DONNÉES DE MORPHOLOGIE RADIOLOGIQUE DU TUBE DIGESTIF D'*APIS MELLIFICA* ET DE *BOMBUS TERRESTRIS*

I. — ÉTUDE COMPARÉE DU TRANSIT

Janine PAIN, J. LACOMBE

Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91 - Bures-sur-Yvette
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Les auteurs se proposent de préciser la morphologie radiologique du tube digestif de l'ouvrière d'*Apis* et de *Bombus terrestris*.

Dans les conditions des expériences, après absorption de miel additionné de sulfate de baryum crémeux, les butineuses d'*Apis* ont un transit radiologique d'environ 8 heures, celles de *Bombus terrestris* d'environ 3 heures. Le transit est un peu moins long dans les deux plis du ventricule chez le Bourdon que chez l'Abeille.

Pour les deux espèces, les transits qui durent 12 heures correspondent à un ralentissement qui peut s'expliquer en fonction des données de SCHREINER.

Les auteurs discutent les différentes méthodes utilisées jusqu'ici pour la détermination des temps de transit. Ces temps sont plus longs lorsqu'ils sont obtenus par radiographie.

INTRODUCTION

Un certain nombre d'auteurs ont utilisé la technique radiographique pour étudier le transit intestinal des insectes. Cette technique n'est donc pas nouvelle. Chez les insectes, autres que l'Abeille, nous ne citerons que quelques travaux. NIELSEN (1943) a expérimenté avec *Tettigonia (Locusta) viridissima*, CHAUVIN (1946) avec *Schistocerca gregaria* et *Gryllulus domesticus*, LEGAY (1955) avec le Ver à soie, DAVEY et TREHERNE (1963) avec *Periplaneta americana*, RÖSSLER (1961) avec la larve du Hanneton rhinocéros (cité par MARTOJA, 1965, p. 191). Plus récemment KOVOOR

(1967) a appliqué cette technique à un termite supérieur : *Microcerotermes edentatus*.

Notre but a été d'étudier le transit alimentaire d'*Apis mellifica* et de le comparer à celui d'un autre hyménoptère social : *Bombus terrestris*.

Différentes méthodes ont été employées jusqu'ici chez l'Abeille ; ce sont : l'utilisation de colorants, pratiquée par différents auteurs ou l'emploi, plus récent, d'un élément radioactif (travail de SCHREINER). Nous n'avons trouvé qu'un auteur qui ait employé la radiographie chez l'Abeille.

Nous avons donc jugé intéressant de reprendre cette technique.

Avant d'exposer notre travail, nous avons voulu résumer l'ensemble des résultats obtenus par les trois méthodes.

1. Méthode des colorations

HUNKELER (1925) a effectué les premières mesures du temps de séjour des aliments dans le tube digestif de l'Abeille. SCHREINER (1952 p. 278) fait état de ses résultats, selon lui difficiles à interpréter. Nous les citons cependant pour mémoire.

HUNKELER a alimenté de petits groupes ou de petites colonies d'abeilles avec de l'eau sucrée à laquelle il a ajouté différents produits : bleu trypan, poudre de charbon, amidon, pollen, sang, crème. Le temps de séjour dans le jabot oscille selon lui entre 5 heures et 5 jours.

Quelques années plus tard, WHITECOMB et WILSON (1929) furent amenés à préciser les temps de transit du pollen en analysant les différentes phases mécaniques et physiques de la digestion des grains.

Les ouvrières étaient nourries de pollen de courge après coloration intense au rouge magenta. Ce pollen était ensuite mélangé à un sirop de sucre coloré faiblement par le violet de gentiane. A intervalles réguliers, les abeilles étaient prélevées, anesthésiées, puis disséquées.

— 10 minutes après l'ingestion, WHITECOMB et WILSON trouvèrent du pollen en abondance dans le jabot ; il était rassemblé autour de l'ouverture de la valve pro-ventriculaire,

— 30 minutes après, le pollen était presque toujours dans la portion antérieure du ventricule alors que pratiquement le sirop était resté dans le jabot,

— 1 heure après, la masse pollinique se trouvait au milieu du ventricule,

— 1 h 30 après, elle s'était déplacée vers la fin du ventricule ou bien elle était située à l'entrée de l'intestin antérieur.

— Au bout de 2 heures, le pollen était localisé dans l'intestin antérieur ou juste au début du rectum. Les grains, à ce stade, étaient presque vides. Il n'en restait que les enveloppes.

En conclusion, le pollen ne resterait pas plus de 20 minutes dans le jabot.

Les auteurs comptent une période de 1 à 3 heures pour le passage de la masse pollinique à travers le ventricule.

PAILOT et KIRKOR (1944) étudièrent aussi la vitesse de cheminement des aliments. Pour cela les ouvrières reçurent quelques gouttes de miel ou de sirop de sucre à 50 p. 100 colorées au bleu de méthylène ou additionnées d'encre de chine. Par dissection puis localisation des colorants, ils indiquèrent pour le jabot, une durée de passage de 40 minutes à 2 heures pour le sirop de sucre et de 3 heures pour le miel. Pour le ventricule, elle est de 14 à 24 heures pour le sirop et de 17 à 48 heures pour le miel ;

Le sirop de sucre pénètre au bout de 35 minutes à 2 heures, le miel au bout de 1 heure dans l'intestin antérieur. Dans le rectum, le sirop de sucre arrive au bout de 1 à 8 heures et le miel au bout de 3 heures. Ils en concluent qu'il n'existe pas de différence très marquée entre les deux aliments sucrés, dans la durée du transit.

L'addition de pollen au sirop ou au miel donne les résultats suivants : la durée de séjour dans le jabot est de 3 heures et quelquefois 24 heures ; dans le ventricule, de 48 à 192 heures. Les aliments atteignent l'intestin grêle au bout de 48 heures et même 116 heures, le rectum au bout de 9 heures, 116 heures et jusqu'à 192 heures.

Ainsi, la présence du pollen dans le miel ou le sirop diminue la vitesse du transit.

