real LA, Rathke B. 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology* 69:728–735.
- Sandoz JC, Laloi D, Odoux JF, PhamDelegue MH. 2000. Olfactory information transfer in the honeybee: compared efficiency of classical conditioning and early exposure. *Anim Behav* 59:1025–1034.
- Seeley TD. 1992. The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behav Ecol Sociobiol* 31:375–383.
- Seeley TD. 1995. *The wisdom of the hive*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Seeley TD, Camazine S, Sneyd J. 1991. Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav Ecol Sociobiol* 28:277–290.
- Srinivasan MV, Zhang S, Altwein M, Tautz J. 2000. Honeybee navigation: nature and calibration of the "odometer". *Science* 287:851–854.
- Tezze AA, Farina WM. 1999. Trophallaxis in the honeybee, *Apis mellifera*: the interaction between viscosity and sucrose concentration of transferred solution. *Anim Behav* 57:1319–1326.
- Thom C. 2003. The tremble dance of honey bees can be caused by hive-external foraging experience. *J Exp Biol* 206:2111–2116.
- Venables WN, Ripley BD. 1999. *Modern applied statistics with S-plus*. Springer-Verlag, New-York.
- Waddington KD, Kirchner WH. 1992. Acoustical and behavioral correlates of profitability of food sources in honey bee round dances. *Ethology* 92:1–6.
- Waser NM, Mitchell RJ. 1990. Nectar standing crops in *Delphinium nelsonii* flowers: spatial autocorrelation among plants? *Ecology* 71:116–123–.
- Wenner AM, Meade DE, Friesen LJ. 1991. Recruitment, search behavior and flight range of the honey bees. *Amer Zool* 31:768–782.

3.3 Application : impact de l'imidaclopride sur les danses

3.3.1 L'imidaclopride et le problème Gaucho.

Une intoxication sublétales à un insecticide, le Gaucho, serait la cause, selon certains apiculteurs, de la perte de nombreuses ruches en France. Depuis 1993, la protection des cultures de tournesols est assurée de façon préventive par la technique d'enrobage des semences avec l'insecticide Gaucho issu de la recherche Bayer AG (700 μg de matière active par graine, à raison de 50 à 70 g de matière active par hectare).

Cette spécialité phytosanitaire a pour matière active l'imidaclopride qui est le premier représentant du groupe des chloronicotinyls, appartenant à une nouvelle famille de composés, les néonicotinoïdes. Les tests de toxicité aiguë ont permis de classer l'imidaclopride comme très toxique pour les abeilles (Schmidt 1996, Suchail *et al.* 2000, Nauen *et al.* 2001, Schmuck *et al.* 2001, Suchail *et al.* 2001). Néanmoins, la technique d'enrobage des semences par Gaucho excluait un effet néfaste direct sur les abeilles (Pflüger et Schmuck 1991, Schmuck 1999, Schmuck *et al.* 2001), par exemple pendant le comportement de butinage. Pourtant, l'insecticide Gaucho a été accusé par certains professionnels apicoles d'induire une baisse sensible des récoltes de miel de tournesol (*Helianthus annulus* L.). Les ouvrières exposées à de faibles quantités d'insecticide subiraient des troubles du comportement lors du butinage, seraient incapables de retrouver leur ruche, et provoqueraient alors un dépeuplement des ruches au moment de la floraison du tournesol (Belzunces et Taséi 1997).

La mortalité est le principal paramètre considéré lors de l'évaluation de la toxicité d'un produit phytopharmaceutique chez l'abeille domestique. Il s'agit cependant d'une mesure insuffisante qui doit être complétée par la mesure des effets sublétaux. Ces effets peuvent être multiples. Ils sont souvent difficiles à mettre en évidence mais ils peuvent avoir de grandes répercussions

sur l'impact que peut avoir un toxique sur la santé de l'abeille.

3.3.2 Effet de l'imidaclopride sur le butinage

Nous avons utilisé le protocole d'étude de la danse directionnelle en situation contrôlée dans une évaluation de l'impact de l'imidaclopride avec une concentration de $24 \mu\text{g.l}^{-1}$ sur le comportement de butinage. A partir de l'étude présentée dans l'article 1 (p. 106), nous savions que nous nous trouvions dans une gamme de concentrations qui induisait un effet létal à long terme. En suivant le schéma séquentiel en trois tiers (cf. introduction, section 1.4.2, p. 94), nous sommes donc passés à une étude en situation semi-naturelle, sur des abeilles en vol libre. Les abeilles ont été entraînées à venir butiner une source contrôle (sucrose 50 %). Dans une deuxième phase, la solution était contaminée avec une concentration de $24 \mu\text{g.l}^{-1}$ d'imidaclopride.

Nous avons trouvé une baisse du nombre de visites par heure (Fig. 3.1a). Decourtye *et al.* (sous presse) avaient déjà montré que cette concentration induisait une baisse de l'activité de butinage et des capacités d'apprentissage chez l'abeille. Des effets répulsifs ont déjà été décrits pour de nombreuses formulations phytosanitaires (Bocquet *et al.* 1980, Pike *et al.* 1982, Bos et Masson 1983, Shires *et al.* 1984, Delabie *et al.* 1985, Faucon *et al.* 1985, Montury *et al.* 1987, Rieth et Levin 1988, Decourtye 2002). La répulsivité correspond à un arrêt ou à une importante diminution de l'activité de butinage dans la zone traitée et se traduit consécutivement par une réduction du risque d'exposition des butineuses au produit. Les mécanismes biologiques sous-tendant cette réponse ne sont pas connus mais il semble que le système sensoriel olfactif soit impliqué. Les adjuvants des formulations seraient perçus par le système olfactif et entraîneraient une réponse d'évitement chez les butineuses (Bos et Masson 1983).

En revanche le nombre de danse frétilantes par voyage (Fig. 3.1b), la durée des danses (Fig. 3.1c) ou le nombre de danses frétilantes (Fig. 3.1d) sont restés constants. L'imidaclopride en concentration modérée ne perturbe

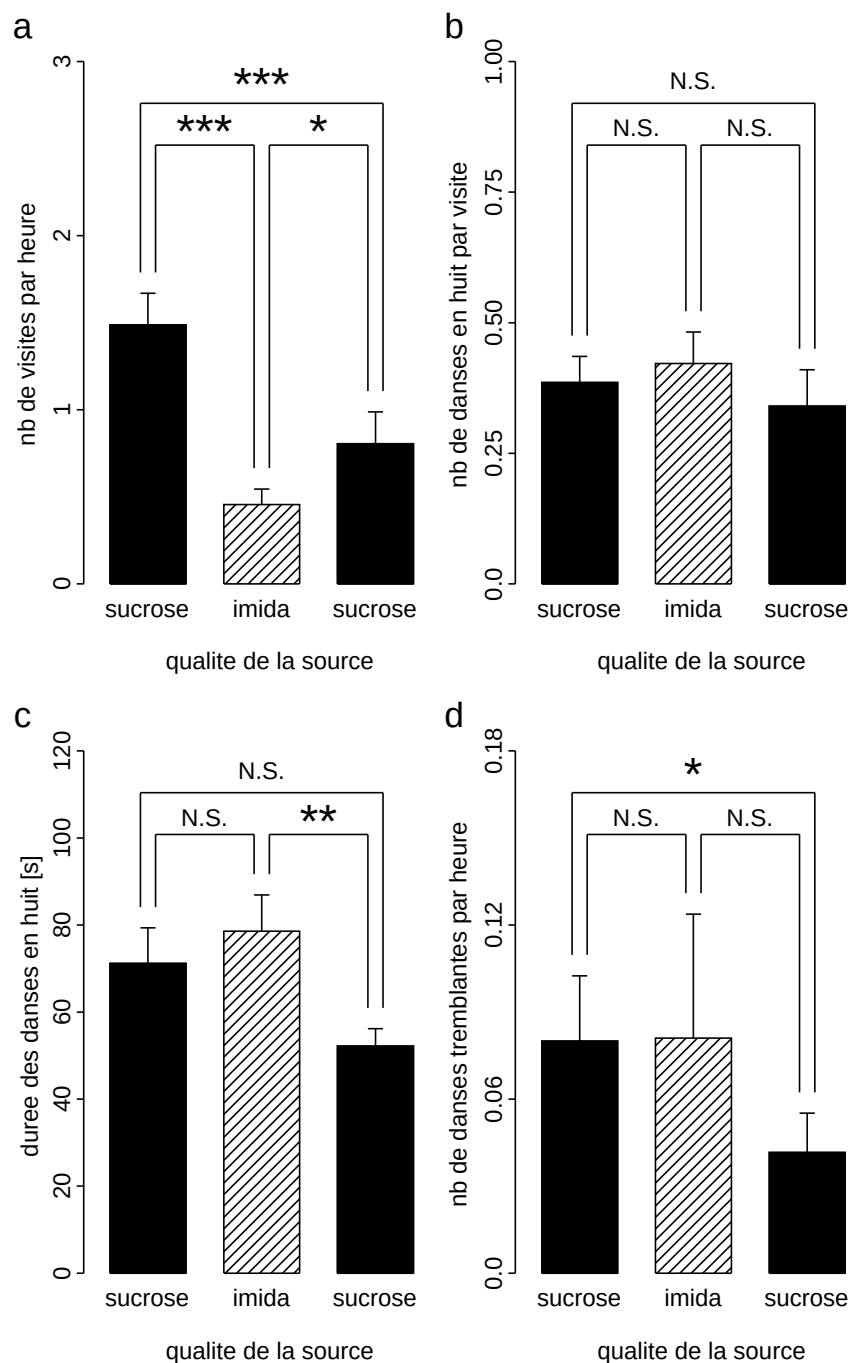


FIG. 3.1 – Effet de l'imidaclopride ($24 \mu\text{g/L}$) sur le butinage. [a] Nombre de visites par heure. [b] Nombre de danses frétilantes par visite sur la source. [c] Durée des danses frétilantes. [d] Nombre de danses tremblantes par heure.

pas les danses de recrutement. Les abeilles, qui avait continué à butiner, dansaient avec la même probabilité. Contrairement à un insecticide qui agirait rapidement et qui empêcherait le recrutement des abeilles vers une source contaminé, l'imidaclopride, à la concentration étudiée, ne modifie pas la stratégie de recrutement des ouvrières qui continuent à butiner.

Nous venons de voir que les abeilles étaient capables de moduler leur activité de butinage et de recrutement en fonction de la qualité de la source de nectar. Cependant l'augmentation de la fréquence de visites sur la source et l'augmentation de la durée des danses n'ont pas les mêmes conséquences sur l'activité de butinage collectif. Celles-ci sont difficiles à appréhender sans le recours à la modélisation.

Chapitre 4

Modélisation du butinage collectif

La compréhension du butinage collectif chez l'abeille commence avec les travaux fondateurs de von Frisch (1967a) et de son élève Martin Lindauer (1961). Ces auteurs ont contribué à caractériser les mécanismes de la communication entre les butineuses et ont décrit la danse comme la composante clé du recrutement. Ces travaux les ont conduits à proposer que la communication dansée devrait accroître l'efficacité du butinage.

Cependant, les comportements collectifs chez les insectes sociaux sont des activités complexes effectuées par un grand nombre d'individus en interaction avec leur environnement. Un raisonnement purement qualitatif est souvent trop limité pour comprendre et décrire les propriétés de tels systèmes. En revanche l'utilisation d'un formalisme mathématique simple peut être très utile pour explorer les conséquences de la coopération inter-individuelle. Ce type d'approche a déjà donné lieu à un grand nombre de résultats chez les insectes sociaux dans des domaines très variés comme, par exemple, le choix collectif des sources alimentaires chez les fourmis, la structuration des rayons chez les abeilles, ou les cas de hiérarchies de dominance chez les guêpes (voir la revue de Camazine *et al.* 2001).

Une grand nombre de modèles ont déjà été proposés pour décrire le butinage et le recrutement par la danse chez l'abeille. On peut les classer suivant

différents critères. Le premier critère distingue le niveau auquel est considéré le butinage. Certains auteurs se sont intéressés à l'optimisation des comportements individuels à la source comme, par exemple, la charge de nectar optimale en fonction de la distance (Waddington et Holden 1979, Kacelnick *et al.* 1986, voir aussi revue Article 5, p. 231). Puis, à partir du début des années 90, plusieurs travaux théoriques ont abordé la question du recrutement par la danse (Camazine et Sneyd 1991, Bartholdi *et al.* 1993, de Vries et Biesmeijer 1998, 2002, Anderson 1998, 2001, Myerscough 2002, Britton *et al.* 2002, Sumpter et Pratt 2003, Cox et Myerscough 2003).

Les objectifs de ces modèles n'étaient pas tous les mêmes, et cela se retrouve dans leur degré de complexité. Certains sont basés sur un formalisme mathématique simple (système d'équations différentielles, matrice de Leslie, etc.) et ils intègrent peu de paramètres. Ils ne cherchent pas à décrire précisément la réalité mais plutôt à détailler un problème précis (Camazine et Sneyd 1991, Anderson 2001, Myerscough 2002, Britton *et al.* 2002, Sumpter et Pratt 2003, Cox et Myerscough 2003). Ces modèles simples ont essentiellement un intérêt heuristique. D'autres modèles sont beaucoup plus complexes. Ils intègrent un très grand nombre de paramètres (mémoire, acuité visuelle pour la détection des fleurs, variabilité des sources, etc.) et reposent sur des simulations (modèles multi-agents, etc.). Ils permettent de synthétiser les connaissances sur le butinage collectif et le recrutement, et d'explorer les conséquences de la variation d'un grand nombre de paramètres (de Vries et Biesmeijer 1998, 2002). Cependant leur complexité est à la fois un avantage, ils s'ajustent bien aux données expérimentales, et un inconvénient, leurs propriétés sont souvent difficiles à interpréter.

Une dernière distinction peut être faite entre les modèles qui tiennent compte des aspects dynamiques du butinage (depuis la découverte de la source de nourriture jusqu'à la phase d'équilibre quand le recrutement a eu lieu (Camazine et Sneyd 1991, de Vries et Biesmeijer 1998, Sumpter et

Pratt 2003)) et ceux qui se placent directement à la situation d'équilibre (Bartholdi *et al.* 1993, Anderson 1998, Anderson et Ratnieks 1999a, Ratnieks et Anderson 1999b, Anderson 2001).

Le modèle en équations différentielles présenté ici s'inspire de ceux décrits par Camazine et Sneyd (1991) et Sumpter et Pratt (2003). Il intègre peu de paramètres. Son objectif n'est pas de fonctionner comme un "boîte noire" qui prédirait la répartition des suiveuses dans toutes les conditions. Il cherche à dégager quelques règles simples du recrutement par la danse frétillante. Dans cette approche, j'ai volontairement écarté les conséquences de cette danse frétillante. Cette boucle de rétro-contrôle intervient tardivement dans le butinage quand le recrutement par la danse en huit s'est déjà produit, que beaucoup de butineuses rapportent du nectar à la colonie et qu'il y a besoin de déchargeuses. Dans ce modèle, je fais donc l'hypothèse simplificatrice d'un ratio optimal entre les déchargeuses et les butineuses.

4.1 Présentation du modèle

J'ai commencé par étudier le cas où les abeilles ne butinent que deux sources de nourriture (sources A et B). La question était de savoir si le recrutement tel qu'il est défini par Camazine et Sneyd (1991) et Sumpter et Pratt (2003) pouvait conduire à des phénomènes de choix collectif comparables à ceux que l'on retrouve chez certaines espèces de fourmis (Camazine *et al.* 2001). Le modèle est représenté schématiquement par la figure 4.1 qui décrit les différents états possibles pour les butineuses : à chaque instant, chacune des abeilles est dans un seul des états représentés par l'une des sept cases du schéma. L'abeille peut être en attente d'indications pour le butinage : elle ne travaille pas encore sur une source et suit les danses : F (pour *following*) est le nombre de suiveuses. A la suite de cette collecte d'informations, l'ouvrière peut être recrutée pour l'exploitation d'une des deux sources ; elle entre alors dans un des deux cycles symétriques comportant les trois états

suivants. Tout d'abord, elle peut être en train de butiner : A (resp. B) est le nombre de butineuses sur la source A (resp. source B). L'abeille peut ensuite être occupée à ramener son nectar à la ruche : A_2 (resp. B_2) est le nombre d'ouvrières qui déchargent le produit de leur récolte. Enfin elle peut être en train de recruter pour la source qu'elle exploitait : D_a (resp. D_b) est le nombre de danseuses pour la source A (resp. source B). Les butineuses peuvent aussi quitter le cycle et retourner en F . Remarquons que le modèle autorise une abeille à revenir à la source qu'elle vient d'abandonner. Nous supposons que la colonie comporte un nombre constant N de butineuses qui sont toutes impliquées dans une des activités décrites ci-dessus. Nous avons donc : $A + A_2 + D_a + B + B_2 + D_b + F = N$.

Nous nous plaçons dans la situation simplifiée d'une colonie de butineuses qui ont toutes les mêmes propriétés individuelles (*i.e.* elles ont les mêmes seuils de réponse aux stimuli). Les flux entre les différents états sont déterminés par les constantes $\alpha_2, \alpha_3, \alpha_4, \alpha_5, \alpha_6, \alpha_7, \beta_2, \beta_3, \beta_4, \beta_5, \beta_6, \beta_7, \gamma$. Ainsi, par exemple, le nombre de danseuses pour la source A est déterminé au cours du temps par l'équation différentielle : $\frac{dD_a(t)}{dt} = \alpha_7\alpha_4A_2(t) - \alpha_5D_a(t)$.

Dans la suite du document nous simplifierons la notation du nombre d'individus dans un état en ne précisant plus que celui-ci est fonction du temps (par exemple $D_a(t)$ sera noté simplement D_a). Le modèle comporte trois embranchements au niveau desquels les abeilles se répartissent entre différentes voies. Tout d'abord, les "suiveuses" qui ont été recrutées (F), sont distribuées entre les deux sources : la proportion α_1 (ou β_1) des abeilles qui s'orientent vers une source dépend alors du nombre de danseuses recrutant pour celle-ci. Ensuite, après avoir déchargé leur nectar, une proportion α_6 des abeilles quittant A_2 retourne sur la source, une proportion α_4 se met à recruter pour cette source et une proportion α_3 arrête d'exploiter la source et redevient suiveuse. De même β_3, β_4 et β_6 déterminent la répartition des ouvrières recrutées sur la source B, après le déchargement du nectar en B_2 .

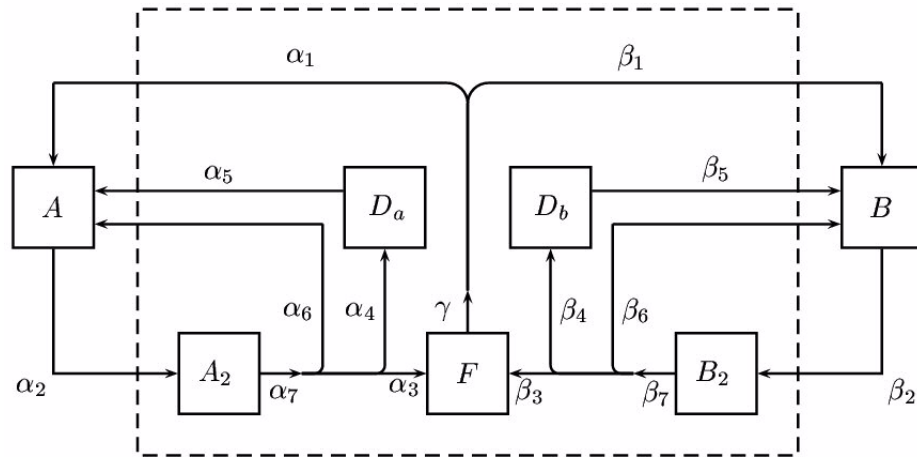


FIG. 4.1 – Schéma du modèle dans le cas de deux sources. Le rectangle en hachuré figure ce qui se passe à l'intérieur de la ruche. A chaque pas de temps, une butineuse se trouve dans un état représenté par l'une des sept cases. Une suiveuse (F) peut être recrutée sur l'une des deux sources : elle entre alors dans un des deux circuits symétriques (exploitation de la source A ou B). L'état A représente le comportement de récolte de nectar sur la source A . Une fois de retour à la ruche, la butineuse décharge son stock de nectar (A_2). Elle peut ensuite, soit abandonner cette source (retour à F), soit recommencer un chargement (retour à A), soit recruter pour cette source (D_a). La danseuse qui arrête de recruter, repart dans le circuit (en A). $\gamma, \alpha_2, \alpha_5$ et α_7 représentent les constantes cinétiques de passage d'un état à un autre. A la fourche après A_2 , α_3, α_4 et α_6 représentent les proportions d'abeilles qui passent dans chacun des trois états (F, D_a, A). Les proportions α_1 et β_1 d'abeilles qui sont recrutées vers l'une ou l'autre source dépendent du nombre de danseuses (D_a et D_b).

Le modèle est défini par le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{aligned}
\frac{dF}{dt} &= \alpha_3\alpha_7A_2 + \beta_3\beta_7B_2 - \gamma(\alpha_1 + \beta_1)F \\
\frac{dA}{dt} &= \gamma\alpha_1F + \alpha_5D_a + \alpha_6\alpha_7A_2 - \alpha_2A \\
\frac{dB}{dt} &= \gamma\beta_1F + \beta_5D_b + \beta_6\beta_7B_2 - \beta_2B \\
\frac{dA_2}{dt} &= \alpha_2A - \alpha_7A_2 \\
\frac{dB_2}{dt} &= \beta_2B - \beta_7B_2 \\
\frac{dD_a}{dt} &= \alpha_7\alpha_4A_2 - \alpha_5D_a \\
\frac{dD_b}{dt} &= \beta_7\beta_4B_2 - \beta_5D_b
\end{aligned}$$

avec la contrainte $A + A_2 + D_a + B + B_2 + D_b + F = N$. Il s'agit d'un système non-linéaire puisque les termes de choix α_1 et β_1 sont de la forme générale :

$$\alpha_1 = \frac{D_a + e}{D_a + D_b + 2e + k} \quad \beta_1 = \frac{D_b + e}{D_a + D_b + 2e + k}$$

Ces termes de choix sont une généralisation de ceux proposés par Camazine et Sneyd 1991. Le terme e est un terme de découverte spontanée de la source (Deneubourg *et al.* 1990, Beckers *et al.* 1992, Camazine *et al.* 2001). Un petit nombre de butineuses (des scouts) peuvent en effet quitter la ruche et découvrir la source de nectar. Le terme k est un terme de frein qui traduit l'idée que tous les individus ne peuvent écouter la danse en même temps (Pasteels *et al.* 1987, Camazine *et al.* 2001, Sumpter et Pratt 2003, Sumpter et Beekman 2003). Ces deux termes e , k sont à valeur dans $\mathbb{R}^+$. Les constantes α_2 , α_3 , α_4 , α_5 , α_6 , α_7 , β_2 , β_3 , β_4 , β_5 , β_6 , β_7 , γ correspondent à des probabilités de transition. Elles sont réelles et appartiennent toutes à l'intervalle $]0,1]$. De plus, on considère qu'aux embranchements après A_2 et B_2 , toutes les abeilles ayant déchargé leur nectar se répartissent entre les trois activités F , A , D_a (resp. F , B , D_b). Les constantes doivent donc respecter la contrainte : $\alpha_3 + \alpha_4 + \alpha_6 = 1$ (respectivement $\beta_3 + \beta_4 + \beta_6 = 1$). Le système est défini

pour des valeurs de A , A_2 , D_a , B , B_2 , D_b et F appartenant à l'ensemble $[0, N]$.

4.2 Étude de la stabilité à l'équilibre

4.2.1 La question de la stabilité de l'état d'équilibre

Nous nous plaçons dans le cas de deux sources alimentaires symétriques. L'intensité du recrutement (nombre de danseuses, temps de danse, etc.) est identique pour les deux sources. Les constantes cinétiques sont les mêmes pour les deux sources : $\alpha_2 = \beta_2$, $\alpha_3 = \beta_3$, $\alpha_4 = \beta_4$, $\alpha_5 = \beta_5$, $\alpha_6 = \beta_6$, $\alpha_7 = \beta_7$.

4.2.2 Unicité de l'état d'équilibre

Compte tenu de la contrainte sur la somme des termes, le système peut se réduire à six équations différentielles.

$$\begin{aligned} \frac{dA}{dt} &= \frac{\gamma(D_a + e)(N - A - A_2 - D_a - B - B_2 - D_b)}{D_a + D_b + 2e + k} + \alpha_5 D_a + \alpha_6 \alpha_7 A_2 - \alpha_2 A \\ \frac{dB}{dt} &= \frac{\gamma(D_b + e)(N - A - A_2 - D_a - B - B_2 - D_b)}{D_a + D_b + 2e + k} + \alpha_5 D_b + \alpha_6 \alpha_7 B_2 - \alpha_2 B \\ \frac{dA_2}{dt} &= \alpha_2 A - \alpha_7 A_2 \\ \frac{dB_2}{dt} &= \alpha_2 B - \alpha_7 B_2 \\ \frac{dD_a}{dt} &= \alpha_7 \alpha_4 A_2 - \alpha_5 D_a \\ \frac{dD_b}{dt} &= \alpha_7 \alpha_4 B_2 - \alpha_5 D_b \end{aligned}$$

Cherchons à exprimer le système en fonction de $(A - B)$. Avec $\frac{dA}{dt} = 0$ et $\frac{dB}{dt} = 0$, on trouve à l'équilibre :

$$\frac{(\gamma F^* + \alpha_5)(D_a^* - D_b^*)}{D_a^* + D_b^* + 2e + k} + \alpha_6 \alpha_7 (A_2^* - B_2^*) - \alpha_2 (A^* - B^*) = 0 \quad (4.1)$$

Or, à l'équilibre, les variables A_2^* et D_a^* (respectivement B_2^* et D_b^*) s'expriment en fonction de A^* (respectivement B^*) :

$$A_2^* = \frac{\alpha_2}{\alpha_7} A^* \quad D_a^* = \frac{\alpha_2 \alpha_4}{\alpha_5} A^* \quad B_2^* = \frac{\alpha_2}{\alpha_7} B^* \quad D_b^* = \frac{\alpha_2 \alpha_4}{\alpha_5} B^* \quad (4.2)$$

De plus la contrainte $A + A_2 + D_a + B + B_2 + D_b + F = N$ permet d'exprimer F à l'équilibre :

$$F^* = N - \left(1 + \frac{\alpha_2}{\alpha_7} + \frac{\alpha_2\alpha_4}{\alpha_5}\right) (A^* + B^*) \quad (4.3)$$

Ainsi (1) peut s'écrire :

$$\left(1 - \frac{A^* + B^*}{A^* + B^* + \frac{2e\alpha_5}{\alpha_2\alpha_4}}\right) (A^* - B^*) = 0 \quad (4.4)$$

Pour e , α_2 , α_4 et α_5 non nuls, l'équation 4.4 revient à poser $A^* = B^*$. A l'équilibre, le système aboutit à une situation symétrique où le nombre des butineuses sur les deux sources est identique. On trouve un seul état d'équilibre pour un nombre de butineuses sur les sources $Q^* = (A^*, A_2^*, D_a^*, B^*, B_2^*, D_b^*)$ donné par :

$$A^* = B^* = \frac{aN - 2ce - bk + \sqrt{(-aN + 2ce + bk)^2 + 8aceN}}{2ac} \quad (4.5)$$

avec

$$a = \frac{\alpha_2\alpha_4}{\alpha_5} \quad b = \frac{\alpha_2\alpha_3}{\gamma} \quad c = 1 + \frac{\alpha_2}{\alpha_7} + a + b$$

Les valeurs de A_2^* , B_2^* , D_a^* , D_b^* et F^* se déduisent des relations (2) et (3). A l'équilibre on a donc :

$$\begin{aligned} A_2^* &= B_2^* = \frac{\alpha_2}{\alpha_7} A^* \\ D_a^* &= D_b^* = aA^* \\ F^* &= N - 2 \left(1 + \frac{\alpha_2}{\alpha_7} + a\right) A^* \end{aligned}$$

Cet état d'équilibre est indépendant des conditions initiales du système.

4.2.3 Étude de la stabilité de l'état d'équilibre

Comme nous venons de le voir, le modèle converge vers une exploitation symétrique des deux sources. Mais cette situation à l'équilibre est-elle stable? Que se passe-t-il si une perturbation intervient? Un moyen de répondre à cette question passe par des simulations de Monte-Carlo (Camazine *et al.*

2001). Le modèle en équations différentielles suppose un nombre continu d'abeilles. Des "fractions d'abeilles" peuvent choisir de butiner sur une source. Lors d'une simulation de Monte-Carlo, le nombre d'individus dans chacun des états prend des valeurs discrètes. Les individus ont une probabilité donnée de changer d'état (qui correspond à la constante cinétique dans le modèle en équations différentielles). A chaque pas de temps, ils sont soumis à un tirage aléatoire. Cette opération est répétée jusqu'à obtenir une simulation complète de l'exploitation des sources sur une certaine période de temps. Si on procède à un grand nombre de simulations, la moyenne des simulations est égale à la résolution numérique du système en équations différentielles. Un exemple de l'utilisation des simulations de Monte-Carlo est donné dans l'article 4. A la différence des résolutions numériques, elles permettent une analyse non déterministe des propriétés du système. Elles permettent de se faire une idée sur la stabilité des états d'équilibre.

Mais il existe aussi des méthodes formelles d'analyse de cette stabilité. Certains théorèmes permettent l'étude de la stabilité globale des systèmes linéaires. Il n'y a cependant pas de méthode générale pour les systèmes non-linéaires. En revanche, un certain nombre de théorèmes existent pour décrire la stabilité locale, autour de l'état d'équilibre. C'est ce type de méthode que j'ai choisi de présenter dans le manuscrit de thèse.

Linéarisation autour de l'équilibre. Posons $J(Q^*)$, la matrice Jacobienne de l'approximation linéaire du système au point $(A^*, A_2^*, D_a^*, B^*, B_2^*, D_b^*)$. Elle s'écrit :

$$\begin{pmatrix} -\alpha_2 - \Delta & \alpha_6 \alpha_7 - \Delta & \alpha_5 + \gamma \Omega - \Delta(1 + \Omega) & -\Delta & -\Delta & -\Delta(1 + \Omega) \\ \alpha_2 & -\alpha_7 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha_4 \alpha_7 & -\alpha_5 & 0 & 0 & 0 \\ -\Delta & -\Delta & -\Delta(1 + \Omega) & -\alpha_2 - \Delta & \alpha_6 \alpha_7 - \Delta & \alpha_5 + \gamma \Omega - \Delta(1 + \Omega) \\ 0 & 0 & 0 & \alpha_2 & -\alpha_7 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \alpha_4 \alpha_7 & -\alpha_5 \end{pmatrix}$$

en posant

$$\Delta = \frac{\gamma(e + aA^*)}{2aA^* + 2e + k} \quad \Omega = \frac{N - 2A^* \left(1 + a + \frac{\alpha_2}{\alpha_7}\right)}{2aA^* + 2e + k}$$

Soit $P_J(X) = \det(J - XI)$ le polynôme caractéristique de $J(Q^*)$, les conditions nécessaires et suffisantes de stabilité du point d'équilibre A^* dépendent des coefficients de $P_J(X)$. Ce polynôme se développe sous la forme générale :

$$P_J(X) = X^6 + \lambda_1 X^5 + \lambda_2 X^4 + \lambda_3 X^3 + \lambda_4 X^2 + \lambda_5 X + \lambda_6$$

avec :

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= 2(\alpha_2 + \alpha_5 + \alpha_7 + \Delta) \\ \lambda_2 &= 4[(\alpha_2 + \Delta)(\alpha_5 + \alpha_7) + \alpha_5 \alpha_7] + (\alpha_2 + \Delta)^2 + \alpha_5^2 + \alpha_7^2 \\ \lambda_3 &= 8(\alpha_2 + \Delta)\alpha_5 \alpha_7 + 2(\alpha_2 + \alpha_5 + \Delta)\alpha_7^2 \\ &\quad + 2(\alpha_5 + \alpha_7)(\alpha_2 + \Delta)^2 + 2(\alpha_2 + \alpha_7 + \Delta)\alpha_5^2 \\ \lambda_4 &= 4[(\alpha_2 + \Delta)^2 \alpha_5 \alpha_7 + (\alpha_2 + \Delta)\alpha_5^2 \alpha_7 + (\alpha_2 + \Delta)\alpha_5 \alpha_7^2] \\ &\quad + (\alpha_2 + \Delta)^2 (\alpha_5^2 + \alpha_7^2) + \alpha_5^2 \alpha_7^2 \\ \lambda_5 &= 2[(\alpha_2 + \Delta)^2 (\alpha_5^2 + \alpha_7^2) + \alpha_5^2 \alpha_7^2] \\ \lambda_6 &= (\alpha_2 + \Delta)^2 \alpha_5^2 \alpha_7^2 + \alpha_2^2 \alpha_4^2 \alpha_7^2 \Delta^2 (1 + \Omega)^2. \end{aligned}$$

La valeur A^* de A à l'équilibre est positive, de même que e , k , γ et a . Δ est donc positif. Les coefficients du polynôme caractéristique sont donc tous strictement positifs pour des valeurs des paramètres du modèle appartenant à l'ensemble de définition du système décrit plus haut.

Critères de stabilité. Les conditions de Routh-Hurwitz permettent de déterminer la stabilité du point d'équilibre et reposent sur différents critères. Ceux-ci sont issus de résultats bien décrits dans la littérature sur la théorie des systèmes dynamiques. Ainsi l'état d'équilibre du système est stable pour :

$$D_1 = \lambda_1 > 0 \quad D_2 = \begin{vmatrix} \lambda_1 & \lambda_3 \\ 1 & \lambda_2 \end{vmatrix} > 0 \quad D_3 = \begin{vmatrix} \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 \\ 1 & \lambda_2 & \lambda_4 \\ 0 & \lambda_1 & \lambda_3 \end{vmatrix} > 0$$

$$D_4 = \begin{vmatrix} \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 & 0 \\ 1 & \lambda_2 & \lambda_4 & \lambda_6 \\ 0 & \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 \\ 0 & 1 & \lambda_2 & \lambda_4 \end{vmatrix} > 0 \quad D_5 = \begin{vmatrix} \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 & 0 & 0 \\ 1 & \lambda_2 & \lambda_4 & \lambda_6 & 0 \\ 0 & \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 & 0 \\ 0 & 1 & \lambda_2 & \lambda_4 & \lambda_6 \\ 0 & 0 & \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 \end{vmatrix} > 0$$

$$D_6 = \begin{vmatrix} \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & \lambda_2 & \lambda_4 & \lambda_6 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \lambda_2 & \lambda_4 & \lambda_6 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_1 & \lambda_3 & \lambda_5 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \lambda_2 & \lambda_4 & \lambda_6 \end{vmatrix} > 0$$

J'ai pu démontrer ces six conditions : $\forall N \in \mathbb{R}^{+*}, \forall (\alpha_2, \alpha_4, \alpha_5, \alpha_2, \alpha_7) \in ([0,1])^5$, $\forall (e, k) \in (\mathbb{R}^+)^2$, $D_1 > 0$, $D_2 > 0$, $D_3 > 0$, $D_4 > 0$, $D_5 > 0$ et $D_6 > 0$. On vérifie donc bien la stabilité du système autour de l'équilibre.

4.3 Article 4 : L'optimalité du butinage est une propriété émergente du langage de la danse

Plusieurs auteurs considèrent que la communication par la danse est le résultat de pressions de sélection. Elle maximiserait l'efficacité du butinage à l'échelle collective (Dyer 2002). Nous avons utilisé le modèle décrit plus haut pour explorer l'importance relative de différents paramètres sur l'efficacité du butinage. La durée de la danse s'avère être un paramètre très important.

4.3.1 Récolter ou recruter ?

Temps de danse. Considérons deux colonies théoriques qui exploitent chacune une source de nectar. Ces deux sources ont des caractéristiques identiques (même profitabilité, même distance, etc.). Les deux colonies possèdent le même nombre de butineuses, et les abeilles ont la même probabilité de danser à leur retour à la ruche. Cependant, elles adoptent des durées de danse différentes. Les deux dynamiques de recrutement sont alors différentes (Fig. 4.2a). Une durée de danse longue permet à la colonie de focaliser rapidement son effort de butinage sur la source, et il lui faut beaucoup moins

de temps pour atteindre l'état d'équilibre ($T_L < T_C$). En revanche, les butineuses de l'autre colonie passent moins temps à danser. Elles peuvent donc faire beaucoup plus d'allers et retours entre la ruche la source, et ont une meilleure efficacité de butinage à long terme ($Smax_C > Smax_T$). Il y a donc un *trade-off* entre le temps investi dans le recrutement et le nombre de voyages effectués.

