RECHERCHES SUR LA RÉCOLTE DU POLLEN PAR LES ABEILLES (*Apis mellifica* L)

PAR

Jean LOUVEAUX

Station de Recherches apicoles
Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise).

PLAN DU MÉMOIRE

CHAPITRE PREMIER

LES PROBLÈMES QUE POSE LA RÉCOLTE DU POLLEN PAR LES ABEILLES. ÉTAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES

- A. Généralités.
- B. Le Butinage.
 - Aspect individuel du comportement
 - 1° Récolte de l'eau
 - 2° Récolte du nectar
 - 3° Récolte du pollen
 - 4° Récolte de la propolis
 - Aspect social du comportement
 - 1° La division du travail
 - 2° Les communications entre abeilles
 - 3° Comportement d'une population de butineuses
 - Conclusions sur le butinage
- C. Nutrition
 - 1° Composition chimique du pollen
 - a) Protéines et acides aminés
 - b) Hydrates de carbone
 - c) Lipides
 - d) Autres constituants
 - 2° Le pollen récolté par les abeilles, nature et quantité
 - 3° Utilisation du pollen dans la ruche
 - 4° Valeur biologique des différents pollens
 - Conclusions sur la nutrition
- D. L'abeille et la plante
- E. Problèmes zootechniques
- Conclusions du chapitre premier

CHAPITRE II

MÉTHODES DE TRAVAIL ET MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL**Méthodes de travail**

- A. Récolte des échantillons de pollen
- B. Analyse des récoltes
 - 1° Sélection des pelotes d'après leurs caractères externes
 - 2° Sélection des grains de pollen sous le microscope

Matériel expérimental

- A. Matériel
- B. Cheptel apicole
- C. Le cadre des expériences

CHAPITRE III

VARIATIONS QUANTITATIVES DES RÉCOLTES DE POLLEN**Généralités**

- A. Quantité de pollen récoltée par ruche et par an
- B. Rapport entre la récolte fournie par la trappe et la récolte moyenne réelle
- C. Indications générales fournies par les courbes de récolte

Facteurs agissant sur la quantité de pollen récoltée

- A. Facteurs internes
 - 1° Influence de la reine
 - 2° Influence du couvain et des jeunes abeilles
 - 3° Influence de certains caractères génétiques et adaptatifs
 - Hypothèse de l'amassage
 - Rôle des différences d'origine géographique
 - a) Colonies de race noire provenant de l'intérieur de la France
 - b) Colonies de race noire provenant de la zone méditerranéenne
 - c) Colonies de race italienne pure
- B. Facteurs externes
 - 1° La flore
 - 2° Les facteurs météorologiques

Conclusions du chapitre III

CHAPITRE PREMIER

**LES PROBLÈMES QUE POSE LA RÉCOLTE DU POLLEN
PAR LES ABEILLES. ÉTAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES****A. — GÉNÉRALITÉS**

Lorsqu'en 1948 nous avons eu entre les mains l'une des premières trappes à pollen construites en France nous avons pensé qu'elle pouvait constituer un instrument de recherches intéressant. Nous ignorions encore à cette époque tout ce qu'on pouvait en tirer mais il nous semblait bien avoir devant nous un outil capable de nous aider à résoudre bien des problèmes de biologie de la ruche. Un an plus tard, alors que nous commençons à examiner les premières récoltes de pollen que la trappe nous fournissait chaque jour, nous eûmes la certitude qu'une utilisation judicieuse de l'instrument devrait nous assurer un travail très rentable pendant des années. Il nous apparaissait impossible que la récolte de ces petites boules multicolores qui s'amoncelaient dans le tiroir des trappes se fasse sans que des lois précises la régissent. Cela aurait été contraire à tout ce que nous savons déjà de l'organisation du travail et des régulations sociales dont la ruche donne tant d'exemples par ailleurs.

Nous ne prétendons pas avoir par ce travail résolu tous les problèmes que nous pose l'abeille butinant sur une fleur ; ce serait une bien grande vanité. Il est même certain que nous nous trouvons maintenant devant un plus grand nombre de problèmes nouveaux qu'il faudra étudier leur à tour ; c'est une loi de la science qui veut que les limites du savoir reculent sans cesse au fur et à mesure de l'extension de nos connaissances.

L'étude de la récolte du pollen par les abeilles serait à peu près dépourvue de signification si on ne la replaçait dans son contexte. Les mouvements de récolte qui conduisent à la confection de la pelote de pollen n'ont de sens que si l'on y rattache la vie de la ruche dans son ensemble. C'est ce que nous avons tenté de faire mais nous devons reconnaître qu'il nous a été indispensable de nous limiter et de nous reporter à l'abondante littérature apidologique pour bon nombre d'aspects des problèmes soulevés par la récolte et par l'utilisation du pollen dans la colonie d'abeilles.

La récolte du pollen par l'abeille présente au moins quatre grands aspects différents qui relèvent de disciplines variées.

1° *C'est un problème de comportement.* — L'abeille butineuse, qu'elle

récolte du nectar, du pollen, ou les deux à la fois est un émissaire de la ruche qui n'agit pas pour son propre compte comme le fait un insecte solitaire, mais en fonction de stimuli qui émanent en partie de la colonie tout entière. Les travaux de Von FRISCH et de ses élèves ont permis dans les 30 dernières années de montrer à quel point la butineuse dépend dans son activité extérieure des communications qu'elle entretient avec ses compagnes.

2° *C'est un problème de nutrition.* — Le pollen étant le seul aliment azoté de la ruche, la quantité et la qualité du pollen récolté conditionnent tous les phénomènes de développement de la colonie d'abeilles. Privée totalement de pollen une ruche ne peut plus s'accroître ni même maintenir sa population à un niveau normal. Quant à la qualité du pollen, son importance pour la ruche fait actuellement l'objet des études des physiologistes.

3° *C'est un problème de biologie végétale.* — On sait depuis SPRENGEL (1793) que de nombreuses Angiospermes sont sous la stricte dépendance des insectes pour leur fécondation. Lorsque l'abeille visite les fleurs pour en tirer sa nourriture elle accomplit automatiquement les mouvements qui assurent le dépôt du pollen sur les stigmates. Cette étroite interdépendance de deux grands groupes d'êtres vivants, les Plantes et les Insectes reste une des grandes énigmes de la Biologie et l'un des problèmes les plus captivants de l'Évolution.

4° *C'est un problème zootechnique.* — Dans la mesure où l'abeille constitue un animal domestique auquel on demande un certain rendement, il n'est pas indifférent pour son élevage de connaître ses besoins alimentaires.

C'est peut-être enfin un problème économique dans les perspectives actuelles d'utilisation du pollen en diététique humaine et, qui sait, en thérapeutique.

Le présent travail apportera surtout, du moins nous l'espérons, une contribution à l'étude du problème vu sous l'angle du comportement et de la nutrition. Nous avons abordé aussi certains aspects qui relèvent plus particulièrement de la botanique ou de la zootechnie mais ce que nous avons surtout cherché à étudier, c'est *le phénomène du choix* ; pourquoi telle espèce végétale est-elle activement butinée alors que telle autre qui offre tout autant ou plus de pollen ne l'est pas, telle est semble-t-il le point crucial du problème dont la solution peut nous amener à mieux comprendre la vie de la ruche.

Essayons maintenant de replacer la récolte du pollen par les abeilles dans son contexte biologique. Il nous faudra tout d'abord faire le point de nos connaissances actuelles dans les domaines connexes : butinage, nutrition, rapports de l'abeille et de la plante.

B. — LE BUTINAGE

On peut grouper sous le nom de *butinage* l'ensemble des activités extérieures de l'abeille : récolte du nectar, du pollen, de l'eau et de la propolis. Ces activités comportent un aspect individuel et un aspect social. L'abeille butineuse agit en effet en tant qu'individu lorsqu'elle exécute les mouvements qui aboutissent à la constitution d'une charge, mais le lieu de butinage, la nature du produit récolté, l'activité déployée, ne sont pas, dans la plus grande mesure, sous sa seule dépendance ; elle agit le plus souvent comme messagère de la ruche en réponse à des stimuli divers qui sont d'ordre social.

Aspect individuel du comportement

1° **Récolte de l'eau.** — Lorsque la butineuse récolte de l'eau, son comportement est relativement simple ; ses pièces buccales adaptées au lèchage et à la succion plongent dans le liquide et l'aspiration permet le remplissage du jabot. Selon GENDOT (1907) c'est la *température de l'eau* qui conditionne le choix de la source utilisée. L'eau chaude est préférée à l'eau froide, tout au moins au printemps. Entre 10° et 43° la vitesse d'absorption de l'eau est directement proportionnelle à la température. La quantité d'eau transportée à chaque voyage semble être de l'ordre de 25 à 50 mg (PARK 1949). Le nombre des voyages possibles est de l'ordre de 50 par jour, chaque voyage ne demandant pas plus de 5 minutes. Il s'agit là, bien entendu, de moyennes.

