

EXPLANATION OF DRAWINGS.

Fig. 1. Antennal club, dorsal view.

Fig. 2. Thorax, ventral view.

Fig. 3. Knee of hind leg.

L'intéressant comportement des mâles de *Bembex*

(Guet-danse nuptial. Orientation. Habitudes. Rythme mnémonique.)

par

ROMUALD MINKIEWICZ

(Institut Nencki, Laboratoire de Biologie Générale, à Varsovie).

Avant-propos.

1. Bien qu'une quantité d'excellents travaux ont été consacrés à l'éthologie des *Bembex*, dont ceux de Fabre, de Wessenberg-Lund, de Ferton, de Bouvier, il n'est pas un seul qui s'occupe du comportement des mâles. Bouvier ('01) avoue franchement que l'on n'en sait absolument rien. A vrai dire, l'on n'en sait pas grand' chose du comportement des mâles d'autres guêpes solitaires. On dirait, un véritable et exclusif matriarcat qui régit l'intérêt scientifique des étologues, en leur interdisant tout accès à l'androcée.

Eh bien, le côté mâle des Hyménoptères n'est pas toujours aussi négligeable, indolent, pique-assiette et idiot, comme c'est le cas de nos mellifères. Sans l'étudier et l'élucider, on risquerait de graves mésentendues dans la généralisation des conclusions, tirées de l'étude unilatérale du comportement des femelles seules. Et c'est pour mettre fin à ce précaire état de choses que je me suis décidé à publier, dès maintenant, les quelques faits, d'un intérêt — d'ailleurs — tout exceptionnel, qu'un heureux hasard m'a permis de constater, chez les mâles de *Bembex rostrata* L.

Les voici.

Faits.

2. Un matin de la seconde moitié de juillet, en procédant à l'inspection journalière de mon terrain d'études, une dune inclinée, à Sadowne (ca 70 klm au NE de Varsovie), où nidifiait bon

nombre d'Ammophiles¹⁾ dont je m'occupais passionnément, j'ai été frappé par d'étranges manoeuvres d'un *Bembex*, se démenant auprès et autour d'une petite excavation dans le sable. Une minute, il ne tenait pas sur place, bien qu'il se mettait par terre, coup sur coup. Sa position de repos à peine prise, déjà, il repartait, faisait au vol un cercle ou un demi-cercle, ou bien donnait un fort crochet d'un mètre d'envergure, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, puis s'asseyait de nouveau quelque part, pour un instant. Après une petite halte, il reprenait sa manoeuvre, se portait par ci, s'arrêtait, tournait, se portait par là, en bourdonnant fort, tout le temps. Jamais, il ne s'éloignait plus d'un mètre, au maximum, de l'excavation susdite, mais la contournait toujours, en s'abattant sur le sable, soit à l'est de celle-ci, soit à l'ouest, soit au sud, enfin (mais pas au nord, ou tout exceptionnellement!), le front dirigé invariablement vers le centre de l'excavation. Parfois, il s'approchait de celui-ci, presque à même.

Y scrutait-t-il une place pour y creuser un nid?

Non pas! Son comportement aurait été tout autre. Il ne tâtait pas le sable de ses antennes, ni de ses tarsi.

Y cherchait-t-il, peut-être, l'entrée de son nid déjà fait?

Pas plus! Son comportement le défiait. Il ne grattait pas le sable. Il n'y soulevait rien de ses mandibules.

Mais voici, que je viens à y percevoir quelques éboulis et un ébranlement caractéristique du sable, poussé du dedans, par quelque femelle en train de traverser la galerie d'entrée de son nid. Et de fait, à l'instant même, il s'y montra une, émergeant du souterrain. Elle était un peu plus petite, comparée à mon *Bembex*, et portait des couleurs plus ternes, plus grisâtres.

Sitôt émergée, et ayant jeté, hâtivement, un peu de sable sur l'entrée de galerie, selon l'habitude de l'espèce, elle prit le vol, se dirigeant rapidement et tout droit vers le Nord, par delà le bois de pins²⁾. Elle ne partit pas toute seule. Notre *Bembex*

¹⁾ Ainsi que de maintes autres Sphégiens et Apiaires (*Philantes*, *Crabro*, *Halictes* etc.).

²⁾ De l'autre côté de ce petit bois de pins, se trouvait, à une distance d'une cinquantaine de mètres, un champ de blé sarrasin, où butinaient toujours une quantité innombrable de mouches et d'autres insectes. Plus loin, commençaient les jardins potagers et fruitiers.

se jeta après elle, furieusement, et l'a suivie, presque à même, à retentissants coups de trompette.