Ils indiquent, de plus, que lorsque les abeilles sont alimentées normalement après ingestion de nourriture colorée, le temps de transit n'est pratiquement pas modifié.

JORDAN (1966) a utilisé du miel coloré avec du graphite. Après 8 heures de jeûne, ce mélange est offert à des ouvrières de même âge, réparties par groupes de 30 dans 3 cages et mises à l'étuve à 3 températures différentes : 18°, 25° et 35°. Après la prise de nourriture, l'auteur prélève toutes les 2 heures, 2 abeilles par cages. Elles sont plongées dans une solution de diaphanol⁽¹⁾ qui éclaircit les téguments. Au bout d'environ 14 jours, on peut observer l'emplacement de la nourriture colorée. L'auteur constate que le transit est plus lent aux basses températures qu'aux températures élevées.

2. *Emploi d'un élément marqué*

SCHREINER (1952) s'est attaché à préciser le transit de la nourriture liquide et solide en fonction des conditions extérieures : luminosité, température, âge des ouvrières et concentration de la nourriture liquide.

Chaque ouvrière était alimentée séparément au moyen d'une pipette graduée contenant 15 mm³ de nourriture radioactive. La nourriture était composée d'eau sucrée (2 fois molaire) marquée au Soufre 35, à laquelle était ajouté du pollen de rayon préalablement noirci avec du noir de fumée. Pour chaque abeille, l'auteur mesurait dans le rectum le nombre d'impulsions et le comparait à celui que donne la nourriture de départ. Il notait aussi la position du pollen dans les différentes parties du tube digestif.

Juste avant l'ingestion, l'abeille était pressée doucement sur l'abdomen de façon à ce que le contenu du jabot soit expulsé.

Après l'absorption de la nourriture, les ouvrières étaient toutes maintenues isolées. Il utilisait environ 5 ouvrières par temps de transit. Les temps de transits étudiés étaient les suivants : 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 14, 18, 24 heures.

Nous indiquons les principaux résultats obtenus :

en ce qui concerne la nourriture liquide, le temps de transit est influencé par l'énergie dépensée selon que les abeilles sont laissées dans l'obscurité ou exposées à la lumière. Ainsi, à 20°, pour des butineuses à peu près du même âge, le jabot se vide en 2 ou 8 heures et le rectum devient radioactif en partie (13 p. 100) au bout de 2 ou 4 heures selon que les abeilles sont exposées à la lumière ou plongées dans l'obscurité. L'âge des insectes, la température ainsi que la concentration de la nourriture agissent sur le transit. En outre, le temps de passage est conditionné par les changements de volume du ventricule, lesquels dépendent de l'âge des abeilles et non de l'état de réplétion du tube digestif.

(¹) Dioxyde de chlore en solution acétique

En ce qui concerne la nourriture solide, le temps de transit n'est pas influencé par les conditions d'éclairage. Après son absorption, le pollen ne reste pas longtemps dans le jabot : moins de 1 heure, chez les butineuses et les nourrices. A 35°, chez ces dernières, le pollen atteint plus rapidement le rectum qu'à 20°.

Selon SCHREINER, les deux nourritures, liquide et solide, sont conduites indépendamment l'une de l'autre dans le ventricule et à des vitesses différentes. Le contenu intestinal liquide arrive avant les pollens dans l'intestin antérieur.

3. Technique radiologique

J. LANGER fut le premier à radiographier le corps d'une abeille.

Il ne nous a pas été possible d'obtenir sa publication de 1930 *Bienen vor dem Röntgensschirm* citée par JORDAN (1966). Nous avons pu nous procurer celle de 1936 dont voici le résumé :

Les ouvrières absorbent un produit opaque, le citobaryum additionné de miel fluide, dans les proportions suivantes : 1 partie pour 5 et 1 pour 10 — mélange parfois dilué d'un peu d'eau.

LANGER put voir sur les radiographies le jabot ainsi que la valve stomodéale. Il signala surtout l'importance des ombres chez des ouvrières isolées 4 à 6 heures et 19 heures à 23 heures après l'ingestion.

Dans un essai où il laissa les ouvrières se nourrir pendant 3 à 4 heures sur la nourriture opaque, il lui fut impossible de préciser quelles étaient les parties du tube digestif qui étaient remplies.

LANGER a radiographié un groupe d'abeilles en train de sucer du miel additionné de quelques gouttes de Thorotrast. Dans ce cas, il nota l'emplacement de l'œsophage, du jabot et de la valve stomodéale.

Nous expliquerons plus loin pourquoi il n'est pas possible qu'il ait vu la valve stomodéale.

L'auteur avait pensé poursuivre son travail pour localiser exactement le produit opaque mais n'a pu réaliser ce projet.

Notre but est maintenant de présenter des clichés radiographiques valables permettant de définir la morphologie radiologique du tube digestif des ouvrières d'*Apis mellifica*.

De plus, il nous semble qu'on ne dispose jusqu'à présent d'aucune donnée sur le transit radiologique des ouvrières de *Bombus terrestris*.

C'est pourquoi nous avons entrepris de comparer les deux insectes de ce point de vue et essayé de préciser les temps de transits radiologiques à travers les différentes parties de leur tube digestif.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1° Technique radiologique

Nous avons utilisé pour nos expériences un appareil générateur de rayons X portatif couramment employé en médecine humaine.

Cet appareil classique contient le transformateur haute tension, le transformateur de chauffage et le tube dans la même cuve à huile doublée de plomb.

Ces dispositions, ainsi que l'utilisation d'un tube RX à anode à puits en font une unité à protection intégrale contre la haute tension et le rayonnement X. En effet, les rayons X ne sortent que par une fenêtre appropriée qui contient un cône de dépression en matière plastique pour éviter une filtration par une couche trop épaisse d'huile.

Nous avons modifié cet appareil de façon à pouvoir utiliser différentes tensions aux bornes du tube, donc à obtenir un rayonnement plus ou moins pénétrant.

La tension appliquée au tube est alors réglée par un auto-transformateur à prises, branché sur le primaire du transformateur haute tension, solution couramment utilisée dans les générateurs plus puissants, en radiodiagnostic chez l'Homme.

