BIOLOGIE DE L'ABEILLE

REVUE GÉNÉRALE JUSQU'EN 1956

PAR

Rémy CHAUVIN

Station de Recherches Apicoles, Bure-sur-Yvette

Cet exposé est le premier d'une série de revues générales ayant pour but d'exposer aux chercheurs et praticiens l'état de nos connaissances sur la biologie de l'abeille. J'y attacherai beaucoup plus d'importance aux travaux récents qu'aux anciens, en ne citant ces derniers que lorsque leur intérêt est resté indéniable. D'autre part, *je laisserai sciemment de nombreuses lacunes* (je ne parlerai pas par exemple du comportement de butinage ni de la reproduction) qui seront comblées par d'autres revues de MM. LECOMTE, LOUVEAUX, VUILLAUME, LAVIE, DARCHEN et de Mlle PAIN.

Nous prendrons les phénomènes dans leur ordre biologique en nous attachant particulièrement aux données nouvelles et peu connues et en négligeant ce qui a été exposé depuis longtemps dans tous les manuels.

Élevage et Biologie de la Reine

Une colonie vient d'être rendue orpheline accidentellement ou par les soins de l'Apiculteur. Que va-t-il se passer ? Pour le comprendre, il faut connaître d'abord les lois qui gouvernent l'élevage du couvain. On sait qu'en moyenne les larves sont visitées par les nourrices toutes les deux ou trois minutes. Mais chaque visite ne correspond pas à une prise de nourriture. Un auteur japonais, KUWABARA (1947), a étudié le phénomène de plus près ; il a constaté que les larves d'ouvrières de 1 à 3 jours sont nourries dans une colonie normale trois fois par heure. Lorsque la reine vient d'être enlevée, toutes les larves jeunes sont alors nourries dix fois par heure. Mais, après 48 heures, la cadence décroît graduellement chez les larves d'ouvrières, alors qu'elle augmente encore pour les larves de reines, pour atteindre son maximum au moment de la troisième mue (jusqu'à 25 fois par heure). Dans les colonies orphelines, les larves d'ouvrières sont d'ailleurs operculées au bout de 111 heures contre 130 dans les colonies normales et les nymphes d'ouvrières possèdent trois fois plus

d'ovarioles (sans doute à cause du nourrissage plus intense) ; les glandes pharyngiennes sont aussi très développées. D'ailleurs, dans les groupes de jeunes abeilles sans reine, les nourrices commencent leur office à un âge plus précoce et le continuent plus longtemps que dans les colonies normales. En un mot, *le nourrissage excessif semble un facteur important dans la formation des reines*. Un auteur allemand, GONTARSKI (1953), précise les données de KUWABARA, en ajoutant que, même dans une colonie normale, les ouvrières ne reçoivent pas la même quantité de gelée, au début ; d'ailleurs, le nombre de visites que leur font les nourrices n'est pas le même non plus (chaque visite ne correspondant pas forcément, comme nous venons de le voir, à une distribution effective de nourriture). La quantité de gelée donnée à chaque larve est de 3 mg environ, avec d'importantes fluctuations, mais, après un orphelinage, cette quantité peut dépasser 20 mg (voir plus loin).

Le nombre des cellules royales

La production de cellules royales par les ouvrières est très différente suivant les colonies, la saison et le degré d'avancement de l'élevage. Il semble que le maximum de production des cellules femelles est atteint lorsque cesse la construction des cellules de mâles, phénomène qui serait du plus haut intérêt si on pouvait l'établir plus solidement (GOETZE, 1954).

Le volume et la taille des cellules royales sont variables. KOMAROV trouve que le volume moyen est de 824 millimètres cubes ; mais, en dehors des périodes de miellées, il peut descendre à 728 et même jusqu'à 295 ; ces valeurs sont aussi variables que la qualité des reines elles-mêmes (TARANOV et BURTOV, 1949).

Lorsque l'apiculteur greffe des larves au premier stade à l'intérieur de cupules artificielles, un certain nombre de cellules seulement sont prises en charge par les abeilles. Une *substance d'acceptation* instable et volatile peut imprégner les cires si on les laisse un jour ou deux à l'intérieur d'une ruche *quelconque* avant la greffe. Mais une *substance répulsive* ou inhibitrice de l'acceptation se trouve déjà dans les cires et vient interférer avec la première. D'après de toutes récentes recherches (CHAUVIN et VUILLAUME) elle se confondrait avec la propolis, ou serait déposée dans la propolis par les abeilles. Il est encore impossible de dire si l'ectohormone de PAIN, qui se confond avec la "queen substance" de BUTLER (inhibitrice de la formation des cellules royales) est incorporée telle quelle par les abeilles à la propolis. Il est en tout cas assez difficile de supposer que cette propriété inhibitrice tient à la propolis elle-même.

La forme des cupules royales artificielles que l'on présente aux abeilles peut varier dans une large mesure, ainsi que l'a montré VUILLAUME (1956). Les nourrices admettent des cellules rondes, hexagonales ou carrées, et même

des cellules de mâles. La position constitue par contre un facteur important : ne sont bien acceptées que les cupules dont l'ouverture regarde vers le bas. La matière des cellules peut varier dans de larges limites : sont acceptées toutes sortes de cires artificielles, la paraffine, les matières plastiques et le verre. On obtient même des résultats particulièrement réguliers avec cette dernière substance, ce qui tient sans doute au fait qu'elle se trouve évidemment dépourvue de propolis et de substance inhibitrice. Les abeilles se bornent alors à y ajouter un chapeau de cire qui confère à la cellule un allongement suffisant. Pour être acceptée dans sa cupule, la larve doit être vivante, et les larves mortes sont rapidement expulsées. La présence de la larve est aussi nécessaire pour que les cupules artificielles soient étirées, mais il n'en est pas ainsi sans doute dans les cupules royales naturelles édifiées spontanément dans la ruche orpheline et dépourvue de couvain. Des larves de mâles peuvent être acceptées, mais dans de faibles proportions ; des larves de fourmis sont expulsées. La présence de gelée royale dans la cupule augmente beaucoup le pourcentage d'acceptation.

Transport et introduction des reines.

Un séjour trop long des reines dans les cagettes d'expédition employées par les éleveurs de reines risque de leur causer un préjudice à longue échéance. Jusqu'à 2 jours et demi, il ne paraît s'ensuivre aucune conséquence. Mais à partir de trois jours survient une période critique. Dès 3-5 jours, l'activité de ponte est atteinte. Au-delà de cinq jours la durée de vie de la reine est fortement raccourcie (DREHER, 1954). 41 p. 100 des reines enfermées six jours dans les cagettes ne peuvent franchir l'hiver ; 17 p. 100 seulement des reines confinées cinq jours meurent en hiver.

On peut introduire de vieilles reines directement dans des colonies dont on vient juste de prélever la reine vierge (jeune ou vieille). L'acceptation est beaucoup plus facile quand la qualité des deux reines est analogue (âge, virginité) que lorsqu'elle diffère. Les différences les plus marquées et les difficultés d'introduction et de remplacement les plus grandes se rencontrent entre reine vierge jeune et reine âgée. Des reines vierges âgées et de jeunes reines fécondes sont les plus difficiles à introduire directement. Lorsque pour l'introduction on utilise une cage grillagée à larges mailles dans une colonie qui vient tout juste d'être orphelinée, on peut obtenir 90 p. 100 de succès lorsque *les deux reines* étaient en pleine ponte et 80 p. 100 quand elles sont vierges. Les succès varient avec les différents mois de la belle saison et sont plus faibles dans les colonies avec cellules royales. La meilleure cage d'introduction selon BUTLER, ne comporte ni nourriture ni suiveuse et se trouve fermée à une extrémité par une seule épaisseur de papier journal. La reine est libérée en 1 à 6 heures (BUTLER, 1956).

Chant des reines. Chant d'orphelinage.

La reine qui va éclore fait entendre un chant particulier. Le « tutut » des reines débute même quand leurs sœurs, toujours enfermées dans les cellules royales, n'émettent pas encore le « couac » caractéristique ; il peut se prolonger un jour après l'enlèvement des autres cellules royales. De très grosses différences de température, des différences d'éclairement ou des excitations optiques ou acoustiques ne troublent pas le chant des reines, pas plus que le transfert dans une nouvelle colonie ou le fait d'être entourées d'autres reines qui émettent les mêmes sons. Même après des fumigations prolongées, la reine continue à chanter ; les ouvrières voisines ne paraissent prêter aucune attention aux interruptions ni aux reprises du chant. Le chant paraît exprimer un état d'excitation propre à la reine enfermée, sans qu'on en puisse rien conclure sur ses facultés auditives (ARMBRUSTER, 1922).

L'odeur semble constituer le seul stimulus qui induise le chant. On peut le provoquer en approchant doucement les doigts d'une reine, ou en introduisant une reine dans une cagette où vient de séjourner une autre reine. Des reines élevées dans des cellules jumelles ont la même odeur et ne chantent pas quand on les rapproche, mais elles chanteront si on les met à côté d'une autre reine. L'intensité du chant diminue quand la distance qui sépare les reines augmente. Il cesse dans les courants d'air et revient quand on chauffe doucement. Une lumière brusque déclencherait aussi le chant dans certains cas (WOODS, 1956).

ARMBRUSTER a prétendu que le chant des reines pouvait provenir d'une vibration alaire ; mais WOODS ne le croit pas, car le son émis est entièrement différent de celui produit par les ouvrières battant des ailes ; d'autant plus qu'il est très pur et ne contient pas plus de 10 p. 100 d'harmoniques. C'est le passage brusque de l'air à travers les spiracles qui doit plutôt en être rendu responsable et l'auteur a construit un modèle expérimental à l'appui de ses assertions. On observe d'ailleurs une différence entre vieilles et jeunes reines, ce qui doit être dû à la place énorme occupée par les ovaires chez les premières (WOODS, 1950).