Il m'était évident, qu'il ne faisait là que guetter la femelle.

3. Dans moins d'une demi-heure, le même bruit retentissant m'annonça le retour du couple qui venait du côté nord, de l'au delà du bois de pins. La femelle alla tout droit vers l'entrée de sa galerie et y pénétra sans moindre hésitation; tandis que le mâle recommençait ses allures de tout-à-l'heure. Il se posait par ci, par là, pour un instant, puis changeait de place, bruyamment, s'asseyait de nouveau, repartait encore, et ainsi de suite, très nerveux, fort excité, tout à guet, ses yeux dirigés constamment du côté de l'entrée du nid, attentif à tout mouvement alentour.

Un insecte se hasardait-il de ce côté (un papillon, une Philante ♀ de voisinage, une grosse mouche, même aussi forte qu'une *Laphria*), immédiatement, ceci provoquait, chez notre *Bembex*, un brusque mouvement de pourchasse, un furieux crochet, de quelques mètres, parfois, et d'une infaillible efficacité sur l'ennemi qui décampait de plus belle, tandis que le *Bembex* revenait, en toute hâte, vers ce qui l'attrayait si exclusivement.

Quand je m'approchais pour mieux l'observer (lui et l'entrée du nid), il s'en écartait un peu, élargissant ainsi le rayon de ses évolutions qu'il continuait à exécuter autour de ma personne, sans rien changer, toutefois, de leur caractère spécifique.

4. Dans un quart d'heure, la femelle se montra à l'entrée du souterrain et s'envola au large, du même côté qu'auparavant, et suivie du mâle, de la même façon.

Piqué à vif de ma curiosité de behavioriste, j'attendais ce qui va suivre. Eh bien, dans une nouvelle demi-heure environ, le couple revenait, toujours du côté de bois. Et les manoeuvres de guet-danse nuptial, de recommencer, invariables.

Puis, la bésogne d'approvisionnement remplie de la mère, le couple repartit, prenant la clef de champs pour une nouvelle demi-heure.

Et ainsi de suite, plusieurs fois encore, selon un rythme d'aller et de retour presque fixe, bien que toujours anisochrone, chaque absence du couple durant ca 30' et chaque séjour auprès du nid (la femelle au nid et le mâle en guet, tout autour) ca 15'.

Plus d'une fois, j'y ai essayé de capturer le mâle afin de

m'assurer de son identité, mais je n'y ai pas réussi, n'ayant sous la main que mon chapeau, et lui se tenant trop bien à ses aguets. Vraiment, je ne le regrette pas. Car voici ce qui arriva, par la suite.

5. Au cinquième retour du couple observé, l'heureuse idée me vint de capturer la femelle, pour voir ce que fera alors le mâle. Ce ne me fût pas bien difficile, en la prenant dans une boîte d'allumettes, au moment juste de son émergence du nid.

Ceci fût, dans ses conséquences immédiates, une expérience de véritable révélation éthologique.

Bien qu'effrayé de mes manipulations insolites, le mâle demeura au voisinage, tantôt voletant autour de ma tête avec de forts bourdonnements, tantôt se posant par terre quelque part, pour changer de place, l'instant suivant.

Quand je m'en allais, enfin, avec ma capture en poche, immédiatement, le mâle s'approcha de l'emplacement du nid et s'y mit à terre tout près, pour recommencer, un instant après, ses manoeuvres habituels, comme si rien n'y était arrivé.

De toute évidence, il ne se faisait aucun cas des changements produits par mon intervention, de cet état d'éboulement de la petite butte, à l'entrée du nid, au centre même de l'excavation, autour de laquelle il continuait sa danse de guet nuptiale. Bien que la voix de la femelle ne se faisait plus entendre du souterrain, il exécutait ses évolutions, tour à tour s'asseyant et voletant, tantôt élargissant ses cercles, tantôt les resserrant jusqu'à se mettre sur le lieu même de la catastrophe qu'il ne percevait pas.

Le guet, cette fois-ci, se prolongea beaucoup plus que les autres fois.

Le temps s'écoulant et la femelle ne se montrant toujours pas, notre *Bembex* devenait, manifestement, plus excité, changeait plus souvent de place et plus souvent s'approchait de l'entrée écroulée du souterrain.

Encore quelques minutes, et il s'envola au large, tout seul, mais dans une direction habituelle.

6. Je n'attendais plus rien, avouons le, en toute franchise. J'allais donc me remettre à l'étude des *Ammophiles* qui — heureusement! avaient leur terrain de nidification préféré tout à côté, à trois mètres de distance, au sommet de la dune, à la lisière

du bois susmentionné. Mais, y installé à peine, j'entendis la trompette bien connue de mon *Bembex* qui, voilà! revenait tout seul vers le lieu où, tant des fois, il était venu en compagnie de sa femelle.

