



Coelioxys (Hym. Mégachilidés) endormis, fermement accrochés par les mandibules - Cliché Sean McCann à <http://lbycter.com/>

Par Laurent Seugnet

# Le sommeil des insectes

Le sommeil existe-t-il chez les invertébrés et en particulier chez les insectes ? Si oui, est-il semblable dans ses fonctions et ses formes à celui, bien étudié, de l'Homme et des mammifères ? Chez ces derniers il influence les apprentissages, la mémorisation, le système immunitaire et les équilibres métaboliques. C'est même un besoin vital puisque l'éveil perpétuel n'est pas soutenable sur le long terme. Le sommeil est également cet état où le cerveau se coupe du monde extérieur, altérant notre état de conscience par des rêves. Les insectes rêvent-ils ?...

pérature, une activité cérébrale spécifique, une posture et un lieu préférentiels. Le sommeil n'est en général pas uniforme et présente différentes phases telles que le sommeil léger, le sommeil lent profond et le sommeil paradoxal chez l'homme, et qui diffèrent suivant les espèces.

## ■ LE SOMMEIL À L'ÉTUDE

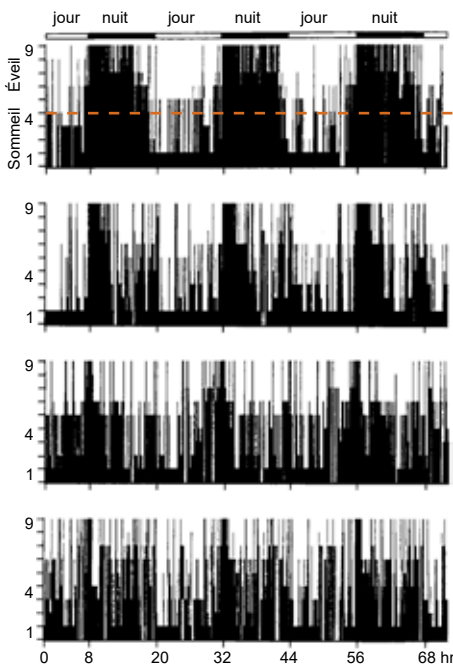
Chez tous les animaux où il a été étudié de façon rigoureuse, le sommeil a pu être mis en évidence au moins à un stade de leur vie, de la méduse et du ver nématode *Caenorhabditis elegans* jusqu'à l'orque. Rares sont les insectes dont le sommeil a été étudié de façon méthodique : une blatte, mais surtout l'abeille domestique, et la drosophile (*Drosophila melanogaster*).

L'état de sommeil se définit selon quatre critères essentiels qui doivent être simultanément remplis : 1) l'immobilité ou des mouvements réduits et sans but ; 2) la diminution de la sensibilité aux stimulations sensorielles : olfactives, auditives, tactiles, ou visuelles ; 3) une réversibilité rapide vers l'état d'éveil le distinguant de la torpeur et de l'hibernation et 4) une régulation

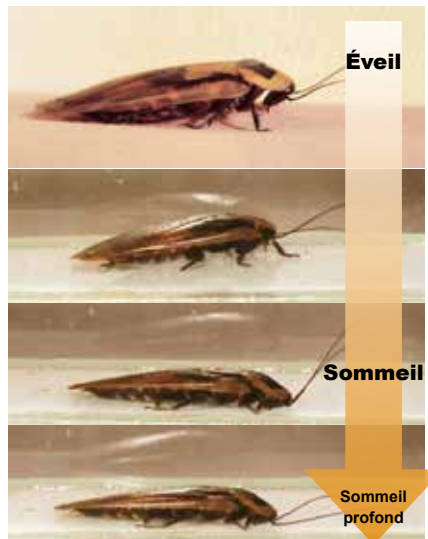
homéostatique : la privation de sommeil induit un besoin accru de sommeil. Certains de ces points (2 et 4) nécessitent une observation continue et des interventions expérimentales, c'est pourquoi le sommeil n'est bien caractérisé que chez les espèces qui peuvent être maintenues en captivité. À ces critères sont souvent ajoutés : une baisse de tonus musculaire, une réduction de la tem-