Le son frémissant qu'émettent les ruches quand on les heurte, et qui peut être entendu même en hiver avec une amplification convenable, lui provient, des vibrations alaires des ouvrières ; son intensité variable vient, non pas de ce que les ouvrières sont plus ou moins excitées, mais du nombre variable d'ouvrières qui le sont. Le chant correspond à une fréquence de 180-190 par seconde. Il constitue un indice assez certain de la bonne santé de la ruche. En cas d'orphelinage les abeilles émettent (tout de suite pour un petit nucléus, assez tardivement pour une forte ruche, un chant spécial, très variable dans le temps à une fréquence de 175-240 par seconde (WOODS, 1950).

Fécondation. Les « routes de mâles ».

La reine, s'envolant pour son vol nuptial, va rencontrer les mâles qui ne se dispersent point au hasard, comme on le croyait jusqu'ici. Il existe des zones où ils s'assemblent et volent en cercle à une assez grande hauteur ; des observateurs ont pu repérer quelques-unes de ces zones (MULLER, 1950). Si étonnants que ces faits puissent paraître, ils se rapprochent de ce qui se passe chez les bourdons (*Bombus*) ; ici, les mâles présentent des vols typiques, rituels, pourrait-on dire ; par exemple, *Bombus lapidarius* fréquente la cime des arbres, alors que *Bombus hortorum* vole près du sol. Les femelles se retrouvent dans les mêmes biotopes et s'intéressent (chez *B. hypnorum*) aux mêmes plantes que les mâles. De plus, les chemins suivis par les mâles de bourdons au cours de leur vol généralement circulaire, sont très stables et jalonnés par des repères fixes et odorants (HAAS, 1949 ; KRUGER, 1951).

Ceci tendrait à faire croire que les mâles s'orientent mieux qu'on ne l'avait cru jusqu'à présent et, en effet, d'après LIVNETZ (1951), les mâles d'abeilles reconnaissent mieux leur propre ruche qu'on ne le pensait ; des statistiques russes prouvent que le pourcentage de mâles qui se trompent de ruches ne dépasse pas un à deux p. 100. Ce sont surtout les colonies faibles qui perdent leurs mâles, qui rejoignent de préférence les plus fortes ; mais les mâles ne sont attirés spécialement ni par les ruches orphelines, ni par celles qui possèdent des reines vierges.

Comportement de la reine fécondée.

L'âge auquel commence la ponte a été étudié par CRANE (1949) en Angleterre, sur 44 jeunes reines. Elle débute du 5^e au 21^e jour après la fécondation, avec une moyenne de 10,4 jours. Un quart des reines pond après 7 jours, la moitié après 10, trois quarts 12 jours après. Les reines obtenues par supersédure pondent plus vite et celles des petites colonies un peu plus tard que celles des grosses. La quantité de miel présent, la présence des mâles, la fréquence des examens par l'Apiculteur n'ont pas d'effet sur le début de la ponte. Les reines noires pondent un peu plus tard, mais paraissent un peu moins sensibles au mauvais temps.

La reine qui vient de commencer à pondre est accompagnée d'une « cour » de 10 à 12 abeilles nourrices, qui peut s'élever à 15/18 ou, occasionnellement, tomber à 8 ; cette « cour » change si la reine passe sur l'autre face d'un cadre ; les abeilles de la première face l'abandonnent et la cour se reforme aux dépens des ouvrières de la face suivante ; quand la reine se déplace au-dessus du miel ou du couvain operculé, elle peut perdre toute sa cour ; de même, lorsqu'elle se trouve au milieu des butineuses, elles ne font aucune attention à elle (à l'opposé des nourrices) et la bous-

culent volontiers, même parfois quand elle est en train de pondre : c'est pourquoi, sans doute, elle ne pond pas facilement sur des cadres exclusivement occupés par des butineuses.

La « cour » de la reine lui donne de la nourriture 4,8 fois par heure en moyenne. Mais pendant la préparation de l'essaimage, comme l'ont vu les Russes, le nombre des distributions de nourriture décroît. Une ou deux abeilles, cinq au maximum, fournissent de la nourriture à la reine ; l'âge de celles qui caressent la reine de leurs antennes varie de quelques heures à 36 jours. La reine est léchée par des abeilles de 1 à 30 jours, nourrie par des ouvrières de 1 à 11 jours. Mais quand des cellules royales sont en construction la reine reçoit surtout de la nourriture d'ouvrières plus jeunes. Chaque prise de nourriture dure environ 47 secondes (ALLEN, 1955).

Il n'existe aucun ordre dans la ponte. La reine peut parcourir jusqu'à 60 cm à la recherche d'une cellule vide ; au cours d'une observation, on l'a vue parcourir 193 cm et pondre 12 œufs. Si elle ne peut trouver de cellules vides, elle laisse parfois tomber un œuf, que les ouvrières dévorent aussitôt (TARANOV et IVANOVA, 1946). J'ai eu l'occasion de suivre journellement la ponte d'une reine, à l'aide d'une technique spéciale, qui consiste à faire bâtir un rayon sur une plaque de verre et à observer les œufs par transparence ; la ponte présente des fluctuations importantes suivant les jours, et il m'a été impossible de les rattacher avec certitude à la miellée, au pollen récolté ou à la température extérieure (CHAUVIN, 1950). J'ai observé au maximum 800 œufs pondus par jour, alors que beaucoup d'auteurs (ARMBRUSTER, 1925) parlent de 1 500 (mais il s'agissait, dans mon cas, d'un petit nucléus correspondant à la surface de deux cadres (DADANT). D'autre part, tous les auteurs, jusqu'à ce que j'aie décrit ma technique de mesure sur ruche à une face, portaient de mesures indirectes, le nombre d'œufs étant calculé d'après les cellules à couvain operculé. Outre l'inconvénient de la très forte perturbation imposée à la ruche, on ne tenait point assez compte du rendement de la transformation œufs-larves et larves-nymphes. Or, si le premier est excellent et avoisine 100 p. 100, le second est beaucoup moins bon et ne dépasse guère 70 à 80 p. 100, comme je l'ai démontré.

Biologie des larves

NELSON, STURTEVANT et LINEBURG (1924) se sont livrés à une étude minutieuse du développement des larves, en marquant des cellules dont ils retiraient périodiquement œufs et larves pour les peser. Les œufs de l'abeille pèsent au début 0,132 mg et n'atteignent plus que 0,08 à 0,1 près de l'éclosion.

Le développement larvaire jusqu'à l'operculation est de 4 jours 1/2 à 5 jours 1/2. Le premier jour, le poids moyen est 0,65 mg ; 4,687 le

deuxième, 24,64 le troisième, 94,6 le quatrième et, le cinquième, de 157,6 ; après quoi, le couvain est operculé et, au cours des jours suivants, les poids atteignent successivement 141, 137, 133 mg (nympheose). La croissance mesurée en p. 100 atteint son maximum à la fin du deuxième jour et décline ensuite. Il existe, comme GONTARSKI l'a signalé, de très grosses différences entre des lots du même âge et même entre individus dans chaque lot.

La durée du développement du couvain n'est pas tout à fait la même dans toutes les colonies, ni dans toutes les races. SOOSE élève des nucléi au thermostat à 32° et 48 p. 100 d'humidité et observe des temps de développement allant de 19 jours (jusqu'à l'éclosion) pour une souche Peschetz, à 33 jours pour une Troiseck. A 34° et 37°, le développement se raccourcit, mais les grandes différences persistent. Ajoutons que les indices biométriques alaires et la coloration varient avec la température. Les températures les plus basses donnent les indices les plus bas. Les températures moyennes, agissant pendant tout le développement, et les températures élevées, agissant un peu avant la nympheose, provoquent un éclaircissement pigmentaire considérable ; les fortes températures, si l'action en est plus prolongée, fournissent au contraire des abeilles foncées ; il en est de même pour les températures basses (SOOSE, 1954).

A la fin de la nympheose la larve dans sa cellule n'occupe pas une position quelconque. Comme on le voit facilement dans la ruche uniface à fond transparent (voir plus haut) toutes les larves reposent sur le dos et sur l'angle inférieur de l'hexagone cellulaire. Lorsqu'on fait tourner le plan du fond de façon à placer les angles à gauche et à droite, elle se refuse à reposer sur une des faces planes, mais se place de travers, sur un des deux angles, comme si elle ne pouvait supporter d'excitations tactiles sur la ligne dorsale médiane. Lorsqu'on soumet le rayon à la force centrifuge, la larve se place sur l'angle qui correspond à la résultante pesanteur-force centrifuge (GONTARSKI, 1957).

Les larves ne restent pas aussi immobiles qu'on le croit et l'on observe surtout chez les larves de mâles provenant d'ouvrières pondeuses ou de reines bourdonneuses, des mouvements assez étendus. La larve peut alors franchir la limite entre deux cellules ou crever la paroi de une ou deux cellules voisines. Si une cellule voisine est du type cellule d'ouvrière, les abeilles la recouvriront alors d'un opercule bombé de mâle ; si elle renfermait une larve, la migrante se place au-dessus et accomplit seule sa nympheose, alors que l'autre périt. Phénomène intéressant, la nymphe ne file pas de cocon, sans doute parce qu'elle a émis par la bouche, au cours de sa traversée de la paroi cellulaire, une sécrétion lubrifiante qui doit renfermer de la soie ; elle y épuise sans doute ses glandes séricigènes (OROSI PAL, 1932).

Au cours du développement, l'irradiation avec une lampe à vapeur de

mercure ne donne pas de résultats bien nets (STITZ et BERGER, 1927 ; TANNICH, 1929).