Nous avons choisi pour nos expériences une tension de 20 kilovolts max.

Le débit du tube est réglé par un rhéostat monté en série sur le primaire du transformateur de chauffage.

Compte tenu de la charge pouvant être supportée par ce tube de petites dimensions, nous avons choisi un débit de 10 milliampères.

La distance foyer-film a toujours été de 18 cm. Le temps de pose de 10 secondes.

Nous avons utilisé les films dentaires « périapical 2 » (Kodak) qui nous permettent d'avoir un double de chaque radiographie.

Par mesure de précaution, nous avons porté pendant nos expériences un petit dosimètre intégrateur, utilisé dans les services hospitaliers de radiodiagnostic. Cet appareil gradué en milliröntgens n'a jamais décelé pour nous d'irradiation.

2° Technique biologique

Nous avons choisi une nourriture facilement consommable et appétitive constituée de miel d'acacia additionné de gélobarine dans les proportions suivantes : 3 parties de miel pour 1 de gélobarine (sulfate de baryum crémieux).

Nous avons observé le transit chez des ouvrières butineuses d'*Apis mellifica* et de *Bombus terrestris*, à la température du laboratoire ($22^{\circ} \pm 1^{\circ}$).

Après des essais préliminaires en juin, les expériences ont été réalisées de la fin août à la fin octobre 1967.

Les insectes, *Apis* ou *Bombus* sont capturés simultanément dans la même zone de butinage, le plus souvent dans un champ de dahlias nains. Groupés par 15 à 20 individus, ils reçoivent à leur arrivée au laboratoire du candi et de l'eau. Les essais avec la nourriture opaque commencent le lendemain ou le surlendemain de leur capture, selon les transits. A ce moment-là, les insectes sont isolés et soumis à une diète totale pendant 1 heure 30 à 2 heures. Nous n'avons pas dépassé cette durée d'inanition car au-delà, les insectes s'affaiblissent et ne se trouvent plus dans de bonnes conditions physiologiques.

Les butineuses reçoivent une quantité connue de nourriture opaque : 0,02 ml pour une abeille, 0,02, 0,03, 0,04 ml pour un *Bombus* parce qu'ils sont un peu plus gros.

Quelques minutes après l'ingestion et pour les transits de plus de 15 minutes les insectes reçoivent du candi et de l'eau.

Notre temps d'exposition aux rayons X ne pouvant descendre en dessous de 10 secondes, nous ne pouvions obtenir de bonnes radiographies en immobilisant par différents procédés une ouvrière d'abeille à l'état normal. C'est pourquoi, pour chaque temps de transit, nous avons endormi la butineuse d'*Apis* ou de *Bombus*. L'ouvrière radiographiée ne servant qu'une fois pour un temps de transit donné, nous avons dû opérer un minimum de 6 répétitions. Il est impossible d'utiliser plusieurs fois de suite un même insecte, la narcose modifiant la vitesse de transit.

Nous avons choisi les temps de transits suivants en minutes : quelques-unes, puis 15 à 20 minutes, en heures : 1 ; 1,30 ; 3 ; 5 ; 6 ; 8 ; 12 et 24 heures.

Sachant que les abeilles ne déféquent pas en captivité, nous avons été amenés à définir leur transit intestinal d'après le temps mis par le produit opaque pour parvenir au rectum après son ingestion. Pour les bourdons, bien qu'ils puissent déféquer en captivité, nous avons défini leur transit de la même façon.

RÉSULTATS

A. — Chez *Apis mellifica*

La photographie n° 1 (planche 1) met en évidence la position des différentes parties du tube digestif d'une ouvrière d'abeille. Nous avons distingué dans le ventricule 2 stades : le 1^{er} pli partant du proventricule jusqu'à la courbure et le 2^e pli qui

se relève en forme de croissant sur le jabot (voir la radio 1 correspondante, même planche).

On aperçoit également l'intestin antérieur dont l'enroulement est assez difficile à interpréter sur les radiographies, ce qui ne nous a pas permis d'y définir de stades. Il en est de même chez l'Homme où les différentes portions de l'intestin grêle sont également très difficiles à dissocier radiologiquement.

Nous avons pu interpréter 67 radiographies. Le tableau 1 représente pour chaque temps de transit l'emplacement de la nourriture opaque dans les différentes portions du tube digestif, emplacement noté de la façon suivante : 1^o bonne opacification (●) ; 2^o moyenne opacification (○) ; 3^o opacification faible (△) ; 4^e opacification nulle ().

Dès les 15 premières minutes, nous constatons que les œsophages, les jabots ainsi que les premiers et deuxième plis du ventricule sont remplis de la bouillie opaque. L'opacification est bonne surtout dans les jabots. Elle est moyenne dans la plupart des 2 plis du ventricule. Elle est nulle dans les intestins antérieurs et les rectums.

— 20 à 40 minutes après, la situation est presque la même. Quelques jabots présentent une opacification moyenne. L'opacification devient bonne pour les 2 plis du ventricule.

— 1 heure après la prise de la nourriture opacifiée, les œsophages sont vides pour les uns ou présentent une opacification moyenne pour les autres. Les jabots sont encore pleins ainsi que les premiers et deuxième plis du ventricule. Les intestins antérieurs et les rectums sont toujours vides.

— 1 h 30 après, les œsophages sont vides pour la plupart. Les jabots sont vides pour les uns ou présentent une opacification moyenne pour les autres. La situation est la même que précédemment pour les 2 plis du ventricule, les intestins antérieurs et les rectums.

— A partir de 3 heures, tous les œsophages sont vides et aussi presque tous les jabots. On trouve de la gélobarine en bonne et moyenne opacification dans les premiers plis du ventricule et en bonne opacification dans les deuxième plis du ventricule.

Il arrive dans certains cas que les intestins antérieurs et les rectums renferment de la gélobarine.