2° **Récolte du nectar.** — L'abeille qui ne récolte que du nectar présente un comportement caractéristique mais qui est adapté à la morphologie de la plante. Lorsque les fleurs visitées sont de grandes dimensions l'abeille se pose directement dedans et dirige son proboscis dans la corolle pour atteindre le nectar. La durée de son séjour sur une fleur est en rapport direct avec la *quantité de nectar* qu'elle y trouve. Une fleur sans nectar est reconnue très vite, parfois à distance selon PARKER (1926) et sans même que le proboscis soit inséré dans la corolle. LEX (1954) a montré le rôle des *indicateurs odorants* (Duftmale) des fleurs ; chez *Aesculus* par exemple la fin de la sécrétion nectarifère s'accompagne d'une modification de l'odeur de la fleur et d'une altération des *indicateurs de nectar* (Saftmale).

Le temps nécessaire à une butineuse pour récolter une charge de nectar dans les conditions naturelles est essentiellement variable puisqu'il dépend de la sécrétion nectarifère, des conditions extérieures, de la densité florale, etc. (HAMMER 1949). Il serait donc hasardeux de donner des chiffres précis ; indiquons seulement que tous les auteurs s'accordent

pour reconnaître que la visite de *plusieurs centaines de fleurs* est en général nécessaire pour obtenir une charge de l'ordre de 30 mg. Le temps nécessaire au remplissage du jabot peut dépasser une heure sans qu'il soit possible de donner des chiffres uniformément valables.

Sur les sources artificielles de nectar, telles qu'elles sont utilisées par les physiologistes pour l'étude du comportement des butineuses, le temps nécessaire pour le remplissage du jabot est infiniment plus court. SCHUA (1952) a étudié l'action de 15 facteurs externes différents sur le comportement d'abeilles butineuses venant puiser du sirop de sucre dans un appareil comportant un tube capillaire de 2 m de long terminé par une fleur artificielle dans laquelle une seule abeille peut prendre place. Il a ainsi mesuré avec précision la quantité de sirop absorbée et le nombre de sorties effectuées par chaque butineuse marquée. Il a trouvé que la capacité du jabot varie entre 40 et 70 mm³. La *faculté d'absorption* est grandement influencée par la température ainsi d'ailleurs que la fréquence des vols. Le *potentiel électrique de l'air* semble aussi un facteur important ainsi que tous les phénomènes électriques d'une façon générale. Le vent a peu d'action, à courte distance tout au moins.

Des différences notables ont été enregistrées par BUCHNER (1954) et par WEISS (1954) dans la faculté de butinage (remplissage du jabot, assiduité au travail) entre la race « Nigra » et la race carniolienne.

3° **Récolte du pollen.** — La récolte du pollen a été étudiée par SLADEN (1911, 1912 a, 1912 b) mais c'est CASTEEL (1912) qui semble avoir le mieux étudié le comportement de la butineuse de pollen. Nous lui empruntons la description des *mouvements* effectués par la butineuse et qui aboutissent à la formation des pelotes, telle qu'elle est résumée par PARK (1949). L'abeille récoltant du pollen de Maïs sur les épis mâles rampe le long de cet épi en se collant aux anthères pendantes. La langue et les mandibules lèchent et mordent les anthères ce qui a pour résultat de faire adhérer les grains de pollen aux pièces buccales et de les humecter de nectar et de salive. Ainsi une grande partie du pollen est délogée des anthères et adhère aux poils des pattes et du corps. Les poils ramifiés de l'abeille sont favorables à la retenue du pollen sec et poudreux.

Lorsque l'abeille a rampé le long de quelques inflorescences elle commence à brosser le pollen de sa tête, de son corps et de ses pattes antérieures pour le transférer aux pattes postérieures. Ceci peut être accompli tandis qu'elle demeure posée sur la fleur, mais le plus souvent elle vole au point fixe en cherchant de nouveaux grains de pollen. Le pollen humide est repris sur les pièces buccales par la *première paire de pattes*. Le pollen sec qui se trouve dans les poils de la tête est peigné également avec la première paire de pattes et joint au pollen humide.

La *deuxième paire de pattes* récolte le pollen libre qui se trouve sur le thorax et plus spécialement dans la région ventrale et reçoit le pollen

collecté par la première paire. En prenant le pollen sur la première paire, la patte de la deuxième paire du même côté est tendue en avant et elle est, ou bien saisie par la première paire repliée ou bien frottée sur celle-ci qui est alors couchée vers le bas et vers l'arrière. Un pollen très gluant est ainsi rassemblé sur la face interne du large tarse de la deuxième paire.

Le pollen est ensuite transféré aux *corbeilles* par deux chemins différents. Une petite quantité peut atteindre les corbeilles directement du fait que la deuxième paire est utilisée pour tapoter et consolider le pollen des corbeilles. Mais la plus grande partie est d'abord transférée sur les *brosses à pollen* à la face interne de la troisième paire (1^{er} article du tarse). Une des pattes de la deuxième paire puis l'autre alternativement est saisie entre les tarses de la troisième paire et tirée vers l'avant et vers le haut, peignant ainsi le pollen de la deuxième paire. Le pollen maintenu sur les brosses des tarses de la troisième paire est ensuite transféré aux corbeilles à pollen sur la face externe du tibia de la troisième paire.

Avec les deux pattes postérieures maintenues près de l'abdomen, la brosse à pollen d'une patte est grattée par le *peigne* de la patte opposée, les pattes faisant une sorte de mouvement de pompage. Ainsi le pollen ramassé sur un tarse est attrapé à l'extérieur du peigne de la patte opposée, les deux brosses travaillant alternativement. Le tarse est doucement courbé vers l'arrière, amenant ainsi sa surface auriculaire en contact avec la face externe du peigne. Dans cette action la masse de pollen est poussée le long de l'extrémité basse du tibia qui est légèrement en pente et enfin à l'extérieur, à la surface de la corbeille à pollen, à sa partie basse. Toute nouvelle addition de pollen est *poussée* contre la précédente et simultanément les masses de pollen sur les tibias montent le long de ceux-ci, de faibles quantités de pollen étant ajoutées à chaque fois. Finalement, chaque patte est chargée avec une masse de pollen tenue en place par les longs poils recourbés qui se trouvent en bordure du tibia. Lorsque la pelote est très grosse ces *poils* sont repoussés à l'extérieur et se trouvent enfouis dans le pollen, permettant à la masse de dépasser largement à l'extérieur.

L'abeille accomplit ces mouvements à grande allure et l'observateur occasionnel ne voit rien si ce n'est l'augmentation progressive de taille des charges.

PARKER (1926) a repris l'étude des mouvements exécutés par l'abeille butineuse de pollen. Il distingue plusieurs méthodes utilisées par l'abeille pour amener le pollen dans sa pilosité selon la forme des fleurs visitées.

Fleurs ouvertes : type Acer. L'abeille mord les anthères et les tire vers elle puis se roule dessus tout en formant ses pelotes. Elle s'éloigne puis revient.

Fleurs tubulaires. Dans ces fleurs, le plus souvent la récolte du pollen est accidentelle et constitue un appoint à la récolte du nectar. Le seul

pollen récolté est celui qui se colle spontanément au corps de l'abeille. Les pelotes sont formées au cours du vol.

Fleurs fermées : type Trifolium. L'abeille force le passage de la corolle et collecte le pollen avec ses mâchoires et la première paire de pattes.

Chatons : type Salix. C'est le cas décrit par CASTEEL pour le butinage du Maïs.

BELING (1931) a pu enregistrer *cinématographiquement* et au ralenti les mouvements effectués par l'abeille récoltant du pollen. Le film a confirmé les observations de CASTEEL et de PARKER et n'a apporté que quelques détails supplémentaires. Au cours de nos travaux personnels nous avons pu fréquemment observer l'abeille butineuse de pollen. Nous devons reconnaître que nous n'avons rien pu apporter de nouveau dans ce domaine ; l'extraordinaire *rapidité des mouvements* accomplis interdit tout nouveau progrès en dehors des techniques cinématographiques les plus perfectionnées, que nous n'avons d'ailleurs pas eues à notre disposition.

HODGES (1954) a étudié la formation des pelotes de pollen en se servant de leurs caractères morphologiques. Certaines pelotes de pollen, assez rares, sont dites « en coquille d'escargot ». Les couches de pollen successives constituant la pelote sont rendues visibles par le fait que l'abeille a travaillé sur deux ou plusieurs plantes différentes dont le pollen n'a pas la même teinte. Les différences révélées ainsi entre la face interne où les stries sont visibles et la face externe où les pollens sont plus mélangés laissent à penser que le travail accompli par la seconde paire de pattes est beaucoup plus important qu'on ne le pensait jusqu'ici et qu'elle contribue à presser et à pousser vers le haut la pelote en formation et non pas seulement à la tapoter (cf. CASTEEL). La pelote serait enroulée autour du « single hair », ce grand poil isolé au milieu de la corbeille.

Le même auteur a donné par ailleurs (HODGES 1952) d'excellentes descriptions du travail de l'abeille butineuse de pollen. Nous aurons par la suite l'occasion de revenir sur ce travail très complet.