Soins nourriciers

D'après NELSON et STURTEVANT, les nourrices visitent les larves à peu près 1 300 fois par jour, soit plus d'une fois par minute, si l'on compte les journées de 12 heures (c'est là un chiffre très supérieur à celui des auteurs allemands). Pendant les deux premiers jours, la quantité de nourriture qui devra suffire à la larve est déposée en une seule fois, peu après l'éclosion. Peu après le second jour, les larves reçoivent, au fur et à mesure de leur consommation, une nourriture mélangée d'un grand nombre de grains de pollen non digérés. La nourriture paraît changée plusieurs fois sans raisons apparentes et les nourrices passent beaucoup plus de temps avec les larves âgées : elles restent avec elles jusqu'à 4 heures trois quarts le dernier jour qui précède l'operculation. Ceci a fait supposer qu'il existait un échange de nourriture (trophallaxie) entre les nourrices et les larves ; mais on n'a jamais pu l'observer clairement. Il arrive enfin que les larves reçoivent une quantité de nourriture au-dessus de la moyenne ; à la distribution suivante, on observe alors une compensation et la quantité distribuée alors tombe au-dessous de la moyenne.

Les larves d'ouvrières sont loin de recevoir la même quantité de gelée ou de nourriture larvaire. Après un orphelinage, les larves peuvent recevoir jusqu'à 20 mg de gelée, quantité très supérieure à la moyenne. Les ouvrières sont alors très lourdes (jusqu'à 156 mg, alors que dans d'autres circonstances leur poids peut descendre à 83 mg). D'ailleurs, les différences sont aussi très grandes au cours de l'élevage normal et toutes les larves ne reçoivent pas le même nombre de visites, sans que chaque visite corresponde obligatoirement à une distribution de nourriture (GONTARSKI, 1953).

La mue des larves d'abeilles.

C'est un phénomène encore assez mal connu. KOEHLER (1923) essaie de mesurer le nombre des mues en prenant comme étalon la largeur de la capsule céphalique des larves et celle du premier stigmate thoracique ; il trouve que ces grandeurs suivent une progression géométrique ; BERTHOLF évalue à cinq, comme KOEHLER, le nombre des mues ; il a eu d'ailleurs la bonne fortune d'observer le phénomène sous le binoculaire : il dure à peu près trente minutes, mais cette durée n'a peut-être aucun rapport avec la réalité étant données les conditions très particulières de l'expérience. La mue se produirait 12-18 heures — 1 jour 1/2-2 jours 1/2 — 3 jours 1/2 — après l'éclosion. PRELL (1924) distingue des larves à peau lisse et des larves à peau ridée qui gonflent dans l'eau ; et les larves ont

cinq fois de suite la peau ridée. Il est vrai que KOEHLER admet en plus trois mues nymphales, en distinguant la prépupe de trois jours, la nymphe pendant les trois jours suivants et même le subimago (2 derniers jours) — l'operculation se situant au 8-9^e jour. La cinquième mue surviendrait, d'après ZANDER et HIMMER, au 10-11^e jour, et, d'après BERTHOLF, au 11-12^e jour. ZANDER distingue la nymphe (du 11^e au 14^e jour) et la pupa (du 15^e au 20^e jour). Les excréments seraient rejetés, d'après lui, entre la fin du filage et la pupaison. SUZUKI YUKATA (1944) trouve que l'inanition accélère la nymphose des larves de mâles ; les nymphes prématurées sont alors un peu plus petites que la normale. Lorsqu'on empêche le rejet des excréments, en ligaturant la partie anale, la nymphose est inhibée. Le centre de la nymphose se trouverait non loin du 3^e segment abdominal et la période critique d'induction du phénomène, un jour après le début du jeûne pré-exuvial. Mais YUKATA distingue aussi un « centre imaginal » dans le thorax, avec une période critique au 3^e jour de la nymphose. Les stigmates auraient une certaine importance et, si on les ferme avec de la vaseline, l'imago n'écloît pas. Plus tard, L'HELIAS (1951) prouve par des ligatures que les organes capables d'émettre l'hormone de la mue se trouvent dans la tête, mais LUKOSCHUS (1952) note que la zone céphalique doit obligatoirement, pour que la mue s'accomplisse, agir par l'intermédiaire d'une glande prothoracique (celle de YUKATA ?), semblable à celle des autres insectes. Cette glande subit d'ailleurs, à la fin de l'avant-dernier stade, des modifications différentes, suivant la caste ; chez la reine, par exemple, ses noyaux sont dix fois plus gros que chez l'ouvrière et on observe un canal sécréteur et une vésicule terminale, absents chez l'ouvrière. SCHALLER (1952) reprend les expériences de ligature et trouve que, chez les larves ainsi traitées, l'ensemble de l'anatomie se rapproche beaucoup plus d'une nymphe prête à se transformer en imago que d'une pré-nymphe devant subir la mue nymphale : le stade nymphal proprement dit paraît alors sauter et la larve d'ouvrière ligaturée passerait directement du stade larvaire au stade imaginal. De plus, le développement est raccourci de quatre jours, ce qui le rapproche de la durée de celui de la reine ; les caractères de caste (brosse à pollen) sont néanmoins présents.

Le cocon de l'abeille

Le cocon de l'abeille a été l'objet d'études minutieuses (WEIPPL, ARNHARDT, 1939). Sa paroi est épaisse de 0,005-0,008 mm, ne laissant voir qu'au fort grossissement une structure fibreuse. Ce cocon est présent 48 heures après l'operculation. Le cocon des reines est un cylindre, dont les parois sont dix fois plus épaisses que chez les ouvrières. Les excréments sont incorporés à la soie au fond du cocon ; pendant la confection du cocon, les grosses larves gardent une certaine mobilité, mais leur partie antérieure

n'a qu'une excursion assez réduite et, si on les transvase comme l'a fait François HUBER, dans un tube de verre suffisamment large, le cocon n'est pas operculé et ressemble alors à celui d'une reine. Chez les Guêpes et les Hrelons, le cocon est operculé par la larve et les ouvrières ne s'en occupent pas, à la différence des abeilles ; mais, lorsque la jeune abeille éclôt, elle n'est nullement aidée par les ouvrières comme on l'a dit longtemps, et, si par hasard elle se trouve collée au fond de sa cellule, celles-ci la laissent périr sans secours (WEIPPL). L'opercule peut être fait de cire pure, quand l'essaim élève pour la première fois. Ce n'est qu'ultérieurement qu'il renferme des débris variés (pollen, emprunts à la vieille cire disponible ; WEIPPL, 1934).

Rapports entre la masse du couvain et l'ensemble de la ruche

D'après TARANOV (1946), le nombre des larves élevées au premier printemps est en corrélation positive avec le nombre des abeilles hivernantes de l'automne précédent. Pendant les premières semaines de l'élevage, le nombre des nourrices décroît quelque peu, mais reste en corrélation avec le couvain. Dès que l'élevage a pris de l'extension, on peut avoir 3,85 larves par abeille adulte ; mais, quand le poids des abeilles atteint un kg, l'élevage décroît ; quand il atteint 3-4 kg, il baisse de deux à trois fois ; dans les colonies qui ont dépassé un kg, on trouve des abeilles en excédent qui ne nourrissent pas et dont l'enlèvement ne compromet pas l'élevage. On peut alors les enlever et les affecter à la formation de nouvelles colonies.

D'autre part, en ramenant au printemps dans les colonies faibles *l'espacement des cadres* à 8,5 mm, on obtient une augmentation de la surface d'élevage de 27 à 37 p. 100. Dans les colonies fortes ou moyennes, ce rapprochement n'augmente la rapidité d'extension du couvain que dans la première partie de la saison ; ensuite, c'est l'espacement de 12 mm qui donne les meilleurs résultats (PEREPELOVA, 1947).

J'ai déjà fait allusion aux mesures de la surface du couvain. BRUNNICH (1922) se servait de papier millimétré et pointait dessus, à l'aide d'un cadre de référence, les surfaces couvertes. Cette méthode, employée également par ARMBRUSTER, est extrêmement longue et pénible et provoque dans la ruche une perturbation formidable. MUSALEWSKY (1935) préconise l'emploi de la table de POLTEW, qui permet de calculer la surface couverte d'après une simple mesure des axes de l'ellipse de couvain. Cette table, employée pendant une longue série de recherches par une élève de MUSALEWSKY, DENISSOVA, redonne les résultats déjà indiqués par TARANOV, à savoir que l'élevage le plus intense s'effectue dans les essaims de moins de 1 kg. Il s'agit là d'une méthode de choix, pratique et suffisamment précise.

On peut aussi photographier des séries de cadres, en pesant à chaque fois les abeilles qui se trouvent dessus. On arrive, avec un peu d'habitude, et en s'aidant d'une série de photos de références, à estimer le nombre d'abeilles avec une bonne précision (JEFFREE, 1951).

Développement de la ruche et nourrissage stimulant.

Les Anglais ont réalisé une grande expérience sur le nourrissage stimulant de printemps ; 262 ruches, dont la population avait été contrôlée, avaient été réparties à travers toute l'Angleterre. Elles ont toutes été soumises au nourrissage de printemps et on les a examinées dans la première semaine de mai. Toutes possédaient des provisions d'hiver comparables. *Le nourrissage a un effet d'autant plus favorable que la colonie est plus faible* ; sur celles qui se trouvent sur 8 cadres ou moins, on peut observer une augmentation de 36 p. 100 du nombre d'abeilles et 55 p. 100 du couvain. Mais, pour les très fortes colonies, le nourrissage est inutile. De plus, s'il ne se trouve pas d'eau à proximité immédiate, l'eau du sirop présente un effet stimulant considérable et, si l'eau se trouve à proximité, le nourrissage a moins d'effet (CRANE, 1950). Enfin, GONTARSKI pense que le nourrissage de printemps exalterait la nosémose, quoique les colonies se développent plus vite.

BIOLOGIE DE L'ABEILLE ADULTE

Durée de vie de l'abeille

Elle a été l'objet de bien des controverses. Une très bonne technique, employée notamment par NICKEL (1937-38), consiste à marquer un grand nombre d'abeilles dans une ruche normale ; des prélèvements de temps à autre renseignent sur leur durée de vie. Entre décembre et mars, la mortalité des abeilles d'hiver est quasi nulle, mais ces ouvrières sont nées en septembre-octobre de l'année précédente. Elles commencent à mourir dès avril. En été, la longévité est bien moins grande ; elle n'excède pas 48 jours en juin et peut ne pas dépasser une vingtaine de jours en juillet. Un fait très curieux est la présence constante, dans chaque ruche, d'un *petit nombre d'abeilles qui peut vivre neuf mois et plus*.