— A partir de 4 heures et jusqu'à 6 heures, tous les œsophages et pratiquement tous les jabots sont vides. Les premiers plis du ventricule présentent surtout une opacification moyenne. Les deuxième plis du ventricule sont pleins et en bonne opacification. Les intestins antérieurs ainsi que les rectums, à quelques exceptions près, présentent une opacification nulle.

Au bout de 8 heures, tous les œsophages et les jabots sont vides. Les premiers plis du ventricule commencent à se vider, les deuxième plis restent pleins et en bonne opacification. Les intestins antérieurs et les rectums contiennent du mélange opaque en bonne et moyenne opacification.

— Pour les transits de 12 heures, nous avons observé qu'on trouve encore de la nourriture de contraste en bonne et moyenne opacification dans les jabots et les premiers plis du ventricule. Cependant, déjà à partir de 3 heures, nous venons d'indiquer que les jabots sont pratiquement tous vides et que les premiers plis du ventricule

TABLEAU I

Durée du transit radiologique chez Apis mellifica
 Emplacement de la nourriture opaque en bonne opacification •
 moyenne opacification ○ opacification faible △
 opacification nulle —, dans les différentes portions du tube digestif

durée du transit	oesophage	jabot	1er pli du ventricule	2ème pli du ventricule	intestin antérieur	Rectum
qq. mn. à 15 mn.	• • • • ○ ○ ○ —	• • • • • • • • • •	• • • ○ ○ ○ ○ ○	• • • ○ ○ ○ ○ ○	— — — — — — — —	— — — — — — — —
20 à 40 mn.	• • ○ ○ ○ ○ ○ —	• • • • • • • • ○ ○	• • • • • • ○ ○ ○	• • • • • • • •	— — — — — — — —	— — — — — — — —
1 heure	○ ○ ○ ○ — — —	• • • • ○ ○ ○	• • • ○ ○ ○ ○	• • • • • • —	— — — — — — —	— — — — — — —
1 heure 30	○ ○ — — — —	○ ○ ○ ○ — —	• • • ○ ○ ○	• • • • • •	— — — — — —	— — — — — —
3 heures	— — — — — — —	○ — — — — — —	• • • ○ ○ ○ ○	• • • • • • •	• ○ — — — — —	○ △ — — — — —
4 et 5 heures	— — — — — —	— — — — — —	• • ○ ○ ○ ○	• • • • • • • • —	• — — — — —	△ — — — — —
6 heures	— — — — — —	○ — — — — —	• • ○ ○ ○ ○	• • • • • •	○ — — — — —	△ — — — — —
8 heures	— — — — — — —	— — — — — — —	• ○ ○ — — — —	• • • • • • •	• • • • ○ ○ ○	• • • ○ ○ △ —
12 heures	• — — — — —	• • • ○ ○ ○	• • • ○ ○ ○	• • • • • ○	• • • • • •	• • ○ ○ △ △
24 heures	— — — — — —	— — — — — —	— — — — — —	• • • • • △	• • • ○ △ —	• • • ○ ○ —

commencent à se vider. Or, ces insectes ont reçu du miel additionné de géobarine le soir à partir de 21 h 30. Ils ont été radiographiés le lendemain matin. Ils sont donc restés en partie à l'obscurité.

— 24 heures après, tous les œsophages, les jabots et les premiers plis du ventricule sont vides. Les 2^e plis sont encore pleins. Presque tous les intestins antérieurs ainsi que les rectums contiennent de la géobarine, surtout en bonne opacification. Il ne semble pas qu'il y ait eu un ralentissement de transit. Il est probable qu'après 12 heures le transit de la nourriture a repris un cours normal, les abeilles bénéficiant encore de 12 heures de lumière (planche 2).

D'après ces observations, le transit radiologique de l'Abeille, c'est-à-dire celui que l'on peut apprécier sur un cliché sans disséquer l'ouvrière est d'environ 8 heures pour la butineuse. Cependant, dès 3 heures, dans quelques cas, on peut noter l'apparition de géobarine dans le rectum.

Pour interpréter sans erreur les radiographies, nous avons disséqué les trois quarts des insectes. Dans ce cas, le transit physiologique établi par la dissection est plus rapide. On peut voir, seulement chez quelques insectes, dans le rectum des traces blanchâtres de géobarine à partir de 10, 15 et 30 minutes. A partir de 1 heure et au-delà, les insectes présentent souvent des traînées peu marquées de géobarine non visibles radiologiquement.

B. — *Chez Bombus terrestris*

Les figures (1-2-3) tendent à expliquer le cheminement de la nourriture opaque dans les différentes parties du tube digestif. Comme chez l'Abeille, nous avons distingué 2 plis dans le ventricule. Le premier pli est illustré sur les figures 1 et 2. Il correspond à la radiographie 2 (planche 3). Il est plus long que celui du ventricule de l'Abeille. Sa disposition est également différente. Le deuxième pli apparaît sur la figure 3. Il forme une boucle à la fin du premier pli. Il correspond à la radiographie 5 (planche 3). Il est plus court que le deuxième pli du ventricule de l'Abeille. Ces divisions en stades sont évidemment arbitraires mais elles correspondent aux étapes observées sur les clichés radiologiques. L'intestin antérieur, beaucoup plus long que celui de l'Abeille, forme deux boucles, l'une derrière le deuxième pli du ventricule et l'autre la plus distale devant le premier pli du ventricule. Comme pour l'Abeille, il ne nous a pas été possible d'y définir de stades.

Nous avons interprété 65 radiographies. Le tableau 2 représente, pour chaque temps de transit, l'emplacement de la nourriture opaque noté en bonne, moyenne et faible opacification ainsi qu'en opacification nulle.

Dès les 15 premières minutes, nous constatons que les œsophages, les jabots ainsi que les premiers plis du ventricule sont remplis du mélange nutritif opaque. L'opacification est bonne surtout dans les jabots. Elle est nulle dans les deuxième plis du ventricule, les intestins antérieurs et les rectums.

— 20 à 40 minutes après, la situation est presque la même bien que quelques œsophages se vident et que quelques jabots présentent une opacification moyenne. L'opacification devient bonne pour les premiers plis du ventricule. Les deuxième plis du ventricule commencent à se remplir chez quelques insectes seulement, les autres présentant une opacification nulle.