Le poids des pelotes a fait l'objet de plusieurs études. La plus complète et la plus récente est celle de MAURIZIO (1953). D'après cet auteur le poids moyen des pelotes de pollen serait, calculé sur plusieurs dizaines de milliers de pelotes et pour 35 espèces botaniques ou groupes d'espèces, de l'ordre de 7,57 mg, les poids extrêmes étant 4,2 mg (*Erica carnea*) et 10,7 mg (*Luzula* sp.). En fonction du poids des pelotes de pollen on peut classer les espèces étudiées en trois groupes :

— Les espèces donnant un poids moyen des pelotes inférieur à 7 mg (12 espèces ou groupes d'espèces).

— Les espèces donnant un poids moyen des pelotes compris entre 7 et 9 mg (19 espèces ou groupes d'espèces).

— Les espèces donnant un poids moyen des pelotes supérieur à 9 mg (4 espèces).

La dessiccation à l'air libre à la température ordinaire influe assez peu sur le poids moyen trouvé et ne porte, en tout cas que sur quelques dixièmes de mg par pelote. Ces données ont été acquises en Suisse, en différents points du territoire au cours de deux années d'observation (1950-51).

PARKER (1926), PERCIVAL (1950), SYNGE (1947) ont trouvé des poids moyens qui sont du même ordre. Les écarts constatés s'expliquent très facilement par la grande influence des facteurs externes sur la quantité de pollen récoltée à chaque voyage. En moyenne, on peut considérer qu'une *abeille récolte à chaque vol environ 15 mg de pollen*.

Le temps mis par une abeille pour récolter une charge de pollen normale varie selon de nombreux facteurs. PARK (1928) a étudié le temps nécessaire pour la confection d'une charge de pollen sur le Maïs dans des conditions plus ou moins favorables au butinage. Il s'agit de butineuses s'intéressant seulement au pollen et non pas au pollen et au nectar à la fois. Quelles que soient les conditions, le temps moyen nécessaire pour faire une charge de pollen est *beaucoup moins long* que le temps moyen nécessaire pour faire une charge de nectar. Par conditions générales favorables, l'intervalle entre deux sorties de la ruche (cycle complet de récolte et de séjour dans la ruche) a été de 12,6 minutes et de 16,5 minutes par conditions défavorables. Il convient de noter que le pollen de Maïs est particulièrement abondant et que sa récolte est facile. Dans des conditions artificielles, en offrant aux abeilles du pollen dans une coupelle, le temps nécessaire d'après nos observations personnelles *ne dépasse guère 5 minutes*, contre 6 à 10 minutes pour le temps nécessaire à faire une charge sur une source naturelle telle que le Maïs. RIBBANDS (1949) a observé que lorsque les fleurs (*Papaver*) offrent un pollen abondant, il suffit de 3 à 11 minutes pour faire une récolte.

Le nombre des voyages de récolte possibles dans une journée est assez variable selon les auteurs. RIBBANDS (1949) a noté une butineuse ayant effectué 47 voyages dans la journée sur *Papaver*. PARK (1928) sur Maïs n'a pu enregistrer au maximum que 20 voyages par jour (8 en moyenne) par conditions favorables et 11 (5 en moyenne) par conditions défavorables. La récolte du pollen de Maïs ne se faisant que le matin, la possibilité de récolte apparaît sensiblement double pour une plante fournissant du pollen toute la journée, ce qui nous permettrait de retrouver en gros les chiffres de RIBBANDS.

Il est certain que si l'abeille peut, dans de bonnes conditions de température et d'insolation effectuer près de 50 récoltes de pollen par jour, à courte distance, ses performances se trouvent le plus souvent *limitées par la flore* qui ne peut répondre à un tel rythme d'exploitation dans les con-

ditions habituelles. Il existe donc un équilibre entre « *présentation* » du pollen et *récolte* du pollen. Ce problème a été étudié avec une grande minutie par PERCIVAL (1950, 1955). Cet auteur a étudié de très près la présentation du pollen par 6 plantes habituellement visitées par les abeilles. L'ouverture des fleurs, la déhiscence des anthères, la quantité de pollen offerte par fleur aux abeilles ont été étudiées. Il en résulte que selon l'espèce végétale la quantité de pollen offerte par fleur peut présenter des variations gigantesques ; alors qu'une seule fleur de *Papaver orientale* donne 114 mg de pollen frais, soit une dizaine de charges de pollen, le Trèfle blanc (*Trifolium repens*) n'offre une charge de pollen que par 585 fleurs nouvellement écloses qui ne peuvent se trouver que sur 106 à 166 inflorescences différentes selon la période de la floraison. On trouve tous les intermédiaires entre ces extrêmes relatifs. En général, le pollen est offert le matin mais certaines plantes ont des anthères qui s'ouvrent à tout moment de la journée et même de la nuit. L'influence des conditions météorologiques sur la présentation du pollen est importante ; en général, le froid et la pluie entravent la déhiscence des anthères ainsi que l'ouverture des fleurs, si bien que des décalages peuvent apparaître par rapport aux courbes normales de présentation. On constate le plus souvent un parallélisme satisfaisant entre présentation et récolte du pollen, ce qui tendrait à prouver que l'abeille utilise les sources de pollen dès qu'elles sont disponibles.

Nous aurons l'occasion de discuter plus loin le comportement des butineuses vis-à-vis de la flore et notamment la fidélité à l'espèce visitée.

4° Récolte de la propolis. — La récolte de la propolis a été étudiée par RÖSCH (1927 a) et plus récemment par MEYER (1954). Elle a fait également l'objet de nombreuses observations plus fragmentaires sur lesquelles nous n'insisterons pas, la récolte de la propolis présentant un caractère assez particulier et relativement éloigné de notre sujet. Nous signalerons seulement que l'abeille récoltant de la propolis travaille aux heures les plus chaudes de la journée et qu'elle exécute comme pour la récolte du pollen, une série de *mouvements* qui ont pour effet d'aboutir à la formation de *pelotes de propolis* localisées dans les corbeilles. Le nombre des récolteuses de propolis est infime dans la ruche.

Aspect social du comportement

Nous distinguerons trois aspects essentiels du comportement social des butineuses : 1) la division du travail, 2) les communications entre abeilles, 3) le comportement d'une population de butineuses sur le lieu de la récolte.

1° **La division du travail.** — Le premier chercheur ayant étudié d'une façon approfondie la division du travail dans la ruche est certainement RÖSCH (1925, 1927 b) dont les travaux ont fait date et sont toujours cités abondamment. On peut les résumer en disant que la vie de l'abeille adulte est essentiellement divisée en deux périodes successives, l'une où elle travaille à l'intérieur de la ruche, occupée aux différents travaux de nettoyage, de nourrissage des larves, de construction, etc., l'autre où, étant devenue *butineuse* vers le 21^e jour de sa vie elle n'accomplit plus que des travaux de récolte.

Les travaux plus récents de LINDAUER (1952) et de RIBBANDS (1952) ont montré que si la base découverte par RÖSCH peut être conservée comme parfaitement valable il n'en est pas moins vrai que la *division du travail semble encore beaucoup plus plastique*, et beaucoup moins rigoureusement déterminée qu'on ne l'avait d'abord supposé. LINDAUER a constaté par exemple qu'une butineuse prononcée peut encore consacrer une partie de ses activités aux travaux d'intérieur et que certaines étapes notamment le gardiennage, peuvent être totalement escamotées.

Ceci dit, voyons ce que sont les butineuses et comment se fait la division du travail au sein de leur corporation. Certains auteurs parmi lesquels WILTSE (1882) et NELSON (1927), ont considéré que le butinage commence par la récolte de l'eau et se poursuit par celle du nectar puis du pollen. RÖSCH ne s'est pas prononcé sur l'ordre des activités. L'opinion courante est que l'abeille butineuse commence par récolter de l'eau, puis du pollen, puis du nectar mais qu'une certaine plasticité règne dans l'organisation et qu'il y a adaptation constante aux besoins de la ruche. RIBBANDS (1952) a étudié *l'âge auquel commence le butinage*; en deux expériences successives à un an d'intervalle, il a trouvé que l'âge moyen des premières sorties des butineuses est d'environ 19 à 20 jours. Les conditions atmosphériques jouent un rôle en ce sens que le butinage commence plus tôt lorsque les conditions sont favorables. En réalité, on trouve que l'histogramme de fréquence des âges du premier vol de butinage comporte trois sommets, à 13, 21 et 27 jours. L'étude de la longévité des abeilles à l'époque de l'expérimentation fait ressortir une valeur moyenne de $33,6 \pm 0,2$ jours dans un essai et $34,8 \pm 0,5$ jours dans le second. La durée de la période de butinage varie avec l'âge auquel le butinage a débuté. Plus le butinage commence tôt plus la durée de butinage est grande. Ceci montre que la mortalité accidentelle est moins grande que la mortalité par sénilité naturelle.

Toujours le même auteur a étudié *l'âge des butineuses ramenant du pollen à la ruche*. Selon ses observations 1/3 des butineuses marquées et observées n'ont jamais ramené de pollen; 5 p. 100 ont 1 mené de belles pelotes de pollen pendant toute leur existence; 5 p. 100 n'ont pas ramené de pollen pendant les premiers jours puis sont devenues de bonnes buti-

neuses de pollen ; 5 p. 100 ont commencé à récolter du pollen puis ont récolté du nectar ; 50 p. 100 ont eu un comportement varié récoltant du pollen à un moment quelconque de leur existence sans s'adonner exclusivement à cette activité.