MAURIZIO trouve aussi (après marquage), dans des colonies ouvertes en avril et mai, des ouvrières âgées de 215 à 233 jours. Mais un facteur racial vient compliquer les données relatives à la longévité ; ainsi, les abeilles d'hiver vivent plus longtemps chez les Italiennes que chez les Caucasiennes et surtout chez les Carnioliennes. En été, la longévité suit l'ordre inverse ; mais ce sont les Italiennes qui élèvent le plus de couvain et si elles vivent moins longtemps en été, c'est peut-être parce qu'elles travaillent davantage (EL DEEB, 1952).

Une autre technique, très employée elle aussi, consiste à enterrer des lots d'abeilles (une centaine au maximum) dans des cagettes à l'étuve (30°-35°) et à estimer la mortalité dans ces conditions parfaitement définies. BERTHOLF (1942) trouve ainsi que les abeilles d'hiver vivent un peu plus longtemps que celles d'été ; celles d'automne ou de printemps présentent une longévité intermédiaire. La plupart des lots ne manifestent qu'une mortalité très faible jusqu'à 30 jours ; mais à partir de ce moment, elle augmente brusquement. MAURIZIO (1946) effectue une revue générale des travaux sur la longévité des abeilles en cagettes et trouve de grandes différences suivant les auteurs, qui n'ont pas opéré à la même température ; ses propres expériences, exécutées avec beaucoup de soin, manifestent des différences importantes entre les abeilles d'été et d'hiver, puisque les premières vivraient en moyenne 24 à 25 jours, et les secondes, 36 à 37 jours.

Il est permis de penser que la seconde technique (élevage en cagette à l'étuve), bien que très commode, est fort éloignée des conditions naturelles, puisque, même dans les conditions les plus favorables, la longévité des abeilles d'hiver n'approche pas de celle qui s'observe dans les ruches. Il est vrai qu'on n'a pas tenté de les élever à basse température.

Principaux facteurs expérimentaux actifs sur la durée de la vie

D'après MAURIZIO, *l'approvisionnement en eau* (les abeilles privées d'eau vivent trois ou quatre fois moins longtemps que les témoins bien abreuvés) et, naturellement, *la température* sont des facteurs capitaux ; *l'humidité de l'air* paraît aussi un facteur important quant à la longévité des abeilles en cagettes (200 par cagette, nourries au sirop). La survie n'excède pas 8,4 jours à 97 p. 100 d'humidité, pour atteindre 35,2 jours à 25 p. 100 ; l'abeille ne doit pas pouvoir, aux fortes hygrométries, éliminer par transpiration l'eau en excès dans les aliments (WOODROW, 1935).

De peu d'importance sont, au contraire : la forme sous laquelle on administre l'aliment sucré, miel ou candi, l'âge de l'abeille au début de l'expérience, entre certaines limites. C'est seulement en mai que les jeunes abeilles introduites en cagettes vivent plus longtemps que les butineuses ; aux autres époques de l'année, on y voit peu de différence (ce qui est assez bizarre). J'ajouterai à ces facteurs *l'effet du groupement*, très important. Comme je l'ai déjà signalé avec GRASSÉ, l'effet de groupe est particulièrement net chez les abeilles. L'abeille isolée meurt, très rapidement en huit jours au plus, même maintenue dans des conditions identiques à celles des groupes (étuve à 30°, bonne nourriture). Pour obtenir une bonne survie, il faut dépasser le chiffre de 30 abeilles dans des cages de 11 × 8 × 2,5 cm. Les isolées subsistent très longtemps si elles peuvent échanger de la nourriture avec un groupe d'abeilles ; leur survie est également prolongée

lorsqu'en les maintenant isolées, ou qu'on leur distribue des vitamines (acide panthoténique, thiamine, lactoflavine) qui se trouvent normalement dans la gelée royale. L'effet de groupe paraît dépendre d'une sorte de circulation sociale de diverses substances, notamment des vitamines. Rappelons d'ailleurs que, d'après HAYDAK, les jeunes abeilles en contiennent beaucoup plus que les vieilles, surtout celles du groupe B (HAYDAK et VIVINO, 1942). Les échanges continuels de nourriture entre abeilles ont sans doute pour effet d'égaliser le taux des vitamines entre jeunes et vieilles ouvrières.

Les abeilles isolées et soumises à une baisse de température entrent en catalepsie à frigore plus tôt que les groupées ; entre $0,5^{\circ}$ et -2° , les groupées crèvent plus vite que les isolées ; la différence entre les deux tend à diminuer entre $+ 8^{\circ}$ et $+ 12^{\circ}$. Lorsque les groupées meurent plus vite, c'est qu'elles entrent en catalepsie plus tard que les isolées et que leur déperdition de glucose est beaucoup plus forte, comme le montrent les dosages (KALABUCHOV, 1933).

Des abeilles captives nourries au pollen vivent plus longtemps ; leurs glandes pharyngiennes, leurs corps adipeux et leurs ovaires sont bien développés ; mais le pollen récolté à la main est moins efficace que celui que les abeilles ont déjà entreposé et les pollens anémophiles (d'ailleurs peu ou pas du tout récoltés par les abeilles) ne provoquent aucun développement des organes. La conservation à sec ou l'exposition à la lumière directe du soleil diminuent l'efficacité du pollen ; d'après les expériences de MAURIZIO, les protéines seraient responsables de l'action du pollen sur la survie et le développement des glandes ; les vitamines n'auraient qu'une importance réduite. Pourtant, la fragilité du principe actif, et sa facile destruction par les rayons solaires évoquent la présence de composés plus fragiles que des protéines.

Quand on nourrit, dès l'éclosion, de jeunes abeilles sur un régime dépourvu d'azote, on observe un fort accroissement de la mortalité (60 p. 100 au lieu de 12,7 p. 100, pendant 21 jours). Mais, après un jeûne azoté prolongé, elles sont encore capables d'élever du couvain normalement, grâce à leurs réserves protidiques. La teneur en azote de la tête et de l'abdomen (non compris le tube digestif) baisse, pendant le jeûne, de 30 p. 100 et seulement de 6,8 p. 100 dans le thorax ; lorsqu'on redonne de l'azote, la teneur de ce corps augmente très rapidement et redevient normale en moins de 6 jours (HAYDAK, 1937).

Influence de l'activité.

On peut supposer que l'usure rapide des butineuses vient de leur grande activité. MAUERMAYER a voulu essayer cette hypothèse, en laissant une colonie voler tout le jour et, l'autre, la moitié seulement de la journée. Mais, il n'a pas trouvé de différences significatives entre la durée

de vie des deux colonies. Par contre, dans des ruchettes d'observation, la vie est beaucoup plus longue que dans des ruches normales et peut atteindre 68 jours. Cela doit provenir de la restriction de l'élevage dans les ruchettes par rapport aux ruches normales. La durée de vie dépendrait plutôt des suppléments en pollen et en sucre et de l'état des réserves de l'animal que de l'activité (MAUERMAYER, 1954).

Ajoutons, d'après PHILIPS, que les abeilles vivraient moins longtemps en lumière continue, à cause de leur plus grande activité.

Pendant les mois d'été, si les abeilles de colonies normales vivent au plus 60 jours, elles vivent 187 jours au moins dans les colonies orphelines ; dans les premières, les glandes pharyngiennes sont épuisées en 30-40 jours au plus tard, le corps adipeux n'atteint pas son plein développement et les ovaires restent rudimentaires, alors que, dans la colonie orpheline, les abeilles réalisent le type « abeilles d'hiver », avec glandes pharyngiennes développées au maximum, ainsi que le corps gras et les ovaires, au bout de 4 à 6 semaines ; toutefois, leurs ovaires sont beaucoup plus développés que ceux des abeilles d'hiver, qui sont plutôt petits (MAURIZIO).

L'activité des abeilles

L'activité des abeilles ne peut guère se prêter à des mesures précises à l'intérieur de la ruche ; elle se rattache à l'importante question de la division du travail, que je vais examiner tout à l'heure.

1. — *L'activité de butinage.* — L'activité de butinage a été l'objet de mesures par LUNDIE et FABERGÉ à l'aide d'appareils très compliqués. Il s'agissait de faire déclencher par les abeilles sortant de la ruche un contact électrique qu'actionnait un appareil de comptage. Malheureusement, les butineuses ne sortent pas toujours franchement de la ruche ; elles hésitent à l'entrée, surtout par mauvais temps, et ceci amène des erreurs qui peuvent dépasser 20 p. 100. Au cours de la miellée, une bourrasque d'une heure réduit de 7 à 9 p. 100 seulement l'activité de vol au cours de la journée. Un vent de 16-21 milles à l'heure, entre 9 et 6 heures du soir, cause une réduction beaucoup plus importante (28 p. 100). En mars, les vols commencent dès que la température atteint 16°, en avril, à 12-14° et, par temps couvert, deux degrés plus haut. La température à partir de laquelle, le soir, la courbe d'activité s'effondre est de 10° à 9° plus haute que celle correspondant au début des vols matinaux.

On a soutenu parfois que les abeilles sortaient davantage lorsque le soleil brille dans un ciel sans nuages ; mais l'activité solaire n'intervient pas seule et l'intensité du rayonnement ultra-violet n'en constitue pas forcément, comme on le croyait, la partie la plus importante pour l'abeille (BUTLER et FINNEY, 1942).