— 1 heure après la prise de miel à la géobarine, pour les uns les œsophages sont

ÉTAPES DU DÉROULEMENT DU TUBE DIGESTIF DE « BOMBUS TERRESTRIS »

FIG. 1. - 1^{er} pli du ventricule légèrement déroulé montrant le tout début du ventricule, normalement situé plus à gauche, caché en début de dissection avec une partie du jabot. Partie terminale de l'intestin antérieur formant une boucle devant le ventricule.

FIG. 2. - Début de l'intestin antérieur derrière le ventricule et fin de l'intestin antérieur.

FIG. 3. - 1^{er} pli du ventricule déroulé de façon à montrer la boucle du 2^e pli. Début de l'intestin antérieur formant une boucle autour du 2^e pli du ventricule. Partie terminale de l'intestin antérieur.

(Signalons que chez les mâles de *Bombus terrestris*, l'intestin antérieur forme 2 boucles devant le ventricule)
 Œ, œsophage j, jabot pV, proventricule V, ventricule i. a, intestin antérieur R, rectum

TABLEAU 2

Durée du transit radiologique chez Bombus terrestris

Emplacement de la nourriture opaque en bonne opacification •
 moyenne opacification ○ opacification faible △
 opacification nulle —, dans les différentes portions du tube digestif

durée du transit	oesophage	jabot	1er pli du ventricule	2ème pli du ventricule	intestin antérieur	Rectum
qq. mn. à 15 mn.	• • • • • • ○ ○ ○	• • • • • • • • •	• • • • • • ○ ○ ○	○ — — — — — — — —	— — — — — — — — —	— — — — — — — — —
20 à 40 mn.	• • ○ ○ ○ ○ — —	• • • • • • ○ ○	• • • • • • • •	• ○ ○ — — — — —	— — — — — — — —	— — — — — — — —
1 heure	○ ○ ○ ○ — — —	• ○ ○ ○ ○ ○ ○	• • • • • • •	• • • • — — —	— — — — — — —	— — — — — — —
1 heure 30	• ○ ○ ○ — — —	• • • ○ ○ ○ ○	• • • • • • •	• • • • ○ ○ —	○ ○ ○ — — — —	○ — — — — — —
3 heures	○ ○ — — — —	• • ○ ○ — —	• • • • • ○	• • • • • ○	• • • • ○ —	• ○ ○ ○ — —
4 et 5 heures	— — — — — — — —	○ ○ — — — — — —	• • • • • • ○ ○	• • • • • • • •	• • • • • • • ○	• • • • • • • ○
6 heures	△ — — — — — — —	• ○ ○ — — — — —	• • • ○ ○ — — —	• • • • • • • •	• • • • • • • —	• • • • • • ○ —
12 heures	○ ○ ○ ○ — —	• • ○ ○ — —	• • • • • —	• • • • • ○	• • • • • •	• • • ○ ○ —
24 heures	— — — — — —	— — — — — —	○ — — — — —	• ○ — — — —	• • • • • ○	• • • • • •

vides, pour les autres, ils présentent une opacification moyenne. Quant aux jabots, ils sont pleins et présentent presque tous une opacification moyenne. De même, les premiers plis du ventricule sont pleins et en bonne opacification. Les deuxièmes plis du ventricule sont vides pour les uns ou présentent une bonne opacification pour les autres. Les intestins antérieurs et les rectums sont toujours vides.

— 1 h 30 après, la situation est la même pour les œsophages, les jabots et les premiers plis du ventricule. Les deuxièmes plis du ventricule contiennent presque tous de la gélobarine. Dans les intestins antérieurs et dans les rectums la gélobarine apparaît dans certains cas, en opacification moyenne.

— Au bout de 3 heures, presque tous les œsophages sont vides. Les jabots commencent à se vider. Les premiers et deuxièmes plis du ventricule sont pleins et en bonne opacification ainsi que les intestins antérieurs. Les rectums sont presque tous pleins en opacification moyenne.

— A partir de 4 heures et jusqu'à 6 heures, pratiquement tous les œsophages sont vides. Les jabots se vident également pour une grande partie d'entre eux. Les premiers plis du ventricule commencent à présenter une opacification moyenne et quelquefois une opacification nulle. Les deuxièmes plis du ventricule, les intestins antérieurs et les rectums sont pleins surtout en bonne opacification.

Le transit paraissant plus rapide, nous n'avons pas fait, comme chez l'Abeille, les transits de 8 heures.

Pour les transits de 12 heures, nous avons fait la même observation que chez *Apis*. Dans les œsophages, les jabots et les premiers plis du ventricule, la nourriture opaque séjourne plus longtemps que dans ces mêmes parties du tube digestif observées avant 12 heures. Comme les abeilles, les insectes avaient reçu du miel additionné de gélobarine le soir et avaient été radiographiés le lendemain matin.

A 24 heures, tous les œsophages, les jabots et pratiquement tous les premiers plis du ventricule sont vides. Les deuxièmes plis commencent à se vider. La plupart présentent une opacification nulle. Tous les intestins antérieurs et tous les rectums contiennent de la gélobarine surtout en bonne opacification (planche 3).

Nous constatons que le transit radiologique du Bourdon est d'environ 3 heures mais à partir de 1 h 30, dans quelques cas, nous avons noté l'apparition de gélobarine dans le rectum.

Comme pour les butineuses d'Abeilles, nous avons disséqué la plupart des insectes. Le transit physiologique établi par la dissection est plus rapide que celui établi par les radiographies. En effet, on aperçoit, chez quelques individus, dans leur rectum, des traces blanchâtres de gélobarine à partir de 30 minutes. Entre 1 heure et 1 h 30, les insectes présentent plus souvent des marques assez légères de produit opaque non visibles radiologiquement.

DISCUSSION

En ce qui concerne l'Abeille, notre travail ne peut être comparé qu'à ceux de PAILLOT et de KIRKOR (1944), de JORDAN (1966) qui utilisèrent le même aliment que nous, ainsi qu'à celui de LANGER (1936) qui employa la même technique.