Il commença par se mettre à terre, tout près de l'ancienne entrée du nid, maintenant obstruée des décombres. L'absence de la femelle n'a produit, dans son comportement, aucun changement, de moi appréciable. Durant un quart d'heure tout se passa, comme s'il guettait sa sortie du souterrain. A peine, s'il était un petit peu plus excité que d'habitude, plus souvent s'approchant de l'emplacement du nid...

Le quart d'heure habituel écoulé (ou un peu plus, peut-être), le mâle partit, vers le côté nord.

Dans une demi-heure, environ, il réapparut. Puis, le voici reparti, dans un nouveau quart d'heure, pour revenir une demi-heure après. Et ainsi de suite, sans discontinuer durant plusieurs heures, selon le rythme habituel à peu près fixe et anisochrone.

Une fois là, il ne faisait que continuer ses évolutions, tout bonnement, sans rien y changer. Jamais, il n'essaya de forcer l'entrée de la galerie (ce qu'aurait fait, sûrement, une femelle!), ni même de chercher la découvrir. Jamais, il n'y a pas employé ses tarsi ni ses mandibules, pour gratter ou enlever le sable. Il ne l'a pas même tâté de ses antennes. Il n'y faisait que guetter. Mais cela, il le faisait assidûment, méthodiquement, bien que ce fût en pure perte.

A quatre heures du soir, j'y l'ai vu encore. Puis, le soleil baissant, il disparut, probablement pour chercher quelque gîte nocturne, comme le font de nombreux hyménoptères solitaires.

7. Le lendemain (20 juillet), j'y étais à ma place dès le bon matin, ne sachant l'heure à laquelle les *Bembex* commencent leur journée de travail (les *Ammophiles* p. ex. n'apparaissant que vers huit heures, et encore!).

Ce n'est qu'à 9 h. 30' que mon mâle apparut. Le même comportement qu'hier. Un long guet-danse habituel, le front tourné vers l'emplacement du nid, invariablement. Puis, le départ par delà le bois de pins. Une seconde visite. Un second guet-danse. Un second départ au large.

Et puis de nouveau. Et encore... Toujours, suivant le même rythme anisochrone.

Ainsi, jusque 12 h. 30', quand soudain, il se trouva attiré par une *Bembex* ♀ qui, par hasard, passait, au vol rapide, à deux mètres au-dessus de lui, dans la direction SE, vers une partie la plus basse de la dune, semée çà et là des touffes de serpolet (*Thymus*).

Là, je vins ensuite retrouver les mêmes scènes de guet-danse du mâle, autour du nid où la femelle venait de plonger, ainsi que les mêmes départs et retours du couple, alternant d'une manière rythmique analogue.

De toute évidence, ce fût le même mâle, puisque à l'ancien endroit je l'ai attendu en vain, jusqu'au soir, et les jours suivants, aussi. Il n'y vint plus.

8. En nouveau lieu, j'ai tâché de l'attraper, plusieurs fois, sans succès. Il était trop attentif à tout ce qui se passait alentour. Et cette fois encore, je n'ai pas à le regretter. Car, en revanche, j'ai eu la chance de l'observer, vers le soir, qui cherchait à s'abriter pour la nuit et creusait le sable, à l'instar des femelles et non loin de l'une d'elles (probablement, sa compagne, car, sur mon terrain d'observation, je n'ai pas su découvrir d'autres couples).

Comme le font les femelles, le soir, il commençait et recommençait maintes fois son travail de fouissage, tantôt ici, tantôt là, pour le laisser l'instant après et le reprendre ailleurs, sans ordre suivi, sans système, sans orientation topographique précise, partout où se présentait quelque creux naturel ou quelque monticule de sable (y cherchait-t-il, peut être, quelque ancien abri?). Et il n'oubliait pas de sonner, en travaillant.

C'est là, enfin, que j'ai réussi à le prendre dans ma boîte d'allumettes, au moment où il se trouva juste enfoui dans un trou qu'il venait de creuser.

Corollaires.

A. Quant à l'instinct sexuel :

1. A l'encontre de la plupart de Sphégiens et d'Hyménoptères solitaires, en général, le mâle de *Bembex rostrata* L. peut contracter une liaison durable avec une femelle, au moins dans certains cas et certaines conditions.