On n'a pas de preuve que la grande miellée provoque un début d'acti-

vité à une température plus basse qu'en dehors de la miellée. Mais, lorsque le nectar est abondant, l'activité globale est deux à trois fois supérieure à la normale. Il s'établit, vers le milieu de la journée, un équilibre, le nombre des rentrées étant égal à celui des sorties. Les vols du matin et du soir sont bien plus courts qu'au milieu du jour ; leur durée peut varier au cours d'une journée entre 15 minutes et 1 heure 43 minutes. Au cours de la grande miellée, toutefois, il semble que les abeilles passent plus de temps dans la ruche que dans le voyage lui-même (une abeille exécute en moyenne 31-65 voyages avant de mourir (LUNDIE, 1925). Une abeille peut visiter 12 fleurs par minute et il faut à peu près 70 000 voyages pour la collecte d'un kg de nectar. En Allemagne, au cours d'un mois de juin médiocrement ensoleillé, beaucoup d'abeilles ne font que 5 à 6 voyages par jour et une butineuse serait usée, d'après WEIPPL et ARMBRUSTER, au bout de 35 voyages, chiffre très voisin de celui de LUNDIE ; chaque butineuse pourrait donc rapporter 1,33 g de miel environ et chaque kilog de miel coûterait mille abeilles. Mais le rendement dépend du nombre total d'abeilles dans la ruche. FARRAR (1937) trouve que des colonies comptant 30 000, 45 000, 60 000 abeilles, produisent, par millier d'abeilles, 1,36, 1,48, 1,54 fois autant de miel qu'une colonie de 15 000 abeilles. FARRAR et SCHARMA (1950) ont retrouvé ces résultats sur *Apis indica* ; les colonies de 12 000 abeilles n'assurent même pas leur ravitaillement. Celles de 18 000 y arrivent tout juste ; celles de 20 000 donnent une récolte.

Dans un grand rucher, où les ruches sont disposées très régulièrement, les abeilles peuvent s'égarer. Au cours du premier vol de printemps, les ruches du centre récoltent davantage d'ouvrières égarées que celles de la périphérie (5 p. 100 d'abeilles égarées environ). Pendant la miellée, ce sont les ruches les plus proches de la ligne de vol qui augmentent leur population (de 3 à 42 p. 100 !) ; les grandes variations du pourcentage proviennent de ce que le butinage s'effectue dans une seule direction ou dans plusieurs. La moitié des abeilles égarées environ restent dans leur nouvelle ruche ; les autres peuvent s'égarer à nouveau. Il est donc bon de disposer les ruches irrégulièrement, avec des repères bien visibles (NEKRASOV, 1949).

2. — *À l'intérieur de la ruche*, on sait, depuis ROSCH que les abeilles se partagent le travail. Elles seraient d'abord nettoyeuses, puis bâtisseuses, nourrices et butineuses. Les vieilles butineuses ont leurs glandes nourricières atrophiées, mais si, à l'aide d'un dispositif ingénieux dû à ROSCH, on exclut les jeunes abeilles, une partie des butineuses restera au nid pour soigner le couvain et leurs glandes se développent à nouveau. Inversement, si toutes les butineuses sont enlevées, les glandes d'une partie des nourrices subissent une dégénérescence précoce et ces abeilles s'en vont récolter le nectar et le pollen bien avant la date normale. NICKEL a remarqué cependant qu'une forte miellée produit le même résultat,

des jeunes ouvrières sortant avant la date normale des butineuses. LINDAUER (1952) a repris le problème de la division du travail, à l'aide de ruchettes d'observation, où des rayons sont accolés par la tranche à une paroi de verre, ce qui permet de ne pas quitter des yeux les ouvrières qui travaillent dans les cellules coupées.

D'abord, les périodes d'inactivité surpassent de beaucoup les autres et, comme VON FRISCH l'a remarqué avec humour, beaucoup d'abeilles sont essentiellement occupées à ne rien faire à l'intérieur de la ruche, à moins qu'elles n'aient un rôle à jouer dans la régulation thermique. Les types d'activité signalés par ROSCH se retrouvent, mais n'ont pas la fixité qu'admettait ce biologiste : certaines activités très différentes, comme les soins aux jeunes et la construction, sont généralement exécutées ensemble par les mêmes abeilles. Les glandes cirières et les glandes nourricières présentent d'ailleurs souvent un développement égal chez des abeilles d'âge différent. TARANOV (1950) note aussi que les nourrices peuvent très bien remplir l'office de cirières ; d'autre part, les petits essaims peuvent construire bien plus que les gros (NATSIN, 1951).

Il n'existe pas de rythme nyctéméral de l'activité. Lorsqu'on introduit une abeille dans une petite colonie où elle ne peut trouver un travail correspondant à son âge, elle ne reste pas inactive, mais cherche à empiéter sur d'autres activités. Les exploratrices, qui découvrent de nouvelles sources de nectar et les signalent par leurs danses à leurs compagnes, sont exclusivement de jeunes butineuses, passées très tôt du service intérieur à l'extérieur. Mais la division du travail dépend beaucoup moins en définitive des classes d'âge que des besoins de la colonie. Par exemple, une étude suivie des pourvoyeuses en eau dans une colonie montre que leur nombre varie énormément ; toutefois, certaines sont restées fidèles à cette activité pendant plusieurs semaines. Il en est de même pour les gardiennes. LINDAUER n'a pu vérifier l'assertion de ROSCH suivant laquelle les nourrices donnaient d'abord de la nourriture aux vieilles larves, puis, au bout d'un certain vieillissement, aux jeunes. Il pense que les types d'activité proviennent d'interactions sociales complexes et dépendent chacun d'un évocateur précis au sens de LORENZ.

Citons aussi des expériences curieuses de MILOJEVIC (1939), qui mériteraient d'être reprises. Cet auteur enferme des abeilles marquées de 0 à 6 jours, par groupes de 6, dans des boîtes de $15 \times 11 \times 6$ cm, divisées en deux par une cloison percée d'un trou. Une des moitiés restait obscure et renfermait un morceau de rayon vide ; l'autre était éclairée et l'on y déposait quelques gouttes de miel ; le tout à l'étuve à $31-32^{\circ}$. On vit apparaître alors une véritable division du travail, certaines ouvrières, *toujours les mêmes*, allant chercher le miel et le repassant aux autres qui restaient collées au rayon. Cette vie en colonies ultra-réduites fait aussi l'objet d'observations de ROUBAUD (1951) sur *deux* abeilles enfermées dans une

cagette avec accès à l'extérieur. Or, l'une d'entre elles, pendant plusieurs semaines, se livre exclusivement au butinage, l'autre, en parfaite santé, restant à l'intérieur.

Un élève de MILOJEVIC, MOSKOVLJEVIC, place 800 ouvrières marquées de 2 à 5 jours dans une ruchette à trois cadres, garnis de couvain, miel et pollen. Dès que tout le couvain est operculé, on l'enlève et le remplace par des cadres vides, avec du pollen. Au bout de 75 jours, les abeilles n'étaient plus que 177 et avaient élevé 7 000 larves. 70 p. 100 montraient des glandes nourricières bien développées, 18 p. 100 des glandes réduites mais fonctionnelles ; 11 p. 100 des glandes atrophiées. Dans une seconde expérience, MOSKOVLJEVIC attendit 22 jours avant de donner du couvain aux abeilles, mais cela n'empêcha pas les larves élevées ultérieurement d'achever leur évolution (voir plus haut exp. de GOETZE) ; et ces vieilles butineuses réactivèrent leurs glandes cirières pour ébaucher une construction. ROSCH soutenait cependant que, passé un certain âge, elles se trouvaient irrémédiablement fixées comme butineuses.

Dans une petite colonie composée exclusivement d'abeilles âgées de 1 jour, les premières butineuses sortirent 4 jours après et récoltèrent du pollen ; ce n'est qu'après 14 jours qu'elles commencèrent à élever ; elles opéraient donc leur évolution à rebours (GONTARSKI, 1949). Il faut décidément apporter plus de souplesse aux théories de ROSCH.

3. — *Les danses*. — Il est permis de signaler qu'à côté des danses des butineuses, bien connues depuis les travaux immortels de von FRISCH, différents types de comportement, assez analogues à des danses ou à des « parades » ont été signalés par divers auteurs. Une sorte d'agitation latérale du corps, pendant que la seconde paire de pattes remonte le long du thorax et frôle les poils comme un peigne semble constituer une « invitation au nettoyage », qui est alors opéré par une congénère ; la nettoyeuse monte sur le dos de la nettoyée, et fourre ses mandibules à la naissance des ailes et au niveau de la constriction thoracique. Les nettoyeuses sont en général plus âgées que les nettoyées, mais n'ont pas encore quitté la ruche ; quant aux butineuses, elles se font nettoyer rarement et la plupart du temps le font elles-mêmes. Mais il existe peut-être des « nettoyeuses spécialisées » qui peuvent faire profiter de leurs services 20 ou 25 abeilles pendant une demi-heure. Le rôle de ce nettoyage n'est pas connu. Il existe aussi un cérémonial de « massage » ; une abeille courbe alors la tête d'une façon qui semble exciter les autres : alors elles frottent les antennes et les pattes antérieures de la requérante pendant que celle-ci maintient sa langue en pleine extension. Enfin, au cours de la danse « D-VAV » de Milum, qui correspond sans doute aux « Schüttelbewegungen » de von FRISCH, une abeille en agrippe une autre avec ses pattes antérieures et fait vibrer rapidement son abdomen de haut en bas ; cela ne se produit pas au plus fort de la miellée, et rarement

vis-à-vis de la reine ; les abeilles qui se livrent à ce manège sont assez âgées pour butiner (MILUM, 1955)⁽¹⁾.

Transport d'œufs

Mais les abeilles semblent capables de transporter des œufs d'une cellule à l'autre. HASLAM (1940) remène une colonie hollandaise noire avec une reine italienne jaune. Les compagnes de la reine furent tuées, mais elle ne fut pas délivrée ; pourtant, vingt-deux jours plus tard, de jeunes abeilles jaunes étaient présentes et continuaient à éclore. L'observateur vit même une ouvrière transportant dans ses mandibules comme le font couramment les fourmis, un œuf que la reine avait laissé tomber. Ces œufs étaient ensuite collés très irrégulièrement dans les cellules.