Efficacité collective. Sherman et Visscher (2002) proposent que le gain énergétique à la colonie soit un indice du succès de butinage des abeilles et donc de la valeur sélective de la stratégie adoptée. Ce gain énergétique (Fig. 4.2b) augmente plus vite avec la stratégie "danse longue" mais, au bout d'un certain temps T , la stratégie "danse courte" s'avère être plus efficace. Le choix d'une stratégie de recrutement va donc dépendre de la durée de disponibilité en nourriture. Plus la production de nectar durera longtemps, plus le temps de danse qui maximisera le gain à la colonie sera court.

4.3.2 Codage de la distance et efficacité collective.

Dans l'article 4, nous avons étudié l'efficacité du butinage collectif en fonction de la distance de la source. Plus les abeilles passent de temps en vol, moins elles ont l'occasion de danser par unité de temps, et plus il faut qu'elles dansent longtemps pour maximiser leur efficacité collective. Cette augmentation est proportionnelle à la distance (Article 4, Fig. 2b).

Cette prédiction peut paraître assez intuitive. On sait que pour des sources de qualité identique, les butineuses effectuent le même nombre de circuits par danse. Or, la durée de ces circuits augmente linéairement avec la distance (cf. Fig. 1.4, p. 32). On s'attendrait donc bien à ce que la durée totale de la danse augmente linéairement avec la distance (et c'est en effet ce que nous avons trouvé expérimentalement). Or à aucun moment dans notre modèle nous n'avons intégré ce codage de la distance. Nous nous sommes contentés de calculer la durée de danse qui maximisait le gain énergétique.

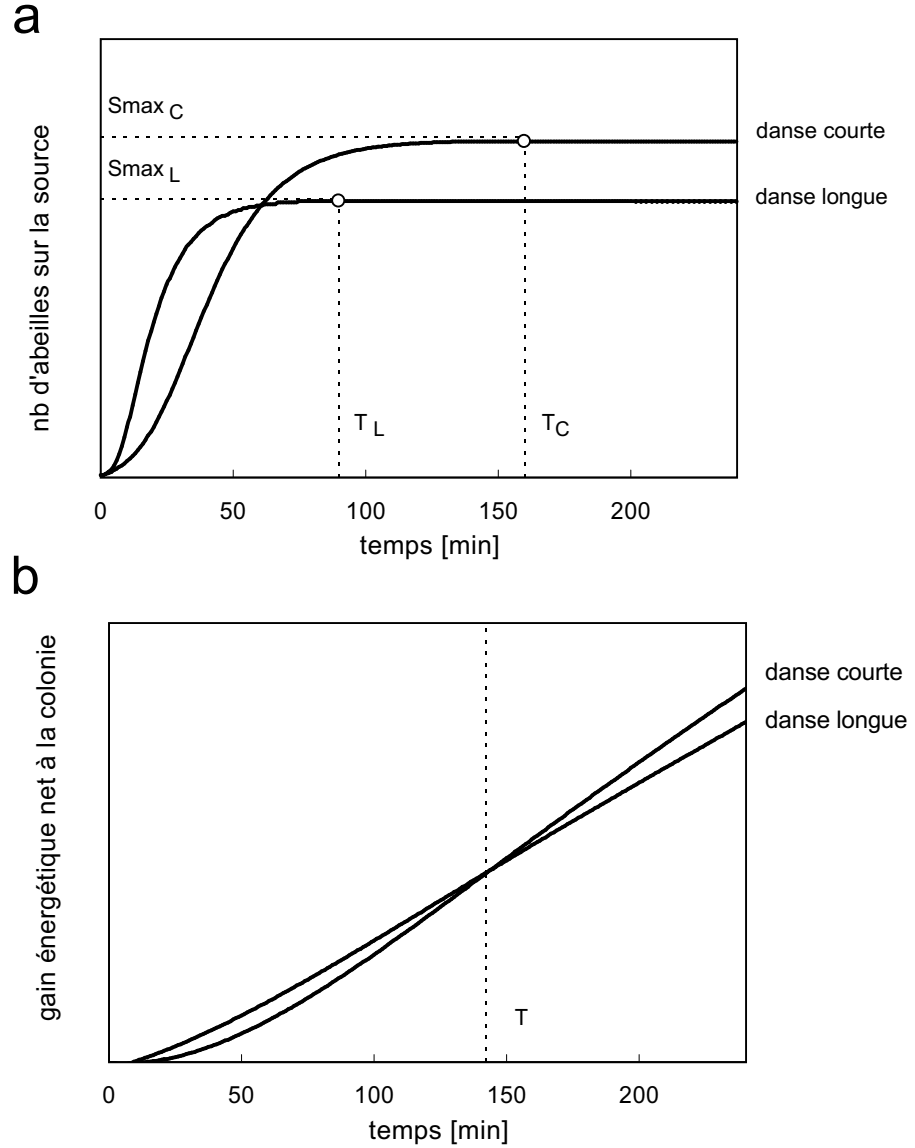


FIG. 4.2 – Comparaison de l'influence de deux stratégies de recrutement (durée de danse longue ou courte) sur le recrutement et l'efficacité du butinage. **[a]** Nombre d'abeilles sur la source en fonction du temps. La stratégie "danse longue" permet un recrutement plus rapide ($T_L < T_C$). Avec la stratégie "danse courte", les abeilles investissent moins de temps dans le recrutement et reviennent plus fréquemment sur la source ($S_{max_L} < S_{max_C}$). **[b]** Gain énergétique à la colonie en fonction du temps. Si la source de nectar est disponible pendant une durée supérieure à T , la stratégie "durée de danse courte" permet un gain énergétique plus important.

Ce n'est que secondairement que nous avons trouvé que cette durée optimale augmentait linéairement avec la distance.

Pour maximiser leur efficacité collective, les butineuses n'ont pas à adapter leur temps de danse total en fonction de la distance qu'elles ont parcourue. Le seul fait d'adapter la durée de leur course frétilante pour transmettre à leurs congénères les informations sur la position de la source suffit. L'optimalité du butinage collectif est donc une propriété émergente de la danse. Selon von Frisch (1967) et Lindauer (1961), le codage de la distance par la durée de la course frétilante est une convention arbitraire comprise par les abeilles. Notre étude montre que cette convention coïncide bien avec une optimisation du comportement collectif. Un codage reposant par exemple sur la convention inverse (plus la source est loin, plus le tempo de danse augmente, *i.e.* plus la durée de la course frétilante est courte) n'aurait pas permis un butinage collectif aussi efficace.

4.3.3 Autres prédictions et évolution de la danse.

Les prédictions du modèle restent les mêmes pour d'autres types de recrutement au nid, comme ceux qu'on retrouve chez certaines fourmis ou chez les mélipones et les bourdons (voir la section 1.2.2, p. 41 sur l'origine évolutive des danses). Plus la butineuse passe de temps dans les trajets entre la source et le nid, moins elle aura proportionnellement l'occasion de recruter, et donc plus elle devra recruter longtemps.

Ceci nous a conduit à formuler une hypothèse sur l'évolution du langage chez l'abeille. Nous avons vu dans l'introduction qu'un grand nombre de scénarii sur l'évolution du codage de la direction ont déjà été proposés, mais très peu concernent l'évolution du codage de la distance. Lindauer (1961) postule que la danse est apparue dans l'histoire évolutive comme un signal d'excitation non directionnel, au nid. Nous ajoutons que cette "danse" d'excitation devrait augmenter linéairement avec la distance. Secondairement, les ouvrières auraient pu utiliser cet accroissement de la durée de danse

comme un indice de la distance.

Article 4

Dechaume Moncharmont FX, Deneubourg JL, Pons O, Pham-Delègue MH. The Honeybee foraging optimality is an emergent property of the dance language - soumis

Honeybee foraging optimality is an emergent property of the dance language

F.-X. DECHAUME MONCHARMONT ^{1*}, J.-L. DENEUBOURG ²,
O. PONS ³, M.-H. PHAM-DELÈGUE ¹

(soumis aux Proceedings of the Royal Society, London, B)

(1) Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, BP23, 91440 Bures-sur-Yvette, France. (2) Centre for Non-linear Phenomena and Complex Systems, Université Libre de Bruxelles, boulevard du Triomphe, 1050 Bruxelles, Belgique. (3) Unité de Biométrie, INRA Centre de Recherche de Jouy-en-Josas, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.

(*) Corresponding author: François-Xavier DECHAUME MONCHARMONT, Telephone: 33.1.69.29.87.66, Fax: 33.1.69.07.50.54, E-mail: dechaume@jouy.inra.fr

Abstract. Collective foraging in the Honeybee is reliant upon very well structured cooperative behaviours. A forager discovering a good quality food source indicates to its nestmates the direction and distance of this site through a recruitment dance. This information transfer is costly in time for the recruiter, which sacrifices its individual efficiency to the benefit of collective efficiency. Using a mechanistic model, we have studied the changes to energy gain in the colony as a function of dance duration, which is a key factor in recruitment. We highlight the importance of optimal dance duration maximising the colony food supply. Moreover, this optimal dance duration increases linearly with the distance to the food source, which is consistent with Honeybee dance language. Thus, the optimality of collective foraging emerges from the dance language as a self-organised process. Our model provides testable predictions for the optimality of collective behaviours, and its predictions fit our experimental data. These results enable hypotheses about evolutionary origins of the communication of distance by the Honeybee.

Keywords: collective foraging, emergent property, optimal dance duration, honeybee

Introduction

Foraging activity in social insects is reliant on very well structured cooperative behaviours. An information centre strategy allows the colony to focus its foraging efforts rapidly on newly-discovered food sources. This recruitment strategy has been demonstrated to increase honeybee colony fitness (Sherman & Visscher 2002). Yet most studies dealing with the optimisation of foraging strategies in hymenoptera colonies neglect the importance of cooperation. They focus on individual foraging patterns, assuming that the long-term net rate of energy gain at the central place will be optimised by maximising individual foraging efficiency (Ydenberg & Schmid-Hempel 1994). However, in many social hymenoptera, food collection cannot be reduced to individual foraging problems, such as optimising the detection and exploitation of profitable patches, or travelling within patches and between patches and the colony. Firstly, optimality should be calculated at the level of the colony. Indeed, a forager does not collect food for its own consumption. It is therefore inappropriate to consider the problem at an individual level only, regardless of the needs of the colony. For example, a colony requiring pollen will increase its total collective activity by increasing the proportion of pollen foragers but not increasing the individual level of activity (Pernal & Currie 2001).

The second reason for not focusing solely upon the optimisation of individual strategies concerns organization of the food supply. This collective activity involves several tasks: foraging *s.s.* (round trips between the hive and the feeding place), dancing (to regulate foraging activity), and unloading. This division of labour allows specialist workers to perform cooperative tasks more efficiently than if these tasks were performed sequentially by the

same number of generalist workers (Anderson & McShea 2001). Thus, the maximisation of foraging efficiency need to be closely related to optimising cooperation between worker bees involved in these different tasks. The first assessment of the optimality of cooperative behaviour in the Honeybee was a theoretical analysis of the unloading task (Anderson & Ratnieks 1999). On returning to the hive, the forager transfers the nectar collected to discharger bees. This transfer between workers generates queuing delays when there are insufficient dischargers for a given number of foragers arriving with a load of nectar in the hive. An inappropriate forager-discharger ratio leads to sub-optimal collective foraging behaviour.

In this study, we focus on the cooperation required to locate a food patch. A forager bee which has discovered a food source can indicate the direction and distance of the feeding place to its nestmates, using the recruitment dance (von Frisch 1967). Several authors have reported that these dances can be highly modulated. For example, recruitment intensity is influenced by the profitability of the source (Seeley 1983, 1986, Waddington & Kirchner 1992, Seeley *et al.* 2000, DeMarco & Farina 2001) or by the needs of the colony (Farina 2000). Information transfer is costly in time, but recruitment increases collective efficiency. This balance between the cost and gain in dance language is likely to give rise to optimal strategies. Our objective was to study the impact of dance recruitment on the optimality of foraging efficiency. We first of all estimated net energy gain as a function of distance between the nest and the feeding place. We then explored modifications to the efficiency of nectar collection as a function of recruitment intensity. Is there an optimal dance strategy for a given distance? How does this strategy evolve as a function of distance? The predictions provided by the model are discussed on the basis of experimental results.

The model

We assume that N forager bees are involved in one of the behaviours described in Figure 1. At a given time t , $V(t)$ foragers are in flight to the nectar source. Flight has a duration, $t_V(d)$, which is dependent upon the distance d between the hive and the source, and the flight speed of an unloaded bee s_u . $S(t)$ bees load at the source, the duration of the loading being t_S . $W(t)$ bees are in flight to the hive, and the duration of this flight $t_W(d)$ is dependent upon the distance and the flight speed of a loaded bee s_l . $U(t)$ bees unload the nectar at the hive. The total duration of trophalaxis with discharger bees is t_U . A bee that has unloaded its nectar then chooses between three possible behaviours. A bee may consider the food source to be of insufficient profitability and decide to abandon it and return to a follower state (probability P_F). Or it may consider that the source is of sufficient profitability and will recruit nestmates (probability P_D). Finally, the bee may return to the food source, and commence a further foraging cycle (probability P_S). We assume that the probability of dancing, P_D , remains constant. At time t , there are $D(t)$ dancing bees, and their dance duration is t_D .

The model is formalized by a system of differential equations which describes the variations in the numbers of bees in different behavioural states: $F(t)$, $V(t)$, $S(t)$, $W(t)$, $U(t)$, $D(t)$. At the beginning of the day, most bees are in F , waiting for information about a nectar source. The recruitment function

$$h(t) = \frac{1}{t_F} \frac{D(t) + e}{K + D(t) + e} F(t) \quad (1)$$

determines the rate at which bees leave the following state and fly to the source. This is a function of the number of bees dancing for this source $D(t)$, the number of waiting bees F , and the time required to follow the dance and find the source t_F . Parameter e is a term describing spontaneous discovery of the source, and K a term of proportionality to the absolute

number of dancing bees (derived from Camazine & Sneyd 1991, Camazine *et al.* 2001, Sumpter & Pratt 2003). The numerical values of parameters used in the model are given in Appendix. For each resolution of the system of differential equations, we performed 1000 Monte-Carlo simulations of the model (Camazine *et al.* 2001) and computed the standard error due to stochastic fluctuations.

Colony net energy gain. We compare the foraging success under different recruitment strategies by computing the colony net energy intake (Sherman & Visscher 2002) during the nectar availability period. Under natural conditions, nectar is not produced continuously. Worker bees adjust their foraging activities to the daily plant rhythm. In most plants, nectar secretion varies markedly over a 24-hour period. Optimal nectar availability (maximum volume and sugar concentration) occurs during a single peak of about 5 hours during the day (Maurizio 1975, Corbet 1978, Corbet *et al.* 1979, Cruden *et al.* 1983, Herrera 1990). Therefore, for our first approximation, we estimated a mean duration of nectar secretion on the basis of five hours. However, we modified the duration of nectar secretion over a broad range of values in order to check whether the theoretical results were sensitive to this parameter. The predictions of the model were never qualitatively modified. Furthermore, for durations longer than one hour, these predictions remained within a very narrow range of values.

Nectar is collected as soon as a source is discovered, and increase in the recruitment phase has a non-negligible effect upon colony energy gain. It is inappropriate to analyse maximisation of the instantaneous energy intake at the steady state of the system only. We therefore investigated the recruitment strategies from a dynamic point of view. The total net energy gain $G(T)$ during the nectar secretion period T is a function of the number S of visits to the source, the individual amount of energy collected at each visit b , and the energy cost of the flight, c . We assumed a constant amount of

energy b (*i.e.* volume of nectar) collected by a single bee at each visit. The energy required by an individual for a foraging trip is proportional to the distance d between the nest and the source: $c = \rho.d$ (Seeley 1985, Goller & Esch 1990). The other energy costs, such as the metabolic cost of unemployed forager bees waiting for information in the nest and the energy cost of the dance, were assumed to be negligible with regard to the cost of the flight. The colony net energy gain $G(T)$ at time T after the discovery of the source is:

$$G(T) = (b - \rho d) \int_0^T S(t) dt \quad (2)$$

Theoretical results

What are the effects of the recruitment strategy on the net energy gain at the level of the colony? For a given distance, the energy gain increases with dance duration, reaches a maximum, then declines (Fig. 2a). There is a trade-off between the number of trips to the source and recruitment intensity. When bees spend more time dancing, they perform fewer trips per minute, and the number of foragers loading at the source at a given time decreases. Conversely, with a short dance strategy, bees spend less time in recruitment, and can perform more trips per minute. However, the number of bees recruited slowly increases, and the collective reaction to a newly discovered food source is weaker.

Optimal dance duration increases with the distance (compare the two black dots in Figure 2a). The range of dance durations giving rise to an energy gain close to the optimum is broader for distant sources: the accuracy of duration is more important when the source is closer to the hive. Moreover, for a given dance duration, the net energy gain decreases with the distance. The strategy of a constant dance duration, whatever the distance to the source, would favour the exploitation of sources close to the hive.

The model predicts that dance duration should be a linear function of

the distance (Fig. 2b). This theoretical result is not surprising in the light of our knowledge of dance language, based on experimental results. Indeed, the dance is a succession of circuits made up of two characteristic portions: a waggle run and a return phase. The total duration of a dance t_D is a function of N_c the total number of circuits, t_w the duration of the waggle run, and t_r the duration of the return phase: $t_t = N_c(t_w + t_r)$. The waggle run is the master component of the dance (Michelsen *et al.* 1992), and the mean number of waggles during a waggle run $N_w(d) = \alpha d$ increases linearly with the distance to the food source (Esch & Burns 1995). The duration of a single waggle is constant: $t_{sw}(d) = t_{sw} = Cst$ (von Frisch 1967). Thus the duration of the waggle run increases linearly with the distance: $t_w(d) = \alpha t_{sw} d$ (Esch *et al.* 2001). While the distance is coded in a fixed way in t_w , the dancing bee adjusts the duration of the return phase t_r as a function of food source quality (Seeley *et al.* 2000). For equal quality food sources, the duration of the return phase is constant, $t_r(d) = t_r = Cst$. The number of circuits is independent of the distance: $N_c(d) = N_c = Cst$ (von Frisch 1967). It is then logical to find that the total dance duration increases linearly with the distance:

$$t_D(d) = N_c t_r + \alpha N_c t_{sw} d \quad (3)$$

Thus, our theoretical prediction (a linear increase in dance duration as a function of distance) is consistent with previous experimental observations of honeybee dance language. However, we stress that, in our theoretical analysis of foraging efficiency, we did not explicitly model the lengthening of the dance as a function of distance to the source. For a given distance, we only computed the dance duration that would maximise foraging efficiency. Secondly, we found that this duration increased linearly with this distance.

Experimental test of the prediction

The experiment was conducted using a queenright colony of about 3000 workers. Individual forager bees collected sucrose solution from an artificial food source made up of a glass plate (diameter 20 cm) filled with glass marbles to prevent the honeybee from being drawn into the solution. The surface of this food source allowed more than one hundred bees to load at the same time. The artificial nectar was a 50 % (w/w) sucrose solution provided *ad libitum*. Experiments were performed in the countryside near Paris, France, in the beginning of autumn, *i.e.* when there were no other significant competing natural nectar sources in the environment. Indeed, no dance for natural sources was observed during the experimental period. The nectar flow in the colony was therefore solely a function of foraging activity on the experimental source.

The experiment was performed under stable weather conditions (sunny weather, a temperature of at least 20 °C, wind speed lower than 1 m/s). The feeding sites were positioned alongside a little frequented road at four distances (100, 200, 400 and 800 m), one per day of the experiment. The bees were labelled with a spot of paint on the thorax at their first landing on the source. A different colour was used every day. Every five minutes, we recorded the number of new foragers spotted (*i.e.* bees that had been recruited) during this five minute period, and the number of spotted bees present on the source. For one or two bees per five minutes period, we recorded the time spent loading nectar. In parallel, at the hive, we recorded the dances using a video camera (JVC, GR-S707). These dances were analysed in a blind manner using The Observer software (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands). We took account of dancing bees that could be tracked from their entry into the hive to their next flight to the source. For each of these bees, we recorded the number of runs and the total duration of each dance. Walks on the comb and trophallactic in-

teractions were not included in dance duration.

Loading times on the source were assumed to be independent for the same bee as well as for different bees. They were subjected to multivariate analysis of variance in a nested design with two covariates: the distance effect and the time since the beginning of observations nested in the distance effect. Counting data (number of visits, number of dancing bees, number of runs per dance, number of recruited bees per dance) were analysed using generalised linear models assuming a Poisson distribution.

Dance duration. The mean dance duration (Fig. 2b) increased linearly with distance. The linear regression was statistically significant ($F_{1,243} = 31.91$, $p < 10^{-5}$). Although our experiments were based on a single replication per distance, the dance properties we measured were qualitatively and quantitatively consistent with previous studies. We found a mean ($\pm$ SEM) circuit duration of 1.79 ± 0.25 s for a source situated at 100 m from the hive, 2.04 ± 0.20 s at 200 m, 2.32 ± 0.15 s at 400 m, and 3.35 ± 0.27 s at 800 m. Von Frisch (1967) observed circuit durations of 1.6 s for a food source at 100 m, 2.09 s at 200 m, 2.4 s at 400 m, and 3 s at 800 m. Goller & Esch (1990) reported similar results.

The dance probability for each distance was recorded as the mean ratio of the number of dances observed during a 5 minute period, divided by the number of potential dancers, *i.e.* the number of foragers present on the source during the previous 5 minute period (Table 1). There was no significant distance effect ($\chi^2_3 = 7.09$, $p = 0.69$). The mean number of waggle runs per dance (Table. 1) was constant over the four distances ($\chi^2_1 = 0.14$, $p = 0.71$).

Recruitment efficiency was estimated from the number of recruits pooled over 15 minute periods divided by the total duration of the dances observed during the preceding period. There was no distance effect on recruitment efficiency ($\chi^2_3 = 6.32$, $p = 0.097$). In other words, one minute of dance for a food source at 100 m recruited the same number of inactive bees as one

minute of dance for a source at 800 m.

Colony energy gain. The loading time, correlated to the individual amounts of nectar collected (Núñez 1966), was constant over the four distances ($F_{3,79} = 1.10$, $p = 0.35$, Table 1). As a large number of foragers on the source could induce competition, we considered the number of forager bees present on the source as a covariate nested in the distance effect. There was no statistically significant effect of this competition parameter on loading time ($F_{4,79} = 0.23$, $p = 0.92$). Finally, loading time was constant over time from the beginning of each experiment ($F_{4,79} = 1.13$, $p = 0.34$).

In Figure 3 (thick lines), we show the number of bees on the source (directly correlated to colony energy gain) as a function of the time since the beginning of observations. On the same Figure, we also plotted the model prediction for the four distances: the mean number of bees (thin curves) and the standard error interval (dash curves) computed over 1 000 Monte-Carlo simulations. For each distance, we only modified the optimal dance duration corresponding to the distance (as computed in Fig. 2b). The fit of the model to the experimental results was assessed using Wilcoxon signed-rank tests (Conover 1980). For the four distances, the model predictions did not differ significantly from the experimental results (100 m: $Z = -1.26$, $p = 0.21$; 200 m: $Z = -0.271$, $p = 0.79$; 400 m: $Z = 1.85$, $p = 0.064$; 800 m: $Z = 0.605$, $p = 0.545$).

Discussion

This study of recruitment in the Honeybee shows that the optimisation theory may be of interest with respect to collective behaviours. In order to optimise collective foraging, dance duration should increase linearly with distance. This prediction is consistent with our experimental data and with our knowledge of the distance coding in honeybee dance language. However,

our model has led us to re-interpret the dance language. Firstly, we point out that total dance duration, and not solely the number of waggle runs, is a key factor in recruitment. Secondly, we describe a cost-benefit relationship at a collective level that leads to optimality in a social insect. Thirdly, this collective optimality emerges from the inter-individual interactions as a self-organised process.

Dance duration. The mean number of cycles per dance was constant over the four distances used during our experiments. Dancing bees expressed the same mean number of "sentences" per dance. Only the total duration of information transfer increased with distance as a consequence of the dance language. The mean number of recruited bees per minute of dance did not vary significantly between the four distances, though the number of cycles per minute of dance was lower for a large distance than for a small one. We support the idea that the encounter probability between a unemployed bee and a dancer is the key factor in recruitment. Seeley and his co-workers (2000) stressed the importance of total dance duration, and not just the number of cycles, as is commonly applied in studies on the recruitment. The information transmitted by dancer bees in the dance area compete to attract the attention of follower bees. However, unemployed bees do not make a comparison between dances (Seeley & Towne 1992). If its dance is longer, a dancer bee can contact a larger number of potential followers.

Optimal dance duration. It is important to note that for a given distance, only one optimal dance duration maximises net energy gain in the colony. This dance duration should increase with distance. If the forager bee spends more time on travelling and if the mean number of dances per trip remains constant, the dancer need to invest a longer time in recruitment. The increase in recruitment duration compensates for the decrease in dance frequency, because of the longer time spent in flight. This constraint consti-

tutes an additional cost (alongside travel time, energy expenditure, and risk of predation) of foraging on a distant source. Foragers need to spend more time dancing to recruit efficiently for a source at a long distance from the hive than they would for one which is closer.

Although we did not model explicitly the lengthening dance as a function of distance to the source, we predict that optimal dance duration increases linearly with distance to the source. More precisely, our experimental findings and previous studies showed that Honeybee language is reliant upon the proportionality between waggle run duration and distance to the source, leading to a linear increase in total dance duration. Recruitment duration is thus automatically adjusted by the very consequence of the dance language. Collective optimality therefore emerges from individual properties as a self-organised process. This study illustrates how natural selection could evolve such collective behaviour: slight modifications to key features in behaviour can change the parameters of the self-organizing system, and shift ensuing large-scale patterns to achieve different ends (Visscher 2003).

Collective optimality. Most studies dealing with the optimisation of foraging in social insects neglect the importance of cooperative behaviours. They focus on individual foraging patterns, assuming that the long-term net rate of energy gain at the central place will be maximised by the optimisation of individual foraging activity. However, information transfer is costly in time for the recruiter, which sacrifices its individual efficiency to the benefit of collective efficiency. Foraging therefore needs to be investigated at the scale of the colony and not only at the individual level.

Nevertheless, this analysis is not specific to Honeybee foraging behaviour. It could profitably be applied to a broad range of collective problems in social insects and more generally in animal societies. Wherever a conflict arises concerning the duration of behaviours involved in a collective activity, such optimisation problems may occur. For example, does a forager ant need to

spend a long period on a prey to collect a large quantity of food, or does it need to recruit its nestmates to increase collective efficiency? Recruitment duration should increase proportionally to the time spent on the source, in order to achieve optimisation of collective foraging. Similarly, during the defense of the colony, a guard must decide either to become involved directly in aggressive behaviour towards the intruder, or to spend some time in alerting its nestmates. These are not classic problems of division of labour, because the question is not to distribute individuals between several tasks performed simultaneously, but to determine the period of time a single individual needs to spend in successive behaviours.

Prediction for other bees species. We suggest that dance duration is modulated in order to maximise recruitment efficiency as a function of distance to the source. Our model produces similar prediction with respect to less sophisticated recruitment behaviour. In many social hymenoptera such as bumble bees (Dornhaus & Chittka 1999) and some stingless bees (Lindauer & Kerr 1960, Dyer 2002), recruitment in the nest is based on simply arousing foragers and is not directional. The worker bee that has discovered a profitable food source returns to the hive and performs a stimulating vibratory signal. This "dance" does not contain information about the direction or distance of the source. Such an arousal signal only indicates that a food source exists in the vicinity of the hive. Our model predicts that arousal signal duration should increase linearly with distance, so as to compensate for the time spent in flight and to optimise the number of inactive workers contacted during the "dance".

Evolution of the dance language. Several hypothesis have been formulated about the evolution of direction coding in social bees (Lindauer 1961, von Frisch 1967, Dyer 1991). Besides, our study suggests an evolutionary scenario of distance coding. Consider the case of an ancestral *Apis* with

primitive recruitment, consisting in stimulating movements, which alerted nestmates to the presence of food but not its location (Lindauer 1956, von Frisch 1967, Dyer 1991). Here again, arousal signal duration should increase linearly with distance. Several authors have proposed that bees may have evolved the ability to pay attention to dance movements of their nestmates, interpret as signals the components correlated with flight direction and distance, and restrict their search for food accordingly (von Frisch 1967, Dyer & Seeley 1989). Therefore, we can assume that dance first appeared in evolutionary history as a non-directional signal which had to be modulated as a function of the distance to the source, in order to optimise collective foraging. Secondly, information on distance was derived from this arousal signal. The linear increase in arousal duration may have been used as information concerning the distance of the source.

Acknowledgements: We would like to thank Jesus Millor, David Laloi, Claire Detrain, Jean-Sébastien Pierre and two anonymous reviewers for their helpful comments, and Mercedes Chareton for rearing the bees. F.X. Dechaume Moncharmont was supported by a PhD grant from the National Institute for Agricultural Research (INRA), France.

Table 1: Experimental results ($\pm$ SEM) for the four distances. Tests were performed to determine any significant effect of distance: there was no difference (n.s.) between distances. See details in the text.

parameter	distance				significance
	100 m	200 m	400 m	800 m	
Mean loading time (s)	62.8 $\pm$ 4.4	59.8 $\pm$ 3.3	57.0 $\pm$ 4.3	63.9 $\pm$ 4.6	n.s.
Proportion of dancing bees (%)	26.7 $\pm$ 7.3	23.4 $\pm$ 5.9	31.1 $\pm$ 7.2	29.0 $\pm$ 5.3	n.s.
Mean number of runs per dance	13.5 $\pm$ 1.3	12.5 $\pm$ 0.9	14.1 $\pm$ 0.9	12.9 $\pm$ 1.1	n.s.

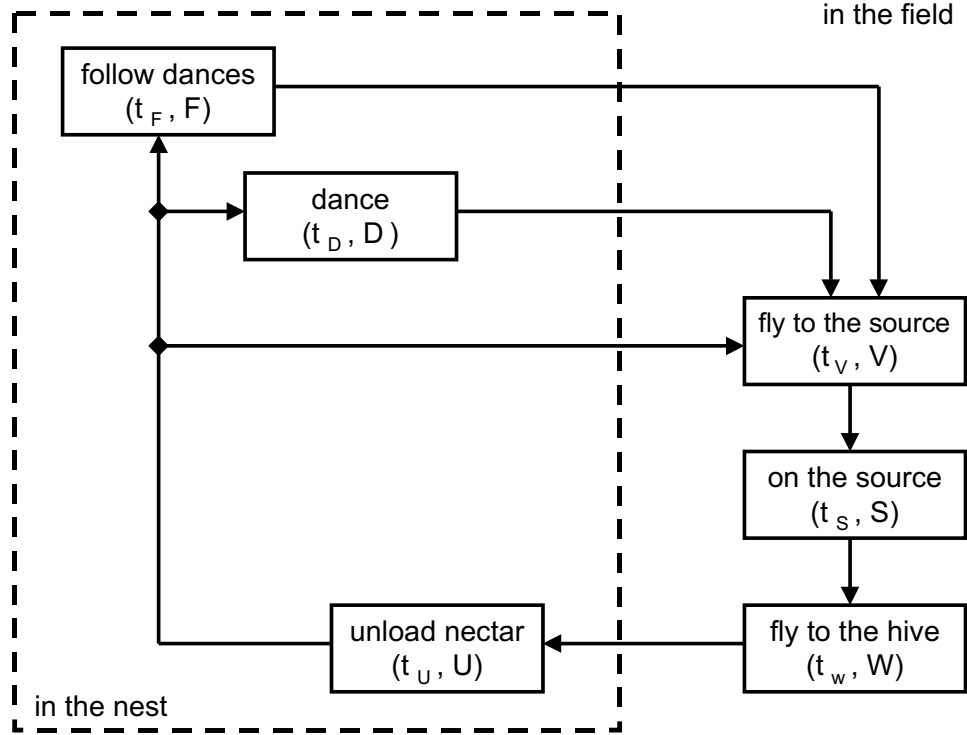


Figure 1: Transitions between behavioural states represented by boxes. In brackets, we show the time spent and the total number of worker bees in the corresponding states. After unloading its nectar, a forager bee had a choice between three behaviours: either the bee takes no a great interest in the source and follows the dances again, or it returns to the source, or it dances for the source. The recruitment rate of bees following the dance depends on the number of bees dancing for the source and the duration of their dance.

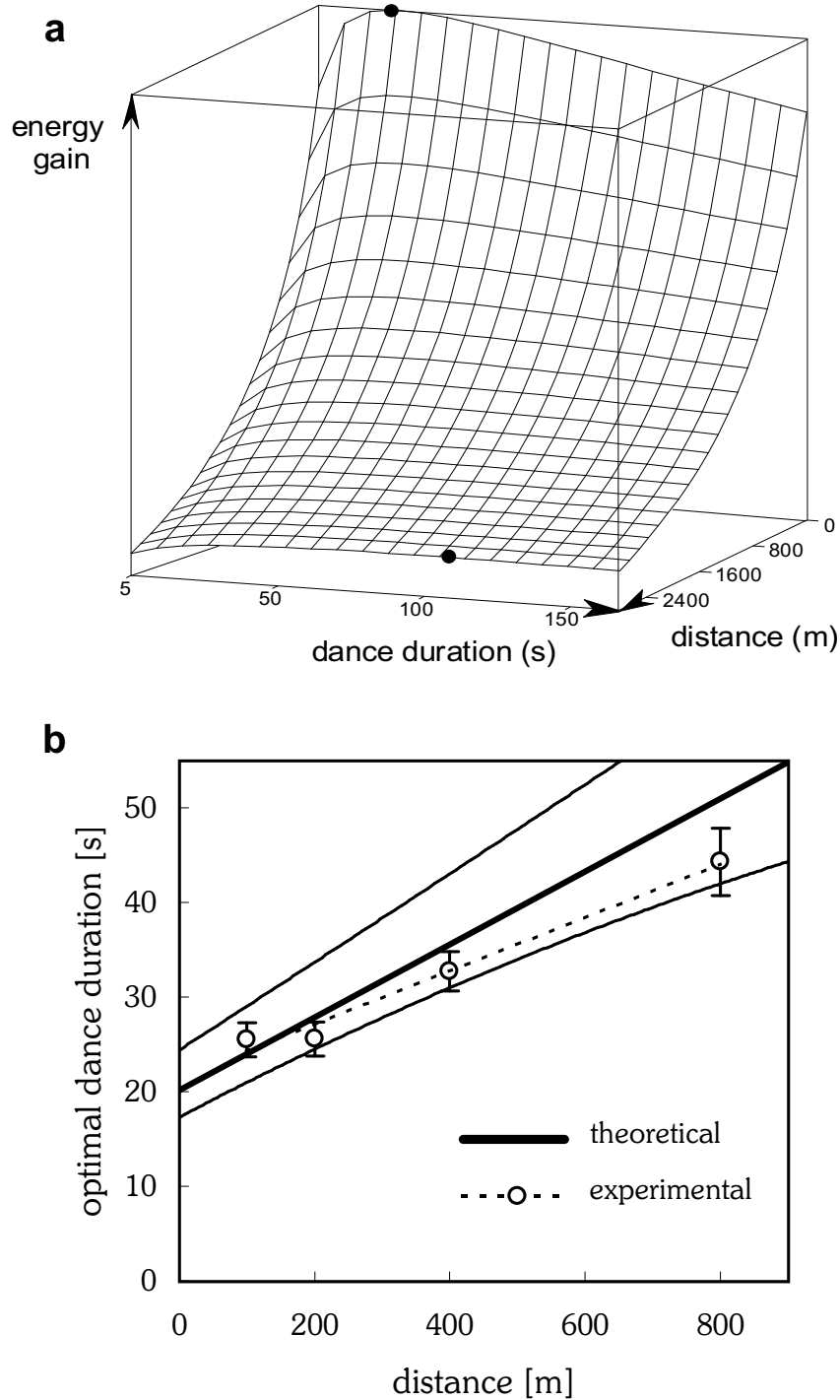


Figure 2: optimisation of colony net energy gain. (a) For a given distance, the energy gain is maximised by one dance duration. This optimal duration is shorter for a source close to the hive than for one further away (compare the two black dots). (b) Theoretical results: the dance duration that maximises net energy gain increases linearly with the distance (thick line). The thin lines show the range of dance durations leading to 99 % of maximum energy gain. Experimental results: linear regression for mean ($\pm$ SEM) dance durations ($n = 245$).