De son côté, LINDAUER (1952) a retrouvé, lui aussi, en gros, les données acquises par RÖSCH mais il a montré la *labilité des fonctions* successivement assumées et leur dépendance des *besoins de la colonie*. Nous reviendrons sur ce sujet plus loin. Il n'a pas trouvé d'échelonnement dans les différentes activités des butineuses dont 32 p. 100 deviennent tout de suite des butineuses de nectar sans passer par un stade de butinage de l'eau ou du pollen. Il a observé des cas typiques de *spécialisation* à caractère à peu près définitif, notamment chez les pourvoyeuses d'eau et chez les gardiennes.

PARKER (1926) étudiant la division du travail chez les butineuses constate que 25 p. 100 seulement des butineuses ne récoltent que du pollen, que 17 p. 100 récoltent à la fois du pollen et du nectar et que 58 p. 100 ne récoltent que du nectar. Par l'examen du proventricule des butineuses à leur sortie de la ruche, il établit que les butineuses sortant pour la récolte du nectar n'emportent pas de réserve de miel alors que celles qui partent récolter du pollen emportent une *provision de miel* équivalente à la moitié de la capacité du proventricule, ce miel étant destiné à humecter le pollen pour permettre la cohésion des pelotes. On trouve par une autre méthode la confirmation de ce fait : le pollen des pelotes contient plus de sucres que le pollen de la même plante récolté à la main (TODD et BREATHERICK 1942).

Signalons encore à propos de la division du travail les importants travaux de SAKAGAMI (1953 a, 1953 b).

2° Les communications entre abeilles. — Avec les communications entre abeilles nous entrons dans un domaine qui a été particulièrement exploré par Karl von FRISCH et ses nombreux élèves. Une revue complète des travaux se rapportant aux *danses des abeilles* sortirait du cadre de ce travail et nous entraînerait fort loin. Nous rappellerons donc seulement les grands principes qui régissent les « *danses* », tels qu'on peut les trouver maintenant exposés dans les publications de l'école de Munich (Von FRISCH 1947 a, 1947 b, 1952).

La butineuse qui a découvert une source de nourriture, nectar ou pollen, peut, au moyen d'une danse appropriée, faire connaître à ses congénères :

1. *La nature* de cette source et notamment son odeur, dont elle s'est imprégnée ;
2. *La direction* dans laquelle se trouve cette source par rapport au soleil (ceci pour des distances supérieures à 100 m) ;
3. *La distance* à laquelle se trouve cette source par rapport à la ruche.

Les danses sont d'autant plus *actives*, prolongées et finalement, efficaces que la source est plus « *intéressante* » du point de vue nutritif. Un sirop très *concentré* provoque des danses plus intenses qu'une solution faible de sucre. Une source très *rapprochée* provoque des danses plus actives qu'une source très éloignée. Il semble donc que les caractères des danses soient tels que l'intérêt d'un butin quelconque se trouve automatiquement signalé aux autres abeilles.

LINDAUER (1948) étudiant le problème de *l'efficacité des danses* a montré que le seuil d'attractivité susceptible de les déclencher varie avec les conditions extérieures. Alors qu'*au printemps*, pendant la miellée principale il est difficile d'amener les abeilles à danser lorsqu'on leur offre du sirop dans une coupelle, *en automne* elles dansent facilement et pour des concentrations relativement faibles.

BOCH (1956) dressant des abeilles sur des sources de nourriture plus ou moins rapprochées est arrivé à différentes constatations en comparant l'efficacité relative des danses, c'est-à-dire en évaluant les déplacements de populations qu'elles provoquent. A 525 m par exemple, une source de nourriture n'attire que les 2/3 des butineuses qui sont attirées par la même source à 100 m. A 1 575 m la population n'est déjà plus que de 18,6 p. 100. Plus la source est éloignée, donc difficile à exploiter, moins les danses sont actives, par conséquent efficaces. Ceci explique pourquoi le *rayon d'action* des abeilles est si variable, généralement faible mais susceptible d'augmenter avec les besoins de la colonie en fonction des conditions locales ainsi que l'ont montré les travaux d'ECKERT (1933), de RIBBANDS (1952 a), de BEUTLER (1954) et d'autres auteurs, qui ont constaté la plasticité de la notion de distance de vol chez l'abeille.

Une source de nourriture favorable, proche et concentrée a pour effet, d'après BOCH (1956) de provoquer des danses très actives qui inhibent les danses signalant des sources plus lointaines ou moins concentrées. Ainsi, *lorsque plusieurs sources de nourriture sont en compétition*, les danses se font toujours en faveur de la plus rentable et ce mécanisme fonctionnerait remarquablement vite.

LINDAUER (1952) a étudié plus particulièrement le changement d'activité chez l'abeille qui est en *âge physiologique* de devenir une butineuse. Il convenait notamment de savoir si la danse est « *apprise* » au contact des autres butineuses ou bien s'il s'agit d'un acte de *caractère inné*. Il s'agit bien d'un comportement inné puisque l'abeille qui est élevée dans un groupe d'abeilles qui sont toutes du même âge et qui n'ont jamais été en contact avec des danseuses est capable de danser spontanément. Par contre, si l'on observe de jeunes abeilles aptes au butinage on s'aperçoit que leur premier vol de récolte est presque toujours (150 cas sur 159) *induit par l'observation d'une danse*.

En ce qui concerne la récolte du pollen, von FRISCH (1947 a) a montré

que l'odeur du pollen ramené joue un rôle essentiel dans le guidage des nouvelles butineuses ou dans l'alerte donnée aux butineuses habituelles. Les différents pollens sont donc identifiés par leur odeur particulière.

Un problème essentiel est celui de savoir pourquoi une *butineuse nouvelle* va récolter du pollen plutôt que du nectar, de l'eau ou de la propolis. Par quel mécanisme et en fonction de quels stimuli la nouvelle butineuse ira-t-elle récolter une denrée dont elle n'a personnellement aucun besoin telle que le pollen qu'elle ne consomme pas ? Le même problème se pose à chaque fois qu'un changement d'activité intervient chez l'abeille. Ces phénomènes ont été tout particulièrement étudiés par LINDAUER (1954). Nous verrons tout d'abord ce qui se passe pour l'eau car dans ce cas le phénomène est particulièrement clair et facile à interpréter.

La récolte de l'eau se fait principalement à deux périodes : au printemps lorsque la nourriture disponible constituée par du miel pur doit être *diluée* pour pouvoir être distribuée aux larves ; en été lorsque la température extérieure trop élevée nécessite une *climatisation* du nid à couvain. Les besoins en eau sont fonction de l'étendue du couvain ouvert ; ils sont normalement couverts par les apports de nectar peu concentré, mais lorsque le nectar vient à manquer les besoins en eau se trouvent accrus. La soif prend l'allure d'un *phénomène collectif* ; les échanges nutritifs incessants dont la ruche est le siège et que RIBBANDS, KALMUS et NIXON (1952) ont particulièrement bien mis en évidence au moyen d'un traceur radioactif, font que l'état physiologique de toutes les abeilles se trouve plus ou moins nivelé sous certains rapports. Si la concentration de la nourriture échangée devient trop forte, la soif apparaît simultanément chez un grand nombre d'abeilles. Il est possible que le besoin en eau éprouvé par des abeilles qui, physiologiquement, sont prêtes à devenir des *butineuses* soit le stimulus qui les pousse à rechercher cette denrée à l'extérieur. Les butineuses ramenant de l'eau à la ruche sont fortement *sollicitées par leurs compagnes* si celles-ci ont soif. LINDAUER estime qu'en moins de 60 secondes la charge d'eau se trouve distribuée si la soif est intense. Il a même observé que la pourvoyeuse d'eau ne se met à *danser* que si sa charge a été absorbée très vite, et en tout cas en moins de 60 secondes par les solliciteuses. La ruche constitue en somme un marché intérieur où la denrée apportée est soumise à la loi de l'offre et de la demande. Si la demande est *forte* la butineuse est incitée à *danser*, ce qui a pour effet d'augmenter le nombre des pourvoyeuses. Si elle est *faible* non seulement les danses n'ont pas lieu mais encore l'activité de butinage cessera *totale*ment chez l'abeille qui se voit refuser ce qu'elle apporte.

Ce qui est vrai pour l'eau l'est aussi pour le nectar. Les danses n'ap-

paraissent avec vigueur que lorsque la charge de nectar est acceptée avec empressement par les abeilles d'intérieur et, en tout cas, comme pour l'eau, en moins de 60 secondes. Il peut donc arriver que la colonie accepte plus volontiers l'eau dont elle a besoin que le sirop trop concentré qui ne fait qu'augmenter sa soif. Un phénomène voisin se produit au moment de *l'essaimage* ; le nectar, devenu inutile par suite de la cessation de l'élevage, n'est plus accepté et les butineuses se trouvent plus ou moins réduites à *l'inactivité* (LINDAUER 1955) ce qui contribue encore à accentuer le phénomène de surpopulation et de congestion dont le rôle est important dans le déclenchement du départ de l'essaim.