Si l'on met à part les résultats de HUNKELER, les autres auteurs ont étudié le transit du pollen mélangé à de l'eau sucrée (WHITECOMB et WILSON, SCHREINER).

Leurs travaux sont d'ailleurs plus complets que ceux qui vont nous servir de comparaison.

Selon PAILLOT et KIRKOR, le temps de séjour est de 3 heures dans le jabot. Selon nous, il serait un peu plus court (voir tabl. 1) ; à partir de 1 h 30 sur l'ensemble des jabots examinés, quelques-uns sont vides et les autres présentent une opacification moyenne.

Ces différences pourraient provenir des quantités de nourriture absorbée qui ne sont certainement pas les mêmes. Malheureusement elles n'ont pas été mentionnées dans le travail de PAILLOT et KIRKOR. Ils n'ont pas davantage précisé si les insectes avaient jeûné comme c'est le cas dans nos expériences.

Or le jeûne exerce une influence sur la durée du transit. UVAROV (1948) signale que chez des *Schistocerca gregaria* à jeûn le passage de la nourriture est très ralenti : « after 3 ou 4 days of starvation there is still some digested food in the mid-gut and hind-gut ». Nous pensons que dans notre cas, nos insectes n'ont pas été perturbés par la durée d'inanition que nous avons choisie (1 h 30 à 2 h). La durée d'inanition de 8 heures adoptée par JORDAN est à notre avis trop longue.

Le temps de séjour des aliments opacifiés dans le ventricule est très long, 17 à 48 heures pour PAILLOT et KIRKOR, d'au moins 24 heures pour nous, tout au moins pour les deuxièmes plis du ventricule. Les premiers plis se vident plus rapidement car déjà à partir de 20 à 40 minutes et surtout à partir de 1 heure, plus de la moitié d'entre eux sont en moins bonne opacification. A partir de 8 heures, certains même sont déjà vidés.

L'arrivée dans l'intestin antérieur est fixée à 1 heure, dans le rectum, à 3 heures, pour les 2 auteurs précédemment cités. Ces résultats confirment en partie nos observations basées sur les dissections. Le transit radiologique est plus long. Il est possible que les exceptions que nous avons notées à partir de 3 heures sur les radiographies correspondent au transit physiologique établi par la dissection qui elle, permet de mettre en évidence des traces mêmes légères de colorant ou de produit opaque.

Il en est de même lors de l'utilisation d'éléments marqués, puisque selon SCHREINER, la nourriture liquide radioactive arrive au rectum au bout de 2 heures (pour 13 p. 100 de la radioactivité) chez des butineuses d'*Apis* de même âge, exposées à la lumière, à une température de 20°.

L'autre part, nous avons interprété les ombres radiologiques obtenues par LANGER. Dès son absorption, le produit opaque remplit le jabot et le tout débute du deuxième pli du ventricule, que l'auteur signale comme étant l'emplacement de la valve stomodéale. Cela ne nous paraît pas possible car si on pouvait voir cette valve, celle-ci se situerait à la sortie du jabot, à droite et non à gauche, comme l'auteur l'indique. En effet, chez les abeilles, le proventricule ainsi que le début du premier pli du ventricule sont toujours déportés vers la droite sur les clichés, l'insecte étant présenté sur le ventre, c'est-à-dire en *décubitus* ventral (ou *procubitus*).

A 4 h 30 et à 6 h 30, les deux clichés de LANGER montrent comme les nôtres que les 2 plis du ventricule sont pleins et que les intestins antérieurs et les rectums ne sont pas visibles radiologiquement.

Ces données confirment notre travail à savoir que l'arrivée de la nourriture dans le rectum n'est visible radiologiquement qu'après 6 h 30 au moins.

A 23 heures, selon LANGER la nourriture n'est pas encore parvenue jusqu'au rectum.

En ce qui concerne *Bombus terrestris*, nous manquons de données mais nous pouvons comparer son transit à celui de l'Abeille. Dans ce cas et malgré des variations individuelles, le transit radiologique de *Bombus terrestris* serait plus rapide que celui d'*Apis mellifica* (voir les tabl. 1 et 2).

Les jabots commencent à se vider à partir de 3 heures. Ce processus est un peu plus rapide chez les abeilles mais cela est dû aux quantités de nourriture absorbées. Elles ont toujours été de 0,02 ml pour une abeille. Elle ne peut en consommer guère plus. Les butineuses de *Bombus* à cause de leur taille en ont reçu soit la même quantité, soit 0,03 ou 0,04 ml.

Sur ce tableau 2, à partir de 3 heures, les points figurant la présence de géobarine dans les jabots correspondent à l'absorption de 0,03 ml ou 0,04 ml de miel opacifié.

Le temps de séjour de la nourriture opaque est de moins de 24 heures pour les deuxièmes plis du ventricule. Pour les premiers plis nous notons qu'à partir de 6 heures quelques-uns présentent une opacification nulle. Le transit est donc un peu moins long dans les deux plis du ventricule, chez *Bombus terrestris* que chez *Apis*.

L'arrivée dans l'intestin antérieur et le rectum a lieu pratiquement en même temps, dès 1 h 30, dans quelques cas, mais surtout à partir de 3 heures.

Comme pour l'Abeille, nous pensons que les exceptions notées à partir de 1 h 30 sur les radiographies peuvent correspondre au transit physiologique établi par la dissection.

Pour les transits de 12 heures, nous pensons pouvoir discuter les résultats obtenus chez *Apis* et *Bombus* en tenant compte des observations de SCHREINER. Cet auteur indique que le temps de transit de la nourriture liquide est influencé par l'activité des abeilles. Lorsque des butineuses sont laissées dans l'obscurité, leur transit est plus lent. C'est ce qui s'est produit au cours de nos essais où nous avons laissé involontairement nos insectes *Apis* et *Bombus* à l'obscurité.