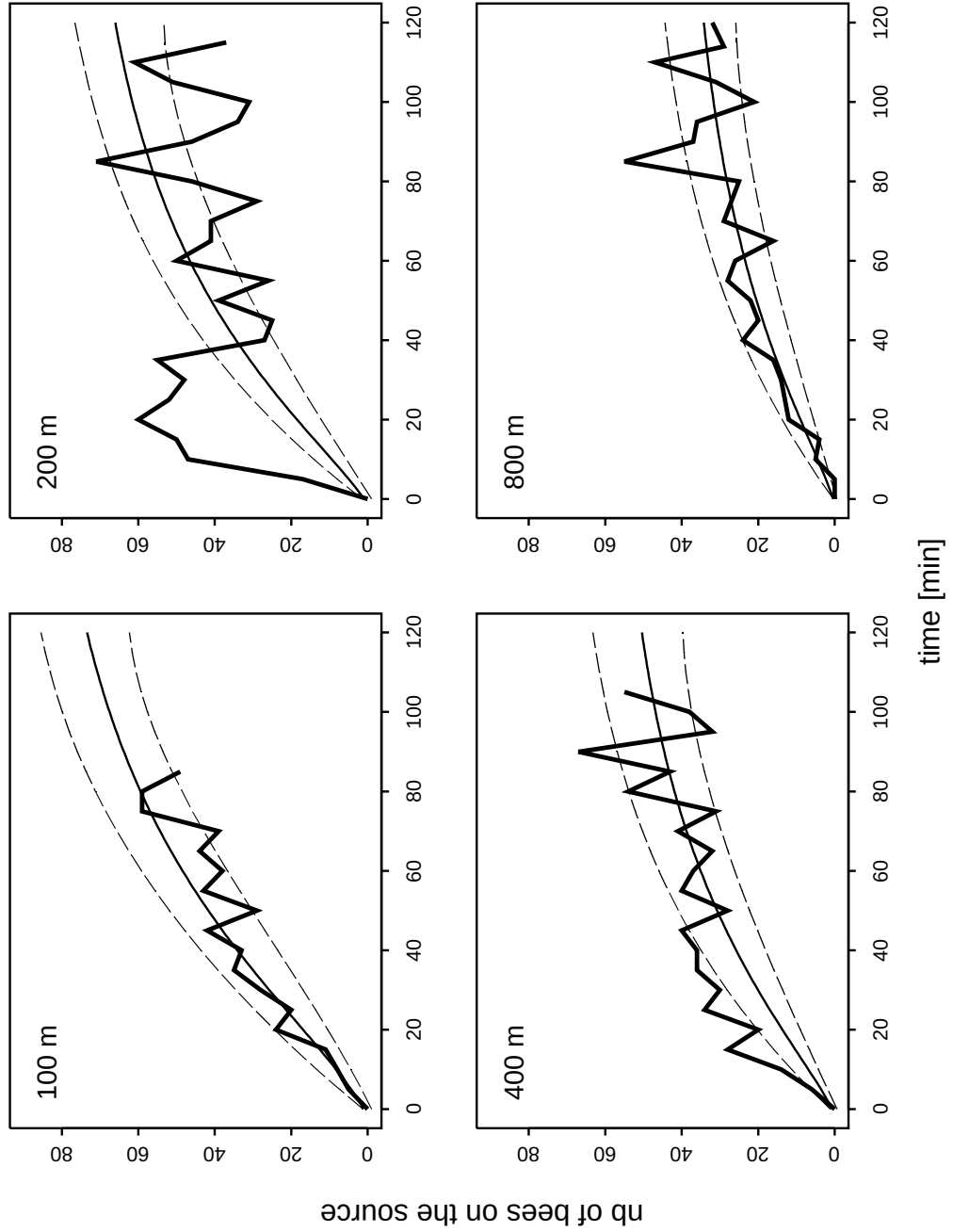


Figure 3: dynamics of foraging activities for the four distances. The thick irregular line represents the experimental results. The thin curve is the prediction of the model with theoretical optimal dance durations calculated for each corresponding distance (Fig. 2b). The dash curves represent the standard error for 1 000 Monte-Carlo simulations of the model.

Appendix: model parameters

N	total number of bees involved in foraging activity	300
s_u	flight speed unloaded, from the hive to the source (Kacelnick <i>et al.</i> 1986)	8 m/s
s_l	flight speed loaded, from the source to the hive (Kacelnick <i>et al.</i> 1986)	5 m/s
t_V	duration of flight to the source at distance d	d/s_u
t_W	duration of flight from the source at distance d	d/s_l
t_S	time at source (Núñez 1982)	60 s
t_U	time of unloading from the source (Seeley 1986, 1994, Farina 2000)	60 s
t_D	dance duration	variable
t_F	time from start following dances to arrival at source (Seeley 1983)	60 min
P_D	probability of dancing for the source (Seeley 1986, Kirchner & Lindauer 1994, Farina 1996)	0.3
P_F	probability of abandoning the source (Seeley <i>et al.</i> 1991)	0.01
P_S	probability of returning to the source without danc- ing ($= 1 - P_D - P_F$)	0.69
K	term of proportionality to the number of dancing bees	1
e	term of spontaneous discovery of the source	1

References

- Anderson, C. & McShea, D. W. 2001 Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biol. Rev.* 76, 211–237.
- Anderson, C. & Ratnieks, F. L. W. 1999 Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency. *Am. Nat.* 154, 521–535.
- Camazine, S., Deneubourg, J. L., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. 2001 *Self-Organization in biological systems*, Princeton: Princeton Univ. Press.
- Camazine, S. & Sneyd, J. 1991 A model of collective nectar selection by honey bees: self organization through simple rules. *J. Theor. Biol.* 149, 547–571.
- Conover, W. J. 1980 *Practical Nonparametric Statistics*, New York: Wiley, 2nd edn.
- Corbet, S. A. 1978 Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapsis alba* L. *Ecol. Entomol.* 3, 25–37.
- Corbet, S. A., Unwin, D. M. & Prys-Jones, O. E. 1979 Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecol. Entomol.* 4, 9–22.
- Cruden, R. W., Hermann, H. M. & Peterson, S. 1983 Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution, in *The biology of nectaries* (eds B. Bentley & T. Elias), pp. 80–125, New-York: Columbia Univ Press.
- DeMarco, R. & Farina, W. M. 2001 Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50, 441–449.
- Dornhaus, A. & Chittka, L. 1999 Evolutionary origins of bee dances. *Nature* 401, 38.
- Dyer, F. C. 1991 Comparative studies of dance communication: analysis of phylogeny and function, in *Diversity in the genus Apis* (ed. D. R. Smith), pp. 177–198, Boulder, CO: Westview.
- Dyer, F. C. 2002 The biology of the dance language. *Ann. Rev. Entomol.* 47, 917–949.
- Dyer, F. C. & Seeley, T. D. 1989 On the evolution of the dance language. *Am. Nat.* 133, 580–590.
- Esch, H. E. & Burns, J. E. 1995 Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source. *Naturwissenschaften* 82, 38–40.
- Esch, H. E., Zhang, S., Srinivasan, M. V. & Tautz, J. 2001 Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature* 411, 581–583.
- Farina, W. M. 1996 Food-exchange by foragers in the hive - a means of communication among honey bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38, 59–64.

- Farina, W. M. 2000 The interplay between dancing and trophallactic behavior in the honey bee *Apis mellifera*. *J. Comp. Physiol. A* 186, 239–245.
- von Frisch, K. 1967 *The dance language and orientation of bees*, Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard Univ. Press.
- Goller, F. & Esch, H. E. 1990 Waggle dances of honey bees. Is distance measured through energy expenditure on outward flight. *Naturwissenschaften* 77, 594–595.
- Herrera, C. M. 1990 Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos* 58, 277–288.
- Kacelnick, A., Houston, A. I. & Schmid-Hempel, P. 1986 Central-place foraging in honey bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 19–24.
- Kirchner, W. H. & Lindauer, M. 1994 The causes of the tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35, 303–308.
- Lindauer, M. 1956 Über die Verständigung bei indischen Bienen. *Z. Vergl. Physiol.* 38, 521–557.
- Lindauer, M. 1961 *Communication among social bees*, Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press.
- Lindauer, M. & Kerr, W. E. 1960 Communication between the workers of stingless bees. *Bee World* 41, 29–41.
- Maurizio, A. 1975 How bees make honey, in *Honey, a comprehensive survey* (ed. E. Crane), pp. 77–105, London: Heinemann.
- Michelsen, A., Andersen, B. B., Storm, J., Kirchner, W. H. & Lindauer, M. 1992 How honeybees perceive communication dances, studied by means of a mechanical model. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30, 143–150.
- Núñez, J. A. 1966 Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. *Z. Vgl. Physiol.* 53, 142–164.
- Núñez, J. A. 1982 Honeybee foraging strategies at the food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *J. Apic. Res.* 21, 139–150.
- Pernal, S. F. & Currie, R. W. 2001 The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51, 53–68.
- Seeley, T. 1986 Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 343–354.
- Seeley, T. D. 1983 Division of labor between scouts and recruits in honeybee foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 253–259.
- Seeley, T. D. 1985 *Honeybee ecology, a study of adaptation in social life*, Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press.
- Seeley, T. D. 1994 Honey bee foragers as sensory units of their colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34, 51–62.

- Seeley, T. D., Camazine, S. & Sneyd, J. 1991 Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 277–290.
- Seeley, T. D., Mikheyev, A. S. & Pagano, G. J. 2000 Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *J. Comp. Physiol. A* 186, 813–819.
- Seeley, T. D. & Towne, W. F. 1992 Tactics of dance choice in honey bees: do foragers compare dances? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30, 59–69.
- Sherman, G. & Visscher, P. K. 2002 Honeybee colonies achieve fitness through dancing. *Nature* 419, 920–922.
- Sumpter, D. J. T. & Pratt, S. C. 2003 A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53, 131–144.
- Visscher, P. K. 2003 How self-organization evolves. *Nature* 421, 799–800.
- Waddington, K. D. & Kirchner, W. H. 1992 Acoustical and behavioral correlates of profitability of food sources in honey bee round dances. *Ethology* 92, 1–6.
- Ydenberg, R. & Schmid-Hempel, P. 1994 Modelling social insect foraging. *Trends Ecol. Evol.* 9, 491–493.

4.4 La taille des colonies et l'évolution de la danse

Les systèmes auto-organisés sont très sensibles au nombre d'agents en interaction (Camazine *et al.* 2001). Ainsi, nous avons regardé comment évoluaient les propriétés de notre modèle quand on modifiait le nombre de butineuses dans la colonie. Seeley (1985) et Fewell et Winston (1996) estiment que seulement 3 à 10 % des ouvrières d'une ruche sont impliquées dans une tâche de butinage. Ainsi, dans le modèle décrit dans l'article n°4, nous avons fixé ce nombre de butineuses à 300, ce qui devait correspondre au nombre de butineuses pour notre colonie expérimentale. Quand on augmente le nombre de butineuses dans le système, on ne modifie pas qualitativement les prédictions sur le l'évolution du temps de danse optimal. En revanche, le temps de danse qui maximise l'efficacité collective à une distance donnée décroît avec le nombre d'individus (Fig. 4.3). Dans une colonie plus importante, à chaque retour à la colonie, les danseuses contactent plus facilement un plus grand nombre de butineuses inactives, et elles ont donc besoin de danser moins longtemps.

Or il a été montré expérimentalement sur des colonies dont les auteurs manipulaient le nombre de butineuses (de 25 à 200 butineuses) que la durée totale des danses décroissait quand le nombre de butineuses augmentait (Kirchner et Lindauer 1994). D'autres résultats expérimentaux semblent être en accord avec notre résultat théorique. Dans l'introduction du manuscrit nous avons détaillé les différentes hypothèses pour expliquer les dialectes que l'on rencontre dans la danse. Plus particulièrement, une remarque de Gould et Gould (1988) prend ici un sens particulier. Ils avaient remarqué que la pente de la fonction de codage de la distance était corrélée à la taille de la colonie (Fig. 1.6a, 46). Notre prédiction théorique sur l'influence du nombre d'abeilles semble montrer la même tendance. Bien sûr, les résultats illustrés à la figure 1.6a ne portent que sur la durée de la course frétilante. Mais si on fait l'hypothèse (déjà discutée dans l'article 4) que pour des sources de nectar

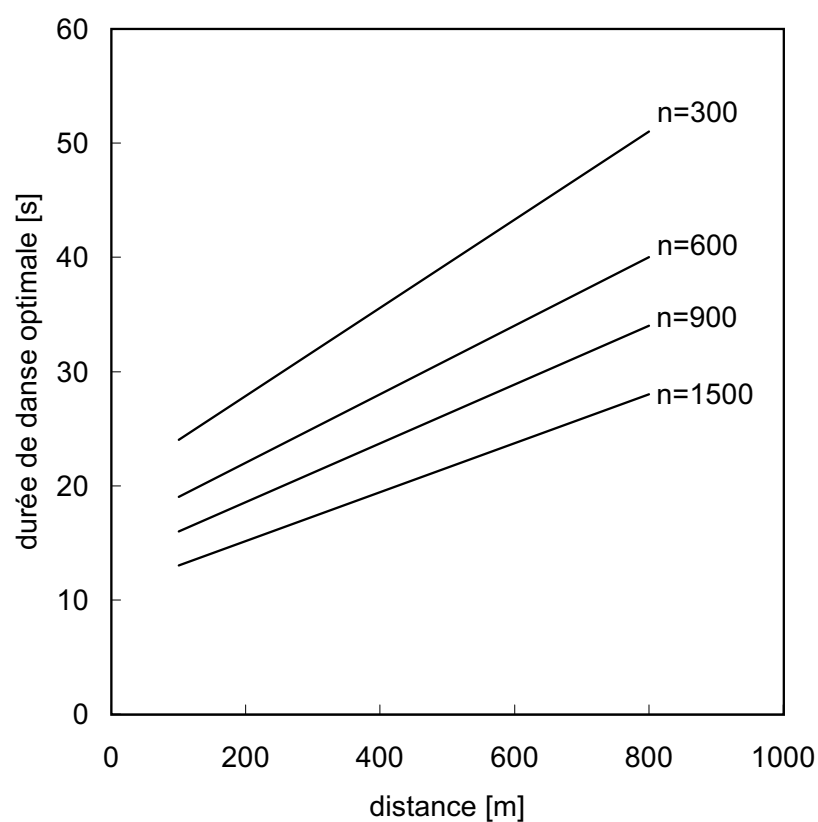


FIG. 4.3 – *Effet du nombre de butineuses dans la colonie (n) sur la stratégie de danse optimale. A Comparer avec la figure 1.6a (p. 46) représentant les différences de dialectes entre quatre espèces d'abeilles ayant des colonies de tailles différentes.*

de même profitabilité les abeilles effectuent le même nombre de cycles, alors la diminution de la durée de la course frétilante entraînerait une diminution de la durée totale de la danse. Ceci nous conduit à formuler une hypothèse qui, même si elle semble être en accord avec des résultats exposés dans la littérature, reste à vérifier avec des expérimentations conduites spécifiquement. Les différences de dialectes entre les espèces d'abeilles auraient pour fonction d'ajuster l'intensité du recrutement au nombre d'individus dans la colonie.

Chapitre 5

Discussion générale

Cette thèse se proposait d'envisager le butinage chez l'abeille comme une activité collective mettant en jeu non seulement des processus individuels d'orientation et d'apprentissage, mais aussi des processus de communication et de coopération entre les butineuses. J'ai cherché à voir dans quelle mesure la modification de la qualité des sources alimentaires (profitabilité, distance, contamination par un toxique) pouvait influencer cette activité essentielle à la survie de la colonie.

5.1 Méthodes utilisées

Expérimentations et modélisations. Pour répondre à cette question, j'ai adopté une double approche expérimentale et théorique. Une confrontation permanente entre les observations "*in vivo*" et "*in silico*" était à mon sens indispensable. Le développement de modèle ne peut se faire de manière satisfaisante qu'en s'appuyant sur une bonne connaissance expérimentale du sujet étudié. De plus, les modèles ne se suffisent pas à eux-mêmes. Ils n'ont de sens que par leur capacité explicative et prédictive. C'est pourquoi, un retour aux expérimentations était nécessaire pour confronter les prédictions théoriques aux observations de terrain.

5.1.1 Approches expérimentales

Importance des conditions contrôlées.

Petites colonies. Les danses se déroulent à l'intérieur de la ruche, sur les rayons. L'étude du recrutement nécessite donc de travailler avec des petites colonies de 3000 ouvrières placées dans une ruchette d'observation. Cette ruchette est constituée de deux cadres superposés, un cadre de couvain et un cadre de réserve. Les parois de la ruche sont en verre et permettent donc l'observation des danses.

Marquage des individus L'abeille est un insecte suffisamment gros pour pouvoir être identifié individuellement. Au moment de sa première visite sur la source, la butineuse est capturée dans un piston en plastique et immobilisée contre une grille à mailles larges. L'expérimentateur peut ensuite coller sur le thorax de l'abeille une pastille numérotée facilement lisible lors des visites ou des danses. En outre, pour les expérimentations en extérieur (Article 4, p. 191), j'ai construit un dispositif permettant le marquage passif de toutes les butineuses de la colonie (cf. chapitre 3, section 3.1.2, p. 144). Je pouvais ainsi éloigner de la source, toutes les abeilles ne provenant pas de la ruche expérimentale.

Sources artificielles L'ensemble des expérimentations présentées ici ont été réalisées avec des sources de nectar artificielles. Ces sources présentaient à la fois des signaux visuels et olfactifs facilitant l'apprentissage et l'orientation des abeilles et autorisaient le butinage d'un grand nombre d'entre elles. En outre, l'utilisation de ces sources artificielles nous permettait d'avoir un meilleur contrôle de la qualité de la solution de nourrissage proposée aux butineuses (concentration en sucre, contamination par un toxique). Enfin, ces sources étaient facilement transportables, ce qui autorisait des expérimentations sur le terrain (Article 4, p. 191).

Cage de vol intérieure Comme je l’ai signalé à de nombreuses reprises dans ce manuscrit, l’étude du recrutement directionnel impose des expérimentations à grandes distances. Nous avons longuement discuté des inconvénients expérimentaux que cela entraîne (chapitre 3, section 3.1.1, p. 142). Cependant, cette caractéristique de la communication chez l’abeille présente aussi un avantage. En travaillant à courte distance, elle permet d’étudier les stratégies de butinage et la répartition des abeilles indépendamment d’un recrutement directionnel au nid. L’étude présentée dans l’Article 2 (p. 118) a ainsi été réalisée en cage de vol intérieure (luminosité, photopériode, température et humidité contrôlées). Ce dispositif expérimental permet de travailler en situation contrôlée et facilite la répétition des expériences.

Tunnel de leurre J’ai utilisé des résultats récents d’études sur l’orientation spatiale chez l’abeille (Srinivasan *et al.* 2000) pour proposer un protocole d’étude du recrutement directionnel en conditions contrôlées (chapitre 3). Une ruche est installée dans une cage de vol. Les butineuses ne peuvent exploiter qu’une seule source de nourriture située à l’extrémité d’un tunnel étroit de six mètres de long, tapissé de repères visuels contrastés. A leur retour à la ruche, les abeilles exécutent des danses en huit comparables à celles qu’elles effectuent pour des sources éloignées de plus de cent mètres de la colonie.

On pourrait objecter qu’il n’est pas certain que le tunnel reproduise fidèlement une situation expérimentale en distance réelle. Cependant, ce protocole permet une étude comparée des comportements quand la qualité de la source est modifiée tout en limitant les facteurs de variabilité extérieure à l’expérience (dispersion des butineuses sur des sources naturelles, saturation des déchargeuses à la ruche, etc.).

Modification des sources de nectar

Les comportements impliqués dans le butinage collectif sont susceptibles d'être modifiés en fonction de la qualité des sources de nectar exploitées. Au cours de cette thèse, je me suis surtout intéressé à l'impact de la concentration en sucrose. J'ai utilisé des concentrations allant de 16 % à 50 % qui correspondent à des concentrations réalistes des nectars floraux. Cependant, la concentration en sucre n'est pas le seul élément pouvant modifier le comportement de butinage. La qualité des sucres (Waller 1972) ou le flux de nectar à la source (Núñez 1970, Wainseboim et Farina 2000) sont aussi des caractéristiques que l'on aurait pu prendre en compte.

En tant que pollinisateur des cultures, l'abeille est aussi susceptible d'être exposée à des toxiques (pesticides ou produits de transgène exprimés dans des plantes génétiquement modifiées résistantes aux insectes). J'ai étudié l'impact de deux toxiques sur le comportement de butinage : un pesticide neurotoxique, l'imidaclopride (matière active du Gaucho) et un inhibiteur de protéase analogue de produit de transgène, le Bowman Birk Inhibitor (BBI).

Enfin, j'ai étudié l'impact de la modification, non plus de la qualité de la solution de nourrissage, mais de la distance de la source à la ruche. Les stratégies de recrutement sont en effet susceptibles d'être modifiées en fonction de la distance.

5.1.2 Analyse statistique

Les données de durée, comme les intervalles entre deux visites successives sur une source, posent des problèmes d'analyse statistique que nous avons détaillés au chapitre 2 (p. 100). Afin de pouvoir prendre en compte les censures et des variables explicatives multiples sans faire d'hypothèse sur la distribution des données, nous avons effectué une analyse au moyen de modèles à risques proportionnels (ou modèles de Cox). Ces modèles sont classiquement

utilisés en analyse de survie (par exemple Article 1), mais peuvent aussi être utilisés pour d'autres types de données de durée. Ainsi, des analyses au moyen de modèles à risques proportionnels ont déjà été conduites en écologie (Muenchow 1986, Fox 1993) et en éthologie (Pons et de Turckheim 1988b,a, Haccou et Meelis 1992, Wajnberg *et al.* 2000). Cette approche a permis notamment de mettre en évidence des modifications dans les stratégies de visites et de choix de fleurs artificielles de différentes qualités, sans pour autant négliger l'effet de covariables explicatives (variabilité inter-individuelle, effet jour, effet de l'heure, encombrement sur la source, etc.)

5.1.3 Modèle déterministe

Les comportements collectifs chez les insectes sociaux sont des activités complexes effectuées par un grand nombre d'individus en interaction avec leur environnement. On ne peut se contenter d'un raisonnement qualitatif pour expliquer l'importance relative de tel ou tel comportement sur les propriétés collectives qui sont souvent assez peu intuitives. En revanche, le recours à la modélisation mathématique ou aux simulations multi-agents s'est déjà montré très efficace pour explorer les conséquences, à l'échelle de la colonie, des interactions entre les individus (voir revue Camazine *et al.* 2001).

J'ai ainsi construit un modèle en équations différentielles rendant compte du recrutement par la danse et intégrant peu de paramètres. J'ai cherché à voir dans quelle mesure l'efficacité du butinage collectif était influencée par la modification des paramètres clé du comportement de danse frétillante. Cette analyse m'a conduit à formuler une série de prédictions théoriques dont certaines ont été testées expérimentalement. Elles se sont avérées être en accord avec les expérimentations effectuées et les données de la littérature.

5.2 Le butinage comme activité collective

5.2.1 Stratégies de butinage

Les butineuses adaptent leur stratégie de butinage suivant les caractéristiques de la source exploitée. Leur fréquence de visite sur la fleur est directement liée à la qualité de la source. En revanche, il semble que le recrutement dépende non seulement de la qualité absolue du nectar mais aussi de la séquence de modification de celle-ci. Quand une source, qui a toujours été de faible profitabilité, commence à produire un nectar plus concentré, l'intensité du recrutement augmente. Au contraire quand la source a toujours été de bonne profitabilité, la diminution de sa qualité n'entraîne pas une baisse de l'activité de recrutement.

La qualité des fleurs est hautement variable au cours de la journée. Une source qui a été de bonne profitabilité mais qui, à l'instant de la visite délivre un nectar peu concentré, peut redevenir profitable quelques heures plus tard. De manière quasi-immédiate, quand la source produit un nectar de faible qualité, les butineuses investissent moins d'efforts dans la collecte de nourriture. Mais il pourrait être intéressant pour la colonie que certaines abeilles (qui auraient un seuil de sensibilité à la concentration du nectar moins élevé) continuent à s'y rendre et à recruter. Elles assurent une forme de "mémoire" de l'emplacement des sources de qualité variable que la colonie pourrait avoir besoin d'exploiter ultérieurement.

5.2.2 Durée optimale de danse

L'étude théorique du butinage collectif m'a conduit à considérer qu'un élément clé du recrutement pouvait être le temps de danse total et non pas uniquement le nombre de circuits effectués par danse, comme il était communément admis dans la littérature. La plupart des travaux qui parlent de durée des danses comme indice de la qualité des sources, utilise en fait le nombre de circuits. Seeley *et al.* (2000) est arrivé à la même conclusion à

partir de données expérimentales. La durée de la danse peut aussi être modulée en fonction de la qualité de la source. Plus l'abeille passe de temps à danser, plus elle a de chance de contacter un grand nombre d'abeilles inactives.

Cependant, il existe une durée de danse qui maximise l'efficacité du butinage collectif. Si les abeilles dansent moins longtemps, la colonie met trop de temps à réagir à la découverte d'une nouvelle source de nourriture. Si elles dansent trop longtemps, les abeilles perdent du temps et font moins de visites sur la source par unité de temps. De plus, nous avons montré que cette durée de danse optimale devrait augmenter linéairement avec la distance.

Ce résultat est cohérent avec ce que l'on sait du langage dansé chez l'abeille. La durée d'une course frétilante contient les informations sur la distance transmise par la danse. Elle augmente linéairement avec la distance vers la source. On s'attend donc bien à ce que la durée totale de la danse soit proportionnelle à la distance. Ceci nous a conduit à proposer que la modulation du butinage collectif est une propriété émergente du langage de la danse.

5.2.3 Le butinage collectif : une autre niveau d'optimalité

La plupart des études sur l'optimalité du butinage sont adaptées des travaux sur le fourragement optimal (voir revue Article 5, p. 231). Ils envisagent le butinage comme une activité individuelle, les abeilles cherchant à maximiser leur efficacité de collecte à l'échelle du *patch* ou leur charge de nectar en fonction de la distance. Ces approches ont conduit à de nombreux résultats intéressants mais reposaient, implicitement ou non, sur l'hypothèse qu'en maximisant son efficacité de collecte à long terme, la butineuse maximisera le gain énergétique à l'échelle de la colonie. Ce n'est pas toujours le cas. Cette étude en est un exemple puisque la danseuse sacrifie son efficacité individuelle directe (elle fait moins de trajet par unité de temps) au profit de l'efficacité collective.

Il y a donc plusieurs niveaux d'évaluation des stratégies de butinage. Le premier niveau est celui du butinage individuel qui est considéré en terme de gain marginal ou de distribution libre et idéale (cf. Article 5). Le second niveau, est celui du butinage "social" dans le sens de la théorie du fourragement social décrit par Giraldeau et Caraco (2000) et dont nous avons évoqué un exemple en introduction (éviterment des fleurs marquées et théorie des jeux, section 1.3.5, p. 82). Les butineuses peuvent coopérer pour augmenter leur efficacité individuelle, sans pour autant appartenir à la même colonie ni à la même espèce. Cependant, ce type de stratégie "coopérative" n'est pas toujours évolutivement stable et est susceptible d'être envahi par une stratégie non coopérative.

Enfin, il existe un troisième niveau d'étude du butinage optimal, l'échelle collective, *i.e.* à l'échelle de la colonie et résultant de la coopération et de la coordination entre les ouvrières. Le comportement de la butineuse (la durée de sa danse) est modulée pour augmenter l'efficacité collective. La socialité, bien plus qu'un outil permettant l'optimisation, doit être l'échelle même d'étude de l'optimisation. Les mêmes concepts théoriques que ceux utilisés pour décrire le fourragement individuel (gain marginal, sensibilité au risque, etc.) pourraient sans doute être utilisés à l'échelle de la colonie.

5.3 La question de l'impact de toxique sur le butinage : le rôle de la communication

Lors de leur activité de butinage, les abeilles sont susceptibles d'être exposées de manière répétée à de faibles quantités de pesticides ou de produits de transgènes (exprimée par des plantes transgéniques résistantes aux insectes). La plupart des études d'impact des toxiques sur l'abeille portent sur les effets létaux aigus et sous estiment l'exposition chronique et les effets sublétaux (Devillers et Doré 2000, Decourtye 2002). Or nous avons vu dans l'introduction (section 1.4.2, p. 95) que plusieurs travaux rapportent des effets

sublétaux de ces toxiques notamment sur le comportement de butinage (arrêt ou importante diminution de l'activité de butinage). Il s'agit néanmoins d'effets difficiles à quantifier et qui nécessitent des protocoles standardisés. Pham-Delègue *et al.* (2002) propose par exemple d'utiliser le test d'extension du proboscis comme méthode d'évaluation de routine en écotoxicologie chez l'abeille. Il s'agit d'un test facile à mettre en œuvre et capable de détecter des variations fines de comportements.

Une autre méthode d'évaluation de l'effet de produit toxique chez l'abeille pourrait reposer sur l'étude de comportements collectifs. Nous ne parlons pas ici d'étude sur un grand nombre d'abeilles en cage de vol butinant à courte distance, et pour lesquelles le recrutement par directionnel n'intervient pas dans leur choix de sources. Il s'agit plutôt d'utiliser le recrutement comme phénomène amplifiant de petites différences comportementales. Une modification même légère de la probabilité de danser ou de la durée de la danse peut avoir des conséquences très importantes sur le comportement collectif. Si par exemple la colonie a le choix entre deux types de sources l'une non traitée et l'autre contaminée avec une faible quantité de toxique, une très légère diminution de l'intensité du recrutement suffirait à faire qu'elle choisisse de manière décentralisée d'exploiter la source non contaminée.

Dans le cas de notre étude sur l'impact de l'imidaclopride sur la danse, nous ne sommes pas arrivés à mettre en évidence d'effet sur la probabilité de recruter ou la durée des danses. Les abeilles qui continuaient à visiter la source recrutaient avec la même intensité. Pourtant l'imidaclopride est un insecticide qui est métabolisé très rapidement (en quelques dizaines de minutes) et dont les métabolites sont très toxiques (Nauen *et al.* 2001, Suchail 2001, Decourtye *et al.* 2003).

Dans son étude en cage de vol Decourtye *et al.* (sous presse) proposent que l'évitement des sources contaminées est dû en partie à un effet d'apathie. Les adjuvants des formulations seraient perçus par les butineuses

(Bos et Masson 1983). Nous avons montré que les abeilles sont capables de moduler finement l'intensité de leur recrutement quand la qualité du nectar est modifiée. Or notre étude montre que les abeilles qui ont butiné sur une source contaminée par de l'imidaclopride ne changent pas la fréquence ou la durée de leur danse, ce qui suggère qu'elles ne détectent pas la présence du toxique. La concentration minimale ayant un effet est donc ici inférieure à la concentration minimale détectable par l'abeille. Cette caractéristique pourrait avoir des conséquences importantes sur l'exposition au toxique. Les butineuses continueraient à recruter des abeilles vers une source pourtant contaminée.

5.4 Perspectives

5.4.1 Expérimentations complémentaires

Ce travail suggère tout d'abord plusieurs expérimentations complémentaires. Les premiers résultats sur l'étude du recrutement en conditions contrôlées (tunnel de leurre) sont extrêmement prometteurs. La méthode mérite d'être étendue à une large gamme de questions. Ce protocole devrait résoudre d'importants problèmes de variabilité dans les mesures dues à des conditions expérimentales non contrôlées. Il facilite l'enregistrement de longues séries comportementales et il devrait être utile pour détecter de petites variations dans les paramètres du recrutement.

La modification de la concentration en sucre est le premier critère que j'ai utilisé pour essayer d'enregistrer des modifications comportementales. C'était le plus facile à manipuler. Mais beaucoup d'autres critères devraient être intéressants à étudier : le flux de nectar à la source, les phénomènes d'encombrement ou de prédation, etc. En outre, ce protocole devrait permettre de poser un certain nombre de questions sur l'utilisation du temps (*time budgeting*) chez l'abeille. Même si les butineuses sont "leurrées" sur la distance qu'elles ont parcourue, un trajet dans le tunnel prend quand même

moins de temps que le même trajet en plein air. Modifient-elles leur gestion du temps dans un contexte de butinage optimal? De même, modifient-elles leur charge en nectar dont on sait qu'elle est susceptible d'être influencée par la distance?

Écotoxicologie. Le tunnel offre aussi de très intéressantes perspectives pour l'étude du butinage collectif suite à l'intoxication par un pesticide. En effet, une perturbation du recrutement peut avoir des conséquences très importantes sur la capacité de récolte de la colonie. Or, pour mener à bien des tests écotoxicologiques sur le recrutement, il est indispensable de travailler en situation la plus contrôlée possible : il est par exemple impératif que les butineuses ne puissent pas se rendre sur d'autres sources que celles qui leurs sont proposées.

Transpondeurs. Enfin, le tunnel offre l'avantage de canaliser le passage des abeilles dans une zone étroite où on aurait pu installer des capteurs détectant leur passage. Ainsi, au cours de ma thèse, j'avais souhaité utiliser des transpondeurs de petites tailles qui auraient été fixés sur le dos des butineuses. Il aurait ainsi été possible d'enregistrer en temps continu l'activité de butinage d'un grand nombre d'abeilles sur de grandes périodes d'observations. Des transpondeurs miniatures existent et sont assez bon marché mais ils sont encore trop lourds pour être portés par une abeille en vol. Il y a deux ans la firme *Toshiba* annonçait la mise sur le marché de transpondeurs de moins d'un millimètre carré (destinés à être incorporé dans les billets de banque par exemple) et très peu chers. Renseignements pris auprès du fabricant, ces transpondeurs se sont avérés peu utiles dans notre cas. Pour qu'ils soient fonctionnels, il faut leur adjoindre une antenne relais de plusieurs centimètres. Mais d'ici quelques années ils devrait être possible d'équiper un insecte assez robuste (comme les abeilles ou les bourdons) avec ce type de matériel.

5.4.2 Modélisation statistique

Sur le plan de la modélisation statistique du butinage collectif, certaines approches mériteraient d'être développées. Odile Pons a entrepris, avec deux étudiants en DEA de Statistique, un travail de modélisation des transitions entre les différents comportements impliqués dans le butinage (visite à la source, danse frétilante, danses tremblantes, *shaking signal*, etc.) par estimation dans un modèle semi-markovien. Le travail n'est pas terminé et il n'y a pas encore de résultats pour les estimateurs des probabilités de transition. Mais il ne devrait plus rester beaucoup de travail pour les obtenir.

5.4.3 Butinage collectif

Danses tremblantes Sur le plan de la compréhension du butinage collectif, l'accent pourrait être mis sur différents points. Tout d'abord, par soucis de simplification, j'ai considéré que les danses tremblantes jouaient un rôle négligeable. C'est sans doute vrai au début du recrutement quand la capacité de déchargement de la colonie n'est pas encore saturée. Mais il serait sans doute extrêmement intéressant de voir dans quelle mesure ce mécanisme de rétro-contrôle influence le butinage collectif. Ces danses n'agissent pas de manière sélective. Elles bloquent les danses frétilantes quelque soit la qualité des sources indiquées par les butineuses. Il est possible que ce type de mécanismes entraîne des phénomènes collectifs contre-optimaux en empêchant le recrutement vers une source de bonne profitabilité.

Recrutement à la source. Le recrutement n'intervient pas qu'au nid. Une communication a lieu à la source grâce au marquage phéromonal et l'attraction visuelle par les congénères. Ce type de recrutement est sans doute à même d'engendrer des phénomènes de choix collectifs pour une source. J'ai déjà pu observer ce type de phénomènes de bifurcations au cours d'expérimentations sur des fleurs artificielles. Les abeilles pouvaient butiner sur plusieurs coupelles proches et de qualités comparables. Quand il y avait peu de bu-

tineuses actives à l'extérieur de la ruche, elles se répartissaient de manière homogène sur les différentes coupelles. Mais quand le nombre de butineuses augmentait, il arrivait très fréquemment qu'elles se dirigent toutes vers la même source et y forment un amas compact alors que les autres coupelles n'étaient pas du tout exploitées.

Le protocole avec des fleurs artificielles proches est très souvent utilisé pour des expérimentations sur l'apprentissage olfactif. Quand ce type de comportement se produit, il est considéré comme un artefact et les abeilles sont brossées hors de la fleur pour rétablir une distribution symétrique. L'importance de ce type de recrutement devrait toutefois être pris en compte dans des études sur le butinage à faible distance.

Optimisation collective. Enfin, je pense que le concept d'optimalité collective peut être étendu à d'autres systèmes que le butinage chez l'abeille. Je me garderai bien de tomber dans les excès du pan-sélectionnisme. Cependant le recrutement est un mécanisme permettant d'accroître fortement l'efficacité du butinage et à long terme la valeur sélective de la colonie. Il devrait donc être soumis à une très forte pression de sélection. Dans ce manuscrit, je formule quelques hypothèses sur la durée du recrutement. Il serait sans doute très intéressant d'étudier chez les bourdons ou chez les espèces de fourmis effectuant un recrutement au moyen de comportements d'excitation au nid, comment ces signaux sont modifiés par la distance.