Échange de nourriture

On peut étudier commodément l'échange de nourriture entre abeilles, en en séparant quelques-unes, sans nourriture, de l'ensemble de la colonie, par une toile métallique ; en l'absence complète de nourriture, les ouvrières vivent trente heures seulement ; mais beaucoup plus longtemps lorsque leurs congénères s'occupent d'elles. Les mâles sont plus aisément nourris par les abeilles de 7 jours, mais aussi quelque peu par les très jeunes nourrices ; à partir de 20 jours, les ouvrières ne donnent plus de nourriture aux mâles. *Apis mellifica* nourrit ainsi *indica*, mais pas très volontiers ; *indica* nourrit encore plus malaisément *mellifica* (ALPATOV et SAFYONOVA, 1950). On peut aussi distribuer aux ouvrières du sirop contenant du carbone radioactif. De l'autre côté de la toile métallique, les mâles deviennent aussi radioactifs au bout de trois heures (OERTEL, EMERSON, WHEELER, 1953).

Activités diverses

La construction des rayons paraît sous l'influence d'un déterminisme complexe, où la pesanteur entre pour une part ; GONTARSKI a placé une ruchette sur une plateforme tournant dans un plan vertical, à raison de un tour par minute (le trou de vol se trouvait près du centre de la plateforme). Dans ce cas, la construction du rayon s'opère normalement ; toutefois, le pollen, le miel et le couvain sont déposés très irrégulièrement et on ne voit pas de chaîne cirière. Dans une deuxième série d'expériences, le rayon se trouve sur une plateforme horizontale circulaire tangentielle à la circonférence ; la force centrifuge tend donc à déporter les abeilles vers l'extérieur et la cloison médiane, entre les cellules, se trouve en effet déplacée dans ce sens. Lorsque la ruchette est disposée le long d'un des rayons de la circonférence, la construction

(1) Les problèmes du comportement des abeilles dans la ruche et à l'intérieur seront repris avec beaucoup plus de détails par LECOMTE, dans une prochaine revue.

est déportée aussi vers l'intérieur ; mais, chose curieuse, l'inclinaison normale des cellules est inversée : elles regardent vers le bas au lieu de regarder vers le haut ; pourtant, l'élevage n'est pas empêché, ni même l'emmagasinage du nectar. Le miel se trouve au-dessus du pollen et celui-ci au-dessus du couvain, comme dans la normale, à cela près que le couvain est déporté vers la périphérie (dans le sens de la force centrifuge), le pollen un peu moins et le miel moins encore, si bien qu'ils se trouvent tous les trois sur une ligne oblique. D'autre part, un essaim, soumis à la rotation pendant six semaines et qu'on arrête tout à coup, se met à construire des cellules complètement aberrantes, à cinq pans au lieu de six, à angle aigu avec la verticale, etc... Sur des rayons immobiles, les abeilles s'aperçoivent d'une inclinaison de 20° minimum et cherchent à la compenser dans leur construction. Leur sens gravimétrique est donc très fin (GONTARSKI, 1949) ; il n'est toutefois pas seul en cause et des facteurs sociaux bien plus complexes doivent intervenir, comme l'a montré DARCHEN (1951-1952), surtout dans le maintien de l'écartement des rayons. Si l'on place une lame de cire anormalement près d'un rayon, elle est étirée et écartée de ce rayon par les cirières, de façon à le rapprocher de l'écartement habituel ; mais, si le rayon le plus rapproché est recouvert (même seulement partiellement), d'une feuille de carton, les abeilles rattachent alors la cire gaufrée au carton, au lieu de l'écarter de cette paroi trop proche ; il est facile de montrer que c'est la cire elle-même qui doit intervenir dans cette régulation, mais que l'abeille isolée ne peut guère percevoir à elle seule l'écartement de deux parois recouvertes du manteau grouillant de ses congénères ; il y faut vraisemblablement l'intervention d'une unité sociale plus vaste, sans doute la chaîne cirière.

Peu d'auteurs se sont intéressés jusqu'à présent au dépôt de *propolis*. D'après GONTARSKI (1955) l'activité propolisatrice n'est pas déclenchée par des stimuli thermiques ou climatiques mais plutôt par un *changement* des conditions climatiques, quel que soit son sens. A 30° en étuve, les abeilles de printemps ne propolisent guère, alors que celles de la fin de l'été emplissent de propolis et de cire toutes les fentes qu'elles peuvent rencontrer. Alors des excitations tactiles provoquées par les fentes doivent constituer le stimulus nécessaire ; mais les parties supérieures de la cage sont propolisées d'abord, ce qui montre que la géonégativité doit jouer aussi.

Le nombre d'abeilles joue d'ailleurs un rôle capital dans les diverses activités sociales ; l'abeille isolée ne récolte pas, ne bâtit pas, ne nourrit pas le couvain (GONTARSKI, 1949) ; la régularisation thermique n'apparaît d'une manière embryonnaire que lorsqu'une dizaine d'abeilles au moins sont réunies (LAVIE et ROTH, 1952), la survie n'est quasi normale que pour des groupes d'une cinquantaine d'abeilles au moins (CHAUVIN,

1951) ; l'agressivité, la « défense » de la cagette d'élevage n'apparaît qu'avec une vingtaine d'abeilles (LECOMTE, 1950-51) ; la récolte du miel par abeille augmente suivant le nombre d'individus dans la ruche (voir plus haut FARRAR et SHARMA).

L'essaimage

Mais la colonie s'est très développée : l'essaimage approche. Les ouvrières commencent à construire les cellules royales et la reine va y pondre, ce qui pose un problème délicat. On a recherché, en effet, quels étaient les stimuli qui induisaient la reine à pondre des œufs fécondés ou non dans les cellules ; on pense que le diamètre des cellules constitue le facteur principal, la reine pondant des œufs non fécondés dans les cellules les plus larges : mais comment expliquer la ponte d'un œuf fécondé dans la très large cellule royale ? Il semble que les ouvrières, un peu avant que la reine vienne y pondre, en rétrécissent l'ouverture à l'aide d'un bourrelet de cire (bourrelet de fécondation-Befruchtungsring, FREUDEUSTEIN, 1938). Mais MICHAÏLOFF (1927) arrive à faire garnir une ruchette de couvain d'ouvrières, en fournissant exclusivement à la reine des rayons bâtis en cellules de mâle ⁽¹⁾. Si bien qu'il reste encore bien des obscurités dans le déterminisme de la ponte de la reine. En tout cas, FYG (1943) a recherché la voie nerveuse suivie par les excitations venues du bord des cellules. Des sections de la chaîne nerveuse abdominale inhibent complètement la ponte. Des sections des antennes aussi, mais elles traumatisent la reine à l'excès, si bien que d'autres expériences sont nécessaires.

Dans une colonie qui prépare l'essaimage, la ponte est d'abord augmentée, la reine pouvant déposer 52 œufs en 45 minutes ; au début de la construction des cellules royales, la reine a une cour de plus de 20 abeilles très excitées, qui essaient continuellement de la nourrir et la bousculent fréquemment, si bien qu'elle trouve difficilement le loisir de pondre, d'autant plus que les cellules vides sont en très petit nombre (TARANOV et IVANOVA, 1946). D'autre part, pendant la saison d'activité, le nombre des abeilles par unité de surface est constant ; les jeunes fraîchement écloses restant sur le rayon, les vieilles doivent donc le quitter, se réfugient sur les cadres voisins du nid à couvain et en nettoient les cellules ; si celles-ci ne sont pas parfaitement nettoyées, la reine n'y vient pas ou n'y reste pas. Mais, dans une forte colonie, la place manque bientôt pour les vieilles abeilles, dont l'activité devient très grande ; d'autre part, quand les larves de reine sont développées, les suivantes de la reine cessent peu à peu de la nourrir et elle commence à prendre elle-même

(1) Le problème a été résolu au cours des recherches de DARCHEN, VIZIER et VUILLAUME (*C. R. Acad. Sc.* 1957).

un peu de miel ; les œufs pondus sont alors de moins en moins nombreux ; alors que l'éclosion du couvain augmente encore l'agitation, 35 à 50 p. 100 des abeilles présentent des ovaires très développés qui en font anatomiquement des ouvrières pondeuses. Finalement, on assiste à la sortie en masse des abeilles, qui poussent littéralement la reine vers la sortie. Les ouvrières de l'essaim sont âgées de 3 à 21 jours (TARANOV, 1947). Beaucoup d'abeilles de l'essaim volent pour la première fois et ne se sont jamais orientées (ARMBRUSTER, 1937).

La théorie des auteurs russes que je viens d'exposer attribuerait donc l'essaimage à l'encombrement de la ruche, qui provoquerait un trouble de plus en plus profond de la ponte de la reine et, finalement, la sortie en masse. Il est permis de penser que cette théorie n'est pas entièrement satisfaisante. HOOPER (1940) en a imaginé une autre, assez voisine : l'essaimage viendrait d'une perturbation, ce terme s'entendant au sens le plus général : manque de place dans le nid à couvain, maladies, reine mal acceptée, orphelinage précoce au printemps, abeilles étrangères dont le rythme vital ne s'accorde pas au pays dans lequel on les a transplantées, lésion du nid à couvain par des manipulations intempestives de l'Apiculteur, etc. Mais si des perturbations paraissent en effet dans certains cas en liaison avec l'essaimage, le fait n'est nullement général. D'autres auteurs, comme SNELGROVE, voudraient que la surabondance de gelée royale produite par les jeunes abeilles induise l'agitation et finalement l'essaimage... Toutes ces théories n'ont pas grand intérêt et on peut leur faire le même reproche : elles ne s'appuient pas sur des expériences. Tant que nous ne saurons pas déclencher l'essaimage à volonté, nous n'en connaissons pas le déterminisme. Il est d'ailleurs plus complexe que les auteurs cités plus haut n'ont l'air de le supposer. Comment expliquer les essaimages à répétition qui vident parfois complètement une ruche déjà fort dégarnie ? Pourquoi, si une partie des abeilles de tous âges sortent, l'autre partie reste-t-elle au logis ? D'autant plus que, d'après SENDLER (1940), la population se sépare alors en deux parties d'un poids égal, à quelques grammes près ?