En ce qui concerne le *pollen*, le problème se présente de façon quelque peu différente et les études ont été moins poussées. Pour savoir sous l'influence de quels stimuli se fait la récolte du pollen LINDAUER (1952) compare les récoltes de deux petites colonies d'observation dont l'une est munie d'une *trappe à pollen* d'un modèle très efficace qui dépouille les butineuses de leur charge à l'entrée de la ruche. Il n'observe que la rentrée du pollen d'*Aesculus*. En effet, les butineuses travaillant sur cette plante ne récoltent que du nectar ou que du pollen selon les observations de BEUTLER (1930) et jamais les deux à la fois. On reconnaît les butineuses de pollen à la couleur caractéristique des pelotes ; les butineuses de nectar ont leurs poils couverts de pollen dont elles ne se débarrassent pas. Dans la colonie *sans trappe* la récolte se porte surtout sur le *nectar d'Aesculus* alors que dans la colonie *avec trappe* les butineuses de *pollen* sont nombreuses. *Il y a donc un rapport entre la récolte et les besoins de la colonie qui sont accrus par les pertes dues à la trappe.* Mais comment se transmet *l'information* relative aux besoins puisque la butineuse n'est pas sollicitée comme pour l'eau ou le nectar et ne consomme pas elle-même le produit qu'elle récolte ? Pour LINDAUER c'est la *réserve de pollen* présente dans la ruche qui constituerait le critère des besoins ; en effet lorsque la consommation est forte les cellules à pollen se vident rapidement, ce qui peut constituer un signal d'alarme. Lorsque la *réserve dépasse les besoins* le butinage du pollen diminue. Il est possible que le pollen étant stocké généralement en des endroits particuliers du nid à couvain, le véritable critère soit la plus ou moins grande *difficulté à trouver une place libre* pour entreposer le produit à l'endroit convenable. Mais on devrait alors constater une recrudescence de la récolte lorsque la ponte cesse momentanément, ce qui a pour effet de libérer de nombreuses cellules dans le nid ; or on ne constate rien de semblable, ce qui semble indiquer que les véritables stimuli de la récolte, tout au moins à l'échelon de l'abeille butineuse, ne sont pas encore parfaitement connus.

C'est encore à LINDAUER (1952) que nous emprunterons en partie la conclusion de ce résumé de nos connaissances sur les communications qui existent entre abeilles. *Il est probable que les danses ne constituent que*

l'un des nombreux moyens de communication dont les abeilles disposent. Il nous en reste beaucoup à découvrir dont l'importance n'est pas moindre. Finalement, par le jeu de ces communications qui doivent faire appel à tous les sens connus ou inconnus, les *régulations* qui conditionnent *l'équilibre* de la colonie peuvent s'opérer de façon automatique et sans que chaque abeille prise individuellement constitue autre chose qu'un simple rouage. Le rôle joué par les *besoins* de la colonie semble toujours primordial, les *régulations* se faisant en fonction d'eux. *Mais que sont les besoins d'une colonie d'abeilles ?* Il paraîtrait important de s'attacher à cette notion qui semble encore assez vague ; nous en discuterons ultérieurement.

3° Comportement d'une population de butineuses. — Connaissant maintenant le comportement individuel de chaque butineuse et les moyens de communication mis en œuvre dans la ruche pour l'utilisation des ressources alimentaires présentes au voisinage, il nous reste à examiner le comportement de l'ensemble d'une population de butineuses en tant que résultante des comportements individuels des différentes abeilles.

Nous ne reviendrons pas longtemps sur la *distance de vol*. On sait que la distance de vol est fonction principalement des besoins de la colonie. La loi de *l'économie* la plus stricte semble bien régner dans ce domaine et ce n'est que sous la pression du besoin que l'abeille s'éloigne à plus de 500 m de sa ruche bien que sa capacité de vol dépasse 12 000 m. Le vol de la butineuse peut, selon LECOMTE (1956) être divisé en trois phases distinctes : l'envol, le vol proprement dit vers le lieu de récolte, le vol de butinage. Dans la première phase a lieu l'orientation. La seconde phase est placée sous l'influence de la position du trou de vol, de la direction des lieux de récolte possibles et des accidents de terrains qui façonnent le chemin suivi par les butineuses et en font une véritable *route aérienne* balisée par des points de repère visuels et le long de laquelle se manifestent des phénomènes d'agressivité. La troisième phase est le butinage proprement dit.

Dans la grande majorité des cas l'abeille butineuse commence son travail de *récolte* après avoir enregistré dans sa mémoire la position d'un *lieu* défini par la danse d'une autre butineuse. Si les circonstances sont favorables, la nouvelle butineuse va devenir une danseuse dès son retour à la ruche et indiquera un lieu très voisin du premier. Une véritable *population de butineuses* va donc s'accumuler à l'endroit favorable et, tous les travaux de VON FRISCH (1947 a), de BUTLER (1945), BUTLER *et al.* (1943), de MINDERHOUD (1931), de BUZZARD (1936), etc. ont abondamment prouvé que l'abeille est d'une *fidélité remarquable aux lieux* qu'elle visite ainsi qu'aux sources de nourriture qu'elle exploite. Tant que la source reste valable par son rendement en matières nutritives l'abeille semble bien s'y cantonner d'une façon assez stricte. Elle revient perpétuelle-

ment aux mêmes lieux et BUTLER (1945) a pu observer sur *Epilobium spicatum* des butineuses venant travailler sur les mêmes plantes pendant trois semaines dans un rayon de 4 à 5 mètres, ce qui indique que pratiquement toute la vie de ces butineuses s'est écoulée au même endroit.

Mais il est bien certain qu'il est impensable de concevoir que toutes les butineuses se comportent *de la même façon*. S'il était toujours nécessaire qu'une butineuse suive les indications d'une danseuse pour commencer à butiner, le butinage ne commencerait jamais. Si toutes les butineuses se rendaient exactement à l'endroit indiqué par les danseuses il ne pourrait en résulter aucune distribution efficace des forces de la colonie sur la source à exploiter. BONNIER (1906) a mis l'accent le premier semble-t-il sur le rôle de ce qu'on appelle les *éclaireuses* et qui sont des abeilles *particulièrement douées* dont le rôle est *de découvrir constamment de nouvelles sources de nourriture*.

T. ZU OTTINGEN-SPIELBERG (1949) qui a tout particulièrement étudié les éclaireuses a montré qu'elles ne sont pas des abeilles définies par un âge particulier. Toute abeille peut, semble-t-il, œuvrer comme éclaireuse à un moment quelconque de sa vie de butineuse. Une fois sa découverte faite elle l'exploite et devient une butineuse normale sous tous les rapports et parfaitement fixée. Nous ne savons pas bien pourquoi une abeille devient éclaireuse mais on constate de grosses différences entre abeilles d'une même colonie *et entre colonies* sous le rapport du nombre et de l'activité des éclaireuses. Le nombre des exploratrices reste toujours *extrêmement faible* par rapport au nombre des butineuses. OPFINGER (1949) arrive à des conclusions du même ordre.

Pour BUTLER (1945) la population de butineuses d'une colonie se décompose en *abeilles fixées* et en *abeilles non fixées* qui ont tendance à s'écarter de leur lieu de butinage à la recherche d'une nouvelle source plus rentable en un mouvement généralement centrifuge par rapport à la ruche. Pour RIBBANDS (1949) il s'agit d'une *population satisfaite* qui trouve sur place sa nourriture et reste fidèle à la source choisie et d'une population d'*abeilles insatisfaites* qui ont tendance à rechercher des sources de nourriture correspondant mieux à leurs aspirations. RIBBANDS (1949) considère que les vues de BUTLER sont trop rigides, qu'en fait le butinage est *moins automatique* et qu'il suppose au contraire l'action constante des facultés de comparaison de l'abeille, facultés qui s'exercent par l'intermédiaire de la mémoire des *récoltes antérieures* et qui conditionnent le *choix entre un nombre élevé de comportements possibles*. Les expériences de RIBBANDS qui sont à la base de son opinion mériteraient à elles seules une étude approfondie. Signalons encore le travail de SINGH (1950) qui, suivant patiemment de nombreuses butineuses a pu aboutir à des conclusions qui rejoignent celles de RIBBANDS.

Conclusions sur le butinage

Ce que nous savons du butinage nous amène à considérer cette activité essentielle de la ruche comme étant gouvernée par un principe primordial : *celui de l'efficacité et du rendement*. Si nous considérons les *caractères morphologiques adaptatifs* existant chez l'abeille nous constatons qu'il est difficile de concevoir un organisme mieux adapté à récolter le nectar et le pollen. La comparaison avec les autres Hyménoptères mellifères nous montre la supériorité des dispositifs anatomiques de l'abeille. Si nous considérons *l'organisation sociale* qui conditionne le choix des récoltes exploitées et la distribution des forces de travail dans le secteur de butinage nous constatons que le souci de *l'économie des forces* est constant : les sources utilisées sont les plus *rentables* sous tous les rapports. Le comportement est suffisamment *plastique* pour que la colonie puisse faire face à des situations anormales et à des modifications constantes de la flore.