Annexe A

Le butinage optimal

Cet article constitue une synthèse bibliographique sur les théories du fourragement optimal (*optimal foraging*) appliquées aux apoïdes sociaux, essentiellement les abeilles et les bourdons. Un grand nombre de résultats ont déjà été évoqués dans l'introduction bibliographique mais ils sont ici rassemblés en fonction de leur approche de la question du butinage optimal.

Les théories sur le fourragement optimal sont assez anciennes et datent du début des années 70. Elles ont surtout été développées chez les vertébrés et ont connu une grande période de "prospérité" dans les années 80, où on a assisté à un foisonnement de nouveaux concepts. Ces approches sont un petit peu passées de mode dans les années 90. Les biologistes ne se satisfaisaient plus des hypothèses sur les capacités qu'auraient les animaux à résoudre des problèmes que nous aurions nous-même, du mal à résoudre. Les écologistes se sont alors tournés de plus en plus vers la question des mécanismes permettant aux individus d'optimiser leur comportement.

Dans cet article nous avons souhaité présenter succinctement les différentes théories liées au fourragement optimal qui ont été étudiées chez les apoïdes. Il s'agit en fait essentiellement de comportements individuels (trajet optimal, choix de fleurs, sensibilité au risque, etc.). On retrouve dans cette littérature la préoccupation croissante pour la question des mécanismes. Mais ce qui fait la spécificité de ces insectes vient de leur socialité. Plusieurs travaux ont ainsi montré que les décisions des butineuses sur le patch dépen-

daient des besoins de la colonie. De même, la question du recrutement et de la communication entre les butineuses commence à être posée dans la littérature depuis le début des années 90.

Article 5

Pierre J, Dechaume Moncharmont FX, Lefebvre D, Pierre JS. Social bees and optimal foraging theory: a review - (en préparation)

Social bees and optimal foraging theory: a review

J. PIERRE ¹, F.-X. DECHAUME MONCHARMONT ²,
D. LEFEBVRE ¹, J.-S. PIERRE ³

(en préparation)

(1) UMR Bio3P, INRA, domaine de la Motte, 35650 Le Rheu, France (2) Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés, BP23, 91440 Bures-sur-Yvette, France. (3) UMR 6552, Éthologie-Évolution-Écologie, Université de Rennes I - CNRS, Rennes, France.

Certes, je ne crois pas que les abeilles se livrent à ces calculs compliqués, mais je ne crois pas davantage que le hasard ou la seule force des choses produise ces résultats étonnants. (Maurice Maeterlinck, 1901, "La vie des abeilles", Fasquelle, Paris)

I myself do not believe that the bees indulge in these abstruse calculations; but, on the other hand, it seems equally impossible to me that such astonishing results can be due to chance alone or to the mere force of circumstance. (Maurice Maeterlinck, 1901, "The Life of the Bee", Allen, London, translation by A. Sutro)

Introduction

Twenty years ago, Behavioural Ecology emerged as a new scientific field bordering Ethology and Population Biology. Behavioural Ecology represented a change in the concept of the role of animal behaviour in relation to evolution and environment. According to this new conception, behaviour, through its ecological function, is considered to be optimized by natural selection. Adaptation of behavioural traits can be measured by various utility functions, the ultimate function being the fitness of their owners. Because of the vital aspect of foraging behaviour, Optimal Foraging Theory (OFT) has played a central role in Behavioural Ecology. This theory was primarily developed from data for birds and, later, for mammals (for a review see Cezilly et Benhamou 1996). Insects, and social bees in particular, have been studied in the

frame of the optimal foraging theory since 1981. Social bees are of special interest for two reasons. First, their foraging activity plays a major role in plant pollination and is therefore economically important; and second, their foraging behaviour has to be considered both at the individual and at the colony levels. This paper presents some key concepts of the optimal foraging theory and their applications to the major pollinating social bees, *i.e.* honeybees and bumblebees (Hymenoptera: Apoidea, Apidae, Apinae). Basically, some biological traits of social bees must be kept in mind to understand the applications of optimal foraging theory. One of the characteristics of social insects is that they forage, not for their own benefit, but for that of their colonies and they carry their loads back to their nests or hives. Bees are therefore faced with a central-place foraging problem. Another specificity of social insects is that they store reserves that exceed their short-term requirements. Their resources, pollen and nectar, can be collected separately. Allotment of foraging between two resources by an individual is more frequent in honeybees than in bumblebees. Moreover, the goal functions of nectar and pollen collecting are very different. Nectar is stored in the comb for later consumption by the colony to insure its maintenance. Pollen is mainly used as a protein source for rearing larvae. This distinction between two nutriment resources, one a carbohydrate and the other a protein, is also a specificity that separates apoids from other well-studied social insects such as ants or wasps. These colonial requirements are quantitatively very important. For example, an average honeybee colony, with 30 000 workers in the summer, consumes 30 kg of pollen and 80 kg of honey per year (Seeley 1985, Winston 1987). Nevertheless, only small proportions of bees of each colony are involved in the foraging process. Foraging ranges are important: foraging trips of honeybees average 2 km, and can reach up to 10 km (Visser et Seeley 1982); foraging trips of the bumblebee, *Bombus terrestris*, average 275 m, and 650 m at the maximum (Osborne *et al.* 1999). They forage

highly variable food sources and individuals as well as colonies must adapt quickly to changes in sources. Another remarkable characteristic of social bees concerns their fitness. Ultimately, fitness should be measured as the expected number of reproductive queens in the offspring, and workers only have inclusive fitness in Hamilton's sense. Moreover, due to the great number of interacting agents, a strong co-operative organization and self-organized patterns of collective activity have to be considered.

Applications of the Marginal Value Theorem (MVT)

The origins of the Optimal Foraging Theory are found in McArthur et Pianka (1966) and in Emlen's (1966, 1968) papers. Schoener (1971) provided its first coherent mathematical formulation. However, Charnov (1976) conceived the first decisive deterministic model and used the expression "Optimal Foraging" in the title of his thesis (1973). In Charnov's model, the environment is a mosaic of patches with different profitability levels. These patches belong to m different types, among which a net rate of energy intake (or Rate of Net Energy Intake, RNEI) is defined. Its first derivative, the marginal gain, decreases monotonously during the time spent in the patch. Charnov defined the optimization problem by setting a constraint: the available temporal horizon of the animal (life-span, length of season or of day, depending on its biological cycle). He concluded that a forager should leave a patch when its marginal gain of energy intake fell below the average expected value for the entire set of environments (Marginal Value Theorem, MVT). Birds were studied in the first attempts to verify this prediction (Cowie 1977, Kacelnik *et al.* 1981). When applied to social bees, verification of Charnov's model required the determination of the RNEI or the marginal gain. In this case, energetic costs are due to handling and probing efforts, flights between flowers and trips to foraging areas. Energetic gains are provided by the quality and quantity of nectar and pollen ingested or collected.

Evaluations of the energetic costs of probing and movement were made for bumblebees (Heinrich 1975, Pyke 1980) and were later used by other investigators to discuss the foragers' behaviour. Thus Hodges et Wolf (1981) based their studies of nectar gathering by queen *B. appositus* on *Delphinium nelsoni*, on Pyke's calculations. They observed that some nectar was left in flowers when standing crops and plant densities were high. They considered that the results were in accordance with Charnov's MVT rule and they showed how too much time spent probing could impair the final energetic budget. Flower handling costs and probing effort were also studied by Harder (1986) and Waddington et Gottlieb (1990). The ergonomy of movement and short flight distances between or within plants have also been investigated many times (Pyke 1978, Heinrich 1979, Waddington 1979, 1980, Zimmerman 1981, Schmid-Hempel et Schmid-Hempel 1986, Harder 1990). For instance, Harder (1990) showed that for *B. bifarius*, collecting pollen on *Lupinus cericeus* whose standing crop decreases from the top whorl down, the starting position in the inflorescence and flights from flower to flower within the inflorescence were consistent with the most beneficial behaviour. In the 1990s, metabolic rates during nectar foraging were measured in honeybees (Balderrama *et al.* 1992, Moffatt et Núñez 1997), but nectar foraging efficiency was discussed more from social (Wolf et Schmid-Hempel 1990) and motivational points of view than within the strict context of the original MVT. Thus, for Waddington et Gottlieb (1990) the objective was not only to evidence the influence of the balance between handling costs and energy intake on honeybee choice of flower, but also to investigate relationships between real and perceived profitability. Individual honeybees were presented two artificial flowers differing in profitability. The profitability of flowers was controlled by manipulating corolla-tube depth (handling cost) and volume of sucrose solution (energetic gain). Thus, many combinations of pairs of flowers differing in relative profitability were proposed. The results showed

that the most profitable flower of a pair was not chosen systematically, and this seemed in contradiction with the theory. To explain the honeybees' behaviour, the authors evoked relative perception according to Weber-Fechner's law (discrimination depends on the relative difference in profitability, not on profitability itself) and motivation (at very high profitability levels, honeybees were not motivated to choose the best flower). Finally, the authors concluded that perception and motivation must be incorporated into foraging models as first order constraints. Relationships between travel expenditure and energetic efficiency were studied in reference to the optimal foraging theory and especially to central place foraging in two papers. Núñez (1982) and Kacelnik *et al.*'s (1986) model showed that energetic efficiency (ratio of energy gained per unit of energy spent) was maximized in honeybees, *i.e.* crop filling increased when nectar flow was higher and travelling longer. Moreover, the model fitted better energetic efficiency than net rate of gain (ratio of energy gained per unit of time) predictions. Cresswell *et al.* (2000), after Ellington *et al.* (1990), estimating flight energy expenditure in bumblebees, formulated an economic model explaining the limits of foraging range according to nectar reward.

Further developments of the Optimal Foraging Theory (OFT)

Charnov's model has often been disproved, especially when invertebrates, such as parasitic Hymenoptera, are used as biological models. These falsifications and some violent theoretical criticisms (Pierce et Ollason 1987) led theoreticians to examine the assumptions of Charnov's model and to relax its most restrictive hypotheses stated in the following list: i) The model is deterministic. The unpredictable character of the environment is not taken into account. Furthermore, the environment is supposed to remain constant over time. ii) Foragers have to be omniscient. They are presumed to have total

knowledge of the profitability distribution among patches in their available environment. iii) Foragers are alone, their behaviour is independent of that of others. There is neither competition nor co-operation between foragers. Relaxing each of these assumptions opened three new main research paths. First, the stochastic characteristics of the environment induce animals to gather information from it. This process is similar to a sampling procedure of the environment. Second, when the environment is highly unpredictable and threatens the very survival of individuals, foragers can present "risk sensitive" behaviour. Third, at the population level, competition between foragers induces them to disperse in the environment following various patterns, the simplest being the "Ideal Free Distribution" (IFD). We review briefly these three aspects that improved the theory and we outline questions related to optimal diets, another popular aspect of OFT, often considered for pollinators.

Sampling theory and departure rule. To be efficient, a forager must acquire information when it forages. McNamara and Houston suggested that this information intake simulates Bayesian sampling procedures (McNamara et Houston 1980, 1985, Houston et McNamara 1984, 1985, 1988). This means that giving-up rules follow sequential decision procedures where the a priori estimation of probabilities is modified a posteriori by information. Decision to leave would be reached when some criterion is attained and the departure rule is based on this criterion. Total residence time (or giving up time, according to McNair 1982) becomes a random variable and no longer a constant linked to the profitability of the patch, as in Charnov's earlier model. Pleasants (1989), using Hodges (1985b,a) data for *B. appositus* foraging on *Delphinium nelsoni*, addressed the influence of reward experience on bumblebees' MVT thresholds when reward values for successive items in a patch are correlated. In this study, the patch was an inflorescence of only three flowers with quantities of nectar decreasing from bottom to top. As

bumblebees generally move up a stalk, under these conditions, if they followed a "bottom-middle-top" (B-M-T) visit sequence, they would experience the reward gradient of *Delphinium nelsoni* flowers. In fact, several foraging tactics were observed: visits to one, two or three flowers with different combinations of B, M and T. Some tactics were significantly more frequent and probably more efficient than others. Devising a simulation model, Pleasants showed that the observed leaving decision was explained better by multiple departure thresholds than by a single fixed threshold, as proposed by Hodges. Pleasants' simulation demonstrated that there should be two departure thresholds: one for the first flower visited and another for the second and he pointed out the impact of recent reward experience on the determination of the threshold. This detailed paper illustrated the relevance both of the MVT rules and of past experience as a sampling process. It is worth noting that, in Pleasants' model, short-term memory limited to the last flower visited was sufficient to reach optimality. In species with neural memory of some importance, sampling implies retention of information. During acquisition of information *i.e.* during a learning process, an animal's behaviour is necessarily sub-optimal. Optimality can only be reached if acquired information has any value. Stephens (1987, 1993) modelled this concept following its definition by the economist Gould (1974). According to these authors, information has a value only if it modifies behaviour. Remember that acquisition of information implies behavioural plasticity *i.e.* the ability to use information. Nevertheless, foragers sometimes choose an energetically sub-optimal reward when faced with zero-one probability situations, *i.e.* to obtain a reward or not (Stephens et Krebs 1986). Recently, Bélisle et Cresswell (1997) proposed a model to explain the existence of partial preferences to low-value prey types by memory constraints in some predators whose memory span is limited. Reduction of learning performance by bumblebees, under high nectar variance (Real *et al.* 1990, Dukas et Real 1993) could be explained by

Bélisle and Cresswell's model.

Greggers et Menzel (1993) addressed questions concerning the role of learning in sampling processes. They investigated specifically sampling of the environment and use of information with single nectar-gathering honeybees. They used a patch of four feeders providing different combinations of sucrose solution flow rates and spatial arrangements. Choice by honeybees indicated that they used two forms of memory, in agreement with previously described associative learning rules (Rescorla et Wagner 1972): a short-term memory that was not feeder specific and a feeder-specific long-term memory. Honeybees learned the value of the food source and thus had some expectation of the amount of next intake; they also integrated information received in a given patch. To optimize foraging according to the quantity of reward and reward sequence, they applied both maximization strategy (choose only the best gain/cost ratio) and matching strategy (choose some from the most efficient ratios). Their decisions to stay at a feeder or to shift from one to another followed a definite rule based on the mean reward rate of each feeder. Other studies pointed out the behavioural flexibility of honeybees to contingencies (Demas et Brown 1995).

Risk sensitivity theory. Caraco (1981) introduced the risk sensitivity concept, widely used in economy, into behavioural ecology. Risk sensitivity is often expressed by two opposite strategies: risk-prone individuals choose highly variable resources and risk-averse individuals choose approximately constant resources. Foragers are said to be risk-indifferent when they show no preference either for variability or for constancy of reward. Risk sensitivity is likely to occur when the function linking net energy gain to fitness is strongly non linear. This function is a step function, for instance, an animal is likely to die if its energy gain over a given period of time drops below a given level. Thus, in Caraco's seminal experiment, while normally fed Junco were risk-averse, starved birds were likely to become risk-prone.

Later, Stephens et Charnov (1982) modelled this result. McNamara et Houston (1992) reviewed the complexity of this theory comprehensively. Basically, risk sensitivity is a behavioural reaction to the variance of the reward and not only to its mean. Actually, because fitness (and inclusive fitness for social organisms) includes reproduction and survival (including predation avoidance, Sibly 1983), the animal has to choose an optimal mean-variance ratio. Bednekoff (1996), using theoretical models, tried to demonstrate that risk sensitivity foraging for reproduction could differ from risk sensitivity foraging for survival. He concluded that risk-prone strategies could occur when fitness depended on factors other than survival and that animals could switch between options according to their biological situation. This distinction could be of some interest in the case of bumblebees as they present an annual cycle with a multiplication phase (production of workers) and a reproduction phase (production of males and new queens). Colonies normally switch from multiplication to reproduction under several conditions, among which feeding seems to be important. Nevertheless, until now, no risk-sensitivity studies have taken phase of colony into account. Many papers addressed risk sensitivity, under laboratory conditions, with different bumblebee species (Waddington *et al.* 1981, Real *et al.* 1982, Harder et Real 1987, Possingham *et al.* 1990, Real *et al.* 1990, Cartar et Dill 1990, Cartar 1991, Banschbach et Waddington 1994, Waddington 1995), but some experiments also concerned honeybees (Shafir *et al.* 1999, Fülöp et Menzel 2000, Shapiro 2000). The authors provided artificial flowers with sucrose solutions differing in volumes, concentrations or flow rates, with the aim to control mean-variance relationships. Generally speaking, the results were not clearly cut. Perez et Waddington (1996) reviewed risk sensitivity studies and listed experimental methodologies of under five headings: species tested, colony size and social conditions, foraging arena (number and density of feeders), food value manipulated (magnitude and variations of volume

and concentration), use of empty flowers to simulate high variance. They suggested that discrepancies between studies might arise from differences in methodologies. Moreover, some results might be a design artefact. A debate between Real *et al.* (1982), Harder et Real (1987) and Possingham *et al.* (1990) illustrates some difficulties related to testing and explaining risk sensitivity. In 1982, Real *et al.* showed that, at constant concentrations, *B. pennsylvanicus* preferred very low variance in volume for a given mean, and therefore were risk-averse. Nevertheless, the insects accepted a higher variation in reward magnitude when mean nectar content was higher or when flowers were clumped. The authors considered a trade-off between mean and variance and sensitivity to spatial characteristics. Furthermore, they explained risk aversion by the non-linear relationship between nectar volume probed and short-term rate of net energy intake, because of the high cost of a long probing effort (Harder et Real 1987). Three years later, Possingham *et al.* (1990) criticized this analysis. They pointed out that the currency used in Harder and Real's model was not long-term energetic intake as it should have been, arguing that in the long-term variability had little effect. Harder and Real (1990) replied that, for bees, the short-term is more adapted as their decision making requires only a few flowers and that they learn very quickly. Other authors also observed risk-averse behaviour in bumblebees (Waddington *et al.* 1981), but more recent experiments with honeybees and bumblebees showed that these insects were frequently risk-indifferent (Cartar et Dill 1990, Cartar 1992, Banschbach et Waddington 1994, Waddington 1995, Fülöp et Menzel 2000). In a comprehensive review of risk theories Kacelnik et Bateson (1996) pointed out that delay before obtaining rewards affects preference: animals are always risk-prone when delay of reward is variable. These authors constructed their approach by considering the strength of associative learning and by discussing the meaning of just noticeable differences (JND) in animals' perception according to

Fechner-Weber's law. More recent papers (Shafir *et al.* 1999, Shapiro *et al.* 2001), following Couvillon et Bitterman (1991), aimed to demonstrate that risk sensitivity could be restricted to a simple associative learning model based on two postulates: i) the attractiveness of a feeding place is the result of the strength of its association with the reward, this strength increases as a function of reward value (according to Rescorla et Wagner 1972); ii) discrimination between feeding places is determined by relative associative strength. Shafir *et al.* (1999), using harnessed honeybees in a proboscis extension conditioning paradigm, showed that the degree of risk sensitivity depended on characteristics of the reward distributions, especially when reward option included zero reward in the sequence. Fülöp et Menzel (2000) also showed that risk-prone behaviour in honeybees appeared when quantities supplied in each source item included zero rewards. When variability of sources did not include zero rewards, the bees remained risk-indifferent. Cartar et Dill (1990) and Banschbach et Waddington (1994) examined risk sensitivity by manipulating colony reserves (addition or removal) considering that social insects, especially honeybees are numerous and that an individual strategic error would not imperil colony stores and fitness. If this is true, only a noticeable change in colony requirement level ("target value", Cartar et Dill 1990) could induce individual modifications in risk sensitivity. As predicted by the theory, bumblebees were shown to be risk-averse to risk-indifferent when reserves were increased and risk-prone to risk-indifferent when reserves were depleted (Cartar et Dill 1990). Manipulations of honeybee colony stores (honey) had no effect (Banschbach et Waddington 1994). Beyond the assumption of several authors that risk sensitivity is only the expression of simple associative learning, these experiments, in the laboratory, suggested that energy budgets, physiological status, colony requirements affect, to some extent, risk behaviour and that the insects are able to change their foraging decisions. However, this raises questions of the application of

these predictions to the behaviour of these social insects in the field? Possingham (1989) emphasized that sampling is more complicated in the field than under laboratory conditions because resources are renewed and depleted at different rates. Therefore, their distribution and abundance can vary considerably under different conditions and the foraging behaviour exhibited by nectar foragers (systematic collection or not) could induce in turn different modifications of the standing crop. One of the rare studies conducted in the wild (Cartar 1991) showed that three species of *Bombus*, whose reserves had been depleted, switched from risk-indifference to risk-proneness at the end of the day. These results agree with those of the laboratory experiment with bumblebees described above (Cartar et Dill 1990). In both situations, the bumblebees' behaviour did not differ greatly from that described initially by Caraco (1981) for *Junco hyemalis*. It can be hypothesized that reserve depletion for a colony of social insects could be assimilated to starvation for individual birds.

The ideal free distribution concept and competition. Foragers are seldom alone in a patch, in most cases they forage together either co-operatively or competitively. Consequently, composition and abundance of foraging populations could modify individual marginal gain. According to a very simple model, the marginal value could be divided by the number of foragers in a foraging population exploiting the patch. According to Charnov's rule this situation leads foragers to leave a patch in relation to their density and the availability of resources. If foragers are free and ideally omniscient, they should distribute themselves so that they equalize the marginal value among the overall foraging population. Fretwell et Lucas (1970) thus defined Ideal Free Distribution (IFD) and this concept has been verified approximately in several species (Cezilly et Benhamou 1996). Several authors have suggested that nectar foragers distribute themselves according to an IFD (Heinrich 1976, Pleasants 1981) This has been demonstrated empirically and mathe-

matically by Dreisig (1995) in three species of bumblebees foraging freely for nectar in the field on two floral species differing in plant size and nectar production (one at low flower density and with high nectar content per flower, the other at high density and with low nectar content per flower). His results indicated that bumblebees distributed themselves so that they equalized individual gain per flower independently of plant size or nectar production per flower. Their actual distribution fitted Dreisig's computer simulation. This simulation showed that systematic search and, partly, non-random plant-choice by bees (preference for large plants or high nectar production per flower) were sufficient to explain how bumblebees achieve ideal free distribution. Ohashi et Yahara (2002) also developed a theoretical model, taking into account the cost of inter-plant movements at each density, to predict how bumblebees responded to variations both in floral display size (numbers of flowers per plant) and plant density. They found that foragers presented what the authors qualified a "counter-intuitive" behaviour: pollinators preferred to visit larger floral displays because, in that situation, the number of flowers probed per plant was smaller, re-visitation of flowers was avoided and competition between bees was reduced. This was verified in particular when plant density was high. According to these authors, some discrepancy between prediction and field data seemed to be due to the assumption that bees possess complete information on resource distribution, which is not the case. Moreover, in this field experiment competition between insects occurred: other pollinators or wasps caused 12 % of the bumblebee departures. In the field, interference between different insects and their effects on pollinators' spatial distribution are in fact difficult to evaluate. Kunin et Iwasa (1996) proposed a model simulating the complexity of pollinator distribution foraging in arrays of two floral species varying in flower density: the relative numbers of specialist and generalist pollinator species in each situation was discussed in relation to pollination success of rare flowers and

the IFD of pollinators. Giurfa (1996), studying the dynamics of landing rates and visiting times in relation to nectar flow rates of artificial flowers, showed that honeybees foraged quicker when reward level was higher. This regulation of behaviour could also explain IFD in the field: the larger the resources, the more abundant foraging insects are.

Mechanisms optimizing individual foraging efficiency

This section reviews studies on individual foraging behaviour that can be analysed partially in the frame of OFT and that include allusions to this theory to interpret the results. Obviously, choice of available flowers assesses energy gains, whereas handling, searching and long distance flights put a strain on the energy budgets of foragers. Therefore, we reviewed the studies on bumblebees and honeybees that illustrate best these topics.

Optimization of choice of available flowers. Recognition of nectar-rich flowers by bumblebees and honeybees through remote perception has been observed in the field (Marden 1984, Corbet *et al.* 1984). The use of either deterrent or attractive scent markings by foragers to distinguish recently visited or nectar-rich flowers has been investigated repeatedly over the years (Núñez 1977, Free et Williams 1983, Corbet *et al.* 1984, Goulson *et al.* 1998). The unidirectionality of floral colour changes was also supposed to be a cue for foragers to detect modifications in reward status (Lunau 1996, Weiss et Lamont 1997). All these activities help avoid waste of time and, even if some may be presumed to have innate components (responses to scent marking signals; innate colour preference: Banschbach 1994), many experiments have shown that bumblebees and honeybees have important learning abilities. Thus, they change their spontaneous colour preference with experience (Real *et al.* 1982, Giurfa et Núñez 1989), they generalize their knowledge of flower guides to identify rewarding flowers (Dukas et Waser 1994) and they,

albeit imperfectly, memorize rich flower patches over several days (Keasar *et al.* 1996a). Spatial arrangement of flowers plays a role in improving bees' ability to recognize beneficial patches (Keasar *et al.* 1996b). Many investigations concerned *sensu stricto* perception of odours, colours, and shapes, especially in honeybees. They cannot all be cited here, but a review of this literature would help greatly to give an idea of the capacity of visitors to discriminate between flowers. Once a forager has identified a rewarding flower, it often visits similar flower types. This striking behaviour, supposed to improve foraging efficiency, has been described and defined by several authors. Free (1963, 1993) differentiated constancy during a single foraging trip from constancy during consecutive trips and pointed out that generally only pollen constancy was measured by examining pollen loads. Waddington (1983), aiming to analyse causalities of constant foraging, proposed the term 'floral visitation sequence' (FVS). He considered this term appropriate because it described, quantitatively and qualitatively, the sequential visits of a forager (by determining transition probabilities in a Markov chain) and considered both pollen and nectar constancy. He confronted the validity of this approach with two predictive models (Oster et Heinrich 1976, Waddington et Holden 1979) in the frame of OFT. He concluded that the sequence of floral visits in any floral area was the result of interactions between a set of foraging rules and the environmental inputs from the patch (diversity of available plant species, differences in floral morphology, plant density, expected caloric reward). Because very high levels of FVS, especially in honeybees, were reported first a long time ago (Bennett 1883, Batemann 1951, Free 1963), the anterior term "flower constancy" was maintained by investigators writing after Waddington (Waser 1986). Changes in constancy under varying conditions, concerning, for instance, the spatial distribution of flower types, were observed (Marden et Waddington 1981, Wells et Wells 1986) and supported the optimal foraging model. Similar observations were made on

bumblebees, although they generally forage less constantly. Oster et Heinrich (1976) developed a model indicating that "majoring" (*i.e.*, specializing on one plant species) and "minoring" (*i.e.*, visiting other species occasionally) are two strategies adapted respectively to constant and to changing reward structures. Experiments investigated why constancy exists. Some authors supposed that it was a consequence of a limited capacity to memorize handling skills (Waser 1986), and attributed constancy to perceptual and sensori-motor conditioning to floral cues such as odour, colour or morphology (Wilson et Stine 1996, Chittka et Thomson 1997). Instead, Chittka (1998) demonstrated that sensori-motor information was seldom lost from long-term memory after reversal training. Other authors advocated that switching between flower types did not involve significantly longer handling times (Lavery 1994, Gegear et Lavery 1995) and concluded that this cannot explain flower constancy. Nevertheless, none of these studies, focused on learning, were actually supported by energy calculations of handling.

Reduction of flights. Another way to economize energy is to reduce flights between and within plants during foraging bouts. Honeybees and bumblebees are known to confine their foraging to small profitable areas (review in Free 1993). Movement patterns are not easy to quantify and different methods have been proposed for studies in the field (Krell et Dietz 1986) and in the laboratory (Waddington 1979). Except in some cases (Zimmerman 1979), pollinators do not forage randomly. General tendencies to visit the nearest flower (Levin et Kerster 1969, Marden et Waddington 1981), to travel straight ahead (Waddington 1980, Plowright et Cantin-Plante 1997) and to hold flight paths (Thomson 1996), were observed. Flights between plants can be modified by spatial heterogeneity (Plowright et Galen 1985). For instance, bumblebees show striking site constancy over several days in patchy habitats (Osborne et Williams 2001). According to the departure rules, flights can be affected by plant density and by reward (Schmid-Hempel 1984, Schmid-

Hempel et Schmid-Hempel 1986, Ginsberg 1986). Within a plant, these rules have been verified approximately by bumblebee movements when inflorescences provide a reward gradient from the top whorl to the bottom (Pyke 1978, Harder 1990, Kadmon et Shmida 1992). Nevertheless, the difference between lengths of movements inside a foraging area (between and within a plant) and flight (foraging) distances from the nest must be considered (Free 1993, Saville *et al.* 1997). Reduction of flight distance from nest to foraging patches and memorization of the best flight paths and of the location of resources with the least random distance, are other ways to decrease costs. Studies on long distance navigation are numerous, especially in honeybees, and they investigate how bees use landmarks (Gould 1986, Chittka *et al.* 1995, Menzel *et al.* 1996), how they memorize spatial information (Wehner et Menzel 1990, Collett et Baron 1995) and how they estimate distance flown (Esch et Burns 1996). Basically and intuitively, foraging flights are presumed to be adapted to avoid superfluous energy expenditure, but it is very difficult to actually test this hypothesis. Honeybees fly long distances to find resources, whereas bumblebee flight distances are shorter, but not negligible (Osborne *et al.* 1999). Spatial orientation and search for food could also be investigated in terms of optimal path structure (Cody 1974, Bovet et Benhamou 1991). Optimal sinuosity of search paths could be questioned in the light of results from the harmonic radar (Capaldi *et al.* 2000), which allowed measurements of flights over long distances. During orientation flights, foraging bees do not appear to prospect their environment randomly, but adopt straight paths from the hive. This raises the question of how pollinators estimate their flight expenditure and how they regulate their foraging trips. von Frisch (1967) earlier energy hypothesis concerning distance flight estimation has not been confirmed for honeybees. In fact, honeybees estimate distance by measuring the amount of optic flow determined by the density and distance of objects in the landscape (Esch et Burns 1996, Esch *et al.* 2001).

One study answered partly the question of flight expenditure perception in bumblebees: the mode of locomotion (walk or fly) influenced time spent at a nectar feeder, *i.e.* they remained longer at the feeder after flying (Plowright *et al.* 1995).

Mechanisms optimizing collective foraging efficiency

Pollen and nectar provisioning by bees cannot be reduced to individual detection and exploitation of high profitability patches and to the succession of flights between hive and flowers in these patches. The first reason is that foragers do not collect nectar or pollen for their own consumption. This justifies hypothesizing that their collecting behaviour is modulated by the colony's needs (pollen for larvae rearing, nectar for worker maintenance). This raises the problem of a criterion for foraging decisions: optimality should be calculated in relation to colony state (Wolf et Schmid-Hempel 1990). Ydenberg et Schmid-Hempel (1994) have stressed the difficulties related to considering risk sensitivity at the colony level. A colony with a considerable amount of nectar would not behave in the same way as a colony with a depleted stock or with a great quantity of larvae to rear. Literature provides only one demonstration relating colony reserves and bumblebees' risk sensitivity to nectar (Cartar et Dill 1990). Another important feature is that, in a colony, some individuals are pollen foragers, others are nectar foragers and others are both. These two resources are involved in fitness, but pollen can be considered as a limiting factor for reproduction. Therefore, both foraging types and their components must be studied to understand optimization of foraging in social bees. Some recent studies pointed out differences in collecting behaviour for carbohydrates and for proteinaceous foods. For instance, presence of brood enhances collective foraging for proteinaceous food by ants, whereas individual foraging patterns of recruiting ants differ greatly according to food type (Portha *et al.* 2002). As honeybees generally ex-

hibit distinct nectar and pollen collections, an increased amount of empty combs induces a higher proportion of nectar foragers and a lower proportion of pollen foragers (Rinderer et Hagstad 1984). Another study showed that a colony needing pollen increased its proportion of pollen foragers without increasing individual activity (Pernal et Currie 2001). Moreover, latent inhibition in laboratory learning tests differed between pollen and nectar honeybee foragers: nectar foragers performed poorly. This behavioural difference could have genetic components, especially a link with sensitivity to sucrose variations (Chandra *et al.* 2000, Ferguson *et al.* 2001) and consequently, specific risk sensitivity to nectar. Verhaeghe *et al.* (1999) showed that the decision by bumblebees to continue or to stop collecting pollen seemed to be stochastic, whereas nectar collecting was affected by the individual success of the bee. This suggested a learning process in nectar foraging that is not expressed in pollen foraging. The second reason for considering collective patterns of foraging is related to the organization of tasks and, especially, of the food supply, at the colony level. One of the major difficulties in the study of insect societies is to understand how a colony organizes, co-ordinates and regulates its collective activities. Task partitioning among foragers is of particular interest and has been studied for a long time (Seeley 1983). This allows specialist workers, such as foragers, receivers or recruiters, to perform co-operative tasks more efficiently than if tasks were carried out sequentially by non-specialist workers. Long-term regulation of task partitioning relies on genetic and endocrine bases (Robinson et Huang 1998, Pankiw et Page 2001) and on two important behavioural mechanisms: age polyethism in honeybees (Sakagami 1953) and alloethism in bumblebees (Goulson *et al.* 2002). On the other hand, short-term regulation of task partitioning occurs dynamically in relation to environmental constraints or social interactions and it is performed by numerous and diverse individual workers that use local information and have complete knowledge neither of

the environment, nor of the requirements of the colony. Discharging of laden foragers by receivers was studied in particular to understand regulation of colony supplies. Seeley et Tovey (1994) modelled a search process that fitted empirical data, *i.e.* the time spend by laden foragers returning to the hive before being discharged by a receiver (queuing delay) informed foragers about their colony's nectar collecting rate and nectar processing capacity. Thus, estimation of optimality during collective foraging must take forager-receiver ratio into account. Deviations of this ratio lead to sub-optimal collective foraging. Moreover, queuing delay could be used as information about the level of foraging activity by successful returning foragers (Anderson et Ratnieks 1999, Ratnieks et Anderson 1999, Hart et Ratnieks 2001). Other behavioural mechanisms implied in regulation of food collection were explored by Farina (1996). He demonstrated that the outside nectar flow rate was represented quantitatively inside the hive by trophallactic interactions (measured by the frequency of giving and begging contacts between foragers). The activity of receivers increased proportionally to that of foragers (De Marco et Farina 2001). In addition to trophallaxy, communication between recruiters and potential foragers has been described abundantly and the dance language of honeybees is well known since von Frisch (1967) famous paper. A honeybee that has discovered a food source can indicate the direction and the distance of the feeding place to its nestmates using the recruitment dance. Since 1967, the role of the dance language in recruitment and orientation of honeybees, and in communication inside the hive has been intensively studied and discussed (Oldroyd *et al.* 1991, Kirchner 1993, Vadas 1994). Beyond all controversy, it is known that the location of a resource is not the only parameter transmitted by dance language. Several authors reported that dances could be influenced by the profitability of a source (Waller et Bachman 1981, Waddington 1982, Seeley 1986, Seeley *et al.* 2000, De Marco et Farina 2001). Moreover the odour of a food source carried by successful

foragers by their waxy thoracic hairs could enhance finding food sites. Foragers that had previously been successful after visiting a site with a given odour could then leave the hive and refer to an olfactory template while prospecting (Wenner et Wells 1990, Wenner *et al.* 1991). Recently, a primitive recruitment was discovered in bumblebees (*B. terrestris*) (Dornhaus et Chittka 1999) based on an excitatory system: recruiters run across the nest and bring home the odour of the food, and doing so, they incite their nestmates to forage, but recruits are not informed about the location of the food source, as by honeybee dances. In large colonies, such as honeybee colonies, recruitment appears efficient as it prevents foragers from wasting time searching for food sites. Thus, dance language appears to be a way to economize energy. However, Anderson (2001) pointed out that information transfer could be costly for the recruiter, who sacrifices its individual efficiency for the benefit of the collective efficiency. For example, foragers have to invest time and energy in recruiting, thereby lowering individual collect of nectar but enhancing the number of nectar foragers and finally increasing the amount of nectar collected. Anderson (1998) and Anderson et Ratnieks (1999) predicted, from theoretical models, that collective foraging behaviour was regulated by two feedbacks, positively by waggle dances and negatively by trembled dances. This regulation could lead to a near-optimal allocation of workers among patches of flowers in a fluctuating environment. Finally, optimality could emerge from the non-linear interactions among the agents of the system. Collective choice of the best food source was shown theoretically to emerge from the simple rule of the positive feedback mechanism of recruitment (Camazine et Sneyd 1991, de Vries et Biesmeijer 2002). A sub-optimal forager-receiver ratio could be perceived by a single worker through local information. Thus, a worker could either avoid recruiting inactive workers for the food source by waggle dancing or inhibit the other dancers and activate recruitment of receivers by tremble dancing (Seeley et

Towne 1992, Seeley *et al.* 1996, 1998). Another feedback loop in collective foraging activity is communication among honeybee and bumblebee workers by several vibratory signals. A shaking signal by a honeybee stimulates the foraging activity of other workers (Seeley *et al.* 1998), and this signal is correlated with food depletion (Nieh 1998). Bumblebees emit a vibratory signal ("leaving" sounds), which is related to the sucrose concentration of the feeder. The frequency of this signal spread over the nest, depends both on the number of successful foragers and on the quality of their foraging (Oeynhausen et Kirchner 2001). All these recent reports falsify the earlier hypotheses on colony integration (Lindauer 1948, Rinderer 1983) and of an information centre strategy. Assumption of global knowledge at the colony level now appears unnecessary to explain adjustment of individual behaviour to collective requirements.