Quoiqu'il en soit, considérons l'essaim qui vient de sortir de la ruche. Il présente un comportement global très particulier. Il est nettement géonégatif et s'accroche toujours au point le plus haut d'une cage à degrés où on l'a enfermé, à moins que les degrés ne diffèrent entre eux que de 2 cm, auquel cas l'essaim ne les distingue pas les uns des autres. La reine n'est d'ailleurs nullement indispensable à la manifestation de la géonégativité. Toutefois, elle exerce sur l'essaim une influence indubitable et l'essaim viendra s'agglomérer autour d'une cagette où elle est enfermée. Mais cette attraction n'est pas assez forte pour surmonter la géonégativité. Si, par exemple, l'essaim est accroché au sommet de la cage et qu'on dispose la cagette à reine sur le plancher, l'essaim va émettre

une sorte de tentacule vers cette cagette, mais sans abandonner son perchoir. L'attraction de la reine ne se fait pas sentir toutefois au-delà de 48 cm. Dans le choix de l'endroit précis où il ira s'accrocher, les abeilles donneront la préférence :

1° aux zones enduites de cire, qu'elles sauront bien distinguer de la paraffine ;

2° au bois poli ou non ;

3° au plan horizontal plutôt qu'à un plan incliné (sauf si son inclination ne dépasse pas 10°, auquel cas il n'est pas distingué de l'horizontal).

Il est instructif, comme l'a fait SENDLER, de mettre en compétition plusieurs de ces stimuli. Plaçons, dans une cage à degrés où les abeilles s'accrochent au point le plus élevé, une cage à reine sous le degré le plus bas : l'essaim se déplace et va s'y fixer : de même, si le plus bas est enduit de cire. S'il est de bois rugueux et, le supérieur de bois poli, elles iront à l'un ou l'autre : la rugosité est parfois capable d'entrer en compétition avec la géonégativité. Si le degré supérieur est fortement incliné, elles préféreront l'inférieur, horizontal. Si, dans une cage carrée, le toit est formé de verre et de cire, les abeilles s'accrochent à la cire. S'il l'est de bois rugueux et de cire, la reine étant fixée au premier, c'est là que les abeilles iront s'accrocher (SENDER, 1940).

Tout le monde sait que la grappe des abeilles se forme avec ou sans reine. LECOMTE (1951-52) a recherché les stimuli qui font que les ouvrières s'agrippent les unes aux autres. Dans une grande caisse, d'une dimension à peu près analogue à celle d'une ruche, il place deux cagettes de toile métallique, l'une vide, l'autre pleine d'abeilles. Puis, à l'intérieur de la caisse, une centaine d'abeilles sont introduites. Elles commencent aussitôt à se regrouper en petits amas qui confluent bientôt en un seul ; il se dirige alors en bloc vers la cagette contenant les abeilles et dédaigne la cagette témoin vide. Le phénomène ne se produit plus si la cagette attractive est suspendue à un fil qui l'empêche de toucher le sol ou si elle repose sur un lit d'ouate. Il semble donc qu'un stimulus vibratoire transmis du plancher soit à invoquer ici ; on peut même prouver qu'il se situe dans la zone de 30 Hz. Mais, si la cagette attractive est enfermée dans une boîte métallique bien close, il ne se produit plus rien, alors que les vibrations continuent à se transmettre au plancher. C'est qu'un autre stimulus, olfactif celui-là, entre en action. On peut le prouver en déposant sur la boîte métallique des abeilles fraîchement tuées : on opère ainsi la resynthèse des deux stimuli, vibratoire et olfactif et le phénomène de l'attraction peut s'observer à nouveau. Ajoutons que les abeilles tuées, *à elles seules*, n'attirent aucunement leurs congénères. L'attraction bien connue vers la reine est strictement olfactive ; tout le monde sait d'ailleurs à quel point les ouvrières visitent une cagette à reine vide, à laquelle

l'odeur de la reine s'est attachée. Seul, l'abdomen de la reine, même séparé du corps, est attractif, mais ni sa tête, ni son thorax. Les reines fécondées sont seules attractives ; il faut au moins 75 ouvrières enfermées dans une cagette pour contrebalancer l'attraction d'une reine enfermée dans l'autre ; mais la reine n'est pas sensiblement attirée par les ouvrières (LECOMTE, 1950).

Quant au guidage de l'essaim vers un nouveau gîte, il se fait à l'aide d'exploratrices qui exécutent, dès leur retour, des danses à la surface de l'essaim ; ces danses paraissent analogues à celles qui signalent le nectar.

Comportement des essaims conservés en cage

A 12° les essaims laissés dans une cage à essaim perdent environ 40 p. 100 de leur poids avant qu'une mortalité grave, atteignant 100 g d'abeilles par jour apparaisse. Il s'agit d'une perte de poids réelle car dans cette période préliminaire, la mortalité est très faible ; on peut maintenir un essaim de 12 à 28 jours sans nourriture dans ces conditions, les morts ne dépassant 8,7 p. 100 du poids. La perte par kg est en moyenne de 16,76 g par jour (DALMATOV, 1928).

Repos hivernal

Est-il indispensable aux abeilles ? Il n'en est rien, la ponte peut reprendre dès qu'on le veut ; mais il faut ajouter que les conséquences pour la colonie sont généralement fatales. Les auteurs russes, tels que PRZILUTSKI et DRABATY (1927) ont prouvé depuis longtemps qu'il est facile de remettre une ruche en activité en l'introduisant dans une pièce chauffée et éclairée. L'activité est énorme, mais beaucoup de butineuses n'arrivent pas à retrouver la ruche, même si, après avoir éteint la grosse lampe centrale qui les attire très fortement, on n'en laisse qu'une très faible près de l'entrée de la ruche. La ponte de la reine reprend presque aussitôt et l'on arrive à faire garnir deux ou trois cadres datant de couvain operculé. Mais la perte énorme et journalière en butineuses ne tarde pas à stopper la ruche. J'ai repris les expériences de DRABATY, en variant beaucoup les dispositifs et jamais je n'ai pu empêcher un grand nombre de butineuses de s'égarer ni obtenir une survie en bon état de la colonie dépassant deux mois. Il semble que les abeilles ne soient capables de retrouver leur colonie qu'en s'orientant d'après une source placée à l'infini, comme le soleil, et non d'après une source rapprochée, ni même d'après la lumière diffuse. Finalement, le repos hivernal est-il indispensable à la reine ? N'obtient-on pas, par la réactivation, un sursaut passager dont les suites sont mortelles ? La question reste ouverte. J'ai toutefois obtenu le développement sans hibernation des petites fourmis

du genre *Leptothorax*. Mais, quand vient la belle saison, malgré que les conditions dans l'étuve d'élevage soient restées évidemment les mêmes, la fécondité de la reine se réduit progressivement, elle ne peut plus produire de sexués et la colonie s'éteint.

Il semble toutefois que, *dans une serre*, on ait pu employer des ruches à la fécondation des fleurs avec un plein succès.

Enfin, tout récemment (1955) RENNER a réussi à maintenir une ruche en parfaite condition pendant plusieurs mois dans une pièce complètement fermée, en ne lui fournissant que du sirop de sucre et du pollen en poudre, que les ouvrières venaient butiner librement. Le facteur essentiel dans le retour des butineuses à la ruche, découvrit RENNER, est l'homogénéité de l'éclairage. Les murs doivent être blanchis et fréquemment nettoyés, l'éclairage étant fourni par un plafond lumineux. Au-dessus du sol à un mètre, l'éclairage doit atteindre 1 200 lux. Les dimensions de la pièce jouent aussi un grand rôle, et l'optimum est 4,5 de long sur 2,5 mètres de large et 2,5 de haut. Les vieilles butineuses meurent toutes, car elles ne parviennent pas à retourner à la ruche, mais les nouvelles écloses y parviennent parfaitement. RENNER ne dit pas si la conservation *très prolongée* de la colonie dans ces conditions ne fait point apparaître une diapause.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN (D.). — Observations on honeybees attending their queens. *Brit. J. anim. Behav.*, **11**, 66-9, 1955.
- ALPATOV (V.), SAFYONOVA (V.). — Priroda, n° 4, 1950.
- ARMBRUSTER (L.). — Ueber Bientöne, Bienesprache und Bienengehör. *Arch. Bienenk.*, **4**, 221-59, 1922.
- ARMBRUSTER (L.). — Die Imkereibetriebslehre der Erzeugung. *Arch. Bienenk.*, **18**, 137-255, 1937.
- ARNHARDT (B. C.). — Das Puppenhäuschen der Honigbiene. *Arch. Bienenk.*, **12**, 14-28, 1931.
- BRUNNICH (K.). — Graphische Darstellung der Legetätigkeit einer Bienenkönigin. *Arch. Bienenk.*, **4**, 137-47, 1922.
- BUTLER (C. G.), FINNEY (D. J.). — The influence of various physical and biological factors of the environment on honeybee activity; an examination of the relationship between activity and solar radiation. *J. exp. Biol.*, **18**, 206-12.
- BUTLER (C. G.), SIMPSON (J.). — The introduction of virgin and mated queens directly and in a simple cage. *Bee World*, **37**, 105-114, 1956.
- CHAUVIN (R.). — Sur le déterminisme de l'effet de groupe chez les abeilles. • *Physiol. Comp. Écol.*, p. 28, 1952.
- CHAUVIN (R.). — Méthode d'observation continue de la ponte de la reine chez les abeilles. *L'apiculteur* (sect. scient.), nov. 1950.
- CHAUVIN (R.), VUILLAUME (M.). — Sur le déterminisme de l'acceptation des cellules royales chez les abeilles. *C. R. Acad. Sc.*, **241**, 1989-91, 1955.
- CRANE (E. E.). — The age at which young queens (*Apis mellifica*) begin to lay. *Bee World*, **30**, 15-19, 1949.