La blatte *Blaberus giganteus* - Cliché Ltshears à commons.wikimedia.org, licence CC BY-SA 3.0



Sur ces enregistrements d'activité physique (actogrammes) de 4 individus différents de *Blaberus giganteus*, les postures ont été numérotées de 1 à 4 pour le sommeil et de 5 à 10 pour l'éveil. Chez cet animal nocturne, le sommeil est principalement observé en début de phase lumineuse, et l'éveil est le plus abondant en début de nuit. Chaque animal a son propre rythme, reproductible d'un jour à l'autre - Graphiques Irene Tobler, Université de Zurich



Plusieurs postures de sommeil sont observées chez la blatte *Blaberus giganteus*, toutes caractérisées par une absence de locomotion, des mouvements réduits des antennes et une position plus affaissée du corps - Clichés Irene Tobler, Université de Zurich

tant de mettre en évidence une régulation homéostatique, on utilise des vibrations ou des dérangements physiques de l'animal.

#### ■ LES PHASES DU SOMMEIL

Pendant les périodes d'immobilité, la blatte *Blaberus giganteus* (Blatt. Blabéridé) peut adopter quatre postures définies par l'orientation du corps (horizontal ou légèrement relevé au niveau de la tête) et la position des antennes, (touchant le substrat ou légèrement relevées). Toutes sont caractérisées par une diminution plus ou moins marquée de la sensibilité aux vibrations comparées aux réactions observées pendant l'éveil, suggérant qu'il existe plusieurs qualités de sommeil chez

cet insecte. Le sommeil le plus profond est observé lorsque le corps est totalement horizontal et que les antennes, immobiles, touchent le sol. La durée moyenne d'un épisode de sommeil se situe autour de 10 minutes. Le sommeil a lieu principalement dans la phase lumineuse de la journée, où il occupe 80% du temps ; l'activité locomotrice présente un pic en début de nuit, puis se ralentit au fur et à mesure que la nuit progresse. Chaque individu présente une variation autour de ce rythme qui lui est spécifique et qui est très reproductible d'un jour à l'autre : en quelque sorte une « signature de sommeil » qui se retrouve également chez la drosophile. Une privation de sommeil pendant la phase lumineuse induit une augmentation de sommeil (ou rebond de sommeil) indiquant que cet état est bien régulé de façon homéostatique. Des observations similaires, mais plus préliminaires ont été obtenues chez la Blatte de Madère *Leucophaea maderae* (Blatt. Blabéridé).

#### ■ LE REPOS DES OUVRIÈRES

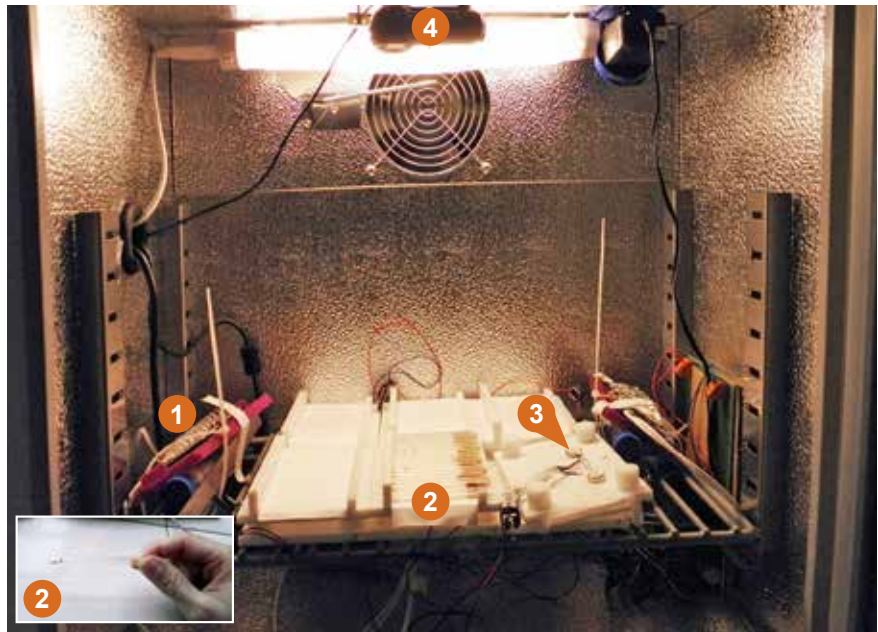
Le sommeil de l'Abeille domestique est plus complexe à observer dans la ruche. Le sommeil de la reine, comme celui des faux bourdons, n'a pas encore été décrit, mais celui des différentes ouvrières est relativement bien connu grâce à l'observation d'individus marqués. Des puces RFID fixées sur le thorax de butineuses ont même permis