Conclusion and prospects

The present review covers 188 references related to Optimal Foraging Theory, ranging from 1963 until 2003 (older references are cited only when they revealed biological facts of interest). This proves that the theory and its extensions have been both influential and beneficial for the study of insect pollination. This is not surprising, as the paradigm has proved its efficiency in several research fields related to animal behaviour. Current research on insect foraging behaviour concerns two groups of Hymenoptera: parasitic and social, namely honeybees and bumblebees, hymenopterans. Despite the fact that these pollinators present a high economical interest for crop production, most of the literature cited addresses fundamental problems. Knowledge of the foraging behaviour of these insects should have provided some elements that could be applied to management of crop pollination. Surprisingly, this practical benefit appears rather poor compared to the investment represented by this research. These consequences should probably take an increasingly

important place in the future. On the other hand, this raises the question of what new lights studies of social bees have brought to the foraging theory. These studies appear to have contributed positively from several points of view. First, studies confirmed both individual foraging adjustment to MVT and population adjustment to Ideal Free Distribution. Second, concepts, such as risk sensitivity or patch leaving rules, have been investigated in detail and discussed. Third, the foraging behaviour of these insects proved to obey similar rules to those followed by animals with larger brains such as birds and mammals credited with greater cognitive capacities. This suggests that optimal foraging is regulated efficiently by simple rules. One of the greatest relevance of social bees in optimal foraging studies is their eusociality. This specificity has only recently and slowly been taken into account. Most of the earlier studies considered bees and bumblebees as separate individuals foraging for themselves. Moreover, their co-operative foraging behaviour has not yet been studied in the frame of the social foraging theory, a game theory approach, developed in birds and mammals (Giraldeau et Caraco 2000). This may be because this approach is not easily transposable to social insects whose sociality is accompanied by strong genetic relationships and high inclusive fitness among nestmates. Two other approaches can be proposed a priori for overcoming these difficulties: the first approach should consider foraging optimality as the result of interactions among workers in a hive and, the second approach should consider the costs and benefits at the colony level, emphasizing eventually conflicts between queen and workers for fitness. Only the first of these two options has been fully developed through the concept of auto-organization that first proved its relevance in social ants. A rich field of association between optimizing theories and auto-organization has been born (Camazine *et al.* 2001) and should increase in importance in the near future. The favourite model for these studies is the honeybee (because of its dancing behaviour), with gradual extensions to the

bumblebee. Combined studies on honeybees and bumblebees should present a strong comparative interest in this field. The almost complete lack of the second approach is striking compared to the importance of the trophic determination of casts and the haplo-diploid model of social bees. Several authors have discussed the control of regulation of the allocation of resources and conflicts between queen and workers and it is known that pollen and nectar are affected to different needs in colony development. That is why it is necessary to take into account both pollen and nectar foraging in relation to the "interest" of the whole colony. This type of sociobiological approach should grow rapidly.

References

- Anderson C. 1998. Simulation of the feedbacks and regulation of recruitment dancing in honeybees. *Adv Compl Syst* 1:267–282.
- Anderson C. 2001. The adaptive value of inactive foragers and the scout-recruit system in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Behav Ecol* 12:111–119.
- Anderson C, Ratnieks FLW. 1999. Worker allocation in insect societies: coordination of nectar foragers and nectar receivers in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 46:73–81.
- Balderrama NM, Almeida LO, Núñez JA. 1992. Metabolic rate during foraging in the honeybee. *J Comp Physiol B* 162:440–447.
- Banschbach V. 1994. Color association influences honeybee choice between sucrose concentrations. *J Comp Physiol A* 175:107–114.
- Banschbach V, Waddington KD. 1994. Risk sensitive foraging in honey bees: no consensus among individuals and no effect of colony honey stores. *Anim Behav* 47:933–941.
- Batemann AJ. 1951. The taxonomic discrimination of bees. *Heredity* 5:271–278.
- Bednekoff PA. 1996. Risk sensitive foraging, fitness and life history: where does reproduction fit into the big picture. *Am Zool* 36:471–483.
- Bennett AW. 1883. On the constancy of insects in their visits to flowers. *Linn J Zool* 17:175–185.
- Bélisle C, Cresswell J. 1997. The effects of a limited memory capacity on foraging behavior. *Theor Pop Biol* 52:78–90.
- Bovet P, Benhamou S. 1991. Optimal sinuosity in central place foraging movements. *Anim Behav* 42:54–62.
- Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E. 2001. *Self-Organization in biological systems*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Camazine S, Sneyd J. 1991. A model of collective nectar selection by honey bees: self organization through simple rules. *J Theor Biol* 149:547–571.
- Capaldi EA, Smith AD, Osborne JL, Fahrbach SE, Farris SM, Reynolds DR, Edwards AS, Martin A, Robinson GE, Poppy GM, Riley JR. 2000. Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature* 403:537–540.
- Caraco T. 1981. Energy budgets, Risk and Foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav Ecol Sociobiol* 8:213–217.
- Cartar RV. 1991. A test of risk-sensitive foraging in wild bumble bees. *Ecology* 72:888–895.
- Cartar RV. 1992. Adjustment of foraging effort and task switching in energy-manipulated wild bumblebee colonies. *Anim Behav* 44:75–87.

- Cartar RV, Dill LM. 1990. Why are bumble bees risk sensitive foragers? *Behav Ecol Sociobiol* 26:121–127.
- Cezilly F, Benhamou S. 1996. Les stratégies optimales d’approvisionnement. *Rev Ecol (Terre Vie)* 51:43–86.
- Chandra SBS, Hosler JS, Smith B. 2000. Heritable variation for latent inhibition and its correlation to reversal learning in the honey bee (*Apis mellifera*). *J Comp Psychol* 114:86–97.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Pop Biol* 9:129–136.
- Charnov ER. 1973. *Optimal foraging: some theoretical explorations*. Phd thesis, Univ. of Washington, Washington.
- Chittka L. 1998. Sensori motor learning in bumblebees: long-term retention and reversal training. *J Exp Biol* 201:515–524.
- Chittka L, Geiger K, Kunze J. 1995. The influence of landmarks on distance estimation of honey bees. *Anim Behav* 50:23–31.
- Chittka L, Thomson JD. 1997. Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. *Behav Ecol Sociobiol* 41:385–398.
- Cody M. 1974. Optimization in ecology. *Science* 183:1156–1164.
- Collett TS, Baron J. 1995. Learnt sensori-motor mappings in honeybees: interpolation and its possible relevance to navigation. *J Comp Physiol A* 177:287–298.
- Corbet SA, Kerslake CJ, Brown C, Morland NE. 1984. Can bees select nectar-rich flowers in a patch? *J Apic Res* 23:234–242.
- Couvillon PA, Bitterman ME. 1991. How honeybees make choices. Dans *The Behaviour and Physiology of Bees* (Goodman JL, Fischer RC, réds.), CAB International, Wallingford, UK, p. 116–130.
- Cowie RJ. 1977. Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature* 268:137–139.
- Cresswell JE, Osborne JL, Goulson D. 2000. An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecol Entomol* 25:249–255.
- De Marco R, Farina W. 2001. Changes in food source profitability affect the trophalactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav Ecol Sociobiol* 50:441–449.
- Demas GE, Brown MF. 1995. Honeybees are predisposed to win-shift but can learn win-stay. *Anim Behav* 50:1041–1045.
- Dornhaus A, Chittka L. 1999. Evolutionary origins of bee dances. *Nature* 401:38.
- Dreisig H. 1995. Ideal free distributions of nectar foraging bumble bees. *Oikos* 72:161–172.
- Dukas R, Real LA. 1993. Effects of nectar variance on learning by bumblebees. *Anim Behav* 45:37–41.

- Dukas R, Waser NM. 1994. Categorization of food types enhances foraging performance of bumble bees. *Anim Behav* 48:1001–1006.
- Ellington CP, Machin KE, Casey TM. 1990. Oxygen consumption of bumblebees in forward flight. *Nature* 347:471–473.
- Emlen JM. 1966. The role of time and energy budget in food preference. *Am Nat* 100:611–617.
- Emlen JM. 1968. Optimal choice in animals. *Am Nat* 102:385–389.
- Esch HE, Burns JE. 1996. Distance estimation by foraging honeybees. *J Exp Biol* 199:155–162.
- Esch HE, Zhang S, Srinivasan MV, Tautz J. 2001. Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature* 411:581–583.
- Farina WM. 1996. Food-exchange by foragers in the hive - a means of communication among honey bees. *Behav Ecol Sociobiol* 38:59–64.
- Ferguson HJ, Cobey S, Smith BH. 2001. Sensitivity to a change in reward is heritable in the honeybee, *Apis mellifera*. *Anim Behav* 61:527–534.
- Fülöp A, Menzel R. 2000. Risk indifferent foraging behaviour in honeybees. *Anim Behav* 60:657–666.
- Free JB. 1963. The flower constancy of honeybees. *J Anim Ecol* 32:119–131.
- Free JB. 1993. *Insect pollination of crops*. Academic press, London.
- Free JB, Williams IH. 1983. Scent-marking of flowers by honeybees. *J Apic Res* 22:86–90.
- Fretwell SD, Lucas HL. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta biotheor* 19:16–36.
- von Frisch K. 1967. *The dance language and orientation of bees*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gegear RJ, Laverty TM. 1995. Effect of flower complexity on relearning flower handling skills in bumble bees. *Can J Zool* 73:2052–2058.
- Ginsberg H. 1986. Honey bee orientation behaviour and the influence of flower distribution on foraging movements. *Ecol Entomol* 11:173–179.
- Giraldeau LA, Caraco T. 2000. *Social foraging theory*. Princeton Univ. Press., Princeton, NJ.
- Giurfa M. 1996. Movement patterns of honeybee foragers: motivation and decision rules dependent on the rate of reward. *Behaviour* 133:579–596.
- Giurfa M, Núñez J. 1989. Colour preferences of flower-naive honeybees. *J Comp Physiol A* 177:247–259.
- Gould JL. 1986. The local map of honey bees: do insects have cognitive maps? *Science* 232:861–863.

- Gould JP. 1974. Risk, stochastic preference, and the value of information. *J Econ Theory* 8:64–84.
- Goulson D, Hawson SA, Stout JC. 1998. Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebees species. *Anim Behav* 55:199–206.
- Goulson D, Peat J, Stout JC, Tucker JC, Darvill B, Derwent LC, Hughes WOH. 2002. Can alloethism in worker of the bumblebee, *Bombus terrestris*, be explained in terms of foraging efficiency? *Anim Behav* 64:123–130.
- Greggers U, Menzel R. 1993. Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behav Ecol Sociobiol* 32:17–29.
- Harder LD. 1986. Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. *Oecologia* 69:309–315.
- Harder LD. 1990. Behavioral responses by bumble bees to variation in pollen availability. *Oecologia* 85:41–47.
- Harder LD, Real LA. 1987. Why are bumble bees risk averse. *Ecology* 68:1104–1108.
- Hart AG, Ratnieks FLW. 2001. Why do honey-bee (*Apis mellifera*) foragers transfer nectar to several receivers? Information improvement through multiple sampling in biological system. *Behav Ecol Sociobiol* 49:244–250.
- Heinrich B. 1975. Thermoregulation in bumblebees. II. Energetics of warm-up and flight. *J Comp Physiol* 96:155–166.
- Heinrich B. 1976. the foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol Monogr* 46:105–128.
- Heinrich B. 1979. Ressource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia* 40:235–245.
- Hodges C. 1985a. Bumble bee foraging: energetic consequences of using a threshold departure rule. *Ecology* 66:188–197.
- Hodges C. 1985b. Bumble bee foraging: the threshold departure rule. *Ecology* 66:179–187.
- Hodges CM, Wolf LL. 1981. Optimal foraging in Bumblebees: why is nectar left behind in flowers? *Behav Ecol Sociobiol* 9:41–44.
- Houston AI, McNamara JM. 1984. Imperfectly optimal animals: a correction. *Behav Ecol Sociobiol* 15:61–64.
- Houston AI, McNamara JM. 1985. The variability of behaviour and constrained optimization. *J Theor Biol* 112:265–273.
- Houston AI, McNamara JM. 1988. A framework for the functional analysis of behaviour. *Behav Brain Sci* 11:117–163.
- Kacelnick A, Houston AI, Schmid-Hempel P. 1986. Central-place foraging in honey bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behav Ecol Sociobiol* 19:19–24.

- Kacelnik A, Bateson M. 1996. Risky theories the effects of variance on foraging decisions. *Am Zool* 36:402–434.
- Kacelnik A, Houston AI, R KJ. 1981. Optimal foraging and territorial defence in the great tit (*Parus major*). *Anim Behav* 32:609–614.
- Kadmon R, Shmida A. 1992. Departure rules used by bees foraging for nectar field test. *Evol Ecol* 6:142–151.
- Keasar T, Motro U, Shur Y, Shmida A. 1996a. Overnight memory retention of foraging skills by bumble bees is imperfect. *Anim Behav* 52:95–104.
- Keasar T, Shmida A, Motro U. 1996b. Innate movement rules in foraging bees: flight distances are affected by recent rewards and are correlated with choice of flower type. *Behav Ecol Sociobiol* 39:381–388.
- Kirchner WH. 1993. Acoustical communication in honeybees. *Apidologie* 24:297–307.
- Krell R, Dietz A. 1986. Foraging behaviour of *Apis mellifera* ligustica on gallberry (*Ilex glabra*). *Proc XXXth Int Congress Apic* Nagoya: p. 109–113.
- Kunin W, Iwasa Y. 1996. Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays: density effects and flower constancy. *Theor Pop Biol* 49:232–263.
- Laverty TM. 1994. Cost to foraging bumble bees of switching plant species. *Can Zool* 72:43–47.
- Levin DA, Kerster HW. 1969. The dependance of bee mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution* 23:560–571.
- Lindauer M. 1948. Über die einwirkung von Duft- und Geschmackstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. *Z Vgl Physiol* 31:348–412.
- Lunau K. 1996. Unidirectionality of floral colour changes. *Pl Syst Evol* 200:125–140.
- Marden JH. 1984. Remote perception of floral nectar by bumblebees. *Oecologia* 64:232–240.
- Marden JH, Waddington KD. 1981. Floral choice in honeybees in relation to the relative distances to flowers. *Physiol Entomol* 6:431–435.
- McArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am Nat* 100:603–609.
- McNair JN. 1982. Optimal giving up time and the marginal value theorem. *AmNat* 119:511–529.
- McNamara JM, Houston AI. 1980. The application of statistical decision to animal behaviour. *J Theor Biol* 85:673–680.
- McNamara JM, Houston AI. 1985. A simple model of information in the exploitation of a patchily distributed food. *Anim Behav* 33:553–560.
- McNamara JM, Houston AI. 1992. Risk sensitive foraging: a review of the theory. *Bull Math Biol* 54:355–378.

- Menzel R, Geiger K, Chittka L, Joerges J, Kunze J, Müller U. 1996. The knowledge base of bee navigation. *J Exp Biol* 199:141–146.
- Moffatt L, Núñez JA. 1997. Oxygen consumption in the foraging honeybee depends on the reward rate at the food source. *J Comp Physiol B* 167:36–42.
- Nieh JC. 1998. The honey bee shaking signal: function and design of the modulatory communication signal. *Behav Ecol Sociobiol* 42:23–36.
- Núñez JA. 1977. Nectar flow by melliferous flora and gathering flow by *Apis mellifera ligustica*. *J Insect Physiol* 23:265–275.
- Núñez JA. 1982. Honeybee foraging strategies at the food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *J Apic Res* 21:139–150.
- Oeynhausen A, Kirchner WH. 2001. Vibrational signals of foraging bumblebees (*Bombus terrestris*) in the nest. *Proc of International Union for the Study of Social Insects* Berlin: p. 31.
- Ohashi K, Yahara T. 2002. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Func Ecol* 16:492–503.
- Oldroyd BP, Rinderer TE, Buco SM. 1991. Honey bees dance with their supe-sisters. *Anim Behav* 42:121–129.
- Osborne JL, Clark SJ, Morris RJ, Williams IH, Riley JR, Smith AD, Reynolds DR. 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy using harmonic radar. *J Appl Ecol* 36:519–533.
- Osborne JL, Williams IH. 2001. Site constancy of bumble bees in an experimentally patchy habitat. *Agricult Ecosystems Environ* 83:129–141.
- Oster GF, Heinrich B. 1976. Why do bumbles bees major? A mathematical model. *Ecol Monogr* 46:129–133.
- Pankiw T, Page RE. 2001. Genotype and colony environment affect honeybee (*Apis mellifera* L.) development and foraging behavior. *Behav Ecol Sociobiol* 51:87–94.
- Perez SM, Waddington KD. 1996). Carpenter bee (*Xylocopa micans*) risk indifference and a review of nectarivore risk sensitivity studies. *Am Zool* 36:435–446.
- Pernal SF, Currie RW. 2001. The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav Ecol Sociobiol* 51 (1):53–68.
- Pierce GJ, Ollason JG. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49:111–118.
- Pleasants JM. 1981. Bumblebees response to variation in nectar availability. *Ecology* 62:1648–1661.
- Pleasants JM. 1989. Optimal foraging by nectarivores: a test of the marginal value theorem. *Am Nat* 134:51–71.
- Plowright C, Cantin-Plante N. 1997. Le choix de la direction des trajets entre fleurs des bourdons (*Bombus*) butineurs. *Can Entomol* 129:915–925.

- Plowright CMS, Plowright RC, Reid SL. 1995. "Home or away?" The effect of mode of locomotion on consumption of sugar by bumble bees (Hymenoptera: Apidae). *Can J Zool* 73:801–804.
- Plowright RC, Galen C. 1985. Landmarks or obstacles: the spatial heterogeneity on bumble bee foraging behavior. *Oikos* 44:459–464.
- Portha S, Deneubourg JL, Detrain C. 2002. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behav Ecol* 13:776–781.
- Possingham HP. 1989. The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *Am Nat* 133:42–60.
- Possingham HP, Houston AI, McNamara JM. 1990. Risk averse foraging in bees: a comment on the model of Harder and Real. *Ecology* 71:1622–1624.
- Pyke GH. 1978. Optimal foraging in bumble bees and coevolution with their plants. *Oecologia* 36:281–293.
- Pyke GH. 1980. Optimal foraging in bumble bees: calculations of the net rates of energy intake and optimal patch choice. *Theor Pop Biol* 17:232–246.
- Ratnieks FLW, Anderson C. 1999. Task partitioning in insect societies. II. Use of queueing delay information in recruitment. *Am Nat* 154:536–548.
- Real L, Ellner S, Harder LD. 1990. Short term energy maximization and risk aversion in bumble bees: a reply to Possingham et al. *Ecology* 71:1625–1628.
- Real L, Ott J, Silverfine E. 1982. On the trade off between the mean and the variance in foraging: effect of spatial distribution and color preference. *Ecology* 63:1617–1623.
- Rescorla RA, Wagner AR. 1972. A theory of classical conditioning: variations in the effectiveness of reinforcement and non reinforcement. Dans *Classical conditioning: Current research and theory* (Black AH, Prokasy WF, réds.), Appleton-Century-Crofts, New-York, p. 64–99.
- Rinderer TE. 1983. Regulation of honey bee hoarding efficiency. *Apidologie* 14:87–92.
- Rinderer TE, Hagstad WA. 1984. The effect of empty comb on the proportion of foraging honeybees collecting nectar. *J Apic Res* 23:80–81.
- Robinson GE, Huang ZY. 1998. Colony integration in honey bees: genetic, endocrine and social control of division of labor. *Apidologie* 29:159–170.
- Sakagami SF. 1953. Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L. *Jap J Zool* 11:117–185.
- Saville NM, Dramstad WE, Fry GLA, Corbet SA. 1997. Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. *Agric Ecosyst Env* 61:145–154.
- Schmid-Hempel P. 1984. The importance of handling time for the flight directionality in bees. *Behav Ecol Sociobiol* 15:303–309.

- Schmid-Hempel P, Schmid-Hempel R. 1986. Nectar-collecting bees use distance sensitive movement rules. *Anim Behav* 34:605–607.
- Schoener TW. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu Rev Ecol Syst* 2:369–404.
- Seeley TD. 1983. Division of labor between scouts and recruits in honeybee foraging. *Behav Ecol Sociobiol* 12:253–259.
- Seeley TD. 1985. *Honeybee ecology, a study of adaptation in social life*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Seeley TD. 1986. Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behav Ecol Sociobiol* 19:343–354.
- Seeley TD, Kühnholz S, Weidenmüller A. 1996. The honey bee's tremble dance stimulates additional bees to function as a nectar receivers. *Behav Ecol Sociobiol* 39:419–427.
- Seeley TD, Kuhnholz S, Weidmuller A. 1998. The honey bee's tremble dance stimulates additional bees to function as nectar receivers. *Behav Ecol Sociobiol* 39:419–427.
- Seeley TD, Mikheyev A, Pagano G. 2000. Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *J Comp Physiol A* 186 (9):813–819.
- Seeley TD, Tovey CA. 1994. Why search time to find a food-storer bee accurately indicates the relative rates of nectar collecting and nectar processing in the honey bee colonies. *Anim Behav* 47:311–316.
- Seeley TD, Towne WF. 1992. Tactics of dance choice in honey bees: do foragers compare dances? *Behav Ecol Sociobiol* 30:59–69.
- Shafir S, Wiegmann DD, Smith BH, Real LA. 1999. Risk-sensitive foraging: choice behaviour of honeybees in response to variability in volume of reward. *Anim Behav* 57:1055–1061.
- Shapiro MS. 2000. Quantitative analysis of risk sensitivity in honeybees (*Apis mellifera*) with variability in concentration and amount of reward. *J Exp Psychol Anim Behav Process* 26:196–205.
- Shapiro MS, Couvillon PA, Bitterman ME. 2001. Quantitative tests of an associative theory of risk-sensitivity in honeybees. *J Exp Biol* 204:565–573.
- Sibly RM. 1983. Optimal group size is unstable. *Anim Behav* 31:947–948.
- Stephens DW. 1987. On economically tracking a variable environment. *Theor Pop Biol* 32:15–25.
- Stephens DW. 1993. Learning and behavioral ecology: incomplete information and environmental predictability. Dans *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives* (Papaj, R D, Lewis CR, réds.), Chapman and Hall, New-York, p. 195–218.
- Stephens DW, Charnov EL. 1982. Optimal Foraging: Some Simple Stochastic Models. *Behav Ecol Sociobiol* 10:251–263.

- Stephens DW, Krebs JR. 1986. *Foraging theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Thomson JD. 1996. Trapline foraging by bumblebees. I Persistence of flight-path geometry. *Behav Ecol* 7:158–164.
- Vadas RL. 1994. The anatomy of an ecological controversy: honey-bee searching behaviour. *Oikos* 69:158–166.
- Verhaeghe JC, Simon X, Doye NR, Bogatyrev NR, P R. 1999. The control of nectar and pollen foraging. *Proc Specialists' meeting on Insect pollination in greenhouses* Soesterberg: p. 28.
- Visser PK, Seeley T. 1982. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* 63:1790–1801.
- de Vries H, Biesmeijer JC. 2002. Self-organization in collective honeybee foraging: emergence of symmetry breaking, cross inhibition and equal harvest-rate distribution. *Behav Ecol Sociobiol* 51:557–569.
- Waddington KD. 1979. Quantification of the movement patterns of bees: A novel method. *Am Midland Nat* 101:278–285.
- Waddington KD. 1980. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. *Oecologia* 44:199–204.
- Waddington KD. 1982. Information used in foraging, in: *Biology of social insects*. Dans *9th Congress of International Union of the study of social insects* (Breed MD EH Michener CD, réd.), West view press, Boulder, CO, p. 24–27.
- Waddington KD. 1983. Floral-visitation-sequences by bees: models and experiments. Dans *Handbook of experimental pollination biology* (Jones E LR, réd.), Van Nostrand - Reinhold, New York, p. 461–473.
- Waddington KD. 1995. Bumbles bees do not respond to variance in nectar concentration. *Ethology* 101:33–38.
- Waddington KD, Allen T, Heinrich B. 1981. Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent vs continuous rewards. *Anim Behav* 29:779–784.
- Waddington KD, Gottlieb N. 1990. Actual vs perceived profitability: A study of floral choice of honey bees. *J Ins Behav* 3:429–441.
- Waddington KD, Holden LR. 1979. Optimal foraging: on flower selection by bees. *Am Nat* 114:179–196.
- Waller GD, Bachman WW. 1981. Use of honey-sac load and dance characteristics of worker honeybees to determine their sugar preferences. *J Apic Res* 20:23–27.
- Waser NM. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *Am Nat* 127:593–603.
- Wehner R, Menzel R. 1990. Do insects have cognitives maps. *Ann Rev Neurosci* 13:403–414.

- Weiss MR, Lamont BB. 1997. Floral color change and insect pollination: a dynamic relationship. *Isr J Plant Sci* 45:185–199.
- Wells H, Wells PH. 1986. Optimal diet, minimal uncertainty and individual constancy in the foraging of the honey bees, *Apis mellifera*,. *J Anim Ecol* 55:881–891.
- Wenner AM, Meade DE, Friesen LJ. 1991. Recruitment, search behavior and flight range of the honey bees. *Amer Zool* 31:768–782.
- Wenner AM, Wells PH. 1990. *Anatomy of a controversy: the question of a "language" among bees*. Columbia Univ. Press, New-York.
- Wilson P, Stine M. 1996. Floral constancy in bumblebees: handling efficiency or perceptual conditioning. *Oecologia* 106:493–499.
- Winston ML. 1987. *The biologie of the honey bee*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Wolf TJ, Schmid-Hempel P. 1990. On the integration of individual foraging strategy with colony ergonomics in social insects: nectar collection in honeybees. *Behav Ecol Sociobiol* 27:103–111.
- Ydenberg R, Schmid-Hempel P. 1994. Modelling social insect foraging. *Trends Ecol Evol* 9:491–493.
- Zimmerman M. 1979. Optimal foraging: a case for random movement. *Oecologia* 43:261–267.
- Zimmerman M. 1981. Optimal foraging, plant density and the marginal value theorem. *Oecologia* 49:148–153.

Annexe B

Présentation des travaux et enseignements

Présentation des travaux

Publications dans des revues à comité de lecture:

- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Decourtye A., Hennequet C, Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2003) Statistical analysis of the Honeybee survival after chronic exposure to insecticides, *Environmental Toxicology and Chemistry* 22: 3088-3094
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Azzouz H., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. Soybean proteinase inhibitor does not affect the foraging strategy of free flying honeybees. *Apidologie* (accepté pour publication)
- Desneux N., Fauvergue X, **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Kerhoas L., Ballanger Y. & Kaiser L. The parasitoid *Diaeretiella rapae* can limit populations of the aphid *Myzus persicae* following application of delta-methrin in oilseed rape. *Journal of Economic Entomology* (accepté pour publication)

Publications soumises ou en préparation :

- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Deneubourg J.-L., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. The Honeybee foraging optimality is an emergent property of the dance language (soumis)
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Pons O. & Pham-Delègue M.-H. Honeybee directional recruitment is dissymmetrically modified by changes of nectar quality (in prep.)
- Pierre J., **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Lefebvre D., & Pierre J.-S. Social bees and optimal foraging theory : a review (in prep.)
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, O. Pons & Pham-Delègue. Modification of the honeybee recruitment efficiency during treatment by imidacloprid at sublethal doses (in prep.)

- Lenoir J.-C., Laloi D., **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Solignac M. & Pham-Delègue M.-H. Defence behaviour of the honey bee *Apis mellifera*: genotype influences the stinging response (in prep.)

Communications Orales à des Congrès Internationaux :

- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2001) Food source distance influences the dynamic of Honeybee collective foraging behaviour, *Meeting of the International Union for the Study of Social Insects* (IUSI), Berlin, septembre 2001
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Deneubourg J.-L., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2002) Dynamic of Honeybee collective foraging behaviour, *Meeting of the International Society for Behavioural Ecology* (ISBE), Montréal, juillet 2002
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Deneubourg J.-L., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2002) Optimisation du temps de danse et butinage collectif chez l'abeille, *Congrès de la Société Internationale Francophone d'Entomologie (Cife)*, Montréal, juillet 2002
- Desneux N., **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Kerhoas L., Rabasse J.-M., Ballanger Y. & Kaiser L. (2002) *Diaretiella rapae* limits *Myzus persicae* populations following applications of deltamethrin in oilseed rape, *8th European Workshop on Insect Parasitoids, Community Ecology*, Tours, septembre 2002

Communications Orales à des Colloques Nationaux :

- Picard-Nizou A.-L., Millor J., **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Deneubourg J.-L., Roger B. & Pham-Delègue M.-H. (1999) Modélisation du comportement de butinage de l'abeille domestique, *Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (Sfeca)*, Nice, mars 1999
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Arruego X., Millor J., Deneubourg J.-L. & Pham-Delègue M.-H. (2000) Modélisation des mécanismes de distribution de l'effort de butinage chez l'abeille *Apis mellifera* L., *Colloque de la Société Française pour l'Étude du Comportement Animal (Sfeca)*, Lyon, mai 2000
- Azzouz H., **Dechaume Moncharmont F.-X.** & Pham-Delègue M.-H. (2000) Influence de la qualité alimentaire sur l'activité de butinage d'abeilles en vol libre, *Colloque de la section Section Française de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux (UIEIS-SF)*, Dijon, septembre 2000
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Antushev D., Deneubourg J.-L. & Pham-Delègue M.-H. (2000) Dynamique de la communication par les danses et effort de butinage chez l'abeille *Apis mellifera* L., *Colloque de la Section Française de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux (UIEIS-SF)*, Dijon, septembre 2000

- Desneux N., **Dechaume Moncharmont F.-X.** & Kaiser L. (2001) Le Parasitoïde *Diaeretiella rapae* limite la population de *Myzus persicae* sur colza à l'automne sous contrainte de traitement insecticide, *Congrès des Entomophagistes*, Tours, avril 2001
- Pham-Delègue M.-H. & **Dechaume Moncharmont F.-X.** (2001) Étude des capacités de discrimination de mélanges complexes chez l'abeille par l'utilisation de leurres olfactifs, *Journées annuelles du Réseau de Sciences Cognitives d'Ile-de-France*, Collège de France, septembre 2001
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Deneubourg J.-L., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2002) Variabilité comportementale et butinage coopératif, *3^{ème} Rencontre du club de Neurobiologie des Invertébrés*, avril 2002
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Deneubourg J.-L., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2002) Optimisation du temps de danse et butinage collectif chez l'Abeille, *Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (Sfeca)*, Strasbourg, avril 2002
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Deneubourg J.-L., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2002) Variability of the dance recruitment behaviour in the Honeybee, *Colloque de la Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux (UIEIS-SF)*, Versailles, septembre 2002
- **Dechaume Moncharmont F.-X.**, Decourtye A., Pons O. & Pham-Delègue M.-H. (2003) Modélisation statistique des données de survie chez l'abeille, *Colloque de la Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux (UIEIS-SF)*, Bruxelles, septembre 2003

Séminaires comme conférencier invité:

- **Dechaume Moncharmont F.-X.** Le butinage coopératif, un exemple de système non-linéaire, *Séminaires au laboratoire de statistiques*, université René-Descartes, Paris V, février 2001
- **Dechaume Moncharmont F.-X.** (2003) Exploitation coopérative des ressources chez l'abeille : approche déterministe et statistique, *École chercheur "Modélisation en Écologie"*, Le Croisic, mars 2003
- **Dechaume Moncharmont F.-X.** Le recrutement alimentaire chez l'abeille : étude expérimentale et théorique, *séminaires au centre pour l'étude des phénomènes non-linéaires et des systèmes complexes*, université libre de Bruxelles, mai 2003
- **Dechaume Moncharmont F.-X.** Modélisation du butinage coopératif chez un insecte social : l'abeille domestique, *séminaire des "mardis de GÉODES"*, unité GÉODES (Géométrie des Espaces Organisés, Dynamiques Environnementales et Simulations), IRD, Bondy, juillet 2003
- **Dechaume Moncharmont F.-X.** Butinage collectif optimale chez l'abeille, *séminaire du "mercredi du CEFÉ"*, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS UMR 5175, Montpellier, septembre 2003

- **Dechaume Moncharmont F.-X.** Stratégie de recrutement et butinage collectif chez l'abeille, *séminaire au laboratoire d'Éthologie et Cognition Animale*, CNRS - Univ. Paul-Sabatier, Toulouse, novembre 2003

Diffusion des connaissances et vulgarisation:

Publications dans des ouvrages sans comité de lecture:

- Azzouz H. & **Dechaume Moncharmont F.-X.** (2000) La communication sociale chez l'abeille *Apis mellifera* L. *Bulletin Technique Apicole* 27:9-19
- **Dechaume Moncharmont F.-X.** et Pham-Delègue M.-H. (2002) L'évaluation de la distance chez les abeilles. *Universalis 2002*, Encyclopædia Universalis, Paris, p.288

Conférences :

- **Dechaume Moncharmont F.-X.** (2001) Variabilité comportementale et butinage coopératif chez l'abeille, *Congrès annuel de l'Association Nationale des Éleveurs de Reines*, Versailles, décembre 2001
- **Dechaume Moncharmont F.-X.** (2002) Que reste-t-il à comprendre du butinage et de la danse de l'abeille? *Journées du Jardin du Luxembourg, Société Centrale d'Apiculture*, Paris, juin 2002

Participation à des émissions de télévision:

- "Ces insectes qui empoisonnent vos vacances", reportage de l'émission *E=m⁶*, M6, 2000
- "Un éthologiste et son animal", série documentaire de la chaîne câblée *Animo*, septembre 2002

Édition d'actes de colloques :

- Édition des actes et organisation du 50^{ème} colloque de la Section Française de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux (UIEIS-SF), Versailles, septembre 2002

Enseignements :

- mai 2001 : TD d'Écologie (5 h) : "Extinction de masse", Deug de Biologie 2^e année, université Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI
- mai 2001 : Cours (3 h) " *Optimal foraging*, communication sociale et coopération" lors de l'UV "Entomologie", INA-PG, 2^e année

- oct. 2001 : TD d'Écologie (20 h) : "Population fragmentée", "Co-évolution et mimétisme" et "Relations proie-prédateur", Deug de Biologie 2^e année, université Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI
- janv. 2002 : TP de Physiologie Végétale (32 h) : licence de Biologie Cellulaire et Physiologie, université du Val de Marne, Créteil, Paris XII
- mars 2002 : TP d'Anatomie Végétale (38 h) : Deug de Biologie 2^e année, université du Val de Marne, Créteil, Paris XII
- janv. 2003 : Cours (1 h) : "butinage collectif chez l'abeille", UV "Relation plantes-Insectes", Deug de Biologie 2^e année, université Paris-Sud, Orsay, Paris XI
- mars 2003 : Cours d'Écologie (3 h), IUP Production Végétale 2^e année, université de Picardie, Amiens
- mai 2003 : TP de Physiologie Végétale (20 h) : licence de Biologie Cellulaire et Physiologie, université du Val de Marne, Créteil, Paris XII

Total : 96 h équivalent TD

Encadrements d'étudiants :

- jan-sep 2000 : Hichem Azzouz (DEA université François-Rabelais, Tours) : "Influence de la qualité alimentaire sur l'activité de butinage d'abeilles en vol libre"
- juillet 2000 : Sandrine Alary et Magali Bicharel (Maîtrise "Biologie des populations et des Ecosystèmes", université d'Orsay, Paris XIII) : "Etude de l'activité de butinage et de la dynamique des danses chez l'abeille"
- juil-août 2001 : Alexandre Bout (Maîtrise, Faculté des Sciences de Limoges) et Guillaume Delaunay (élève ingénieur, 3^e année, Ecole Supérieure d'Agriculture d'Angers) : "Leurre sur la distance de butinage : étude de la dynamique de recrutement"
- janv-juin 2002 : Renaud Le Creff et Ludovic Fery (1^{ère}S, lycée de la vallée de Chevreuse, Saint-Remy-les-Chevreuses) : initiation à la recherche, "décodage du langage dansé des abeilles"
- juin-août 2002 : Nicolas Condevaux (élève ingénieur, 2^e année, Institut National Agronomique, Paris-Grignon) et Claire Kernanec (licence, université d'Orsay, Paris XIII) : "Impact de l'Imidaclopride sur l'activité de butinage des abeilles"

Bourses et financements obtenus :

- 1999-2002 : **Bourse de thèse** de l'Institut National de la Recherche Agronomique, en co-financement BIA (département de Biométrie et In-

- telligence Artificielle) et SPE (département de Santé des Plantes et Environnement)
- 2000 : Bourse de participation au colloque de la Société Française d'Étude du Comportement Animal (Sfeca), Lyon, mai 2000
- 2000 : Financement *Procope* pour une visite à l'Institut de Neurobiologie de l'université Libre de Berlin dans le cadre d'un programme de collaboration franco-allemand
- 2001 : Bourse de participation au colloque européen de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux (UIEIS), Berlin, septembre 2001
- 2002 : Bourse du Comité National des Sciences Biologiques, Académie des Sciences, pour la participation aux colloques internationaux de l'ISBE et de la Cife à Montréal
- 2004-2006 : Contrat de *Research Assistant* à l'université de Bristol, Angleterre (financé par le Biotechnology and Biological Sciences Research Council, BBSRC)

Bibliographie

- Abramson CI, Aquino IS, Ramalho FS, Price JM. 1999. The effect of insecticides on learning in the Africanized honey bee (*Apis mellifera* L.). *Archives of Environ Contamination and Toxicol* 37:529–535.
- Allen MD. 1959a. The occurrence and possible significance of the "shaking signal" of honey bee queens by the workers. *Anim Behav* 7:66–69.
- Allen MD. 1959b. The "shaking signal" of worker honey bee by other workers. *Anim Behav* 7:233–240.
- Allen MD. 1960. The honeybee queen and their attendants. *Anim Behav* 8:201–208.
- Allen SA, Slessor KN, Winston ML, King GGS. 1987. The influence of gae and task specialization on the production and perception of honey bee pheromones. *J Insect Physiol* 33:917–922.
- Allen-Wardell G, Bernhardt P, Bitner R, Burquez A, Buchmann S, Cane J, Cox P, Dalton V, Feinsinger P, Ingram M, Inouye D, Jones C, Kennedy K, Kevan P, Koopowitz H, Medellin R, Medellin-Morales S, Nabhan G. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12:8–17.
- Anderson C. 1998. Simulation of the feedbacks and regulation of recruitment dancing in honeybees. *Adv Compl Syst* 1:267–282.
- Anderson C. 2001. The adaptive value of inactive foragers and the scout-recruit system in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Behav Ecol* 12:111–119.
- Anderson C, McShea D. 2001. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biol Rev* 76:211–237.
- Anderson C, Ratnieks FLW. 1999a. Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency. *Am Nat* 154 (5):521–535.
- Anderson C, Ratnieks FLW. 1999b. Worker allocation in insect societies: coordination of nectar foragers and nectar receivers in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 46:73–81.
- Arnold G, Quenet B, Papin C, Masson C, Kirchner WH. 2002. Intra-colonial variability in the dance communication in honeybees (*Apis mellifera*). *Ethology* 108:751–761.
- Autrum H, Schneider W. 1948. Vergleichende Untersuchungen über den Erschütterungssinn der Insekten. *Z Vergl Physiol* 31:77–88.