Les rapports entre individus, dont la complexité semble considérable, sont encore incomplètement connus ; ils sont à la base de la *régulation* des différentes activités des butineuses. Les *besoins nutritifs* constituent le moteur essentiel de l'ensemble du système.

C. — NUTRITION

L'importance des besoins nutritifs de la colonie dans les phénomènes de butinage nous amène à considérer le problème de la récolte du pollen sous l'angle de la *nutrition*.

Le *nectar* n'étant qu'une simple *solution sucrée* dans laquelle les éléments nutritifs non hydrocarbonés ne jouent qu'un rôle très effacé, le seul *aliment plastique* de la ruche reste le *pollen*. Il est utile que nous envisagions ici la composition chimique de cet aliment essentiel.

1° **Composition chimique du pollen.** — La composition chimique du pollen a fait l'objet d'études approfondies tant de la part des botanistes que des entomologistes ou des médecins. Alors que les botanistes ont recherché les constituants du pollen d'un point de vue très général, les entomologistes ont étudié plus spécialement la valeur nutritive du produit pour les insectes ; les médecins se sont polarisés sur les allergènes. LUNDEN (1956) a donné récemment une excellente revue de la question. Nous serons obligés d'élaguer considérablement dans la masse des références concernant la composition chimique du pollen car elles sont d'un intérêt variable à l'égard de notre sujet.

a) **PROTÉINES ET ACIDES AMINÉS.** — La teneur en protéines et en acides aminés est sans doute l'une des plus intéressantes à connaître

dans notre secteur de recherches. Elle a été étudiée par de nombreux auteurs parmi lesquels ANDERSON et KULP (1922), VINSON (1927), ELSER et GANZMULLER (1930), SVOBODA (1940), TODD et BREThERICK (1942), VIVINO et PALMER (1944), AUCLAIR et JAMIESON (1948), SARKAR *et alt.* (1949), WEAWER et KUIKEN (1951), LUBLINER-MIANOWSKA (1956). Il semble que *la teneur en protéines soit très variable* puisqu'on la trouve comprise entre 11 et 35 p. 100. Tous les *acides aminés* communs ont été retrouvés dans le pollen soit à l'état libre, soit combinés dans les protéines. Les amino-acides essentiels pour la vie ont tous été trouvés sauf le tryptophane et la phénylalanine qui peuvent manquer. Les proportions des différents acides aminés ne présentent pas une bien grande variation d'un pollen à l'autre. Il n'y a donc apparemment aucun rapport entre la très grande variabilité de la teneur en protéines et les proportions des différents amino-acides. Signalons que VON EULER, HÖGBERG et HELLER (1948) ont signalé la haute teneur du pollen en *nucléo-protéines* ; SOSA-BOURDOUIL (1949-1952) a étudié les *acides nucléiques* du pollen.

On peut sans doute relier, au moins en partie, la grande variation dans la teneur en protéines des différents pollens au fait que les *enveloppes* (intine, exine) qui constituent une bonne part du grain et dont l'importance pondérale est très variable, ne contiennent pas d'azote.

b) HYDRATES DE CARBONE. — Selon que l'on s'adresse à du pollen récolté à la main sur les fleurs ou bien à du pollen en pelotes ramassé par les abeilles, on trouve des proportions de sucres fort différentes. Le pollen des pelotes est toujours plus riche en sucres que le pollen normal. En effet, l'abeille, en butinant des pollens secs y ajoute, pour obtenir la cohésion des pelotes une certaine proportion de *nectar ou de miel*. Les sucres non réducteurs sont en faible proportion dans le pollen en pelotes ce qui s'explique par les multiples actions diastasiques qui peuvent intervenir pour hydrolyser les sucres dès le contact avec les sécrétions salivaires que l'abeille utilise, concurremment au nectar pour former les pelotes. TODD et BREThERICK (1942) ont bien mis ce phénomène en évidence. Alors que la teneur en *sucres réducteurs* atteint 20 à 40 p. 100 du poids sec pour le pollen en pelotes il n'atteint que 0 à 7,5 p. 100 dans le pollen récolté à la main.

L'*amidon* se trouve présent dans de nombreux pollens (*Zea* 22 p. 100). L'examen microscopique en lumière polarisée permet la mise en évidence facile des inclusions amyliques.

c) LIPIDES. — L'extract éthéré du pollen est d'une importance très variable : 1 à 20 p. 100 d'après les travaux de TODD et BREThERICK, ANDERSON et KULP, VIVINO et PALMER, déjà cités. Une bonne partie de l'extract éthéré est constituée par des gouttelettes grasses ou résineuses qui se trouvent en surface de certains pollens, principalement de plantes entomophiles et qui contribuent à augmenter l'adhérence des grains aux

poils des insectes. On en trouve la preuve dans le fait que le pollen de *Taraxacum* fournit un extrait éthéré de 14,4 p. 100, valeur considérable ; ce pollen est particulièrement riche en gouttelettes grasses en surface.

La composition chimique de l'extrait éthéré est complexe et encore incomplètement connue.

d) AUTRES CONSTITUANTS. — En dehors des cendres qui sont abondantes (1 à 7 p. 100) et de composition variable, nous noterons encore la richesse du pollen en *vitamines* d'à peu près tous les groupes qui a été signalée par de nombreux auteurs dont VIVINO et PALMER (1944), RIDI et ABOUL-WAFA (1950), NIELSEN *et alt.* (1955), WEYGANG et HOFMANN (1950), PEARSON (1942), KITZES *et alt.* (1943), SAGROMSKI (1947), etc. HAYDAK et PALMER (1940, 1941, 1942) ont étudié la teneur en vitamines du pain d'abeilles, surtout constitué de pollen, et de la gelée royale. LUBLINER-MIANOWSKA (1955) a montré que les pollens de plantes anémophiles sont moins riches en caroténoïdes que les pollens de plantes entomophiles.

Selon CHAUVIN *et alt.* (1952), CHAUVIN et LAVIE (1956), le pollen contient une *substance antibiotique* ainsi qu'un facteur agissant sur la croissance des Mammifères.

Signalons enfin les constituants des enveloppes, principalement la *sporopollenine*, qui représentent une masse importante du pollen, d'ailleurs à peu près totalement indigeste.

A la lumière de ce bref résumé, le pollen apparaît comme un produit particulièrement *complexe* et de composition essentiellement *variable* sous de nombreux rapports. Nous verrons qu'à cette variabilité de la composition chimique correspond une grande variabilité des propriétés biologiques.

2° **Le pollen récolté par les abeilles : nature et quantité.** — Nous examinerons ici, dans l'ordre chronologique, les principaux travaux réalisés dans le monde en vue de l'étude systématique de la récolte du pollen, le plus souvent avec l'aide de trappes à pollen.

ANDREJEW (1928), étudiant les pollens récoltés par les abeilles dans la région de Kharkov montre que les pollens de petite taille sont plus recherchés que les gros. Il observe également que seule *une petite partie de la flore locale est utilisée* par les butineuses.

BETTS en 1928 et en 1935 étudie systématiquement la flore utilisée par les abeilles pour la récolte du pollen par capture de butineuses au retour à la ruche. Elle étudie également la proportion de pelotes non homogènes dans les récoltes.

STAPEL et ERIKSEN en 1939 étudient la flore utilisée par les abeilles pour la récolte du pollen.

TODD et BISHOP en 1940 et 1944 calculent les *quantités* de pollen récoltées par les ruches dans différentes localités de la Californie. Ils

utilisent pour leur étude la trappe à pollen, instrument dont l'invention reviendrait selon eux à ECKERT (travail non publié) qui l'utilisait pour déterminer les plantes visitées par les abeilles pour la récolte du pollen. Les auteurs modifient le modèle primitivement utilisé par ECKERT puis par FARRAR (1934) et établissent une trappe à pollen comportant comme piège un double grillage métallique de 5 mailles au pouce, les deux grillages étant disposés en chicane pour augmenter l'efficacité du dispositif. Les trappes sont installées sur de bonnes colonies dans quatre localités de la Californie présentant entre elles de grandes différences au point de vue de l'altitude et de la flore. Les récoltes de pollen sont pesées chaque jour et les auteurs déterminent la courbe de poids pour chaque localité. Ils mettent ainsi en évidence des différences considérables d'une localité à l'autre ; ces différences s'expliquent aisément, le climat et la flore étant différents. D'une année à l'autre les courbes de récolte sont concordantes pour une même localité. Après avoir montré l'influence de quelques facteurs météorologiques, ces mêmes auteurs comparent les *récoltes de ruches voisines*. Ces récoltes se montrent *différentes* selon l'état des colonies ; les colonies les plus fortes sont moins influencées par le mauvais temps que les colonies les plus faibles. A force égale, une *colonie sans couvain récolte beaucoup moins de pollen* qu'une colonie pourvue d'un abondant couvain. Le *manque de pollen* dans la nature incite les abeilles à récolter des *corps pulvérulents divers*, même dépourvus de toute valeur nutritive. La récolte totale de pollen est chiffrée par les auteurs à 13-18 kg par ruche et par an.