Lors de la transhumance, les abeilles sont transportées de nuit. Elles sont alors toutes rentrées dans la ruche et la plupart des butineuses sont endormies - Cliché Philippe Walonislow - Association MAIA - Alpes-Maritimes.

Les observations sont réalisées avec des caméras ou des systèmes à rayons infra-rouge, souvent automatiques, permettant de détecter le mouvement et les postures de l'animal. Un stimulus vibratoire ou lumineux progressif, connu pour induire une réponse motrice permet de détecter les seuils de sensibilité sensorielle. Le sommeil pendant lequel l'animal est le moins sensible aux stimulations extérieures est considéré comme le sommeil le plus profond. Pour les privations de sommeil permet-

de suivre la localisation précise de chacune d'elles en continu, aussi bien en dehors qu'à l'intérieur de la ruche. L'analyse quantitative du mouvement des antennes ou même de l'activité locomotrice d'une même abeille à l'échelle d'une journée ou plus nécessite d'isoler des individus de leur contexte social. Cet isolement ne peut-être que transitoire, car il conduit progressivement à un stress, mais est nécessaire pour la mise en évidence des seuils de sensibilité sensorielle, pour priver de sommeil ou simplement suivre et contrôler le comportement de l'insecte. Une immobilité supérieure à 5 minutes est un signe fiable du sommeil, et la durée de chaque épisode de sommeil se situe autour de 15 à 20 minutes. Comme chez la blatte, le sommeil le plus profond se caractérise par une immobilité totale et une position caractéristique des antennes, l'extrémité étant positionnée contre la tête de l'abeille. Il s'accompagne d'une baisse de tonus musculaire, d'un ralentissement caractéristique des mouvements ventilatoires de l'abdomen et d'une réduction de la température corporelle du fait de l'arrêt des contractions musculaires thoraciques. Il existe une ou deux phases de sommeil plus léger où la posture de l'animal est plus tonique et pendant lesquelles les antennes se redressent légèrement et effectuent des mouvements lents, fréquemment symétriques, alors qu'ils sont rapides et souvent dissymétriques pendant l'éveil. Par ailleurs le sommeil est parfois entrecoupé de courts épisodes où les antennes présentent des mouvements saccadés rapides, suggérant des épisodes d'activité cérébrale particulière. Des enregistrements de neurones associés au système visuel ont montré très élégamment que l'abeille, qui ne peut pas fermer les yeux, présente une paupière « neurophysiologique », qui la rend moins sensible aux stimulations lumineuses. Des observations dans ce sens ont également été rapportées pour la



Une enceinte pour l'enregistrement vidéo du sommeil de la drosophile *Drosophila melanogaster*. Les diodes infrarouges (1) permettent de voir les insectes de jour comme de nuit. Les mouches sont placées dans des cylindres en verre (2) contenant un gel nutritif (brun clair). Un des supports a été retourné pour faire apparaître les vibreurs (3), permettant d'évaluer la profondeur du sommeil. En (4), la caméra vidéo - Clichés Laurent Seugnet