- Baker HG, Baker I. 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. Dans *Coevolution of animals and plants* (Gilbert LE, Raven PH, réds.), Univ. of Texas press, Austin, p. 100–140.
- Baker HG, Baker I. 1982. Floral nectar constituents in relation to pollinator type. Dans *Handbooks of experimental pollination biology* (Jones CE, Little RJ, réds.), Van Nostrand-Reinhold, New-York, p. 131–191.
- Baker HG, Baker I. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. Dans *The biology of nectaries* (Bentley B, Elias T, réds.), Columbia Univ Press, New-York, p. 126–152.
- Balderrama NM, Almeida LO, Núñez JA. 1992. Metabolic rate during foraging in the honeybee. *J Comp Physiol B* 162:440–447.
- Banschbach V. 1994. Color association influences honeybee choice between sucrose concentrations. *J Comp Physiol A* 175:107–114.
- Banschbach V, Waddington KD. 1994. Risk sensitive foraging in honey bees: no consensus among individuals and no effect of colony honey stores. *Anim Behav* 47:933–941.
- Barker RJ, Waller GD. 1978. Sublethal effects of parathion, methyl parathion, or formulated methoprene fed to colonies of honey bees. *Environ Entomol* 7:569–571.
- Barnard CJ, Sibly RM. 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Anim Behav* 29:543–555.
- Barth FG. 1985. On the evolution of bee dance. Dans *Insects and flowers, the biology of a partnership* (Allen G, réd.), Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, p. 232–242.
- Bartholdi JJ, Seeley TD, Tovey CA, Vande Vate JH. 1993. The pattern and effectiveness of forager allocation among flower patches by honey bee colonies. *J Theor Biol* 160:23–40.
- Batemann AJ. 1951. The taxonomic discrimination of bees. *Heredity* 5:271–278.
- Becker L. 1958. Untersuchungen über das Heimfindevermögen der Bienen. *Z Vergl Physiol* 41:1–25.
- Beckers R, Deneubourg J, Goss S. 1992. Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *J Theor Biol* 159:397–415.
- Bednekoff PA. 1996. Risk sensitive foraging, fitness and life history: where does reproduction fit into the big picture. *Am Zool* 36:471–483.
- Beekman M, Komdeur J, Ratnieks FLW. 2003. Reproductive conflicts in social animals: who has power? *Trends Ecol Evol* 18:277–282.
- Beekman M, Ratnieks FLW. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, (*Apis mellifera* L.). *Functional Ecology* 14:490–496.
- Beekman M, Ratnieks FLW. 2003. Power over reproduction in social Hymenoptera. *Phil Trans R Soc Lond B* 358:1741–1753.
- Beetsma J. 1979. The process of queen-worker differentiation in the honeybee. *Bee World* 60:24–39.

- Belzunces LP, Lenfant C, Di Pasquale S, Colin ME. 1994. *In vivo* and *in vitro* effects of wheat germ agglutinin and Bowman-Birk soybean trypsin inhibitor, two potential transgene products, on midgut esterase and protease activities from *Apis mellifera*. *Comp Biochem Physiol* 109:63–69.
- Belzunces LP, Taséi JN. 1997. *Rapport sur les effets des traitements de semences de tournesol au Gaucho (imidaclopride). Impacts sur les peuplements de colonies d'abeilles et sur les miellées*. Ministère de l'Agriculture, Paris.
- Bendahou N, Fléché C, Bounias M. 1999. Biological and biochemical effects of chronic exposure to very low levels of dietary cypermethrin (Cymbush) on honeybee colonies (Hymenoptera: Apidae). *Ecotox Environ Safety* 44 (2):147–153.
- Bennett AW. 1883. On the constancy of insects in their visits to flowers. *Linn J Zool* 17:175–185.
- Benveniste E. 1974. *Problèmes de linguistique générale*. Gallimard, Paris.
- Bergström G. 1978. Role of volatile chemicals in *Ophrys*-pollinator interactions. Dans *Biochemical aspects of plant and animal coevolution* (Harborne JB, réd.), Harcourt Brace Jovanovich, London, p. 207–231.
- Beshers SN, Fewell JH. 2001. Model of division of labor in insect societies. *Ann Rev Entomol* 46:413–430.
- Beshers SN, Robinson G, Mitterthal JE. 1999. Response thresholds and division of labour in insect colonies. Dans *Information processing in social insects* (Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM, réds.), Birkhäuser, Basel, p. 141–163.
- Biesmeijer JC. 2003. The occurrence and context of the trembling dancing in free-foraging honey bees (*Apis mellifera*). *Behav Ecol Sociobiol* 53:411–416.
- Bishop C. 1995. *Neural Networks for Pattern Recognition*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Bitterman ME. 1976. Incentive contrast in honey bees. *Science* 192:380–382.
- Blight MM, Le Metayer M, Pham-Delègue MH, Pickett JA, Marion-Poll F, Wadhams LJ. 1997. Identification of floral volatiles involved in recognition of oilseed rape flowers, *Brassica napus* by honeybees, *Apis mellifera* L. *J Chem Ecol* 23:1715–1727.
- Bélisle C, Cresswell J. 1997. The effects of a limited memory capacity on foraging behavior. *Theor Pop Biol* 52:78–90.
- Boch R. 1957. Rassenmässige Unterschiede bei den Tänzen der Honigbienen (*Apis mellifica* L.). *Z Vgl Physiol* 40:289–320.
- Boch R, Shearer DA. 1962. Identification of geraniol as the active component in Nasonov pheromone of the honey bee. *Nature* 194:704–706.
- Boch R, Shearer DA, C SB. 1962. Identification of isoamyl acetate as an active component in the sting pheromone of the honey bee. *Nature* 195:1018–1020.
- Bocquet JC, Pastre P, Roa L, Baumeister R. 1980. Etude de l'action de la deltaméthrine sur *Apis mellifera* en conditions en plein champ. *Phytia Phytopharmacol* 29:83–92.
- Bonabeau E, Theraulaz G. 1999. Role and variability of response thresholds in the regulation of division of labour in insect societies. Dans *Information processing*

- in social insects* (Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM, réds.), Birkhäuser, Basel, p. 141–163.
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL. 1996. Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect. *Proc R Soc Lond B* 263:1565–1569.
- Bonnier G. 1906. Sur la division du travail chez les abeilles. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences (Paris)* 143:941–946.
- Bos C, Masson C. 1983. Analyse des effets, en particulier de la répulsivité, d'un pyrèthrinéoïde de synthèse, la deltaméthrine, sur les abeilles. *Revue d'Agronomie* 3 (6):545–553.
- Boulter D. 1993. Insect pest control by copying nature using genetically engineered crops. *Phytochemistry* 34:1453–1466.
- Bounias M, Dujin N, Popeskovic S. 1985. Sublethal effects of a synthetic pyrethroid, deltamethrin, on the glycemia, the lipemia, and the gut alkaline phosphatases of honeybees. *Pestic Biochem Physiol* 24:149–160.
- Bourke AFG. 1997. Sociality and kin selection in insects. Dans *Behavioural ecology, an evolutionary approach* (Krebs JR, Davies NB, réds.), Blackwell, Oxford, p. 203–227.
- Bovet P, Benhamou S. 1991. Optimal sinuosity in central place foraging movements. *Anim Behav* 42:54–62.
- Breed MD, Robinson GE, Page RE. 1990. Division of labor during honey bee colony defence. *Behav Ecol Sociobiol* 27:395–401.
- Brillet C, Robinson GE, Bues R, Le Conte Y. 2002. Racial differences in division of labor in colonies of the honey bee (*Apis mellifera*). *Ethology* 108:115–126.
- Britton NF, Franks NR, Pratt SC, Seeley TD. 2002. Deciding on a new home: how do honeybees agree? *Proc R Soc Lond B* 269:1383–1388.
- Brossut R. 1996. *Phéromones, la communication chimique chez les animaux*. CNRS édition, Paris.
- Brown MF, Demas GE. 1994. Evidence for spatial working memory ability in the honeybees (*Apis mellifera* L.). *J Comp Psychol* 108:344–352.
- Brown MF, Moore JA, Brown CH, Langheld KD. 1997. The existence and extent of spatial working memory ability in honey bees. *Anim Learn Behav* 25:473–484.
- Buchmann SL, Nabhan GP. 1996. *The forgotten pollinators*. Island Press, Washington DC.
- Burda H, Kawalika M. 1993. Evolution of eusociality in the Bathyergidae. The case of giant mole rats. *Naturwissenschaften* 80:235–237.
- Burgess EPJ, Malone LA, Christeller JT. 1996. Effects of two proteinase inhibitors on the digestive enzymes and survival of honey bees. *J Insect Physiol* 42:823–828.
- Butler CG, Fletcher DJC, Walter D. 1969. Hive entrance finding by the honey bee foragers. *Anim Behav* 18:78–91.
- Butler CG, Simpson J. 1965. Pheromones of the honey bee (*Apis mellifera* L.). An olfactory pheromone from the Koschewnikov gland of the queen. *Věd Pr Wyz Us Vcel Dcel Dde* 4:33–36.

- Calderone NW, Page RE. 1988. Genotypic variability in age polyethism and task specialization in the honey bee, *Apis mellifera* Hymenoptera: Apidae. *Behav Ecol Sociobiol* 22:17–25.
- Camazine S, Crailsheim K, Hrassnigg N, Robinson GE, Leonhard B, Kropiunigg H. 1998. Protein trophallaxis and the regulation of pollen foraging by honey bee (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 29:113–126.
- Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E. 2001. *Self-Organization in biological systems*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Camazine S, Sneyd J. 1991. A model of collective nectar selection by honey bees: self organization through simple rules. *J Theor Biol* 149:547–571.
- Camazine S, Visscher PK, Finley J, Vetter RS. 1999. House-hunting by honey bee swarms: collective decisions and individual behaviors. *Ins Soc* 46:348–360.
- Cameron SA. 1981. Chemical signal in bumble bee foraging. *Behav Ecol Sociobiol* 9:257–260.
- Capaldi EA, Dyer FC. 2000. The role of orientation flights on homing performance in honeybees. *J Exp Biol* 202:1655–1666.
- Capaldi EA, Smith AD, Osborne JL, Fahrbach SE, Farris SM, Reynolds DR, Edwards AS, Martin A, Robinson GE, Poppy GM, Riley JR. 2000. Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature* 403:537–540.
- Caraco T. 1981. Energy budgets, Risk and Foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav Ecol Sociobiol* 8:213–217.
- Cartar RV. 1991. A test of risk-sensitive foraging in wild bumble bees. *Ecology* 72:888–895.
- Cartar RV. 1992. Adjustment of foraging effort and task switching in energy-manipulated wild bumblebee colonies. *Anim Behav* 44:75–87.
- Cartar RV, Dill LM. 1990. Why are bumble bees risk sensitive foragers? *Behav Ecol Sociobiol* 26:121–127.
- Cartwright BA, Collett TS. 1982. How honeybees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature* 295:560–564.
- Cassier P, Lensky Y. 1992. Structure et rôle social de quelques glandes exocrines à sécrétion phéromonale chez l'abeille domestique, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *Année Biologique* 31:61–95.
- Cassier P, Lensky Y. 1994. The nasanov gland of workers of the honey bee *Apis mellifera* L.: ultrastructure and behavioural function of the terpenoid and protein components. *J Insect Physiol* 40:577–584.
- Cassier P, Lensky Y, Rosa S, Grandperrin D, Tishbee A, Sclesinger R. 1990. Déclenchement du comportement d'emballage des ouvrières de l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.) par la phéromone de stress des glandes de Koschewnikov de la reine. Etude éthologique, structurale et chimique. 10^{ème} colloque de physiologie de l'insecte, Toulouse.

- Cezilly F, Benhamou S. 1996. Les stratégies optimales d'approvisionnement. *Rev Ecol (Terre Vie)* 51:43–86.
- Chandra SBS, Hosler JS, Smith B. 2000. Heritable variation for latent inhibition and its correlation to reversal learning in the honey bee (*Apis mellifera*). *J Comp Psychol* 114:86–97.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Pop Biol* 9:129–136.
- Charnov ER. 1973. *Optimal foraging: some theoretical explorations*. Phd thesis, Univ. of Washington, Washington.
- Cheng K. 2000. How honeybees find a place: lessons from a simple mind. *Anim Learn Behav* 28:1–15.
- Chittka L. 1998. Sensori motor learning in bumblebees: long-term retention and reversal training. *J Exp Biol* 201:515–524.
- Chittka L, Geiger K. 1995. Can honeybees count landmarks? *Anim Behav* 49:159–164.
- Chittka L, Geiger K, Kunze J. 1995. The influence of landmarks on distance estimation of honey bees. *Anim Behav* 50:23–31.
- Chittka L, Thomson JD. 1997. Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. *Behav Ecol Sociobiol* 41:385–398.
- Chittka L, Thomson JD, Waser NM. 1999a. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften* 86:361–377.
- Chittka L, Williams NM, Rasmussen H, Thomson JD. 1999b. Navigation without vision: bumble bee orientation in complete darkness. *Proc R Soc Lond B* 226:45–50.
- Christeller JT, Burgess EPJ, Mett V, Markwick P, Murray C, Malone LA, Wright MA, Philip BA, Watt D, Gatehouse LN, Lövei GL, Shannon AL, Phung MM, Watson LM, Laing WA. 2002. The expression of a mammalian proteinase inhibitor, bovine spleen trypsin inhibitor in tobacco and its effects on *Helicoverpa armigera* larvae. *Transgen Res* 11:161–173.
- Clark CW, Mangel M. 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *Am Nat* 123:626–641.
- Clinch PG, Palmer-Jones T, Forster IW. 1972. Effect on honeybees of nectar from the Yellow Kowhai (*Sophora microphylla* Ait.). *NZ J Agric Res* 15:194–201.
- Cody M. 1974. Optimization in ecology. *Science* 183:1156–1164.
- Colin ME, Belzunces LP. 1992. Evidence of Synergy between Prochloraz and Deltamethrin in *Apis mellifera* L.: a convenient Biological Approach. *Pestic Sci* 36:115–119.
- Colin ME, Le Conte Y, Vermendère JP. 2000. Managing nuclei in insect-proof tunnel as an observation tool for foraging bees: sublethal effects of deltamethrin and imidacloprid. Dans *Hazards of pesticides to bees* (Belzunces LP, Pélissier C, Lewis GB, réds.), INRA Edition, Avignon, p. 259–268.
- Collett D. 1994. *Modelling survival data in medical research*. Chapman & Hall, London.

- Collett TS, Baron J. 1994. Biological compasses and the coordinate frame of landmark memories in honeybees. *Nature* 368:137–140.
- Collett TS, Baron J. 1995. Learnt sensori-motor mappings in honeybees: interpolation and its possible relevance to navigation. *J Comp Physiol A* 177:287–298.
- Conover WJ. 1980. *Practical Nonparametric Statistics*. 2^e éd., Wiley, New York.
- Corbet SA. 1978. Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapsis alba* L. *Ecol Entomol* 3:25–37.
- Corbet SA, Beament JWL, Eisikowitch D. 1982. Are electrostatic forces involved in pollen transfer? *Plant Cell Environ* 5:125–129.
- Corbet SA, Kerslake CJ, Brown C, Morland NE. 1984. Can bees select nectar-rich flowers in a patch? *J Apic Res* 23:234–242.
- Corbet SA, Unwin DM, Prŷs-Jones OE. 1979. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecol Entomol* 4:9–22.
- Corbet SA, Williams IH, Osborne JL. 1991. Bees and the pollination of crops and wild flowers in the european community. *Bee world* 71:47–59.
- Couvillon PA, Bitterman ME. 1991. How honeybees make choices. Dans *The Behaviour and Physiology of Bees* (Goodman JL, Fischer RC, réd.), CAB International, Wallingford, UK, p. 116–130.
- Cowgill SE, Atkinson HJ. 2003. A sequential approach to risk assessment of transgenic plants expressing protease inhibitors: effects on nontarget herbivorous insects. *Transgen Res* 12:439–449.
- Cowie RJ. 1977. Optimal foraging in great tits (*Parus major*). *Nature* 268:137–139.
- Cox DR. 1972. Regression models and life tables (with discussion). *J R Statistical Soc B* 34:187–220.
- Cox MD, Myerscough MR. 2003. A flexible model of foraging by a honey bee colony: the effects of individual behaviour on foraging success. *J Theor Biol* 223:179–197.
- Cox RL, Wilson WT. 1984. Effects of permethrin on the behavior of individually tagged honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *Environ Entomol* 13:375–378.
- Cox RL, Wilson WT. 1987. The behavior of insecticide-exposed honey bees. *Am Bee J* February:118–119.
- Crane E. 1975. The flower honey comes from. Dans *Honey, a comprehensive survey* (Crane E, réd.), Heinemann, London, p. 3–105.
- Crane E. 1977. Dead bees under lime trees. *Bee World* 58:129–130.
- Crane E. 1978. Sugar poisonous to bees. *Bee World* 59:37–38.
- Crespi BJ. 1992. Eusociality in Australian gall thrips. *Nature* 359:724–726.
- Cresswell JE, Osborne JL, Goulson D. 2000. An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecol Entomol* 25:249–255.
- Cresswell J, Robertson A. 1994. Discrimination by pollen-collecting bumblebees

- among differentially-rewarding flowers of an alpine wildflower, *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). *Oikos* 69:304–308.
- Cruden RW, Hermann HM, Peterson S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. Dans *The biology of nectaries* (Bentley B, Elias T, réds.), Columbia Univ Press, New-York, p. 80–125.
- Dade HA. 1962. *Anatomy and dissection of the honeybee*. London Bee Research Association, London.
- Darwin C. 1859. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie (traduction et édition moderne de 1992)*. Flammarion, Paris.
- De Hazan M, Lensky Y, Cassier P. 1989. Effects of queen honey bee (*Apis mellifera* L.) ageing on her attractiveness to workers. *Comp Biochem Physiol* 93:777–783.
- De Marco R, Farina W. 2001. Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav Ecol Sociobiol* 50:441–449.
- Dechaume Moncharmont FX, Azzouz H, Pons O, Pham-Delègue MH. 2004. Soybean proteinase inhibitor does not affect the foraging strategy of free flying honeybees. *Apidologie* accepté pour publication.
- Dechaume Moncharmont FX, Decourtye A, Hennequet C, Pons O, Pham-Delègue MH. 2003. Statistical analysis of the Honeybee survival after chronic exposure to insecticides. *Environ Toxicol Chem* 22:3088–3094.
- Decourtye A. 2002. *Etude de l'impact de produits phytopharmaceutiques sur la survie et l'apprentissage associatif chez l'abeille domestique (Apis mellifera L.)*. Thèse de doctorat, Univ. Paris XI, Orsay, France.
- Decourtye A, Devillers J, Cluzeau S, Charreton M, Pham-Delègue MH. sous presse. Effects of imidacloprid and deltamethrin on associative learning in honeybees *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) under semi-field and laboratory conditions. *Ecotox Env Safety* sous presse.
- Decourtye A, Lacassie E, Pham-Delègue MH. 2003. Learning performances of honeybees (*Apis mellifera* L.) are differentially affected by imidacloprid according to the season. *Pest Manag Sci* 59:269–278.
- Deinzer ML, Thomson PA, Burgett DM, Isaacson DL. 1977. Pyrrolizidine alkaloids: their occurrence in honey from tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.). *Science* 195:497–499.
- Delabie J, Bos C, Fonta C, Masson C. 1985. Toxic and repellent effects of cypermethrin on the Honeybee: laboratory, glasshouse and Field Experiments. *Pestic Sci* 16:409–415.
- Demas GE, Brown MF. 1995. Honeybees are predisposed to win-shift but can learn win-stay. *Anim Behav* 50:1041–1045.
- Deneubourg J, Aron S, Pasteels J. 1990. The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *J Ins Behav* 3:159–168.
- Devillers J, Doré J. 2000. *Etude bibliographique des effets écotoxicologiques des xé-*

- nobiotiques vis-à-vis de l'abeille*. Programme Communautaire pour l'Apiculture, A.C.T.A., Paris.
- Dohmen GP. 1998. Comparing pesticide effects on beneficial in a sequential testing scheme, in: McEwen P. (Ed.), *Ecotoxicology: pesticides and beneficial organisms*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht pp:92–109.
- Dornhaus A, Brockmann A, Chittka L. 2003. Bumble bees alert to food with pheromone from tergal gland. *J Comp Physiol A* 189:47–51.
- Dornhaus A, Chittka L. 1999. Evolutionary origins of bee dances. *Nature* 401:38.
- Dornhaus A, Chittka L. 2001. Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. *Behav Ecol Sociobiol* 50:570–576.
- Doussau A. 1989. Les abeilles et les traitements phytosanitaires. *Rev Franc Apicult* 481:19–21.
- Dreisig H. 1995. Ideal free distributions of nectar foraging bumble bees. *Oikos* 72:161–172.
- Dreller C. 1998. Division of labor between scouts and recruits: genetic influence and mechanisms. *Behav Ecol Sociobiol* 43:191–196.
- Dugatkin LA, Reeve HK. 1994. Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. *Adv Stud Behav* 23:101–133.
- Dujardin F. 1852. Quelques observations sur les abeilles, et particulièrement sur les actes qui, chez les insectes, peuvent être rapportés à l'intelligence. *Annales des Sciences Naturelles (B) Zoologie, 3e séries* 18:231–240.
- Dukas R. 1998. Introduction. Dans *Cognitive ecology, the evolutionary ecology of information processing and decision making* (Dukas R, réd.), Univ. Chicago Press, Chicago, p. 1–19.
- Dukas R, Real LA. 1993a. Effects of nectar variance on learning by bumblebees. *Anim Behav* 45:37–41.
- Dukas R, Real LA. 1993b. Effects of recent experience on foraging decisions by bumble bees. *Oecologia* 94:244–246.
- Dukas R, Waser NM. 1994. Categorization of food types enhances foraging performance of bumble bees. *Anim Behav* 48:1001–1006.
- Durkee LT. 1983. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries. Dans *The biology of nectaries* (Bentley B, Elias T, réds.), Columbia Univ Press, New-York, p. 80–125.
- Dyer FC. 1991. Comparative studies of dance communication: analysis of phylogeny and function. Dans *Diversity in the genus Apis* (Smith DR, réd.), Westview, Boulder, CO, p. 177–198.
- Dyer FC. 1994. Spatial cognition and navigation in insects. Dans *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology* (Real LA, réd.), Univ. Chicago Press, Chicago.
- Dyer FC. 1998. Cognitive ecology of navigation. Dans *Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making* (Dukas R, réd.), Univ. of Chicago Press, Chicago.

- Dyer FC. 2002. The biology of the dance language. *Ann Rev Entomol* 47:917–949.
- Dyer FC, Dickinson J. 1996. Sun-compass learning in insects: representation in a simple mind. *Current Directions in Psychological Science* 5:67–72.
- Dyer FC, Gould JL. 1981. Honey bee orientation: a backup system for cloudy days. *Science* 214:1041–1042.
- Dyer FC, Seeley TD. 1989. On the evolution of the dance language. *Am Nat* 133:580–590.
- Dyer FC, Seeley TD. 1991. Dance dialects and foraging range in three Asian honey bee species. *Behav Ecol Sociobiol* 28:227–234.
- Eckert J. 1935. Airplane dusting and its relation to beekeeping. *Am Bee J* February.
- Elias T. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. Dans *The biology of nectaries* (Bentley B, Elias T, réds.), Columbia Univ Press, New-York, p. 174–203.
- Ellington CP, Machin KE, Casey TM. 1990. Oxygen consumption of bumblebees in forward flight. *Nature* 347:471–473.
- Emlen JM. 1966. The role of time and energy budget in food preference. *Am Nat* 100:611–617.
- Emlen JM. 1968. Optimal choice in animals. *Am Nat* 102:385–389.
- Emlen ST. 1995. A evolutionary theory of the family. *Proc Natl Acad Sci USA* 92:8092–8099.
- EPPO. 1993. Decision-making scheme for the environmental risk assessment of plant protection products. *European and Mediterranean Plant Protection Organization Bulletin* 23:151–165.
- Esch H, Goller F, Burns JE. 1994. Honey bee waggle dances: the energy hypothesis and thermoregulation behavior of foragers. *J Comp Physiol B* 163:621–625.
- Esch HE. 1964. Beiträge zum Problem der Entfernungsweisung in den Schwänzeltänzen der Honigbienen. *Z Vergl Physiol* 48:534–546.
- Esch HE, Burns JE. 1995. Honeybees use optic flow to measure the distance of a food source. *Naturwissenschaften* 82:38–40.
- Esch HE, Burns JE. 1996. Distance estimation by foraging honeybees. *J Exp Biol* 199:155–162.
- Esch HE, Esch I, Kerr WE. 1965. Sound: an element common to communication of stingless bees and to dances of the honey bee. *Science* 149:320–321.
- Esch HE, Zhang S, Srinivasan MV, Tautz J. 2001. Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature* 411:581–583.
- Estoup A, Solignac M, Cornuet JM. 1994. Precise assessment of number of patriline and of genetic relatedness in honey bee colonies. *Proc R Soc Lond B* 258:1–7.
- Estruch JJ, Carozzi NB, Desai N, Duch NB, Warren GW, Koziel MG. 1997. Transgenic plants: an emerging approach to pest control. *Nature Biotechnol* 15:137–141.
- Fahn A. 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic press, New-York.

- Farina WM. 1996. Food-exchange by foragers in the hive - a means of communication among honey bees. *Behav Ecol Sociobiol* 38:59–64.
- Farina WM. 2000. The interplay between dancing and trophallactic behavior in the honey bee *Apis mellifera*. *J Comp Physiol A* 186 (3):239–245.
- Farina WM, Núñez JA. 1993. Trophallaxis in honey bees: transfer delay and daily modulation. *Anim Behav* 45:1227–1231.
- Farina WM, Wainseboim AJ. 2001. Changes in the thoracic temperature of honeybees while receiving nectar from foragers collecting at different reward rates. *J Exp Biol* 204:1653–1658.
- Faucon JP, Flamini C, Colin ME. 1985. Evaluation de l'incidence de la deltaméthrine sur les problèmes de cheptel apicole. 2ème partie: essais en plein champ, étude de la deltaméthrine en conditions de terrain. *Bulletin des Laboratoires Vétérinaires* 18:33–45.
- Fell RD, Rajotte EG, Yoder KS. 1983. Effects of fungicide sprays during apple bloom on pollen viability and honey bee foraging. *Environ Entomol* 12:1572–1575.
- Ferguson AW, Free JB. 1979. Production of forage-marking pheromone by honeybee. *J Apic Res* 18:128–135.
- Ferguson HJ, Cobey S, Smith BH. 2001. Sensitivity to a change in reward is heritable in the honeybee, *Apis mellifera*. *Anim Behav* 61:527–534.
- Fernández PC, Farina WM. 2001. Changes in food source profitability affect Nasanov gland exposure in honeybee foragers *Apis mellifera* L. *Insectes Soc* 48:366–371.
- Fernández PC, Gil M, Farina WM. 2003. Reward rate and forager activation in honeybees: recruiting mechanisms and temporal distribution of arrivals. *Behav Ecol Sociobiol* 54:80–87.
- Fewell JH, Page RE. 1993. Genotypic variation in foraging responses to environmental stimuli by honeybees, *apis mellifera* L. *Experimentia* 49:1106–1112.
- Fewell JH, Winston ML. 1996. Regulation of nectar collection in relation to honey storage levels in honey bees, *Apis mellifera*. *Behav Ecol* 7:286–291.
- Fléché C. 1994. Réseau d'épidémiologie-surveillance apicole nationale. Analyse des données de 1993. *Santé de l'Abeille* 144:268–279.
- Fletcher DJC. 1975. Significance of dorsoventral abdominal vibration among honey bees. *Nature* 256:721–723.
- Fülöp A, Menzel R. 2000. Risk indifferent foraging behaviour in honeybees. *Anim Behav* 60:657–666.
- Fox G. 1993. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times, in: Scheiner S.M., and Gurevitch, J. (Eds.), Design and analysis of ecological experiments. *Chapman & Hall* pp:253–289.
- Free JB. 1957. The transmission of food between worker honeybees. *Anim Behav* 5:41–47.
- Free JB. 1960. The pollination of fruit trees. *Bee World* 41:141–151.

- Free JB. 1963. The flower constancy of honeybees. *J Anim Ecol* 32:119–131.
- Free JB. 1977. *The social organization of honey bees*. Edward Arnold, London.
- Free JB. 1987. *Pheromones of social bees*. Chapman & Hall, London.
- Free JB. 1993. *Insect pollination of crops*. Academic press, London.
- Free JB, Needham PH, Racey PA, Stevenson JH. 1967. The effect on honeybee mortality of applying insecticides as sprays or granules to flowering field beans. *JSciFood Agric* 18:133–138.
- Free JB, Williams IH. 1970. Exposure of the Nasanov gland by honeybees (*Apis mellifera*) when collecting water. *Behaviour* 37:286–290.
- Free JB, Williams IH. 1983. Scent-marking of flowers by honeybees. *J Apic Res* 22:86–90.
- Free JB, Williams IH, Pickett JA, Fergusson AW, Martin AP. 1982. Attractiveness of (Z)-11-eicosen-1-ol to foraging honeybee. *J Apicult Res* 21:151–156.
- Fretwell SD, Lucas HL. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta biotheor* 19:16–36.
- Frey-Wyssling A, Agthe C. 1950. Nektar ist augeschiedener Phloemsaft. *Verhdlgn Schweiz Naturf Ges* 130:175.
- Frier HJ, Edwards E, Smith C, Neale S, Collett TS. 1996. Magnetic compass cues and visual pattern learning in honeybees. *J Exp Biol* 199:1353–1361.
- Fries I, Wibran K. 1987. Effects on honey-bee colonies following application of the pyrethroids cypermethrin and PP 321 in flowering oilseed rape. *Am Bee J* 127:266–269.
- von Frisch K. 1923. Über die "Sprache" der Bienen, eine tierpsychologische Untersuchung. *Zool Jb Physiol* 40:1–186.
- von Frisch K. 1967a. *The dance language and orientation of bees*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- von Frisch K. 1967b. Honeybees: do they use direction and distance information provided by their dancers? *Science* 158:1072–1076.
- Gahl RA. 1975. The shaking dance of honey bee workers: evidence for age discrimination. *Anim Behav* 23:230–232.
- Gautrais J, Theraulaz G, Deneubourg JL, Anderson C. 2002. Emergent polyethism as a consequence of increased colony size in insect societies. *J Theor Biol* 215:363–373.
- Gegear RJ, Lavery TM. 1995. Effect of flower complexity on relearning flower handling skills in bumble bees. *Can J Zool* 73:2052–2058.
- Germ M, Stabentheiner A, Kastberger G. 1997. Seasonal and daily variation of honey bee dancing temperature under constant feeding conditions. *Apidologie* 28:385–398.
- Gil M, Farina WM. 2003. Crop scents affect the occurrence of trophallaxis among forager honeybees. *J Comp Physiol A* 189:379–382.
- Gilbert F, Azmeh S, Barnard C, Behnke J, Collins SA, Hurst J, Shuker D. 2001.

- Individually recognizable scent marks on flowers made by a solitary bee. *Anim Behav* 61:217–229.
- Ginsberg H. 1986. Honey bee orientation behaviour and the influence of flower distribution on foraging movements. *Ecol Entomol* 11:173–179.
- Giraldeau LA, Caraco T. 2000. *Social foraging theory*. Princeton Univ. Press., Princeton, NJ.
- Girard C, Picard-Nizou AL, Grallien E, Zacommer B, Jouanin L, Pham-Deelègue MH. 1998. Effects of proteinase inhibitor ingestion on survival, learning abilities and digestive proteinases of the honeybee. *Transgen Res* 7:239–246.
- Giray T, Guzman-Novoa E, Aron C, Zelinsky B, Fahrbach SE, Robinson GE. 2000. Genetic variation in temporal polyethism and colony defensiveness in the honey bee, *Apis mellifera*. *Behav Ecol* 11:44–55.
- Giray T, Robinson GE. 1994. Effects of intracolony variability in behavioral development on plasticity of division of labor in honey bee colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 35:13–20.
- Giurfa M. 1996. Movement patterns of honeybee foragers: motivation and decision rules dependent on the rate of reward. *Behaviour* 133:579–596.
- Giurfa M, Menzel R. 1997. Insect visual perception: complex abilities of simple nervous systems. *Current Opinion in Neurobiology* 7:505–513.
- Giurfa M, Núñez J. 1989. Colour preferences of flower-naïve honeybees. *J Comp Physiol A* 177:247–259.
- Giurfa M, Núñez JA. 1992a. Foraging by honeybees on *Carduus acanthoides*: pattern and efficiency. *Ecol Entomol* 17:326–330.
- Giurfa M, Núñez JA. 1992b. Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia* 89:113–117.
- Giurfa M, Núñez JA, Backhaus W. 1994. Odour and colour information in the foraging choice behaviour of the honeybee. *J Comp Physiol A* 75:773–779.
- Goller F, Esch HE. 1990. Waggle dances of honey bees. Is distance measured through energy expenditure on outward flight. *Naturwissenschaften* 77:594–595.
- Gordon DM. 1994. How social insect colonies respond to variable environments. Dans *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology* (Real LA, réd.), Univ. Chicago Press, Chicago, p. 409–422.
- Gordon DM. 1996. The organization of work in social insect colonies. *Nature* 380:121–124.
- Gould JL. 1975. Honey bee recruitment: the dance-language controversy. *Science* 189:685–693.
- Gould JL. 1976. The dance-language controversy. *Q Rev Biol* 51:211–244.
- Gould JL. 1980. The case for magnetic-field sensitivity in birds and bees (such as it is). *Am Scientist* 68:256–268.
- Gould JL. 1982. Why do honey bees have dialects? *Behav Ecol Sociobiol* 10:53–56.
- Gould JL. 1986. The local map of honey bees: do insects have cognitive maps? *Science* 232:861–863.