2. Cette liaison durable se manifeste, chez le mâle, par des

traits fort caractéristiques de son comportement nuptial. Il suit sa femelle partout, où elle va, l'accompagne à ses chasses aux diptères ainsi qu'à ses travaux d'approvisionnement du nid, sans y prendre part, toutefois. Il protège le nid, quand la femelle y demeure, contre les agressions de tout insecte quel qu'il soit.

3. Toute primitive qu'elle soit, c'est, incontestablement, une prime-ébauche de la vie conjugale et, partant, du lien social.

4. Sur le lieu d'attente de sa femelle, le mâle de *Bembex rostrata* L. exécute, sans relâche, une sorte de guet-danse bien particulier qu'il continue à répéter, chaque fois qu'il y vient, bien longtemps après qu'un malheur lui ait pris sa compagne et que rien de réel ne réponde plus à son excitation sexuelle.

B. Quant à l'habitude, en général :

5. Les mâles de *Bembex rostrata* L. se trouvent aptes à contracter des habitudes de venir à des endroits déterminés et d'y accomplir des actions déterminées.

6. La vitesse de formation de ces habitudes, leur inertie de persistance ainsi que leur potentiel énergétique de réalisation, s'y montrent fort considérables. Un manque prolongé d'agent invocateur, durant plusieurs jours, ne les annule pas. Un intervalle de nuit de 17 heures, n'entame point leur force vive.

7. Du point de vue biologique général, ces habitudes ont ceci de bien particulier, qu'elles sont basées directement sur l'instinct sexuel pur et simple (c'est-à-dire, sur l'excitation et l'attraction sexuelles), tandis qu'en général, l'on a affaire à des habitudes — soit naturelles, soit provoquées par voie expérimentale — basées sur l'instinct d'alimentation, ou bien sur celui de fuite (= de conservation), ou bien encore, sur l'instinct maternel de protection de la couvée.

8. Les habitudes, contractées par le *Bembex* mâle, sont d'une complexité peu commune. Elles enveloppent, d'un côté, toute une série de composants receptuels hétérogènes (des visuels surtout = éléments d'orientation spatiale), de valeur et d'envergure diverses; de l'autre côté, une série non moins touffue d'actions disparates, de valeur et d'envergure diverses, elles aussi (= éléments de guet-danse etc.); celles-ci associées à ceux-là d'une façon distributive bipolaire, à deux termes, à deux phases

fonctionnant alternativement selon un rythme caractéristique à peu près fixe.

C. Quant à l'orientation acquise :

9. De par leurs habitudes prises, les mâles de *Bembex rostrata* L. ont révélé une capacité d'orientation spatiale toute inattendue et ne cédant en rien à celle des femelles.

10. Au cas étudié, l'orientation comprenait des éléments suivants (pour le moins!) :

a) élément de direction géographique NS, en toute indépendance de la position actuelle du soleil à l'horizon,

b) élément de topographie grossière du terrain (= reconnaissance des lieux de chasse ou de nidification),

c) élément de topographie détaillée de la station stricte (= identification de l'emplacement du nid).

11. Ce qui y est bien particulier et fort instructif, c'est que ces éléments géographiques et topographiques d'une orientation n'ont pas été „choisis“ (= arrêtés) par l'individu-même, comme c'est le cas des femelles en voie de nidification, mais bien lui ont „tombés sous le nez“, absolument en dehors de ses recherches personnelles, en dehors de ses besoins immédiats et pressants, en dehors de ses tropismes ou instincts de l'heure. Etant pour le mâle d'une pure contingence, ce n'est que l'arrêté de la femelle y fixant ses travaux, qui les a mis au contact éthologique du mâle, les faisant, de par sa présence, entrer dans le cercle de sa réceptivité intéressée et leur ajoutant ainsi une marque, une saveur d'actualité réactionnelle.

12. L'orientation du mâle se calque ainsi sur celui de la femelle. Celle-ci étant nécessairement double, comportant deux termes opposés et alternants, celui d'aller à la chasse aux mouches et celui de porter les mouches paralysées à sa progéniture, l'orientation acquise par le mâle prendra, en conséquence, le même caractère bipolaire et alternant, visant à l'un bout le terrain de chasse, à l'autre — le territoire du nid, bien qu'il ne chasse pas, lui, et ne nidifie pas.

D. Quant aux associations :

13. La femelle disparue, le facteur d'attraction directe n'étant plus, l'orientation acquise du mâle demeure, néanmoins, intacte, dans toute sa complexité alternante et bipolaire.

L'état général d'excitation sexuelle persistant dans toute sa force (peut être même renforcé, maintenant, du manque des dérivatifs), les associations contractées, entre les éléments réceptuels d'orientation spatiale et les éléments réactionnels du comportement nuptial, qui se sont tramées sur cet état physiologique, persistent elles aussi, s'enchaînant et se succédant, comme par le passé.