Il faut signaler dans ce genre d'étude, l'existence de variations individuelles importantes qui rendent difficiles l'obtention d'un temps de transit rigoureux. CHAUVIN (1956) dans son traité sur la physiologie de l'insecte écrit « Cette variabilité individuelle se manifeste partout ... Toute étude physiologique qui ne considère que des moyennes et ne s'attache pas à suivre le comportement individuel risque de fournir des résultats grossiers, et difficilement interprétables. »

D'ailleurs ces variations sont également considérables chez les humains où souvent on ne peut considérer que des cas individuels.

CONCLUSION

S'il est possible de comparer entre eux deux apides, nous ne pouvons tenir compte des temps de transit signalés chez d'autres insectes dont les régimes sont par trop différents.

CHAUVIN (1946) comparant le transit chez le Criquet pèlerin et le Grillon considère que celui-ci est en rapport avec la longueur du tube digestif. Il ne semble pas ici que

la longueur intervienne. Pour des poids comparables, le tube digestif de l'ouvrière d'*Apis* est plus court que celui de l'ouvrière de *Bombus*. Bien que son enroulement soit aussi plus simple, la durée du transit chez l'Abeille est plus grande.

MANGOLD (1950) a d'ailleurs montré en comparant entre eux différents herbivores, omnivores et carnivores, qu'il n'y avait pas de rapport entre la longueur de leur tube digestif et la durée du transit. Il en serait de même chez les humains, si l'on excepte les cas pathologiques.

La différence observée entre nos deux insectes est due en partie à ce qu'en captivité les abeilles ne peuvent déféquer, alors que les *Bombus* peuvent le faire, surtout après 24 heures.

D'autre part, nous avons remarqué que le tractus digestif des *Bombus* paraissait moins chargé en pollen que celui des butineuses d'*Apis*. Comme l'explique BAILEY (1954) pour *Bombus hortorum* et *B. sylvarum* la capacité de filtration de leur ventricule est très faible. Ces deux espèces digèrent des quantités relativement faibles de pollen en comparaison de ce que peut absorber l'Abeille. Il est probable qu'il en est de même chez *Bombus terrestris* et que ce processus se répercute sur les transits.

D'après la discussion, il apparaît que chaque technique employée (colorants, produit marqué, radiologie) a ses indications, ses avantages et ses inconvénients. La radiologie permet sans tuer l'animal de localiser sur les radiographies d'une façon très précise la situation de la nourriture opaque ingérée par l'insecte. De plus, elle montre l'emplacement et la forme exacts de chaque partie du tractus digestif.

Cette note est avant tout un travail de morphologie radiologique. Elle nous servira de base pour une étude de physiologie radiologique comparée des deux espèces.

Reçu pour publication en avril 1968.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à Monsieur Pierre BETHMONT, agent technique au Laboratoire de Bures, qui nous a fourni très régulièrement le matériel biologique.

SUMMARY

RADIOLOGICAL MORPHOLOGICAL DATA CONCERNING THE DIGESTIVE TRACT OF « *APIS MELLIFICA* » AND « *BOMBUS TERRESTRIS* »

I. — COMPARATIVE STUDY OF TRANSIT PERIODS

The authors determine the morphology of the digestive tract of the worker *Apis* and *Bombus terrestris* under X-ray.

In the experimental conditions, after absorbing honey to which barium sulphate cream has been added, *Apis* foragers have a radiological transit period of about 8 hours and *Bombus terrestris* foragers of about 3 hours. The transit period is a little shorter in the two folds of the ventriculus of the bumble-bee than in the honey-bee.

In both species, if a period of 12 hours occurs, the slowing-down can be explained as a function of SCHREINER's data.

The authors discuss the various methods so far used for determining the transit period. These periods are longer when obtained by X-ray.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAILEY L., 1954. The filtration of particles by the proventriculi of various aculeate Hymenoptera. *Proc. r. entomol. Soc. London. (Ser. A.)*, **29**, 119-123.
- CHAUVIN R., 1946. Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. IV. Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétion et le transit intestinal. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 24-29.
- DAVEY K. G., TREHERNE J. E., 1963. Studies on crop function in the cockroach (*Periplaneta americana* L. *J. exper. Biol., G. B.*, **40**, 753-773.
- HUNKELER M., 1925. Untersuchungen über die Darmbakterienflora der Honigbiene nebst Bemerkungen zur Physiologie des Bienendarms. *Diss. vet. med. Fak. Zürich* (cité dans SCHREINER, p. 298).
- JORDAN R., 1956. Ein Verfahren, das es ermöglicht, die Weiterleitung aufgenommenen Nahrung im Darm der Biene zu verfolgen. *Bienenwatter*, **2**, 87, 43-46.
- KOVOOR J., 1967. Étude radiographique du transit intestinal chez un Terme supérieur. *Experientia*, **23**, 820.
- LANGER J., 1936. Neuere Einblicke in die Verdauungsvorgänge bei der Honigbiene. *Dtsch. Imkerführer* **10**, 322-325.
- LEGAY J. M., 1955. *La prise de nourriture chez le Ver à soie*. Thèse. Paris, p. 28.
- MANGOLD E., 1950. Darmlänge, Durchgangszeit und Durchgangsgeschwindigkeit. *Sitzgsber. dtsch. Akad. Wiss., Berlin, Kl. med., Wiss.*, **3**, 31 pages.
- MARTOJA R., 1955. Quelques données récentes sur la nutrition des insectes. In : *Acquisitions récentes en Biologie*, 26^e Sé n. Synth., 1964, Aubier-Montaigne, 175-225.
- NIELSEN E. T., 1943. X rays observations on the passage of food in Orthoptera. *Ent. Medd.*, **23**, 255-272.
- PAILOT A., KIRKOR S., 1944. Étude de la vitesse du cheminement des aliments à travers les différentes parties du tube digestif de l'Abeille. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, **138**, 34-35.
- SCHREINER T., 1952. Über den Nahrungstransport im Darm der Honigbiene. *Z. vergleich. Physiol. Dtsch.*, **34**, 278-298.
- UVAROV B. P., 1948. Recent advances in acridology : Anatomy and Physiology of Acrididae. *Trans. r. entomol. Soc. London*, **99**, 1-75.
- WHITCOMB W., WILSON H. F., 1929. Mechanics of digestion of pollen by the adult honey bee and the relation of undigested parts to dysentery of bees. *Agric. exper. Stn. Univ. Wisconsin, Res. Bull.*, **92**, 27 pages.