- Gould JL. 1988. Resolution of pattern learning by honey bees. *J Insect Behav* 1:225–233.
- Gould JL, Gould CG. 1988. *The honey bee*. Scientific American Library, New-York.
- Gould JP. 1974. Risk, stochastic preference, and the value of information. *J Econ Theory* 8:64–84.
- Goulson D, Chapman JW, Hughes WOH. 2001. Discrimination of unrewarding flowers by bees: direct detection of rewards and use of repellent scent marks. *J Insect Behav* 14:669–678.
- Goulson D, Hawson SA, Stout JC. 1998. Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebees species. *Anim Behav* 55:199–206.
- Goulson D, Peat J, Stout JC, Tucker JC, Darvill B, Derwent LC, Hughes WOH. 2002. Can alloethism in worker of the bumblebee, *Bombus terrestris*, be explained in terms of foraging efficiency? *Anim Behav* 64:123–130.
- Goulson D, Stout JC, Langley JG, Hughes WOH. 2000. The identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. *J Chem Ecol* 26:2897–2911.
- Grandperrin D, Cassier P. 1983. Anatomy and ultrastructure of the Koschewnikov's gland of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Int J Insect Morphol Embryol* 12:25–42.
- Greggers U, Menzel R. 1993. Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behav Ecol Sociobiol* 32:17–29.
- Guez D, Suchail S, Gauthier M, Maleszka R, Belzunces LP. 2001. Contrasting effects of imidacloprid on habituation in 7- and 8-day-old honeybees *Apis mellifera*. *Neurobiol Learn Memory* 76:183–191.
- Guzman-Novoa E, Gary NE. 1993. Genotypic variability of components of foraging behaviour in honey bees Hymenoptera: Apidae. *J Econom Entomol* 86:715–721.
- Haccou P, Meelis E. 1992. *Statistical analysis of behavioural data, an approach based on time-structured models*. Oxford University Press, Oxford.
- Haldane JBS, Spurway H. 1954. A statistical analysis of communication in *Apis mellifera* and a comparison with communication in other animals. *Ins Soc* 1:247–283.
- Hamilton WD. 1964. The genetical theory of social behaviour. I & II. *J Theor Biol* 7:1–52.
- Harborne JB. 1982. *Introduction to ecological biochemistry*. Harcourt Brace Jovanovich, London.
- Harder LD. 1986. Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. *Oecologia* 69:309–315.
- Harder LD. 1990. Behavioral responses by bumble bees to variation in pollen availability. *Oecologia* 85:41–47.
- Harder LD, Real LA. 1987. Why are bumble bees risk averse. *Ecology* 68:1104–1108.
- Harrison JF. 1986. Caste-specific changes in honeybee flight capacity. *Physiol Zool* 59:175–187.

- Harrison JF, Fewell JH. 2002. Environmental and genetic influences on flight metabolic rate in honey bee, *Apis mellifera*. *Comp Biochem Physiol A* 133:323–333.
- Hart AG, Ratnieks FLW. 2001. Why do honey-bee (*Apis mellifera*) foragers transfer nectar to several receivers? Information improvement through multiple sampling in biological system. *Behav Ecol Sociobiol* 49:244–250.
- Heidelbach J, Böhm H, Kirchner WH. 1998. Sound and vibration signals in a bumble bee colony (*Bombus terrestris*). *Zoology* 101 (suppl I):82.
- Heinrich B. 1975a. The role of energetics in bumblebee flower interrelationships. Dans *Coevolution of animals and plants* (Gilbert LE, Raven PH, réds.), Univ Texas press, Austin, p. 141–158.
- Heinrich B. 1975b. Thermoregulation in bumblebees. II. Energetics of warm-up and flight. *J Comp Physiol* 96:155–166.
- Heinrich B. 1976. The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol Monogr* 46:105–128.
- Heinrich B. 1979a. *Bumblebee economics*. Harvard Univ press, Cambridge.
- Heinrich B. 1979b. Keeping a cool head: honeybee thermoregulation. *Science* 205:1269–1271.
- Heinrich B. 1979c. Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia* 40:235–245.
- Heinrich B. 1981. The mechanisms and energetics of honeybee swarm temperature regulation. *J Exp Biol* 91:25–55.
- Herrera CM. 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos* 58:277–288.
- Hervé J. 1982. Chap. III. Le mode d'action des pyréthrinoides et le problème de résistance à ces composés. Dans. *Deltaméthrine-Monographie* Roussel Uclaff, Paris: p. 67–107.
- Hilder VA, Gatehouse A, Sheerman SE, Barker RF, Boulter D. 1987. A novel mechanism of insect resistance engineered in tobacco. *Nature* 300:160–163.
- Hines M, Nielsen S, Shade R, Pomoeroy M. 1990. The effect of two proteinase inhibitors, E-64 and the Bowman-Birk inhibitors, on the developmental time and mortality of *Acanthoscelides obtectus*. *Entomol Exp Applic* 57:201–207.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. *The ants*. Harvard Univ Press, Cambridge, Mass.
- Hodges C. 1985a. Bumble bee foraging: energetic consequences of using a threshold departure rule. *Ecology* 66:188–197.
- Hodges C. 1985b. Bumble bee foraging: the threshold departure rule. *Ecology* 66:179–187.
- Hodges CM, Wolf LL. 1981. Optimal foraging in Bumblebees: why is nectar left behind in flowers? *Behav Ecol Sociobiol* 9:41–44.
- Hodges D. 1952. *The pollen load of the honeybee*. London Bee Research Association, London.

- Holsinger K. 1992. Ecological models of plant mating systems and the evolutionary stability of mixed mating systems. Dans *Ecology and evolution of plant reproduction* (Wyatt R, réd.), Chapman and Hall, New York, p. 169–191.
- Houston AI, McNamara JM. 1984. Imperfectly optimal animals: a correction. *Behav Ecol Sociobiol* 15:61–64.
- Houston AI, McNamara JM. 1985. The variability of behaviour and constrained optimization. *J Theor Biol* 112:265–273.
- Houston AI, McNamara JM. 1988. A framework for the functional analysis of behaviour. *Behav Brain Sci* 11:117–163.
- Hrncir M, Jarau S, Zucchi R, Barth FG. 2000. Recruitment behavior in stingless bees, *Melipona scutellaris* and *M. quadrifasciata*. II. Possible mechanisms of communication. *Apidologie* 31:93–113.
- Huang ZY, Robinson GE. 1992. Honeybee colony integration: worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proc Natl Acad Sci USA* 89:11726–11729.
- Huang ZY, Robinson GE, Borst DW. 1994. Physiological correlates of division of labor among similarly aged honey bees. *J Comp Physiol A* 174:731–739.
- Hunt GP, Page RE. 1995. Linkage map of the honeybee, *Apis mellifera* L., based on RAPD markers. *Genetics* 139:1371–1382.
- van Iersel JJA, van den Assem J. 1964. Aspects of orientation in the digger wasp *bembix rostrata*. *Anim Behav Suppl* I:145–162.
- Ingram M, Nabhan G, Buchmann S. 1996. Impending pollination crisis threatens biodiversity and agriculture. *Tropinet* 7:1.
- Inouye DW, Favre ND, Lanum JA, Levien DM, Myers JB, Roberts MS, Tsao FC, Wang YY. 1980. The effects of non-sugar constituents on estimates of nectar energy content. *Ecology* 61:992–996.
- Itô Y. 1989. The evolutionary biology of sterile soldiers in Aphids. *Trends Ecol Evol* 4:69–73.
- Jarau S, Hrncir M, Zucchi R, Barth FG. 2000. Recruitment behavior in stingless bees, *Melipona scutellaris* and *M. quadrifasciata*. I. Foraging at food sources differing in direction and distance. *Apidologie* 31:81–91.
- Jay SC. 1968. Factors influencing ovary development of worker honeybees under natural conditions. *Can J Zool* 48:169–173.
- Johansen CA. 1977. Pesticides and pollinators. *Ann Rev Entomol* 22:177–92.
- Johansen CA, Mayer DF. 1990. *Pollinator protection. A bee and pesticide handbook*. Wicwas Press, Cheshire, Connecticut.
- Johnson DL. 1967. Honeybees: do they use the direction information contained in their dance manoeuvre? *Science* 155:844–847.
- Johnson R, Narvaez J, Ryan CA. 1989. Expression of proteinase inhibitors I and II in transgenic tobacco plants: effects on natural defense against *Manduca sexta* larvae. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:9871–9875.

- Jouanin L, Girard C, Binadé-Bottino M, Le Metayer M, Picard-Nizou AL, Lerin J, Pham-Delègue MH. 1998. Impact de colzas transgéniques exprimant des inhibiteurs de protéases sur coléoptères phytophages et sur abeilles. *Cahiers agricultures* 7:531–536.
- Judd TM. 1995. The waggle dance of the honey bee: which bees following a dancer successfully acquire the information? *J Insect Behav* 8:343–354.
- Kacelnik A, Houston AI, Schmid-Hempel P. 1986. Central-place foraging in honey bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behav Ecol Sociobiol* 19:19–24.
- Kacelnik A, Bateson M. 1996. Risky theories the effects of variance on foraging decisions. *Am Zool* 36:402–434.
- Kacelnik A, Houston AI, Krebs JR. 1981. Optimal foraging and territorial defence in the great tit (*Parus major*). *Anim Behav* 32:609–614.
- Kadmon R, Shmida A. 1992. Departure rules used by bees foraging for nectar field test. *Evol Ecol* 6:142–151.
- Kaiser W. 1988. Busy bees need rest too. Behavioural and electromyographical sleep signs in honeybees. *J Comp Physiol A* 163:565–584.
- Karsai I, Wenzel JW. 1998. Productivity, individual level and colony flexibility, and organization of work as consequence of colony size. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:8665–8669.
- Kato M. 1988. Bumblebee visits to *Impatiens* spp.: pattern and efficiency. *Oecologia* 76:364–370.
- Kaufeld NM, Sorensen EL. 1971. Interrelations of honeybee preference of alfalfa clones and flower color, aroma, nectar volume and sugar concentration. *Kansas Agric Exp Stat Research Pub* 163:1–14.
- Kearns C, Inouye D, Waser N. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu Rev Ecol Syst* 29:83–112.
- Keasar T, Motro U, Shur Y, Shmida A. 1996a. Overnight memory retention of foraging skills by bumble bees is imperfect. *Anim Behav* 52:95–104.
- Keasar T, Shmida A, Motro U. 1996b. Innate movement rules in foraging bees: flight distances are affected by recent rewards and are correlated with choice of flower type. *Behav Ecol Sociobiol* 39:381–388.
- Keller L, Reeve HK. 1999. Dynamics of conflicts within insect societies. Dans *Levels of selection in evolution* (Keller L, réd.), Princeton Univ. Press, Princeton, p. 153–175.
- Kent DS, Simpson JA. 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). *Naturwissenschaften* 79:86–87.
- Kevan P. 1975. Forest application of the insecticide fenitrothion and its effects on wild bee pollinators (Hymenoptera: Apoidea) of lowbush blueberries (*Vaccinium* spp.) in southern New Brunswick, Canada. *Biol Conserv* 7:301–309.
- Kevan P. 1977. Blueberry crops in Nova Scotia and New Brunswick - pesticides and crop reductions. *Canad J Agricult Econom* 25:61–64.

- Kevan P, Phillips T. 2001. The economic impacts of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. *Conserv Ecol* 5:1.11.
- King GE. 1933. *The larger glands in the worker honey-bee, a correlation of activity with age and with physiological functioning*. Thèse de doctorat, Univ. of Urbana.
- Kirchner WH. 1993a. Acoustical communication in honeybees. *Apidologie* 24:297–307.
- Kirchner WH. 1993b. Vibrational signals in tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behav Ecol Sociobiol* 33:169–172.
- Kirchner WH, Lindauer M. 1994. The causes of the tremble dance of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behav Ecol Sociobiol* 35:303–308.
- Kloft W, Maurizio A, Kaeser W. 1965. *Das Waldhonigbuch*. Ehrenwirth Verlag, Munich.
- Kolmes SA. 1985. A quantitative study of the division of labor among worker honey bees. *Z Tierpsychol* 68:287–302.
- Kolmes SA, Winston ML, Fergusson LA. 1989. The division of labor among worker honey bees Hymenoptera: Apidae. The effect of multiple patrines. *J Kansas Entomol Soc* 62:80–95.
- Korts PJAM, Velthuis HHW. 1982. The nature of trophallaxis in honeybees. *Insect Soc* 29:209–221.
- Krebs JB, MacRoberts MH, Cullen JM. 1972. Flocking and feeding in the great tit *Parus major* - an experimental study. *Ibis* 114:507–530.
- Krebs JR, Davies NB. 1992. *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krebs JR, Davies NB. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell, Oxford.
- Krell R, Dietz A. 1986. Foraging behaviour of *Apis mellifera* ligustica on gallberry (*Ilex glabra*). *Proc XXXth Int Congress Apic* Nagoya: p. 109–113.
- Kriston I. 1973. Die Bewertung von Duft- und Farbsignalen als Orientierungshilfen an der Futterquelle durch *Apis mellifera* L. *J Comp Physiol A* 84:77–94.
- Kunin W, Iwasa Y. 1996. Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays: density effects and flower constancy. *Theor Pop Biol* 49:232–263.
- Laloi D. 1999. *Reconnaissance d'odeurs complexes par l'abeille domestique (Apis mellifera L.) et le bourdon (Bombus terrestris L.) - Facteurs épigénétique et génétiques de la plasticité comportementale*. Thèse de doctorat, Univ. Paris XI, Paris.
- Laloi D, Roger B, Blight MM, Wadhams LJ, Pham-Delègue MH. 1999. Individual learning ability and complex odor recognition in the honey bee, *Apis mellifera* L. *J Insect Behav* 12:585–597.
- Lambin M, Armengaud C, Raymond S, Gauthier M. 2001. Imidacloprid-induced facilitation of the proboscis extension reflex habituation in the honeybee. *Arch Insect Biochem Physiol* 48:129–134.
- Laverty TM. 1994. Cost to foraging bumble bees of switching plant species. *Can Zool* 72:43–47.

- Le Conte Y, Arnold G, Trouillet J, Masson C, Chappe B. 1990. Identification of a brood pheromone in honey bees. *Naturwissenschaften* 77:334–336.
- Le Conte Y, Sreng L, Poitout SH. 1995. Brood pheromone can modulate the feeding behavior of *Apis mellifera* workers (Hymenoptera: Apidae). *J Econom Entomol* 88:798–804.
- Lehrer M. 1991. Bees which turn back and look. *Naturwissenschaften* 78:274–276.
- Lehrer M. 1993. Why do bees turn back and look? *J Comp Physiol A* 172:549–563.
- Lensing W. 1987. Changes in honeybee workers after feeding on sublethal doses of dimethoate. *Apidologie* 18:353–355.
- Lensky Y, Cassier P. 1995. The alarm pheromones of queen and worker honey bees. *Bee World* 76:119–129.
- Lensky Y, Cassier P, Rosa S, Grandperrin D. 1991. Induction of balling in worker honey bees (*Apis mellifera* L.) by "stress" pheromone from Koschewnikov gland of queen bees: behavioural, structural and chemical study. *Comp Biochem Physiol* 100A:585–594.
- Lensky Y, Slabezki Y. 1981. The inhibiting effect of the queen bee (*Apis mellifera* L.) foot-print pheromone on the construction of swarming queen cups. *J Insect Physiol* 27:313–323.
- Leoncini I. 2002. *Phéromones et régulation sociale chez l'abeille, Apis mellifera L.: identification d'un inhibiteur du développement comportemental des ouvrières*. Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris.
- Levin DA. 1978. Pollinator behaviour and the breeding structure of plant populations. Dans *The pollination of flowers by insects* (Richards AJ, réd.), Academic Press, London, p. 133–150.
- Levin DA, Kerster HW. 1969. The dependance of bee mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution* 23:560–571.
- Lindauer M. 1948. Über die einwirkung von Duft- und Geschmackstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. *Z Vgl Physiol* 31:348–412.
- Lindauer M. 1952. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z Vergl Physiol* 34:299–345.
- Lindauer M. 1954. Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Z Vergl Physiol* 36:391–432.
- Lindauer M. 1956. Über die Verteidigung bei indischen Bienen. *Z Vergl Physiol* 38:521–557.
- Lindauer M. 1957. Angeborene und erlernte Komponenten in der Sonnenorientierung der Bienen. *Z Vergl Physiol* 42:43–62.
- Lindauer M. 1961. *Communication among social bees*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Lindauer M, Kerr WE. 1960. Communication between the workers of stingless bees. *Bee World* 41:29–41.
- Loper GM, Wolf WW, Taylor OR. 1993. Radard detection of drones responding to honey bee queen pheromone. *J Chem Ecol* 19:1929–1938.

- Louveaux J. 1954. Etudes sur la récolte du pollen par les abeilles. *Apiculteur* 98:43–50.
- Louveaux J. 1985. *Les abeilles et leur élevage*. Echauffour, OPIDA, Paris.
- Lunau K. 1996. Unidirectionality of floral colour changes. *Pl Syst Evol* 200:125–140.
- Macior LW. 1971. Coevolution of plants and animals - systematic insights from plant-insect interactions. *Taxon* 20:17–28.
- Mackensen O, Nye WP. 1969. Selective breeding of honeybees for alfalfa pollen collection: sixth generation of selection and outcrosses. *J Apic Res* 8:9–12.
- Madel G. 1977. Vergiftungen von Hummel, durch de Nektar der Silverlinde, *Tilia tomentosa* Moench. *Bonn Zoologische Beitr* 28:149–154.
- Maeterlinck M. 1901. *La vie des abeilles*. Bibliothèque-Charpentier (Flasquelle E, éditeur), Paris.
- Malone L, Pham-Delegue M. 2001. Effects of transgene products on honey bees *Apis mellifera* and bumblebees (*Bombus* sp.). *Apidologie* 32 (4):287–304.
- Mamood AN, Waller GD. 1990. Recovery of learning responses by honeybees following a sublethal exposure to permethrin. *Physiol Entomol* 15:55–60.
- Marden JH. 1984. Remote perception of floral nectar by bumblebees. *Oecologia* 64:232–240.
- Marden JH, Waddington KD. 1981. Floral choice in honeybees in relation to the relative distances to flowers. *Physiol Entomol* 6:431–435.
- Masoud SA, Johnson LB, White FF, Reeck GR. 1993. Expression of a cysteine proteinase inhibitor (oryzacystin-I) in transgenic tobacco plants. *Plant Mol Biol* 21:655–663.
- Mauchamp B, Grandperrin D. 1982. Chromatographie en phase gazeuse des composés volatiles des glandes à phéromones des abeilles: méthode d'analyse directe. *Apidologie* 13:29–37.
- Maurizio A. 1953. Weitere Untersuchungen an Pollenhöschchen. Beitrag zur Erfassung der Pollentrachtverhältnisse in verschiedenen Gegenden der Schweiz. *Beih Schweiz Bztg* 2:485–556.
- Maurizio A. 1975. How bees make honey. Dans *Honey, a comprehensive survey* (Crane E, réd.), Heinemann, London, p. 77–105.
- Maynard Smith J. 1972. *On evolution*. Edinburgh univ. press, Edindurgh.
- Maynard Smith J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge univ. press, Cambridge.
- Maynard Smith J, Szathmáry E. 1995. *The major transitions in evolution*. Oxford Univ. press, Oxford.
- McArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am Nat* 100:603–609.
- McFarland DJ. 1971. *Feedback mechanisms in animal behaviour*. Academic Press, London.
- McNair JN. 1982. Optimal giving up time and the marginal value theorem. *AmNat* 119:511–529.

- McNamara JM, Houston AI. 1980. The application of statistical decision to animal behaviour. *J Theor Biol* 85:673–680.
- McNamara JM, Houston AI. 1985. A simple model of information in the exploitation of a patchily distributed food. *Anim Behav* 33:553–560.
- McNamara JM, Houston AI. 1992. Risk sensitive foraging: a review of the theory. *Bull Math Biol* 54:355–378.
- McNamara JM, Houston AI, Webb JN. 1994. Dynamic kin selection. *Proc R Soc Lond B* 258:23–28.
- Menzel R. 1968. Das Gedächtnis der Honigbiene für Spektralfarben. I. Kurtzzeitiges und langzeitiges Behalten. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 60:82–102.
- Menzel R. 1985. Learning in honey bees in an ecological and behavioral context. Dans *Experimental Behavioral Ecology* (Hölldobler B, Lindauer M, réds.), Fischer Verlag, Stuttgart, p. 55–74.
- Menzel R. 1999. Memory dynamics in the honeybee. *J Comp Physiol A* 185:323–340.
- Menzel R. 2001. Spatial memory for honeybee navigation. *Meeting of the European Sections of the International Union for the Study of Social Insects* Berlin.
- Menzel R, Brandt R, Gumbert A, Komischke B, Kunze J. 2000. Two spatial memories for honeybee navigation. *Proc R Soc Lond B* 267:961–968.
- Menzel R, Geiger K, Chittka L, Joerges J, Kunze J, Müller U. 1996. The knowledge base of bee navigation. *J Exp Biol* 199:141–146.
- Menzel R, Geiger K, Joerges J, Müller U, Chittka L. 1998. Bees travel novel homeward routes by integrating separately acquired vector memories. *Anim Behav* 55:139–152.
- Menzel R, Giurfa M. 2001. Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends Cogn Sci* 5:62–71.
- Menzel R, Greggers U, Hammer M. 1993. Functional organization of appetitive learning and memory in a generalist pollinator, the honey bee. Dans *Insect learning* (Papaï DR, Lewis AC, réds.), Chapman Hall, New-York, p. 79–125.
- Michelsen A. 1993. The transfer of information in the dance language of honeybees: progress and problems. *J Comp Physiol A* 173:135–141.
- Michelsen A. 2003. Signal and flexibility in the dance communication of honeybees. *J Comp Physiol A* 189:165–174.
- Michelsen A, Andersen BB, Storm J, Kirchner WH, Lindauer M. 1992. How honeybees perceive communication dances, studied by means of a mechanical model. *Behav Ecol Sociobiol* 30:143–150.
- Michelsen A, Kirchner WH, Lindauer M. 1986. Sound and vibrational signals in the dance language of honeybee, *Apis mellifera*. *Behav Evol Sociobiol* 18:207–212.
- Michelsen A, Towne WF, Kirchner WH, Kryger P. 1987. The acoustic near field of a dancing honey bee. *J Comp Physiol A* 161:633–643.
- Michener CD. 1968. Nests of some african Megachilid, with description of a new *Hoplitis*. *J Entomol Soc Southern Africa* 31:337–359.

- Michener CD. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Michener CD, Kerfoot WB. 1967. Nests and social behavior of three species of *Pseudogochloropsis*. *J Kansas Entomol Soc* 40:214–232.
- Millor J, Pham-Delegue MH, Deneubourg JL, Camazine S. 1999. Self-organized defensive behavior in honeybees. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:12611–12615.
- Milojévić BD. 1940. A new interpretation of the social life of the honey bee. *Bee World* 21:39–41.
- Moffatt L, Núñez JA. 1997. Oxygen consumption in the foraging honeybee depends on the reward rate at the food source. *J Comp Physiol B* 167:36–42.
- Montury A, Verrier C, Torcheux R, Wilkinson D. 1987. Etude du comportement des abeilles suite à des applications de Karaté sur céréales, colza. *La Defense des Vegetaux* 243:51–58.
- Moore AJ, Breed MB, Moor MJ. 1987. The guard honey bee: ontogeny and behavioural variability of workers performing a specialized task. *Anim Behav* 35:1159–1167.
- Moriarty F. 1969. The sublethal effects of synthetic insecticides on insects. *Biol Rev* 44:321–357.
- Moritz B, Crailsheim K. 1987. Physiology of protein digestion in the midgut of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *J Insect Physiol* 33:923–931.
- Moritz RFA, Southwick. 1992. *Bees as superorganisms, an evolutionary reality*. Springer-Verlag, Berlin.
- Muenchow G. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67:246–250.
- Myerscough MR. 1993. A simple model for temperature regulation in honeybee swarms. *J Theor Biol* 162:381–393.
- Myerscough MR. 2002. Dancing from a decision: a matrix model for nest-site choice by honeybees. *Proc R Soc Lond B* 1515:577–582.
- Nation JL, Robinson FA, Yu SJ, Bolten AB. 1986. Influence upon honeybees of chronic exposure to very low levels of selected insecticides in their diet. *J Apic Res* 25:170–177.
- Nauen R, Ebbinghaus-Kintscher U, Schmuck R. 2001. Toxicity and nicotinic acetylcholine receptor interaction of imidacloprid and its metabolites in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidea). *Pest Manag Sci* 57:577–586.
- Naumann K. 1991. Grooming behaviors and the translocation of queen mandibular gland pheromone on worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 22:523–531.
- Naumann K, Winston ML. 1990. Effects of package production on temporal caste polyethism in honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Ann Entomol Soc Am* 83:264–270.
- Naumann K, Winston ML, Slessor KN. 1993. Movement of honey bee (*Apis mellifera* L.) queen mandibular gland pheromone in populous and unpopulous colonies. *J Insect Behav* 6:211–223.

- Nelson NC. 1927. Adaptability of young bees under adverse conditions. *Am Bee J* 67:242–243.
- Neukirch A. 1982. Dependence of life span of the honey bee (*Aois mellifera*) upon flight performance and energy consumption. *J Comp Physiol* 145:35–40.
- Nieh J J C and Tautz, Spaethe J, Bartareau T. 1999. The communication of food location by a primitive stingless bee, *Trigona carbonaria*. *Zool Anal Complex Syst* 102:238–246.
- Nieh JC. 1993. The stop signal of honeybees: reconsidering its message. *Behav Ecol Sociobiol* 33:51–56.
- Nieh JC. 1998a. The food recruitment dance of stingless bee, *Melipona panamica*. *Behav Ecol Sociobiol* 43:133–145.
- Nieh JC. 1998b. The honey bee shaking signal: function and design of the modulatory communication signal. *Behav Ecol Sociobiol* 42:23–36.
- Nieh JC, Roubik DW. 1995. A stingless bee (*Melipona panamica*) indicates food location without using a scent trail. *Behav Ecol Sociobiol* 37:63–70.
- Nieh JC, Roubik DW. 1998. Potential mechanisms for the communication of height and distance by a stingless bee, *Melipona panamica*. *Behav Ecol Sociobiol* 43:387–399.
- Nieh JC, Tautz J. 2000. Behaviour-locked analysis reveals weak 200–300 Hz comb vibrations during the honeybee waggle dance. *J Exp Biol* 203:1573–1579.
- Nixon HL, Ribbands CR. 1952. Food transmission within the honeybee community. *Proc R Soc Lond B* 140:43–50.
- Noirot C. 1989. Social structure in termites societies. *Ethol Ecol Evol* 1:1–17.
- Núñez JA. 1966. Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. *Z Vgl Physiol* 53:142–164.
- Núñez JA. 1967. Sammelbienen markieren versiegte Futterquellen durch Duft. *Naturwissenschaften* 54:322–323.
- Núñez JA. 1970. The relationship between sugar flow and foraging and recruiting behavior of honeybees *Apis mellifera* L. *Anim Behav* 18:527–538.
- Núñez JA. 1971. Beobachtungen an sozialbezogenen Verhaltensweisen von Sammelbienen. *Z Tierpsychol* 28:1–18.
- Núñez JA. 1977. Nectar flow by melliferous flora and gathering flow by *Apis mellifera ligustica*. *J Insect Physiol* 23:265–275.
- Núñez JA. 1982. Honeybee foraging strategies at the food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *J Apic Res* 21:139–150.
- Núñez JA, Almeida L, Balderrama N, Giurfa M. 1998. Alarm pheromone induces stress analgesia via an opioid system in the honey bee. *Physiol Behav* 63:75–80.
- Nunamaker RA, Hatvey AJ, Wilson WT. 1984. Inability of honey bee colonies to rear queens following exposure to fenthion. *Am Bee J* 124:308–309.
- Odani S, Ikeneka T. 1977. Studies on soybean trypsin inhibitors: complete aminoacids sequence of a soybean trypsin-chymotrypsin-elastase inhibitor, CII. *J Biochem* 82:1523–1531.

- OEPP/EPPO. 1993. Guideline on test methods for evaluating the side effects of plant protection products on honeybees. *OEPP - EPPO Bull* 22:203–215.
- Oeynhausen A, Kirchner WH. 2001. Vibrational signals of foraging bumblebees (*Bombus terrestris*) in the nest. *Proc of International Union for the Study of Social Insects* Berlin: p. 31.
- Ohashi K, Yahara T. 2002. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Func Ecol* 16:492–503.
- Oldroyd BP, Osborne KE. 1999. The evolution of worker sterility in honeybees: the genetic basis of failure of worker policing. *Proc R Soc Lond B* 266:1335–1339.
- Oldroyd BP, Rinderer TE, Buco SM. 1991. Honey bees dance with their supe-sisters. *Anim Behav* 42:121–129.
- Oldroyd BP, Rinderer TE, Buco SM, Beaman LD. 1993. Genetic Variance in honey bees for preferred foraging distance. *Anim Behav* 45:323–332.
- Oldroyd BP, Smolenski AJ, Cornuet JM, Crosier RH. 1994. Anarchy in the beehive. *Nature* 371:749–750.
- Oomen P, De Ruijter A, Van Der Steen J. 1992. Method for honeybee brood feeding tests with insect growth-regulating insecticides. *Bulletin OEPP/EPPO* 22:613–616.
- Opfinger E. 1931. Über die Orientierung der Honigbiene and der Futterquelle. *Z Vergl Physiol* 15:431–487.
- Oppert B, Morgan T, Cubertson C, Kramer K. 1993. Dietary mixtures of cysteine and serine proteinase inhibitors exhibit synergistic toxicity toward the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Comp Biochem Physiol* 105:379–385.
- Osborne JL, Clark SJ, Morris RJ, Williams IH, Riley JR, Smith AD, Reynolds DR. 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy using harmonic radar. *J Appl Ecol* 36:519–533.
- Osborne JL, Williams IH. 2001. Site constancy of bumble bees in an experimentally patchy habitat. *Agricult Ecosystems Environ* 83:129–141.
- Oster G, Wilson EO. 1978. *Caste and ecology in social insects*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Oster GF, Heinrich B. 1976. Why do bumbles bees major? A mathematical model. *Ecol Monogr* 46:129–133.
- Page RE, Erber J, Fondrk MK. 1998. The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honeybees *Apis mellifera* L. *J Comp Physiol A* 182:489–500.
- Painter-Kurt S, Schneider SS. 1998. Age and behavior of honey bee, *Apis mellifera* L., that perform vibration signals on queens and queen cells. *Ethology* 104:475–485.
- Pankiw T, Page RE. 2001. Genotype and colony environment affect honeybee (*Apis mellifera* L.) development and foraging behavior. *Behav Ecol Sociobiol* 51:87–94.

- Pankiw T, Winston ML, Slessor KN. 1995. Queen attendance behavior of worker honey bees (*Apis mellifera* L) that are high and low responding to queen mandibular pheromone. *Insect Soc* 41:371–378.
- Park OW. 1923. Water stored by bees. *Am Bee J* 63:348–349.
- Pasteels J, Deneubourg JL, Goss S. 1987. Self-organization mechanisms in ant societies (I): trail recruitment to newly discovered food sources. Dans *From individual to collective behavior in social insects* (Pasteels J, Deneubourg JL, réds.), Birkhäuser, Basel, p. 155–156.
- Payne J, Bettman JR. 1993. *The adaptive decision maker*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Pelz C, Gerber B, Menzel R. 1997. Odorant intensity as a determinant for olfactory conditioning in honeybees: roles in discrimination, overshadowing and memory consolidation. *J Exp Biol* 200:837–847.
- Percival MS. 1961. Types of nectar in angiosperms. *New Phytol* 60:235–281.
- Perez SM, Waddington KD. 1996. Carpenter bee (*Xylocopa micans*) risk indifference and a review of nectarivore risk sensitivity studies. *Am Zool* 36:435–446.
- Pernal SF, Currie RW. 2001. The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav Ecol Sociobiol* 51 (1):53–68.
- Pettis JS, Higo HA, Pankiw T, Winston ML. 1997. A queen rearing suppression in the honey bee. Evidence for a fecundity signal. *Insect Soc* 44:311–322.
- Pflüger W, Schmuck R. 1991. Ecotoxicological profile of imidacloprid. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer* 44:145–158.
- Pflumm WW. 1969. Stimmungsänderungen der Biene während des Aufenthalts an der Futterquelle. *Z Vgl Physiol* 65:299–323.
- Pham MH, Roger B, Pain J. 1982. Variation en fonction de l'âge des ouvrières d'abeilles (*Apis mellifera ligustica* S.) du pouvoir d'attraction d'un extrait de phéromones royales. *Apidologie* 13:143–155.
- Pham-Delègue MH, Bailez O, Blight MM, Masson C, , Picard-Nizou AL, Wadhams LJ. 1993. Behavioural discrimination of oilseed rape volatiles by the honeybee *Apis mellifera* L. *Chemical Senses* 18:483–494.
- Pham-Delègue MH, Decourtye A, Kaiser L, Devillers J. 2002. Behavioural methods to assess the effects of pesticides on honey bees. *Apidologie* 33:425–432.
- Pham-Delègue MH, Girard C, Le Métayer M, Picard-Nizou AL, Hennequet C, Pons O, Jouanin L. 2000. Long-term effects of soybean protease inhibitors on digestive enzymes, survival and learning abilities of honeybees. *Entomol Exp Appl* 95:21–29.
- Pierce GJ, Ollason JG. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49:111–118.
- Pierre J. 2003. Le marquage des fleurs visitées par les abeilles et les bourdons. *Bull Tech Apic* 30:29–36.
- Pike KS, Mayer DF, Glazer M, Kiouss C. 1982. Effects of permethrin on mortality and foraging behavior of honey bees in sweet corn. *Entomol Soc Am* 11:951–953.

- Pleasants JM. 1981. Bumblebees response to variation in nectar availability. *Ecology* 62:1648–1661.
- Pleasants JM. 1989. Optimal foraging by nectarivores: a test of the marginal value theorem. *Am Nat* 134:51–71.
- Plowright C, Cantin-Plante N. 1997. Le choix de la direction des trajets entre fleurs des bourdons (*Bombus*) butineurs. *Can Entomol* 129:915–925.
- Plowright CMS, Plowright RC, Reid SL. 1995. "Home or away?" The effect of mode of locomotion on consumption of sugar by bumble bees (Hymenoptera: Apidae). *Can J Zool* 73:801–804.
- Plowright RC, Galen C. 1985. Landmarks or obstacles: the spatial heterogeneity on bumble bee foraging behavior. *Oikos* 44:459–464.
- Pons O, de Turckheim E. 1988a. Cox's periodic regression model. *Ann Statist* 16:678–693.
- Pons O, de Turckheim E. 1988b. *Modèle de régression de Cox périodique et étude d'un comportement alimentaire*. INRA Institut National de la Recherche Agronomique, Versailles, France.
- Portha S, Deneubourg JL, Detrain C. 2002. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behav Ecol* 13:776–781.
- Possingham HP. 1989. The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *Am Nat* 133:42–60.
- Possingham HP, Houston AI, McNamara JM. 1990. Risk averse foraging in bees: a comment on the model of Harder and Real. *Ecology* 71:1622–1624.
- Punchihewa RWK, Koeniger N, Kevan PG, Gadawski RM. 1985. Observations on the dance communication and natural foraging ranges of *Apis cerena*, *Apis dorsata* and *Apis florea* in Sri Lanka. *J Apic Res* 24:168–175.
- Pyke GH. 1978. Optimal foraging in bumble bees and coevolution with their plants. *Oecologia* 36:281–293.
- Pyke GH. 1980. Optimal foraging in bumble bees: calculations of the net rates of energy intake and optimal patch choice. *Theor Pop Biol* 17:232–246.
- Ratnieks FLW. 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *Am Nat* 132:217–236.
- Ratnieks FLW. 1995. Evidence for a queen-produced egg-marking pheromone and its use in worker policing in the honey bee. *J Apicult Res* 34:31–37.
- Ratnieks FLW, Anderson C. 1999a. Task partitioning in insect societies. *Ins Soc* 46 (2):95–108.
- Ratnieks FLW, Anderson C. 1999b. Task partitioning in insect societies. II. Use of queueing delay information in recruitment. *Am Nat* 154:536–548.
- Ratnieks FLW, Reeve HK. 1992. Conflict in single-queen hymenopteran societies: the structure of conflict, and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. *J Theor Biol* 158:33–65.
- Ratnieks FLW, Visscher PK. 1989. Worker policing in the honey bee. *Nature* 342:796–797.