Ce travail, qui est le premier à notre connaissance où l'on fasse usage de la trappe à pollen pour l'étude quantitative des récoltes de pollen, comporte toutefois une importante lacune : le pourcentage d'efficacité des trappes utilisées n'est pas fixé clairement. Les auteurs indiquent simplement qu'il est élevé et qu'afin d'éviter l'arrêt de l'élevage du couvain ils changent périodiquement les trappes de ruche ou bien ils rendent aux colonies des cadres de pollen. Les indications relatives à la flore visitée par les abeilles sont très sommaires.

ECKERT en 1942 publie le résultat de ses observations sur des colonies munies de *trappes à pollen à haut rendement* mais dont l'efficacité est variable d'une ruche à l'autre. Il constate que l'utilisation de telles trappes entraîne une diminution de l'étendue du couvain, ce qui l'oblige à changer périodiquement les ruches soumises aux essais. Il constate par ailleurs que l'installation d'une trappe à pollen apporte une certaine perturbation dans la ruche et que les récoltes de pollen se trouvent modifiées pendant plusieurs jours.

Il remarque qu'il existe des différences importantes dans la nature des pollens récoltés par des colonies voisines et que le nombre des espèces visitées est plus élevé au printemps que pendant la miellée principale.

A son avis, la courbe de récolte du pollen donne des indications précises sur les possibilités apicoles d'une région et permet de prévoir la période de développement maximum des colonies. Il considère comme normale une récolte de 55 kg de pollen par ruche et par an, ce chiffre étant à son avis, au-dessous de la réalité. Il estime qu'il serait nécessaire de tenir compte de la *valeur nutritive* des différents pollens pour comparer valablement les récoltes ; en effet, deux poids égaux de pollen peuvent avoir une signification biologique différente.

SYNGE, en 1947, publie une étude de la récolte du pollen par les abeilles pendant deux années consécutives (1945-46) à Rothamsted. Pour ce travail l'auteur utilise des trappes à pollen d'un modèle assez voisin de celui décrit par TODD et BISHOP et dont le coefficient d'efficacité est trouvé égal à 25 p. 100, coefficient d'ailleurs variable selon les conditions extérieures. L'analyse journalière des récoltes de pollen a lieu par examen des pelotes, triage selon les couleurs et l'aspect, vérification microscopique et comptage des pelotes de chaque espèce. L'identification des pollens est poussée jusqu'à l'espèce, jusqu'au genre, ou seulement jusqu'à la famille selon les cas, c'est-à-dire selon les difficultés de triage et selon l'intérêt des précisions pouvant être obtenues par une plus grande finesse des identifications.

Les principales conclusions de ce travail important sont les suivantes : les abeilles récoltent la plus grande partie du pollen qui leur est nécessaire sur un *nombre réduit d'espèces végétales*. En 1946, les deux colonies soumises aux essais ont récolté :

Légumineuses.....	57% et 48%
Rosacées.....	16% et 15%
Arbres forestiers.....	9% et 12%
Divers.....	18% et 25%

Les conditions météorologiques sont susceptibles de bouleverser les proportions des différents pollens d'une année à l'autre. Les *maxima* dans les récoltes sont constatés lorsqu'une période de *beau temps* succède à une *période de mauvais temps* ayant immobilisé les abeilles. L'influence de la *température* est plus forte sur la *plante* considérée comme donneuse de pollen que sur l'activité de l'abeille. Selon les plantes, le pollen est récolté par les abeilles à des moments différents de la journée. Ainsi *Papaver Rhæas* est visité surtout le matin. Ces phénomènes sont en rapport avec le rythme et les modalités d'ouverture des fleurs. Les *apports de pollen* sont en rapport très net avec ce rythme. Pour le Trèfle violet il existe une relation étroite entre la température et la quantité de pollen récoltée par les abeilles. Les températures élevées favorisent l'ouverture des fleurs. Deux colonies voisines présentent des récoltes de pollen très différentes. Il semble qu'il existe une *préférence individuelle des ruches pour certains pollens*. Cette préférence peut provoquer une compétition accrue des butineuses

sur les plantes les plus recherchées. *L'origine des différences* entre les récoltes de pollen de ruches voisines *reste obscure* ; il existe probablement un grand nombre de facteurs internes et externes qui entrent en jeu.

PERCIVAL, en 1947 également, publie un mémoire consacré à l'étude de la récolte du pollen par les abeilles dans la région de Cardiff. Cet auteur renonce à employer la trappe à pollen dont les effets lui semblent insuffisamment contrôlables. Elle préfère *observer* les butineuses au trou de vol à leur retour à la ruche. Elle effectue 10 observations de 35 minutes chaque jour entre 8 heures et 17 heures 35. Les pelotes sont comptées et identifiées selon leur couleur ; les taches de pollen sur les différentes parties du corps des butineuses servent également de point de repère pour les déterminations. Des échantillons prélevés entre les périodes d'observation permettent de contrôler la nature des pollens récoltés. Cette méthode, bien que n'apportant aucun élément de perturbation dans la ruche, nous semble moins bonne que celle consistant à utiliser la trappe à pollen en raison des difficultés qu'elle présente. PERCIVAL aboutit à des conclusions assez semblables à celles de SYNGE ; une partie seulement de la flore locale est utilisée par les abeilles et seul un très petit nombre de plantes fournit la masse de pollen nécessaire aux ruches (86 plantes sont utilisées sur les 225 recensées dans la région). Ces plantes sont les plus communes. Les *maxima* relevés dans les courbes des *apports de pollen* coïncident avec les *maxima des courbes phénologiques* et chaque floraison importante se traduit par une montée dans les récoltes de pollen. *Toutes les plantes visitées pour le pollen sont représentées dans un rayon de 400 m autour du rucher*. Les plantes non représentées dans ce périmètre ne sont pas visitées même si elles constituent des peuplements importants. Les abeilles ne récoltent du pollen que sur les fleurs pouvant en fournir de grosses quantités. La récolte varie selon les heures de la journée.

Puis, en 1949, JAXTHEIMER publie ses observations sur la récolte du pollen par les abeilles en Allemagne. Elle emploie une méthode qui se rapproche de la méthode de PERCIVAL mais moins précise ; en effet, *elle capture des séries de 5 butineuses à l'entrée de la ruche* et identifie les pollens pelote par pelote sous le microscope. Une telle méthode entraîne un travail considérable mais, finalement, le nombre des pelotes examinées ne représente qu'un très faible pourcentage de la récolte totale ; ainsi, pour le mois de mars 1947, les pourcentages des différentes plantes sont calculés sur 74 pelotes. Dans les cas les plus favorables le nombre de pelotes identifiées ne dépasse pas quelques centaines par mois. Les conclusions de ce travail sont voisines de celles de PERCIVAL et de SYNGE : seule une partie de la flore est utilisée par les abeilles ; un petit nombre de plantes forment la masse des récoltes. Les plantes les plus visitées sont celles qui sont le plus largement représentées dans la nature, bien que la masse

des fleurs ne soit pas toujours un facteur prédominant. Les différentes ruches d'un même rucher présentent des récoltes différentes au cours d'une même journée mais sur une longue période, un mois par exemple, les différences disparaissent. Il n'existe pas de période préférée dans le courant de la journée pour la récolte des différents pollens. Ces dernières constatations sont en contradiction avec celles des auteurs précédents, ce qui peut s'expliquer par la faiblesse de l'échantillonnage dans le travail de JAXTHEIMER. De même, l'affirmation de l'auteur que les conditions météorologiques sont sans influence sur le choix des pollens par les abeilles est contredite par les travaux précédents.

En 1949, MAURIZIO et KOLLMANN publient les résultats obtenus en 1945-46 avec une trappe à pollen modèle BÖTTCHER (1941, 1943) dans laquelle l'instrument de capture des pelotes est constitué par une plaque de métal portant des perforations d'une forme particulière (fig. 3). Ces trappes ont, d'après les auteurs, un coefficient d'efficacité de 10 p. 100. Le triage des pelotes est réalisé d'après la couleur puis confirmé par un examen microscopique. Les essais étant conduits en deux points différents de la Suisse (Liebefeld et Zürich) les auteurs ont trouvé des récoltes différentes dans les deux endroits, tant du point de vue quantitatif que du point de vue qualitatif. *La répartition journalière des pelotes est différente selon les diverses plantes* : matin pour le Colza et le Pissenlit ; journée entière pour les Arbres fruitiers, les Saules, les Erables, les Hêtres. Il se trouve environ 0,3 p. 100 de pelotes mélangées dans les récoltes (2 ou 3 pollens différents dans la même pelote). *Les mélanges se font entre pollens de plantes étroitement apparentées ou entre pollens de plantes très communes*. Le travail de MAURIZIO et KOLLMANN comporte en outre une étude sur l'aspect et la coloration des différents pollens. MAURIZIO (1953) a ensuite apporté de nombreux éléments complémentaires à ce travail. HIRSCHFELDER (1951) donne les résultats d'expériences quantitatives. Il utilise la trappe à pollen type BÖTTCHER dont il a été question plus haut à propos du travail de MAURIZIO et KOLLMANN. L'efficacité de ces trappes a été étudiée soigneusement et l'auteur a mis en évidence des différences assez importantes selon les colonies : de 15 à 43 p. 100. Ces différences peuvent s'expliquer par tout un ensemble de facteurs dont *l'adresse à franchir l'obstacle* sans perdre la charge de pollen semble être un des principaux. Compte tenu du coefficient d'efficacité propre à chaque trappe, HIRSCHFELDER calcule que la récolte réelle de pollen a oscillé entre 17 et 27 kg par colonie et par an (1^{er} avril-1^{er} octobre). Il donne la répartition dans le temps des quantités récoltées. La variabilité d'une année à l'autre est assez considérable. L'observation du poids de pollen récolté permet de porter un jugement sur l'état des colonies. Le maintien de la trappe à pollen en service pendant toute l'année ne nuit pas aux abeilles. *Les pertes de pollen sont compensées par une plus grande activité des*