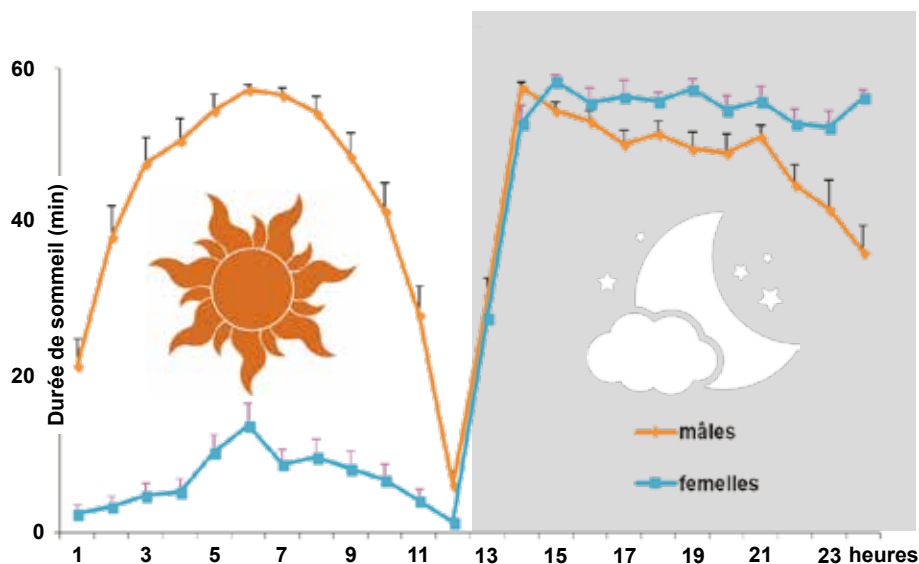
mouche drosophile. Les jeunes ouvrières nourrices, qui ne sortent pas de la ruche, ont un sommeil réparti uniformément sur les 24 heures de la journée (environ 30% du temps). Elles dorment au milieu des rayons et souvent partiellement plongées dans une alvéole. Les butineuses dorment surtout la nuit (quelque 60% du temps, contre 10% le jour), et présentent le sommeil le plus abondant et le plus profond des différents types d'ouvrières. Le sommeil le plus profond est observé en fin de nuit ; certaines butineuses semblent choisir des sites particuliers en périphérie des rayons pour dormir. Le sommeil abondant des butineuses a été mis en lien avec leur activité cognitive très élaborée. En effet une privation de sommeil induit non seulement un rebond de sommeil, mais également des problèmes d'apprentissage et de consolidation des souvenirs. Le manque de sommeil impacte négativement la mémoire des parcours vers les zones de butinage, et détériore la précision des danses frétilantes. Comme chez l'homme, les mammifères et les oiseaux, le sommeil est donc important pour maintenir les performances cogni-

tives et consolider les mémoires chez l'abeille. Des conclusions similaires quant au rôle du sommeil dans la mémoire et l'apprentissage ont été obtenues chez la drosophile.

#### ■ BÊTE DE SOMMEIL

La drosophile est sans conteste l'insecte dont le sommeil est le plus étudié depuis sa première description en 2000. Les antennes étant fixes et les contractions ventilatoires inexistantes, c'est l'immobilité de l'animal qui constitue le critère déterminant. Les périodes de plus de 5 minutes d'immobilité peuvent être considérées à 90% comme du sommeil. En conditions de laboratoire, les mouches femelles dorment majoritairement la nuit (80-90% du temps), alors que les mâles dorment autant le jour que la nuit. Chez les deux sexes, il y a deux pics d'éveil qui correspondent aux deux transitions jour-nuit. Le plus intense se situe au crépuscule, et le sommeil le plus profond est observé en première moitié de nuit. La durée moyenne des épisodes de sommeil est de l'ordre de 10 min pendant le jour et





Le sommeil de la drosophile est plus abondant chez les mâles que chez les femelles pendant la phase lumineuse. En ordonnées, durée de sommeil (min).

de 50 min pendant la nuit. En l'absence de mouvements antennaires, c'est le suivi de l'activité cérébrale avec des systèmes proche de l'électro-encéphalogramme utilisé chez l'homme qui permet de mettre en évidence différents stades de sommeil chez la drosophile. Une phase de sommeil léger pendant les premières 10 minutes est suivie jusqu'à 30 minutes d'un sommeil plus profond. Il existe enfin une localisation préférentielle durant le sommeil, proche de la nourriture sans être en contact direct avec celle-ci.

Chez la drosophile, la possibilité de manipuler l'activité des neurones à la demande a permis d'identifier avec une grande précision, souvent au neurone près, les circuits neuronaux impliqués dans la régulation de l'éveil/sommeil. Malgré les disparités anatomiques avec les

mammifères, ce sont les mêmes principes d'organisation et des systèmes de communication entre neurones similaires qui participent à la régulation de l'éveil/sommeil. Ceci explique largement pourquoi le sommeil des mouches est sensible à la même pharmacologie que celui des mammifères : les somnifères, la caféine, les antihistaminiques, la métamphétamine. Comme chez les mammifères, le besoin de sommeil s'accroît par le cumul des heures d'éveil (dette de sommeil), et il est régulé par le rythme jour/nuit (horloge circadienne).