PLANCHE I

PHOTO 1. — *Position des différentes parties du tube digestif d'une ouvrière d'abeille, montrant les 2 stades du ventricule ainsi que l'enroulement de l'intestin antérieur*
(voir la Radio 1 correspondante) ($\times 12$)

RADIO 1. — *En décubitus ventral ou procubitus. Transit de 30 heures chez une butineuse d'Apis*
On distingue les 2 plis du ventricule (opacification moyenne) ainsi que l'intestin antérieur (bonne opacification)
qui est très dilaté puisqu'il présente un gros nodule rempli de gélobarine ($\times 10$)

J. PAIN, J. LACOMBE.

PLANCHE II ($\times 2,4$)

- RADIO 1.** — En décubitus ventral. — transit de quelques minutes. Présence de gélobarine dans le jabot. Trace de produit opaque dans les 2 plis du ventricule.
- RADIO 2.** — Transit de 20 minutes.
Présence de gélobarine dans l'œsophage, le jabot, le premier pli et une partie du deuxième pli du ventricule.
- RADIO 3.** — Profil droit. Stade correspondant à la radio 2.
- RADIO 4.** — Transit de 25 minutes.
Le premier pli du ventricule commence à s'évacuer.
- RADIO 5.** — Transit de 1 heure.
Le jabot commence à se vider ainsi que le premier pli du ventricule. La gélobarine a progressé dans le deuxième pli du ventricule.
- RADIO 6.** — Transit de 3 heures.
Le jabot est vide. Le premier pli du ventricule s'évacue. Le deuxième pli est en bonne opacification.
- RADIO 7.** — Transit de 5 heures.
Le premier pli du ventricule se vide. Le deuxième pli est en bonne opacification.
- RADIO 8.** — Transit de 6 heures.
Présence de gélobarine dans les 2 plis du ventricule, surtout en bonne opacification dans le deuxième pli. Un peu de gélobarine dans l'intestin antérieur.
- RADIO 9.** — Transit de 6 heures.
Sur ce cliché, on peut observer dans le premier pli du ventricule, l'existence de villosités. Présence de gélobarine dans la moitié du deuxième pli du ventricule.
- RADIO 10.** — Transit de 8 heures.
Le premier pli du ventricule est pratiquement vidé du produit de contraste. La gélobarine a progressé et se trouve surtout à la fin du deuxième pli. Présence de gélobarine dans l'intestin antérieur et dans le rectum.
- RADIO 11.** — Transit de 12 heures.
Opacification moyenne du jabot. Bonne opacification du premier et deuxième pli du ventricule. Présence d'une hernie opacifiée à la fin du deuxième pli du ventricule. Gélobarine au début de l'intestin antérieur et dans le rectum.
- RADIO 12.** — Transit de 24 heures.
Présence de gélobarine à la fin du deuxième pli du ventricule et tout au début de l'intestin antérieur. Rectum opacifié.

On remarquera sur les radios 7 à 11, les diverses positions des 2 plis du ventricule selon l'état de réplétion du jabot et du rectum. Le proventricule ainsi que le tout début du ventricule ne conserve la gélobarine que pendant peu de temps.

- RADIO 1.** — En décubitus ventral. Transit de 5 minutes. Présence de gélobarine dans l'œsophage, le jabot et la plus grande partie du premier pli du ventricule.
- RADIO 2.** — Transit de 30 minutes. Gélobarine en moyenne opacification dans l'œsophage et le jabot, en bonne opacification dans tout le premier pli du ventricule.
- RADIO 3.** — Profil gauche. Stade correspondant à la radio 2.
- RADIO 4.** — Transit de 1 heure. Présence très marquée de gélobarine dans la plus grande partie du premier pli du ventricule.
- RADIO 5.** — Transit de 1 heure 22. Le jabot commence à s'évacuer — gélobarine en bonne opacification dans le premier pli et le deuxième pli du ventricule. Un peu de gélobarine dans le rectum.
- RADIO 6.** — Transit de 1 heure 30. Opacification moyenne du jabot. On y note la présence de quelques bulles d'air. Présence du produit opaque dans le premier et le deuxième pli du ventricule et dans le tout début de l'intestin antérieur.
- RADIO 7.** — Transit de 3 heures. Reste peu marqué de gélobarine dans le jabot. Le début du premier pli du ventricule est en moins bonne opacification, le reste est en bonne opacification ainsi que le deuxième pli et le début de l'intestin antérieur. Arrivée d'un peu de gélobarine dans le rectum.
- RADIO 8.** — Transit de 4 heures. Présence de gélobarine à la fin du premier pli du ventricule et dans tout le deuxième pli et le début de l'intestin antérieur (c'est ce qui correspond à l'anneau noir sur le cliché). On aperçoit en haut et à gauche une traînée de gélobarine située dans la première boucle de l'intestin antérieur (voir les schémas) ainsi que de la gélobarine en bonne et moyenne opacification vers la fin de l'intestin antérieur devant le ventricule. Gélobarine entourée de membranes péritrophiques dans le rectum.
- RADIO 9.** — Transit de 6 heures. Reste de gélobarine sur les parois du jabot. On aperçoit en bonne opacification le rectum ainsi que la boucle de l'intestin antérieur devant le ventricule. A gauche de cette boucle on peut voir encore de la gélobarine dans le ventricule.
- RADIO 10.** — Transit de 12 heures. Opacification moyenne du jabot — bonne opacification de tout le ventricule. Gélobarine dans l'intestin antérieur, partie située devant le ventricule. Rectum en début d'opacification.
- RADIO 11.** — Transit de 24 heures. Gélobarine dans le ventricule mais surtout dans les 2 parties de l'intestin antérieur devant et derrière le ventricule. Rectum opacifié.
- RADIO 12.** — Transit de 24 heures. Rectum opacifié.