- CRANE (E. E.). — The effect of spring feeding on the development of honeybee colonies. *Bee World*, **31**, 65-72, 1950.
- DAIMATOV (M.). — Die Beobachtungen über Gewichtsverlust und Temperaturveränderung eines im Schwarmkasten eingesperrten Schwarmes. *Arch. Bienenk.*, **12**, 7-8, 1928.
- DARCHEN (R.). — La régulation sociale et l'écartement des rayons chez les abeilles. *C. R. Acad. Sc.*, **237**, 1032-4, 1953.
- EL DEEB (A. L. A.). — Longevity of some races of the Honeybee. *Dissert. Phil. Univ. Illinois*, Urbana, 1952.
- DRABATY (I.). — Können Bienen im Winter vermehrt werden? *Arch. Bienenk.*, **12**, 277-89, 1927.
- DREHER (K.). — Ueber den Einfluss längerer Haft im Versandkäfig auf begattete Königinnen. *Hess. Biene*, **90**, 81-3, 1954.
- FREUDENSTEIN (K.). — Lehrbuch der Bienenkunde. I. Das Wesen der Bienen. Verlags Pabst, Königsbrück, 1942.
- FVG (W.). — Können bei der Honigbiene Arbeiterinnen und Königinnen auch aus unbefruchteten Eiern entstehen? *Schweiz. Bienenz.*, **12**, 564-70, 1949.
- GONTARSKI (H.). — Wandlungsfähige Instinkt der Honigbiene. *Umschau in Wiss. Techn.*, **49**, 310-2, 1949.
- GONTARSKI (H.). — Zur Brutbiologie der Honigbiene. *Z. Bienenforsch.*, **2**, 7-10, 1953.
- GONTARSKI (H.). — Die Frühjahrserzütterung unter seuchen hygienischen Gesichtspunkt. *Dtsche Bienenwirts.*, n° 3, 1953.
- GONTARSKI (H.). — Beitrag zur Analysis des Kittinstinktes der Honigbiene. *Z. Bienenforsch.*, **3**, 80-84, 1955.
- HAAS (A.). — Atypische Flugbahnen vom Hummelmännchen. *Z. vergl. Physiol.*, **31**, 281-307, 1949.
- HASLAM (N. C. K.). — Do bees move eggs laid by the queen otherwise than in cells? *Bee Craft*, **32** (373), 69, 1940.
- HAYDAK (M.). — *J. Agric. Res.*, **49**, 21-8, 1934. — *Ibid.*, **54**, 791-6, 1937.
- HOOPER (M. M.). — Eine neue Theorie über die Ursache der Schwarmens. *Schweiz. Bienenz.*, **2**, 1940.
- JEFFREE (E. P.). — A photographic presentation of estimated numbers of honeybees (*Apis mellifera*) on combs in 14 × 8,5 inch frames. *Bee World*, **32**, 89-91, 1951.
- KALABUCHOV (N. I.). — Beiträge zur Kenntnis der Kältestarre (Winterschlaf und Anabiose) bei der Biene (*Apis mellifica*). *Zool. Jahrb.*, **53**, 566-602, 1933.
- KUWABARA (M.). — *Dobutsugaku Zasshi* (en japonais) 57, 204-6, 204-8. — Ueber die Regulation im Weisellosen Volke der Honigbiene besonders die Bestimmung des neuen Weisels. *J. Fac. Sc. Univ. Hokkaido*, **9**, 359-81, 1947.
- LAVIE (P.), ROTH (M.). — Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les abeilles. *Phys. Comp. Écol.*, **111**, 57-62, 1953.
- LECOMTE (J.). — Recherches sur la formation de la grappe chez les abeilles. *Z. vergl. Physiol.*, **32**, 499-506, 1950.
- L'HELIAS (C.). — Expériences de ligatures chez la larve d'*Apis mellifica*. *C. R. Soc. Biol.*, **145**, 233-4, 1951.
- LINDAUER (M.). — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, **34**, 299-345, 1952.
- LIVENETZ (T. P.). — *Pschelovodstvo*, 25-30, 1951.
- LUKOSCHUS (F.). — Ueber die Prothoraxdrüse der Honigbiene. *A. mellifica*, 1952.
- LUNDIE (A. E.). — The flight activities of the honeybee. *U. S. Dept. Agric. Bull.*, 1328, 1-37, 1925.

- MAUERMAYER (G.). — Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Arbeitsleistung und Lebensdauer bei Arbeiterinnen der Honigbiene. *Arch. Bienenk.*, **31**, 31-40, 1954.
- MAURIZIO (A.). — Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Landw. Jahrb. Schweiz.*, **68**, 115-82, 1954.
- MAURIZIO (A.). — Beobachtungen über die Lebensdauer und den Futterverbrauch gefangen gehaltener Bienen. *Beih. Schweiz. Bienenz.*, **13**, 1-48, 1946.
- MICHAILOFF (A. S.). — Der Einfluss einiger Lebensfaktoren auf der Variabilität der Honigbiene. *Arch. Bienenk.*, VII, 289-304, 1927.
- MILOJEVIC (B. D.). — Eine neue Auffassung vom Gesellschaftleben der Honigbiene. *Schweiz. Bienenz.*, **12**, 1939.
- MILUM (V. G.). — Honey bee communication. *Amer. Bee J.*, **95**, 97-104, 1955.
- MULLER (E.). — Ueber Drohnensammelplätze. *Bienenz.*, **75**, 264-5, 1950.
- MUSALEVSKY (B. M.). — Bruteifer und Schwarmgrösse. *Arch. Bienenk.*, **16**, 181-7, 1935.
- NATSIN (J.). — *Slov. Veclar*, **29**, 132-4, 1951.
- NEKRASOV (V. U.). — *Pschelovodstvo*, 177-84, 1949.
- NELSON (J. A.), STURTEVANT (A. P.), LINEBURG (B.). — Growth and feeding of honeybee larvae. *U. S. Dept. Agric.*, Bull. n° 1222, 37 p., 1924.
- NICKEL (K. H.), ARMBRUSTER (L.). — Vom Lebensablauf der Arbeitsbiene, besonders auch bei Nosemaschaden. *Arch. Bienenk.*, **19**, 134-52, 1938.
- ERTEL (E.), EMERSON (R. B.), WHEELER (H. E.). — Transfer of radioactivity from worker to drone honey bees after ingestion of radioactive sucrose. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **46**, 596-8, 1953.
- OROSI PAL (Z.). — Die Wanderung der Honigbienenlarven. *Arch. Bienenk.*, **13**, 236-9, 1932.
- PEREPELOVA (L. I.). — *Pschelovodstvo*, **24**, 100-114, 1947.
- PRELL in ARMBRUSTER. — *Arch. Bienenk.*, 1937, 1924.
- RENNER (M.). — Ueber die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. *Naturwiss.*, **42**, 539-40, 1955.
- RIBBANDS (C. R.). — Autumn feeding of honeybees colonies. *Bee World*, **31**, 73-6, 1950.
- RÖSCH (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, **12**, 1-71, 1930.
- SAKAGAMI (S. F.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einer Zwergvolk der Honigbiene. *Japan J. Zool.*, **11**, 117-85, 1953.
- SCHALLER (F.). — Effets d'une ligature postcéphalique sur le développement des larves âgées d'*Apis mellifica*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **195**. — Réalisation des caractères de caste au cours du développement perturbé chez l'abeille, *Apis mellifica*. *C. R. Soc. Biol.*, CXLV, 1351-4, 1952.
- SENDER (O.). — Vorgänge aus dem Bienenleben vom Standpunkte der Entwicklungsphysiologie. *Z. wiss. Zool.*, **153**, 39-82, 1940.
- SHARMA (P. L.), SHARMA (A. C.). — Influence of numbers in a colony on the honey gathering capacity of bees (*Apis indica*, hill variety). *Indian Bee J.*, **12**, 106-7, 1950.
- SNELGROVE (L. E.). — The introduction of queen bees. (Purnell and sons, London, 1943).
- Swarming, its control and preservation. (Edit. Snelgrove, Bleadon, Weston super Mare, 1946). — Queen rearing (même éditeur), 1946.
- SOOSE (E.). — Einfluss der Temperatur auf die Ausgestaltung von Flügelindex und Panzerfarbe der Honigbiene. *Arch. Bienenk.*, **31**, 49-66, 1954.
- STITZ et BEYER (M.). — Die biologische Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Bienen. *Arch. Bienenk.*, VIII, 46-8, 1926.
- SUZUKI YUKATA. — Experiments on the mechanism of metamorphosis in the honeybee. *Dobutsugaku Zasshi*, **56**, 3-5, 1944.

- TANNICH (A.). — Neue Versuch einer Bestrahlung der Bienen mit der Hohen-
sonne (Quarzlampe). *Arch. Bienenk.*, X, 49-58, 1929.
- TARANOV (G. F.). — *Zoologisk. Zhurnal*, **25**, 251-62, 1946.
- TARANOV (G. F.), IVANOVA (L. V.). — *Pschelovodstvo*, 35-9, 1946. — *Ibid.*,
n° 24, 44-54, 1947.
- TARANOV (G. F.), BURTOV (V. Y.). — *Pschelovodstvo*, **6**, 18-20, 1949. — *Psche-
lovodstvo*, n° 10, 1951.
- WEIPPI (T.). — Der Kokon der Bienenlarve. *Arch. Bienenk.*, XII, 29-38,
1931.
- WOODROW (A. W.). — Some effects of relative humidity on the length of
live and food consumption of honeybees. *J. econ. Entom.*, **28**, 3, 1935.
- WOODS (E. F.). — Sounds in beekeeping . Conférence au B. B. R. A., 15 p.,
4 nov. 1950.
- WOODS (E. F.). — Queen piping. *Bee World.*, **37**, 195-8, 216-20, 1956.

•

Le Directeur-Gérant : B. IACLAVIÈRE.