En termes fonctionnels, outre le rôle du sommeil dans la consolidation des mémoires et l'apprentissage précédemment mentionné, il a été retrouvé chez la drosophile des liens forts entre sommeil et immunité, métabolisme, et vieillissement. Pour toutes ces raisons, il n'y a actuellement plus de doute sur le fait que ce que nous appelons sommeil chez les insectes est bien un phénomène biologique apparenté à celui observé chez les mammifères, et que l'ancêtre commun à tous les animaux à symétrie bilatérale possédait déjà une forme ancestrale de sommeil. La drosophile constitue donc un modèle d'étude du sommeil dont les découvertes peuvent s'appliquer au reste du règne ani-

mal, comme c'est le cas pour l'identification de mécanismes moléculaires et cellulaires liant sommeil, mémoire et apprentissage. Ce modèle permet aussi de s'attaquer à une question qui intrigue depuis longtemps les chercheurs sur le sommeil : l'origine de la dette de sommeil. En effet, il apparaît que dans certaines circonstances, l'organisme peut temporairement devenir invulnérable au manque de sommeil. Des drosophiles mâles peuvent être maintenues éveillées toute une nuit par l'exposition à des femelles qu'ils vont tenter de séduire en exécutant continuellement leur comportement de parade. Cette privation de sommeil n'induit pas de rebond de sommeil contrairement à une privation induite par des vibrations durant la même durée. De même, une privation de nourriture, ou l'activation de certains neurones induit un éveil prolongé qui n'est pas suivi d'un rebond ni de problèmes d'apprentissage. Ces phénomènes ont été décrits chez certains oiseaux durant la période de reproduction et durant la migration, où de longues périodes d'éveil sont apparemment sans conséquences délétères sur les performances de l'animal.

#### ■ LES INSECTES RÊVENT-ILS ?

Répondre à cette question nécessite de revenir sur un phénomène cérébral nommé « replay » en anglais, et que l'on pourrait traduire par « répétition » ou « réverbération mnésique ». Lorsque nous venons de vivre un événement d'une grande intensité émotionnelle, son souvenir se réactive constamment au cours de la journée semble-t-il, indépendamment de notre volonté : nous « ruminons » cette pensée. Ce phénomène s'applique en réalité à tous les souvenirs, même les plus anodins, mais est en général inconscient. Ces répétitions ont lieu pendant l'éveil et le sommeil, et peuvent ré-émerger sous forme consciente et déformée lors d'un rêve. Les recherches récentes sur

#### Droso, dodo... en Épingles...

À relire, depuis 2001, les *Épingles* d'Alain Fraval à l'adresse générique [www7.inra.fr/opie-insectes/](http://www7.inra.fr/opie-insectes/) suivie du contenu de la parenthèse : L'excitation sexuelle dispense de sommeil ([epingle17.htm#exc](#)) ; Sommeil préparateur ([epingle14.htm#som](#)) ; Le sommeil est la moitié de la santé ([epingle08.htm](#)) ; Qui dort dîne ([epingle13.htm](#)) ; Les drosophiles rêvent-elles de rosée ? ([epingle01.htm#reve](#)) ; Une bonne sieste ([epingle16.htm#sie](#))