Il est évident, qu'elles se sont séparées du facteur qui a mis, jadis, en contact direct leurs chaînons hétérogènes. Elles sont devenues autonomes. L'agent invocateur de ces associations, ayant rempli son rôle d'ouvrier soudeur, n'y est plus pour rien. Les éléments réceptuels émanants de la femelle ne sont plus nécessaires, pour déterminer les actes du comportement nuptial du mâle. Les éléments topographiques y suffisent, désormais, à eux seuls.

14. Pour rompre cet impérieux enchaînement de l'habitude prise, il faudra qu'un nouveau facteur d'attraction sexuelle directe se soit présenté, dans toute sa puissance actuelle de réalisation. Mais, en rompant d'emblée les associations d'une orientation bipolaire du mâle, l'apparition de la nouvelle femelle en a mis en branle, tout de suite, la formation d'autres, toutes analogues, mais enveloppant de nouveaux concrêts topographiques (soit à chacun de ses deux pôles, soit au pôle „nid“, seul, au cas où le terrain de chasse aurait été identique à celui de la femelle disparue).

15. Ainsi, ce serait toujours une femelle qui, seule, y aurait servie tantôt d'agent invocateur, tantôt d'agent destructeur des associations du mâle.

E. Quant au rythme mnémonique:

16. S'il est aisé, ainsi, sinon de comprendre (il s'en faut de beaucoup!), du moins de se représenter, tant bien que mal, qu'une fois venu au voisinage du nid, la simple vue de cet entourage déclenche irrésistiblement, chez le mâle, la réalisation d'une série d'actes, bien que ceux-ci aient perdu tout sens vital, ce n'est plus le cas du facteur qui, à un moment déterminé, met fin à ce terme d'orientation et qui l'invertit, pour conduire le mâle vers l'autre terme, où la vue d'un autre terrain déclencherà la réalisation d'une autre série d'actes. En d'autres mots, quel est ce commutateur, qui, périodiquement, renverse le courant



d'orientation géographique du *Bembex*, tantôt le faisant aller vers le Sud, tantôt vers le Nord?

L'on en est dans l'ignorance absolue. Mais, n'est-ce pas le cas de toute périodicité acquise, tant chez les animaux que chez les végétaux?...

17. Toutefois, la nature toute intrinsèque de ce facteur demeure hors de doute. Il suffit de se rappeler ces deux faits: 1°, que le fonctionnement périodique de cette orientation bipolaire n'a jamais eu, chez le mâle, une causalité extrinsèque propre et n'est que calqué sur le comportement périodique de la femelle, 2°, que la forme de ce rythme, cette anisochronie frappante¹⁾ et inexplicable d'elle-même, chez le mâle, ne fait qu'y reproduire fidèlement ce qui, chez la femelle, était strictement déterminé par la durée relative, forcément inégale, des deux sortes de travaux à accomplir²⁾.

18. Ainsi, la mise en jeu alternative des deux termes d'orientation, selon un rythme défini, s'étant gravée dans les centres nerveux du mâle, y fonctionne désormais d'une manière toute automatique.

Comme l'on souscrirait volontiers à ce bel énoncé de M. Pierre Janet: „La fonction est comme l'idée, un système d'images associées étroitement les unes avec les autres, de manière à pouvoir s'évoquer l'une l'autre“.

Mais, ne serait-ce pas une vaine illusion que de croire qu'on avancerait beaucoup, si l'on allait substituer à cet inexplicable rythme du fonctionnement éthologique objectif d'un *Bembex*, un rythme d'images subjectives, conjecturées par analogie, qui demanderait lui-même à être expliqué, ce que la psychologie se trouve incapable de faire, par rapport à l'homme?

¹⁾ L'on se rappelle que les auteurs, qui, depuis Francis Darwin, ont tenté de provoquer expérimentalement la persistance des divers rythmes anisochrones, chez divers organismes végétaux et animaux, y ont constamment échoué. Mais, là où l'expérience humaine se montre inefficace, la nature ne l'est pas. Et le mâle de *Bembex* en est l'un de témoins.

²⁾ Je suis heureux d'avoir trouvé, chez les observateurs de la valeur de G. W. et E. G. Peckham, les données sur la durée des séjours au nid et des absences pour la chasse d'une femelle de *Bembex* en train d'approvisionnement, qui concordent parfaitement avec les miennes non seulement quant à leur anisochronie, mais aussi quant à leurs valeurs absolues.