- Raveret-Richter M, Waddington K. 1993. Past foraging experience influences honey dance behaviour. *Anim Behav* 46:123–128.
- Real L, Ellner S, Harder LD. 1990. Short term energy maximization and risk aversion in bumble bees: a reply to Possingham et al. *Ecology* 71:1625–1628.
- Real L, Ott J, Silverfine E. 1982. On the trade off between the mean and the variance in foraging: effect of spatial distribution and color preference. *Ecology* 63:1617–1623.
- Real LA. 1991. Animal choice behaviour and the evolution of cognitive architecture. *Science* 253:980–986.
- Real LA, Rathke B. 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology* 69:728–735.
- Renner M, Vierling G. 1977. Die Rolle des Taschendrüspheromons beim Hochzeitsflug der Beienkönigin. *Behav Ecol Sociobiol* 2:329–338.
- Rescorla RA, Wagner AR. 1972. A theory of classical conditioning: variations in the effectiveness of reinforcement and non reinforcement. Dans *Classical conditioning: Current research and theory* (Black AH, Prokasy WF, réds.), Appleton-Century-Crofts, New-York, p. 64–99.
- Rhoades DF, Bergdahl JC. 1981. Adaptive significance of toxic nectar. *Am Nat* 117:798–803.
- Ribbands CR. 1949. The foraging method of individual honey bees. *J Anim Ecol* 18:47–66.
- Ribbands CR. 1953. *The behaviour and social life of honeybees*. London Bee Research Association, London.
- Ribbands CR. 1955. The scent perception of the honeybee. *Proc R Entomol Soc Lond B* 143:367–379.
- Richter MR. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. *Annu Rev Entomol* 45:121–150.
- Rieth JP, Levin MD. 1988. The repellent effect of two pyrethroid insecticides on the honey bee. *Physiol Entomol* 13:213–218.
- Riley JR, Smith AD, Reynolds DR, Edwards AS, Osborne JL, Williams IH, Carreck NL, Poppy GM. 1996. Tracking bees with harmonic radar. *Nature* 379:29–30.
- Rinderer TE. 1983. Regulation of honey bee hoarding efficiency. *Apidologie* 14:87–92.
- Rinderer TE, Hagstad WA. 1984. The effect of empty comb on the proportion of foraging honeybees collecting nectar. *J Apic Res* 23:80–81.
- Robinson GE. 1987. Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone. *Behav Ecol Sociobiol* 20:329–338.
- Robinson GE. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. *Annu Rev Entomol* 37:637–665.
- Robinson GE. 2002. Genomics and integrative analysis of division of labor in honeybee colonies. *Am Nat* 160 (supplement):161–172.

- Robinson GE, Huang ZY. 1998. Colony intergration in honey bees: genetic, endocrine and social control of division of labor. *Apidologie* 29:159–170.
- Robinson GE, Page RE. 1989. Genetic determination of nectar, pollen foraging and nest-site scouting in honey bee colonies. *Behav Ecol Evol* 24:317–323.
- Rohrseitz K, Tautz J. 1999. Honey bee dance communication: waggle run direction coded in antennal contacts? *J Comp Physiol A* 184:463–470.
- Ronacher B, Krahe R, Hennig RM. 2000. Effects of signal duration on the recognition of masked communication signals by the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. *J Comp Physiol A* 186:1065–1072.
- Ronacher B, Wehner R. 1995. Desert ants *Cataglyphis fortis* use self-induced optic flow to measure distances travelled. *J Comp Physiol A* 177:21–27.
- Rösch GA. 1925. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat, I. Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehung zum Alter der Arbeitsbienen. *Z vergl Physiol* 2:571–631.
- Rösch GA. 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat, 2. Teil: Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Z vergl Physiol* 12:1–71.
- Russell B. 1905. On Denoting. *Mind* 14:479–493.
- Sakagami SF. 1953. Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L. *Jap J Zool* 11:117–185.
- Sandoz JC, Laloi D, Odoux JF, PhamDelegue MH. 2000. Olfactory information transfer in the honeybee: compared efficiency of classical conditioning and early exposure. *Anim Behav* 59:1025–1034.
- Sauer S, Kinkelin M, Herrmann E, Kaiser W. 2003. The dynamics of sleep-like behaviour in honey bees. *J Comp Physiol A* 189:599 – 607.
- Saville NM, Dramstad WE, Fry GLA, Corbet SA. 1997. Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. *Agric Ecosyst Env* 61:145–154.
- Scheiner R, Page R, Erber J. 2001. The effects of genotype, foraging role, and sucrose responsiveness on the tactile learning performance of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Neurobiol Learn Memory* 76 (2):138–150.
- Schmid-Hempel P. 1984. The importance of handling time for the flight directionality in bees. *Behav Ecol Sociobiol* 15:303–309.
- Schmid-Hempel P, Schmid-Hempel R. 1986. Nectar-collecting bees use distance sensitive movement rules. *Anim Behav* 34:605–607.
- Schmidt HW. 1996. The reaction of bees under the influence of the insecticide imidacloprid. *Proceedings of sixth International Symposium on Hazards of Pesticides to Bees* Braunschweig, Germany.
- Schmidt JO. 1999. Attractant or pheromone: the case of Nasanov secretion and honey bee swarms. *J Chem Ecol* 25:2051–2056.
- Schmitt U, Bertsch A. 1990. Do foraging bumblebees scent-mark food sources and does it matter. *Oecologia* 82:137–144.

- Schmitt U, Lubke G, Francke W. 1991. Tarsal secretion marks food sources in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Chemoecology* 2:35–40.
- Schmuck R. 1999. Pflanzenschutz Nachrichten Bayer. *No causal relationship between Gaucho seed dressing in sunflowers and the French bee symptome* 52:257–299.
- Schmuck R, Schöning R, Stork A, Schramel O. 2001. Risk to honeybees (*Apis mellifera* L., Hymenoptera) by an imidacloprid seed dressing of sunflowers. *Pest Manag Sci* 57:225–238.
- Schneider SS. 1991. Modulation of queen activity by the vibration dance in swarming colonies of African honey bee, *Apis mellifera scutellata*. *J Kansas Entomol Soc* 64:269–278.
- Schneider SS, Mac Nally LC. 1991. The vibration dance of queenless workers of the honey bee. *J Insect Behav* 4:319–332.
- Schneider SS, Stamps JA, Gary NE. 1986. The vibration dance of honey bee. *Anim Behav* 34:377–385.
- Schnepf E. 1969. Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. *Protoplasmatologia* 8:1–181.
- Schoener TW. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu Rev Ecol Syst* 2:369–404.
- Scholze E, Pichler H, Heran H. 1964. Zur Entfernungsschätzung der Bienen nach dem Kraftaufwand. *Naturwissenschaften* 51:69–70.
- Schricker B, Stephen WP. 1970. The effects of sublethal doses of parathion on honeybee behaviour. I. Oral administration and the communication dance. *J Apicult Res* 9:141–153.
- Schuler TH, Denholm I, Clark SJ, Poppy GM. 2001. Population-scale laboratory studies of the effect of transgenic plants on nontarget insects. *Mol Ecol* 10.
- Schuler TH, Potting RPJ, Denholm I, Clark SJ, Clark AJ, Stewart CN, Poppy GM. 2003. Tritrophic choice experiments with Bt plants, the diamondback moth *Plutella xylostella* and the parasitoid *Cotesia plutellae*. *Trans Res* 12.
- Schulz DJ, Huang ZY, Robinson GE. 1998. Effects of colony food shortage on behavioral development in honey bees. *Behav Ecol Sociobiol* 42:295–303.
- Schulz DJ, Robinson GE. 2001. Octopamine influences division of labor in honey bee colonies. *J Comp Physiol A* 187:53–61.
- Seeley TD. 1982. Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 11:287–293.
- Seeley TD. 1983. Division of labor between scouts and recruits in honeybee foraging. *Behav Ecol Sociobiol* 12:253–259.
- Seeley TD. 1985. *Honeybee ecology, a study of adaptation in social life*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Seeley TD. 1986. Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behav Ecol Sociobiol* 19:343–354.
- Seeley TD. 1987. The effectiveness of information collection about food sources by honey bee colonies. *Anim Behav* 35:1572–1575.
- Seeley TD. 1989. The honey bee colony as a superorganism. *Am Sci* 77:546–553.

- Seeley TD. 1992. The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behav Ecol Sociobiol* 31:375–383.
- Seeley TD. 1994. Honey bee foragers as sensory units of their colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 34:51–62.
- Seeley TD. 1995. *The wisdom of the hive*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Seeley TD. 1997. Honey bee colonies are group-level adaptative units. *Am Nat* 150:s22–41.
- Seeley TD. 1998. Thoughts on information and integration in honey bee colonies. *Apidologie* 29:67–80.
- Seeley TD. 2002. When is self-organization used in biological systems? *Biol Bull* 202 (3):314–318.
- Seeley TD, Camazine S, Sneyd J. 1991. Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav Ecol Sociobiol* 28:277–290.
- Seeley TD, Fell RD. 1981. Queen substance production in honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies preparing to swarm. *J Kansas Entomol Soc* 54:192–196.
- Seeley TD, Kühnholz S, Weidenmüller A. 1996. The honey bee's tremble dance stimulates additional bees to function as a nectar receivers. *Behav Ecol Sociobiol* 39:419–427.
- Seeley TD, Mikheyev A, Pagano G. 2000. Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *J Comp Physiol A* 186 (9):813–819.
- Seeley TD, Tovey CA. 1994. Why search time to find a food-storer bee accurately indicates the relative rates of nectar collecting and nectar processing in the honey bee colonies. *Anim Behav* 47:311–316.
- Seeley TD, Towne WF. 1992. Tactics of dance choice in honey bees: do foragers compare dances? *Behav Ecol Sociobiol* 30:59–69.
- Seeley TD, Visscher PK. 1988. Assessing the benefits of cooperation in honeybee foraging: search costs, forage quality, and competitive ability. *Behav Ecol Sociobiol* 22:229–237.
- Seeley TD, Buhrman SC. 1999. Group decision making in swarms of honey bees. *Behav Ecol Sociobiol* 45:19–31.
- Seeley TD, Buhrman SC. 2001. Nest-site selection in honey bees: how well do swarms implement the "best-of-N" decision rule? *Behav Ecol Sociobiol* 49:416–427.
- Sendova-Franks AB, Franks NR. 1999. Self-assembly, self-organization and division of labour. *Phil Trans R Soc Lond* 354:1395–1405.
- Shafir S, Wiegmann DD, Smith BH, Real LA. 1999. Risk-sensitive foraging: choice behaviour of honeybees in response to variability in volume of reward. *Anim Behav* 57:1055–1061.
- Shapiro MS. 2000. Quantitative analysis of risk sensitivity in honeybees (*Apis mellifera*) with variability in concentration and amount of reward. *J Exp Psychol Anim Behav Process* 26:196–205.
- Shapiro MS, Couvillon PA, Bitterman ME. 2001. Quantitative tests of an associative theory of risk-sensitivity in honeybees. *J Exp Biol* 204:565–573.

- Shearer DA, Boch R. 1965. 2-heptanone in the mandibular gland secretion of the honeybee. *Nature* 206:530.
- Sherman G, Visscher PK. 2002. Honeybee colonies achieve fitness through dancing. *Nature* 419 (6910):920–922.
- Sherman PW, Alexander RD, Jarvis JU. 1991. *The biology of the naked mole-rat*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Shires SW, Murray A, Debray P, Le Blanc J. 1984. The effects of a new pyrethroid insecticide WL-85871 on foraging honey bee (*Apis mellifera*). *Pest Sci* 15:491–499.
- Sibly RM. 1983. Optimal group size is unstable. *Anim Behav* 31:947–948.
- Siebert J. 1980. Beekeeping, pollination, and externalities in California agriculture. *Am Agricult Econom Ass* May:165–171.
- Simpson J. 1966. Repellency of the mandibular gland scent of worker honey bees. *Nature* 209:531–532.
- Slaa EJ, Wassenberg J, Biesmeijer C. 2003. The use of fied-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees. *Ecol Entomol* 28:369–379.
- Slessor KN, Kaminski LA, King GGS, Borden JH, Winston ML. 1988. Semiochemical basis of the retinue response to queen honey bees. *Nature* 332:354–356.
- Smith RK, Spivak M, Taylor OR, Benett C, Smith ML. 1993. Maturation of tregal gland alkene profiles in European honey bee queens (*Apis mellifera* L.). *J Chem Ecol* 19:133–142.
- Southwick EE. 1983. The honey bee cluster as a homeothermic superorganism. *Comp Biochem Physiol* 75:641–645.
- Southwick EE, Mugaas JN. 1971. a hypothetical homeotherm: the honeybee hive. *Comp Biochem Physiol* 40:935–944.
- Spaethe J, Tautz J, Chittka L. 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behavior. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:3898–3903.
- Srinivasan M. 1994. Pattern recognition in the honeybee: recent progress. *J Insect Physiol* 40:183–194.
- Srinivasan MV, Zhang SW, Altwein M, Tautz J. 2000. Honeybee navigation: nature and calibration of the "odometer". *Science* 287:851–854.
- Srinivasan MV, Zhang SW, Berry J, Cheng K, Zhu H. 1999. Honeybee navigation: linear perception of short distances travelled. *J Comp Physiol A* 185:239–245.
- Srinivasan MV, Zhang SW, Bidwell NJ. 1997. Visually mediated odometry in honeybees. *J Exp Biol* 200:2513–2522.
- Srinivasan MV, Zhang SW, Lehrer M, Collett TS. 1996. Honeybee navigation *en route* to a goal: visual flight control and odometry. *J Exp Biol* 199:237–244.
- Stabentheiner A, Hagmüller K. 1991. Sweet food means hot dancing in honeybees. *Naturwissenschaften* 78:471–473.

- Stabentheiner A, Kovac H, Hagmüller K. 1995. Thermal behavior of round and wagtail dancing honey bees. *J Comp Physiol B* 165:433–444.
- Stark J, Banken J, Walthall W. 1998. The importance of the population perspective for the evaluation of side-effects of pesticides on beneficial species. Dans *Ecotoxicology: Pesticides and beneficial organisms* (Haskell P, McEwen P, réds.), Kluwer Academic, Dordrecht, p. 348–359.
- Steffan-Dewenter I, Kuhn A. 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscape. *Proc R Soc Lond B* 270:569–575.
- Stephen WP, Schricker B. 1970. The effect of sublethal doses of parathion. II. Site of parathion activity, and signal integration. *J Apicult Res* 9:155–164.
- Stephens DW. 1987. On economically tracking a variable environment. *Theor Pop Biol* 32:15–25.
- Stephens DW. 1993. Learning and behavioral ecology: incomplete information and environmental predictability. Dans *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives* (Papaj, R D, Lewis CR, réds.), Chapman and Hall, New-York, p. 195–218.
- Stephens DW, Charnov EL. 1982. Optimal Foraging: Some Simple Stochastic Models. *Behav Ecol Sociobiol* 10:251–263.
- Stephens DW, Krebs JR. 1986. *Foraging theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Stone GN, Amos JN, Stone TF, Knight RL, Gay H, Parrott F. 1988. Thermal effect of activity patterns and behavioural switching in a concourse of foragers on *Stachytarpheta mutabilis* (Verbenacea) in Papua New Guinea. *Oecologia* 77:56–63.
- Stone JC, Abramson CI, Price JM. 1997. Task-dependent effects of dicofol (Kelthane) on learning in the honey bee *Apis mellifera*. *Bull Environ Contamination Toxicol* 58:177–183.
- Stoner A, Wilson WT. 1982. Diflubenzuron (Dimilin): effect of Long-Term Feeding of Low Doses in Sugar-Cake or Sucrose Syrup on Honey Bees in Standard-Size Field Colonies. *Am Bee J* 122:579–582.
- Stoner A, Wilson WT, Rhodes HA. 1982. Carbofuran: effect of Long-Term Feeding of Low Doses in Sucrose Syrup on Honey Bees in Standard-Size Field Colonies. *Environ Entomol* 11 (1):53–59.
- Storm J. 1998. *The dynamics and flow field of the wagging dancing honey bee*. Phd thesis, Odense Univ., Odense.
- Stout JC, Goulson D. 2001. The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Anim Behav* 62:183–189.
- Stout JC, Goulson D. 2002. The influence of nectar secretion rates on the responses of bumblebees (*Bombus* spp.) to previously visited flowers. *Behav Ecol Sociobiol* 52:239–246.
- Stout JC, Goulson D, Allen JA. 1998. Repellent scent marking of flowers by a guild of foraging bumblebees (*Bombus* spp.). *Behav Ecol Sociobiol* 43:317–326.

- Struye MH, Mortier HJ, Arnold G, Miniggio C, Borneck R. 1994. Microprocessor-controlled monitoring of honey bee flight activity at the hive entrance. *Apidologie* 25:384–395.
- Suchail S. 2001. *Etude pharmacocinétique et pharmacodynamique de la létalité induite par l'imidaclopride et ses métabolites chez l'abeille domestique (Apis mellifera L.)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.
- Suchail S, Guez D, Belzunces LP. 2000. Characteristics of imidacloprid toxicity in two *Apis mellifera* subspecies. *Environ Toxicol Chem* 19 (7):1901–1905.
- Suchail S, Guez D, Belzunces LP. 2001. Discrepancy between acute and chronic toxicity induced by imidacloprid and its metabolites in *Apis mellifera*. *Environ Toxicol Chem* 20 (11):2482–2486.
- Sumpter DJT, Beekman M. 2003. From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. *Anim Behav* 66:273–280.
- Sumpter DJT, Pratt SC. 2003. A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behav Ecol Sociobiol* 53:131–144.
- Tautz J. 1979. Reception of particle oscillation in a medium - an unorthodox sensory capacity. *Naturwissenschaften* 66:452–461.
- Tautz J. 1996. Honeybee waggle dance: recruitment success depends on the dance floor. *J Exp Biol* 199:1375–1381.
- Tautz J, Casas J, Sandeman DC. 2001. Phase reversal of vibratory signals in honeycomb may assist dancing honeybees to attract their audience. *J Exp Biol* 204:3737–3746.
- Tautz J, Rohrseitz K. 1998. What attracts honeybees to a waggle dancer. *J Comp Physiol A* 183:661–667.
- Tautz J, Sandeman DC. 2003. Recruitment of honeybees to non-scented food sources. *J Comp Physiol A* 189:293–300.
- Taylor K, Waller G, Crowder L. 1987. Impairment of classical conditioned response of the honey bee (*Apis mellifera* L.) by sublethal doses of synthetic pyrethroid insecticides. *Apidologie* 18:243–252.
- Tezze AA, Farina WM. 1999. Trophallaxis in the honeybee, *Apis mellifera*: the interaction between viscosity and sucrose concentration of transferred solution. *Anim Behav* 57:1319–1326.
- Theraulaz G, Bonabeau E, Deneubourg JL. 1998. Response threshold reinforcements and division of labour in insect societies. *Proc R Soc Lond B* 265:327–332.
- Thom C. 2003. The tremble dance of honey bees can be caused by hive-external foraging experience. *J Exp Biol* 206:2111–2116.
- Thomson JD. 1996. Trapline foraging by bumblebees. I Persistence of flight-path geometry. *Behav Ecol* 7:158–164.
- Thorp RN, Briggs DL, Estes JR, Erickson EH. 1975. Nectar fluorescence under ultraviolet irradiation. *Science* 189:476–478.
- Tinbergen JM. 1981. Foraging decisions in starlings (*sturnus vulgaris* L.). *Ardea* 69:1–67.

- Tinbergen N, Kruyt W. 1938. Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.) III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. *Z Vergl Physiol* 25:292–334.
- Vadas RL. 1994. The anatomy of an ecological controversy: honey-bee searching behaviour. *Oikos* 69:158–166.
- Vandame R, Meled M, Colin ME, Belzunces LP. 1995. Alteration of the homing-flight in the honey bee *Apis mellifera* L. exposed to sublethal dose of Deltamethrin. *Environ Toxicol Chem* 14:855–860.
- Védrenne Y. 2002. L'apiculture en France. *Le Courrier de la Nature* 196:39–41.
- Velthuis HHW. 1972. Observations on the transmission of queen substances in the honey bee colony by the attendants of the queens. *Behav* 41:105–129.
- Venables WN, Ripley BD. 1999. *Modern applied statistics with S-plus*. Springer-Verlag, New-York.
- Verhaeghe JC, Simon X, Doye NR, Bogatyrev NR, P R. 1999. The control of nectar and pollen foraging. *Proc Specialists'meeting on Insect pollination in greenhouses* Soesterberg: p. 28.
- Visscher PK. 1983. The honeybee way of death: necrophoric behaviour in *Apis mellifera* colonies. *Anim Behav* 31:1070–1076.
- Visscher PK. 1996. reproductive conflict in honey bees: a stalemate of worker egg-laying and policing. *Behav Ecol Sociobiol* 39:237–244.
- Visscher PK. 2003. How self-organization evolves. *Nature* 421:799–800.
- Visscher PK, Camazine S. 1999. Collective decisions and cognition in bees. *Nature* 397:400.
- Visscher PK, Dukas R. 1997. Survivorship of foraging honey bees. *Insectes Soc* 44:1–5.
- Visscher PK, Seeley T. 1982. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* 63:1790–1801.
- Vollbehr J. 1975. Zur Orientierung junger Honigbienen bei ihrem ersten Orientierungsflug. *Zool Jb Allg Zool Physiol* 79:33–69.
- Vollrath F. 1986. Eusociality and extraordinary sex ratios in the spider *Anelosimus eximius* (Aranidae: Theridiidae). *Behav Ecol Sociobiol* 18:283–287.
- de Vries H, Biesmeijer JC. 1998. Modelling collective foraging by means of individual behaviour rules in honey-bees. *Behav Ecol Sociobiol* 44:109–124.
- de Vries H, Biesmeijer JC. 2002. Self-organization in collective honeybee foraging: emergence of symmetry breaking, cross inhibition and equal harvest-rate distribution. *Behav Ecol Sociobiol* 51:557–569.
- Waddington KD. 1979. Quantification of the movement patterns of bees: A novel method. *Am Midland Nat* 101:278–285.
- Waddington KD. 1980. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. *Oecologia* 44:199–204.
- Waddington KD. 1982. Information used in foraging, in: *Biology of social in-*

- sects. Dans *9th Congress of International Union of the study of social insects* (Breed MD EH Michener CD, réd.), West view press, Boulder, CO, p. 24–27.
- Waddington KD. 1983. Floral-visitation-sequences by bees: models and experiments. Dans *Handbook of experimental pollination biology* (Jones E LR, réd.), Van Nostrand - Reinhold, New York, p. 461–473.
- Waddington KD. 1995. Bumbles bees do not respond to variance in nectar concentration. *Ethology* 101:33–38.
- Waddington KD, Allen T, Heinrich B. 1981. Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent vs continuous rewards. *Anim Behav* 29:779–784.
- Waddington KD, Gottlieb N. 1990. Actual vs perceived profitability: A study of floral choice of honey bees. *J Ins Behav* 3:429–441.
- Waddington KD, Holden LR. 1979. Optimal foraging: on flower selection by bees. *Am Nat* 114:179–196.
- Waddington KD, Kirchner WH. 1992. Acoustical and behavioral correlates of profitability of food sources in honey bee round dances. *Ethology* 92:1–6.
- Wainseboim AJ, Farina WM. 2000. Trophallaxis in the honeybee *Apis mellifera* (L.): the interaction between flow of solution and sucrose concentration of exploited sources. *Anim Behav* 59:1177–1185.
- Wajnberg E, Fauvergue X, Pons O. 2000. Patch leaving decision rules and the marginal value theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behav Ecol* 11:577–586.
- Waller GD. 1972. Evaluating responses of honey bees to sugar solutions using an artificial-flower feeder. *Ann Entomol Soc Am* 65:857–862.
- Waller GD, Bachman WW. 1981. Use of honey-sac load and dance characteristics of worker honeybees to determine their sugar preferences. *J Apic Res* 20:23–27.
- Ward P, Zahavi A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as "information centres" for food findings. *Behav Ecol Sociobiol* 115:517–534.
- Waser NM. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *Am Nat* 127:593–603.
- Waser NM, Mitchell RJ. 1990. Nectar standing crops in *Delphinium nelsonii* flowers: spatial autocorrelation among plants? *Ecology* 71:116–123–.
- Watanabe M. 1994. Pollination worries rise as honey bees decline. *Science* 265:1170.
- Watmough J, Camazine S. 1995. Self-organized thermoregulation of honey bee clusters. *J Theor Biol* 176:391–402.
- Wehner R, Menzel R. 1990. Do insects have cognitives maps. *Ann Rev Neurosci* 13:403–414.
- Wei CA, Rafalko SL, Dyer FC. 2002. Deciding to learn: modulation of learning flights in honeybees, *Apis mellifera*. *J Comp Physiol A* 188:725–737.
- Weidenmüller A, Seeley T. 1999. Imprecision in waggle dances of the honey bee for nearby food sources: error or adaptation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:190–199.

- Weiss MR, Lamont BB. 1997. Floral color change and insect pollination: a dynamic relationship. *Isr J Plant Sci* 45:185–199.
- Wells H, Wells PH. 1986. Optimal diet, minimal uncertainty and individual constancy in the foraging of the honey bees, *Apis mellifera*,. *J Anim Ecol* 55:881–891.
- Wenner AM. 1967. Honeybees: do they use the distance information contained in their dance manoeuvre? *Science* 155:847–849.
- Wenner AM. 2002. The elusive honey bee dance language hypothesis. *J Insect Behav* 15:859–878.
- Wenner AM, Johnson DL. 1967. Reply to Karl von Frisch (1967, *Science* 158:1072–1076). *Science* 158:1076–1077.
- Wenner AM, Meade DE, Friesen LJ. 1991. Recruitment, search behavior and flight range of the honey bees. *Amer Zool* 31:768–782.
- Wenner AM, Wells PH. 1990. *Anatomy of a controversy: the question of a "language" among bees*. Columbia Univ. Press, New-York.
- Wenner AM, Wells PH, Johnson DL. 1969. Honey bee recruitment to food sources: olfaction or language? *Science* 164:84–86.
- Wenner AM, Wells PH, Rohlf FJ. 1967. An analysis of the waggle dance and recruitment in honeybees. *Physiol Zool* 40:317–344.
- Wheeler WM. 1928. *The social insects: their origin and evolution*. Kegan Paul, London.
- de Wilde J, Beetsma J. 1982. The physiology of caste development in social insects. *Adv Insect Physiol* 16:167–246.
- Williams I. 1994. The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agric Zool Rev* 6:229–257.
- Williams I. 1996. Aspects of bee diversity and crop pollination in the European Union. Dans *The conservation of bees* (Matheson A, Buchmann SL, O'Toole C, Westrich P, Williams IH, réds.), Academic press, London, p. 63–80.
- Williams I. 1998. The identity of the previous visitor influences flower rejection by nectar-collecting bees. *Anim Behav* 56:673–681.
- Williams I, Corbet S, Osborne J. 1991. Beekeeping, wild bees and pollination in the European Community. *Bee World* 72:170–180.
- Williams IH, Pickett JA, Martin AP. 1981. The nasanov pheromone of the honey bee, *Apis mellifera* L. Bioassay of the components foragers. *J Chem Ecol* 7:225–237.
- Wilson EO. 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 2. An information analysis of the odour trail. *Anim Behav* 10:148–158.
- Wilson EO. 1971. *The insect societies*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wilson EO. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

- Wilson EO. 1990. *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Ecology Institute, Olendorf, Allemagne.
- Wilson P, Stine M. 1996. Floral constancy in bumblebees: handling efficiency or perceptual conditioning. *Oecologia* 106:493–499.
- Winston ML. 1987. *The biology of the honey bee*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Winston ML, Fergusson LA. 1985. The effect of worker loss on temporal caste structure in colonies of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Can J Zool* 63:777–780.
- Winston ML, Punnett EN. 1982. Factors determining temporal division of labor in honeybees. *Can J Zool* 60:2947–2952.
- Wolf TJ, Schmid-Hempel P. 1990. On the integration of individual foraging strategy with colony ergonomics in social insects: nectar collection in honeybees. *Behav Ecol Sociobiol* 27:103–111.
- Wolt JD, Peterson RKD, Bystraak P, Meade T. 2003. A screening level approach for non target insect risk assessment: transgenic Bt corn pollen and the monarch butterfly (Lepidoptera: Danaidae). *Environ Entomol* 32:237–246.
- Wossler TC, Crewe RM. 1999a. Honey bee queen tergal gland secretion affects ovarian development in caged workers. *Apidologie* 30:311–320.
- Wossler TC, Crewe RM. 1999b. The releaser effects of the tergal gland secretion of queen honey bee (*Apis mellifera* L.). *J Insect Behav* 12:343–351.
- Ydenberg R, Schmid-Hempel P. 1994. Modelling social insect foraging. *Trends Ecol Evol* 9:491–493.
- Zhang S, Srinivasan M, Horridge G. 1992. Pattern recognition in honeybees: local and global analysis. *Proc R Soc Lond B* 248:55–61.
- Zimmerman M. 1979. Optimal foraging: a case for random movement. *Oecologia* 43:261–267.
- Zimmerman M. 1981. Optimal foraging, plant density and the marginal value theorem. *Oecologia* 49:148–153.

Index

- abeille solitaire, 2
- Apis
 - cerana, 44
 - dorsata, 44
 - florea, 44
- apprentissage
 - associatif, 72
 - olfactif, 57, 72, 81
 - spatiale, 74
- approximation linéaire, 184
- arsenic, 91
- auto-organisation, 12, 36, 50, 213, 227
- BBI, 98, 114, 219
- begging contact, 56
- biotechnologie, 93
- boite de marquage, 144
- bourdon, 3, 20, 42, 80, 189, 228, 229
- bovine serum albumine, 115
- Bt, 93
- butinage
 - collectif, 87
 - distance, 47, 71, 187
 - période, 69
 - rendement énergétique, 68
- butineuse, 67, 68
 - âge, 68
 - proportion, 67
- cage de vol, 218, 224
- carbamate, 92
- carte cognitive, 74
- caste, 3
- censure, 100
- centre d'information, 86
- co-évolution, 61, 71
- communication
 - direction, 27
 - distance, 30
 - phéromonale, 17
 - qualité, 35
- compétition, 82, 143, 225
- compas
 - céleste, 74
 - magnétique, 74
- conflit de reproduction, 6
- constance florale, 82
- coopération, 82, 86
- cour de la reine, 21
- déchargeuse, 7, 10, 58, 227
- défense, 24
- danse
 - évolution, 41, 189, 213
 - controverse, 39
 - d'excitation, 228
 - d'excitation, 41, 189
 - dialecte, 44, 213
 - durée, 221
 - frétilante, 25
 - précision, 29
 - rond, 25, 142, 218
 - tremblante, 51, 143, 227
- deltaméthrine, 104
- dialecte, 45
- eau, 67
- effet
 - knock down, 92
 - subléta, 93, 95, 223
- emballage, 24
- erreur angulaire, 29
- essaimage, 21, 29, 48
- estimation
 - âge d'une butineuse, 68
 - distance, 33
 - temps, 31
- eusocialité, 2
- fidélité florale, 82
- fleur
 - artificielle, 114, 142, 217, 228
 - mellifère, 60
- flux de nectar, 219
- fonction
 - de risque, 103
 - de risque de base, 103
 - de survie, 102
- fourmi, 2, 42, 62, 189, 228
- fourragement, 77
 - collectif, 87
 - social, 85, 223
- gain énergétique, 82, 187
- Gaucho, 172
- glandes, 17
- guêpe, 2, 42, 60

- haplo-diploïdes, 4
- hormone juvénile, 15
- imidaclopride, 92, 104, 172, 224
- inhibiteur de protéase, 94, 113
- insecticide, 90
- inversions de phase, 38
- lumière polarisée, 30, 74
- mélipone, 3, 20, 42, 189
- mémoire
 - olfactive, 81
- mâle, 3
- marquage, 217
 - pastille, 114, 144, 217
- matrice
 - de Leslie, 177
 - Jacobienne, 184
- miellée, 70
- miellat, 65
- modèle
 - de Cox, 102, 115, 219
 - de survie, 220
- multi-agents, 177
- Nasanov, 18
- nectar, 60
 - composition, 62
 - disponibilité, 64, 70, 187
 - extra-floral, 61
 - flux, 225
 - sécrétion, 81
- nourrice, 8
- odomètre, 33, 74, 145, 218
- optimal foraging, 77, 82, 190, 228, 229
- organochloré, 91
- organophosphoré, 91
- orientation, 33, 74, 145
- ouvrière, 5
- phéromone
 - alarme, 24
 - tarsale, 80
 - tergale, 42
- phéromone de Nasonov, 18
- phéromone tarsale, 19
- pigments fluorescents, 144
- pillage, 143
- piste de danse, 26
- plante transgénique, 93, 113, 219
- policing, 6, 23
- pollen, 66
- pollinisateur, 61
- polyéthisme, 6, 190
- puceron, 2, 65
- pyréthrinoïde, 92
- répulsivité, 96, 173
- résidus, 105
- radar harmonique, 40, 75
- rat taupe taupe, 2
- robot, 26, 40
- ruchette d'observation, 217
- sélection
 - de groupe, 12
 - de parentèle, 5, 87
- schéma séquentiel, 94, 104, 113
- seuil de réponse, 14
- shaking signal, 54
- signal d'arrêt, 53
- simulation de Monte-Carlo, 184
- socialité, 1
- sociobiologie, 5
- sommeil, 10
- stabilité locale, 185
- stratégie, 79, 81, 86, 140, 186
- subléta1 (effet), 95
- suiveuse, 26, 36, 178
- super-organisme, 11
- survie
 - d'une butineuse, 69
 - modèle de survie, 102
- température
 - corporelle, 39
 - de butinage, 70
- tempo de danse, 189
- termite, 2
- théorie des jeux, 84, 86, 223
- thermorégulation, 11, 59, 67, 70
- toxicité, 94
 - aiguë, 95
 - chronique, 95
- transpondeur, 226
- tricheur, 86
- trophallaxie, 8, 26, 56
- tunnel, 34, 74, 145, 218, 225
- turn back and look (TBL), 76
- vibration de la cire, 37
- vol
 - bourdonnant, 80
 - d'apprentissage, 76
 - d'orientation, 75
 - nuptial, 23
 - physiologie, 68
 - vitesse, 68, 75, 190
- worker policing, 6
- worst case scenario, 94, 113

Résumé

Ce travail de thèse a porté sur le comportement de butinage coopératif chez l'abeille. Dans un environnement hétérogène où les ressources alimentaires sont distribuées de manière discrète, la collecte de nectar chez cet insecte social met en jeu non seulement des processus individuels d'orientation et d'apprentissage, mais aussi des processus collectifs reposant sur une communication vibratoire et phéromonale intense entre les membres de la colonie qui agissent de façon coordonnée.

Pour rendre compte de ces phénomènes, j'ai adopté une double approche théorique et expérimentale. A partir des données recueillies lors d'expérimentations conduites au laboratoire, j'ai étudié certaines transitions entre les différents comportements impliqués dans le butinage (modèles à risques proportionnels). J'ai en outre développé un modèle mathématique (système dynamique non linéaire) du comportement de butinage. Les propriétés de ce modèle ont été étudiées et nous avons dégagé plusieurs prédictions théoriques.

Ce travail m'a d'une part conduit à reconsidérer le langage de l'abeille dans un contexte d'écologie comportementale et à proposer un scénario de l'évolution de la communication de la distance chez les apoïdes. D'autre part, les protocoles expérimentaux et les outils d'analyse statistique développés dans cette thèse ont été utilisés pour évaluer l'impact de produits phytosanitaires (pesticides, entomotoxines issues de plantes transgéniques) sur le comportement de butinage collectif des abeilles.

Mots Clés : Abeille *Apis mellifera* L., butinage collectif, danses frétillantes, modèles à risques proportionnels, système dynamique