la consolidation des mémoires chez l'homme, les mammifères et sur l'apprentissage du chant chez les oiseaux, montrent que ces répétitions, quand elles ont lieu pendant le sommeil, jouent un rôle crucial dans l'ancrage durable des souvenirs dans le temps. Il est possible de les favoriser, par exemple en rejouant à un pianiste durant son sommeil la pièce qu'il vient d'apprendre, ce qui permet d'en améliorer significativement la performance le lendemain. Une expérience de ce type a été réalisée chez des abeilles, qui ont appris à associer une certaine odeur à une récompense sucrée. Ce type d'apprentissage induit une extension de la trompe de l'abeille à la seule exposition de l'odeur. La mémoire de cette association peut-être significativement améliorée en exposant les abeilles à la même odeur pendant le sommeil qui suit l'apprentissage. Il est donc possible d'influencer le contenu du sommeil d'un insecte en réactivant, par une stimulation sensorielle précise, le souvenir d'un apprentissage qui a eu lieu pendant l'éveil. Ce résultat suggère que ces répétitions ou réverbération des souvenirs pendant le sommeil constituent un phénomène cérébral universel et potentiellement une source de rêve partagée par tous les animaux. Cette hypothèse reste cependant à confirmer, et il est encore un peu prématuré de parler de rêve chez l'insecte.

### ■ ÉTATS D'INCONSCIENCE...

Ainsi une blatte, l'Abeille domestique et une mouche dorment, et il est donc clair que le sommeil existe chez les insectes. Si plusieurs entomologistes spécialistes du comportement, dont Jean-Henri Fabre, n'ont pas hésité à interpréter l'immobilité chez toutes sortes d'insectes comme du sommeil, il faut cependant se garder de conclure hâtivement et bien vérifier les quatre critères mentionnés au début de cet article. L'immobilité et l'absence de réactivité aux stimulations sont également associées à la torpeur, à



La suspension par les mandibules est courante chez les abeilles solitaires en repos. Dans cette position, l'animal peut rester parfaitement immobile plusieurs heures, ce qui contribue à son camouflage. Contrairement aux insectes vivant en colonies ou dans des cavités, ce comportement expose directement aux températures parfois très basses de la nuit et pourrait relever à la fois du sommeil et de la torpeur. Ci-dessus, *Anthidium florentinum* (Hym. Mégachilidé) - Cliché Lucie Kriznar à [lejardindelucie.blogspot.fr](http://lejardindelucie.blogspot.fr)



Une « tour » d'*Ammophiles* (*Ammophila* sp., Hym. Sphécidés) endormies  
Cliché Sean McCann à <http://ibycter.com/>

la quiescence, à certaines formes de diapause et à l'hibernation (voir encadré page suivante), des adaptations qui permettent à certains animaux de traverser des épisodes de froid et/ou de manque de nourriture en économisant au maximum leurs ressources. Dans toutes ces conditions, l'immobilité et l'absence de réactivité sont la conséquence d'un arrêt presque complet du métabolisme, alors que le sommeil est une réduction active de la vigilance et de la réactivité au monde sensoriel,

pendant un temps bref, chez un organisme parfaitement fonctionnel. Le sommeil est un état permettant au cerveau de se réorganiser pour mieux fonctionner, d'ancrer dans le long terme les expériences, d'optimiser les réactions immunitaires, la digestion et l'excrétion etc., tout en étant immédiatement réversible vers l'état de veille. Pour ces raisons et comme pour tout processus physiologique, le sommeil s'adapte aux conditions de vie de l'animal, et il serait très intéressant de connaître

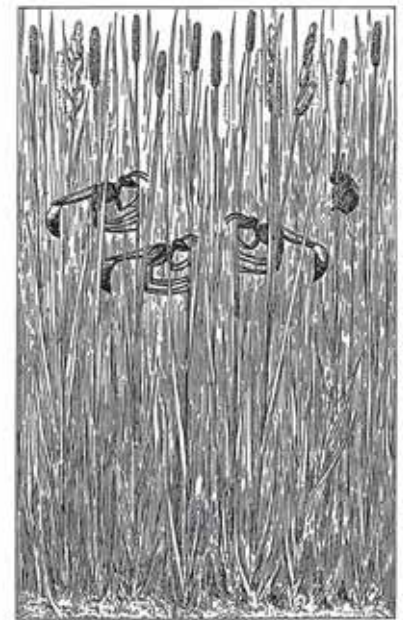


Mâles de *Hylaeus hyalinatus* (Hym. Colléridé) agrégés pour la nuit dans une cavité - Cliché Guntram Erbe in : Stetigkeit in der Schlafplatzwahl bei den Männchen von *Hylaeus hyalinatus*, en ligne à [www.guntramerbe.de/maskenbienen/](http://www.guntramerbe.de/maskenbienen/)

les caractéristiques du sommeil chez d'autres insectes, tirant parti de la foisonnante diversité de leurs modes de vie. Dans le cas des mammifères, l'étude du sommeil chez le dauphin par exemple a permis de révéler une adaptation étonnante, seule une moitié du cerveau dort pendant que l'autre reste éveillée, pour éviter à l'animal de se noyer. Cette faculté existe également chez certains oiseaux pour éviter la prédation. Chez certains insectes dont l'activité est solitaire durant la journée, incluant des papillons,

Coléoptères, mouches, libellules et abeilles solitaires, le repos donne lieu à des phénomènes d'agréga-tions entre individus de la même es-pèce, et du même sexe. Les abeilles et guêpes solitaires ont l'habitude de s'ancrer par leurs mandibules à la végétation, d'autres se retrouvent dans des terriers ou des anfractuosités de murs, en fonction du sexe et de l'espèce concernée. Ces com-portements, mal connus, pourraient favoriser la protection, la thermo-régulation et contribuer à l'émer-gence de la socialité. Chez la four-

mi de feu (*Solenopsis invicta*), les reines semblent également s'agré-ger pour dormir. Il reste donc beau-coup à découvrir sur le sommeil, ce processus actif si joliment évoqué par Jean-Henri Fabre : « *En réalité, de repos il n'y en a point, hors ce-lui qui met fin à la vie. La lutte ne cesse pas ; toujours quelque mus-cle peine, quelque tendon tiraille. Le sommeil, qui semble un retour au néant, est, comme la veille, un effort, ici par la patte, le bout de la queue roulé ; là par la griffe, la mâ-choire.* » ■



AMMOPHILA SLEEPING IN THE GRASS (AFTER BARNES)

« Une Ammophile à pattes antérieures rouges (*Ammophila holosericea*) est fréquente dans mon enclos sur la fin d'août, et choisit pour dortoir certaine bordure de lavande. Au crépuscule, surtout lorsque la journée a été étouffante et qu'un orage couve, je suis certain d'y trouver établie l'étrange dormeuse. Ah ! l'originale attitude pour se reposer la nuit ! »  
- Jean-Henri Fabre, *Souvenirs entomologiques*, livre V, chap. XXII. *L'Empuse*. Dessin James H. Emerton in « *Wasps : social and solitary* », par G. W. Peckham et E. G. Peckham, 1905.

### Torpeur, hibernation, diapause ?

► La torpeur est une immobilisation suite à un arrêt ou à un très fort ralentissement métabolique directement due à des conditions environnementales. Les insectes sont des poïkilothermes qui entrent en torpeur dès que, par exemple la température est insuffisante pour que leur organisme fonctionne pleinement. La torpeur peut être un phénomène récurrent et constituer une adaptation, la quiescence, ou peut être accidentelle et éventuellement fatale.

► L'hibernation est un terme utilisé principalement pour les vertébrés et est une adaptation permettant de préserver les ressources physiologiques durant les conditions défavorables de l'hiver. L'inactivité est associée à un ralentissement métabolique, une diminution de la température corporelle et de la fréquence cardiaque.

► La diapause est un terme réservé aux invertébrés qui désigne une pause durant le développement, ou durant la vie reproductive de l'adulte permettant à l'animal de s'adapter aux conditions environnementales défavorables. Pendant l'hiver, la diapause peut se caractériser par une immobilité de l'animal et un arrêt quasi-complet du métabolisme.

C'est l'horloge interne de l'animal qui, par des signaux hormonaux, dicte l'entrée en diapause (et en hibernation) en réponse à un stimulus extérieur (par exemple la durée du jour) et non l'effet direct des conditions environnementales. Ceci permet à l'animal d'anticiper les changements et d'en éviter les conséquences directes néfastes. Cette régulation par l'horloge interne est une assurance contre un réchauffement bref en plein hiver, par exemple.

### L'auteur

**Laurent Seugnet** est chercheur au Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon, équipe « Physiologie intégrée du système d'éveil » et travaille sur les aspects cellulaires et moléculaires de l'éveil et du sommeil, de la drosophile à l'homme.

Courriel : [laurent.seugnet@inserm.fr](mailto:laurent.seugnet@inserm.fr)