butineuses. Il en résulte une perte de miel de 250 g par kg de pollen soustrait aux abeilles. En aucun cas l'auteur n'a constaté d'influence défavorable sur l'élevage du couvain qui ne semble pas régresser. Des différences importantes sont à constater dans la courbe journalière de récolte d'une ruche à l'autre ; ces différences sont en rapport avec la nature des plantes visitées et elles ont une nette répercussion sur les courbes cumulatives établies pour des périodes assez longues. Le rapport entre les variations de poids des ruches et les récoltes de pollen n'a pu être précisé d'une façon satisfaisante. Le *maximum* de récolte enregistré correspond à 50.000 voyages de butineuses dans la journée.

Signalons encore les travaux de SCHWAN et MARTINOV (1954) qui n'ont pu trouver de différences d'ordre racial dans les récoltes de pollen de différentes ruches, de HARRIS et FILMER (1948), de VANSELL et TODD (1949) de HARE et VANSELL (1946) et enfin de LOUVEAUX (1950, 1954, 1955, 1956) et CHAUVIN et LOUVEAUX (1956).

4° Utilisation du pollen dans la ruche. — La butineuse ayant ramené à la ruche sa charge de pollen finit par la déposer dans une cellule vide ou dans une cellule contenant déjà du pollen. Elle se débarrasse des pelotes et, généralement, sort de la ruche pour une nouvelle récolte sans se préoccuper du devenir de la précédente. C'est une abeille plus jeune qui reprend les pelotes, les triture avec ses mandibules, les humecte probablement de salive et les tasse finalement par un mouvement de la tête que l'on peut observer en ruche vitrée dans un rayon sectionné transversalement (LINDAUER 1952). Le pollen stocké *subit une fermentation* lactique ainsi que l'on montré SVOBODA (1940) et plus récemment HITCHCOCK (1956). Nous sommes encore mal renseignés sur ces processus de fermentation dont l'importance est sans doute grande. LINDAUER (1952) a observé directement la consommation du pollen par les jeunes abeilles. Dans son « *curriculum vitae* » de l'abeille n° 107 (une abeille qui fut observée pendant 176 heures et 45 minutes jusque dans ses moindres actes), cet auteur rapporte que le temps passé à la *consommation* du pollen a atteint 29 heures 2 minutes. L'absorption du pollen n'est donc pas une activité négligeable puisqu'elle arrive même avant le nourrissage des larves.

La *consommation* du pollen est suffisamment active pour que l'on puisse observer d'un jour à l'autre l'évolution du stock présent dans la ruche ainsi que l'a fait CHAUVIN (1950) dans une ruche vitrée. Il semble que beaucoup de ruches vivent un peu au jour le jour, tout au moins à certaines périodes de l'année et que *le stock soit souvent très faible*. Nous reviendrons sur ces questions en exposant nos travaux personnels.

5° Valeur biologique des différents pollens. — La nutrition de l'abeille et plus spécialement la nutrition azotée a fait l'objet d'un nombre important d'études. Beaucoup d'auteurs se sont attachés surtout à rechercher le rôle du pollen dans la physiologie de l'abeille et même plutôt de la colo-

nie d'abeilles car tout est lié dans la ruche et l'état physiologique des abeilles prises individuellement est le reflet fidèle de l'état de la colonie. Les travaux les plus récents ont abouti à la mise au point d'une *théorie générale* qui rend compte de l'évolution au cours du temps de l'état physiologique des abeilles. Citons entre autres FARRAR (1936), HAYDAK (1934, 1944), PAIN (1951), MAURIZIO (1946, 1954), DE GROOT (1951, 1952, 1953), GONTARSKI (1953, 1954), WAHL (1954).

La vieille théorie selon laquelle la butineuse d'été s'use au travail et meurt rapidement d'un épuisement provoqué par le travail de butinage a fait place à une théorie moderne qui est universellement acceptée et que l'on peut résumer ainsi d'après une mise au point récente de MAURIZIO (1954) ; il existe chez l'abeille *un rapport direct entre l'alimentation, l'état physiologique et la durée de vie. La consommation du pollen joue un rôle essentiel dans ces phénomènes.* Elle provoque le développement des *glandes pharyngiennes*, du *corps adipeux* et des *ovaires* en même temps qu'elle augmente la *longévité*. Dans la saison où se produit l'élevage du couvain la consommation du pollen par les jeunes abeilles est intense ; les glandes pharyngiennes et le corps adipeux se développent considérablement mais le nourrissage des larves a pour effet d'épuiser rapidement les réserves constituées ; l'abeille qui a nourri des larves se trouve physiologiquement vieillie et ses espérances de vie sont réduites. Les générations *d'été* dans une colonie normale sont donc des *'générations à vie courte* (60 jours maximum). Lorsque l'abeille ne trouve pas la possibilité d'épuiser ses réserves en nourrissant des larves, sa *durée de vie augmente* beaucoup (jusqu'à 233 jours en hiver) et elle reste physiologiquement jeune. Ceci se produit *en hiver* d'une façon normale lorsque le couvain est absent ou très réduit ou en été lorsque la reine cesse de pondre ou disparaît. La perte de la *reine*, si elle est irrémédiable, conduit à un développement ovarien important chez les ouvrières (*ouvrières pondeuses*). Les travaux de BUTLER (1954) et de PAIN (1956) apportent d'ailleurs actuellement des vues nouvelles sur les relations existant entre les ouvrières et la reine, relations qui pourraient bien être d'ordre *hormonal*.

Tous les pollens n'ont pas la même *valeur biologique* si on les juge sous le rapport de leur faculté de provoquer chez l'abeille engagée le développement des glandes pharyngiennes, du corps adipeux et des ovaires. Les expériences de MAURIZIO (1954) ont montré que *l'on peut classer les pollens en trois groupes* en fonction de leur activité biologique : a) les pollens *très actifs*, b) les pollens *peu actifs*, c) les pollens pratiquement *inactifs* ou même nuisibles. Bien qu'il ne paraisse pas possible de relier directement la valeur biologique d'un pollen au caractère botanique de la plante qui le fournit, on peut dire que les pollens *inactifs* sont principalement et même presque exclusivement des pollens de plantes *anémophiles*. Les Couifères, en particulier, ne fournissent jamais que des pollens

de moindre valeur biologique et dont l'action sur la longévité est plutôt négative puisque dans certains cas les abeilles soumises au régime hydrocarboné pur ont une longévité supérieure à celles qui reçoivent du pollen de Conifères.

On remarque encore que le pollen provenant des trappes est toujours biologiquement plus actif que le pollen récolté directement à la main sur les plantes. Ce fait vient s'ajouter à ce que nous savons des processus d'hydrolyse et de fermentation qui interviennent dans le pollen stocké dans la ruche.

De son côté, de GROOT (1953) a étudié les *besoins de l'abeille en acides aminés* avec des méthodes voisines de celles de MAURIZIO. Ses conclusions générales rejoignent celles de cet auteur. La détermination des besoins en acides aminés montre que l'abeille ne diffère pas beaucoup sous ce rapport d'un animal tel que le Rat. Si l'on compare les besoins en acides aminés de l'abeille et la composition chimique du pollen on constate que ce produit couvre bien les besoins. Il est probable qu'un *régime mélangé* comportant des pollens de plusieurs espèces permet la satisfaction totale des besoins.

La question du *rôle des vitamines*, si abondantes dans le pollen, dans l'alimentation de l'abeille reste discutée. Alors que MAURIZIO, DE GROOT et quelques autres mettent l'accent sur le rôle des protéines et sont d'avis que les vitamines ne jouent dans l'alimentation de l'abeille adulte qu'un *rôle secondaire*, PAIN, WAHL, SCHWARZ et KOCH (1954) pensent qu'elles représentent un *facteur non négligeable* dans le développement des glandes pharyngiennes, du corps adipeux et surtout des ovaires. La question n'est pas encore définitivement tranchée semble-t-il. Signalons encore que malgré de nombreuses recherches (GONTARSHI 1954, WAHL 1954, MAURIZIO 1951, HAYDAK 1940, 1945, 1949, etc.) on n'a pas encore pu trouver pour le pollen un produit de remplacement totalement équivalent.

Conclusions sur la nutrition

Le rôle joué par le pollen dans la nutrition de l'abeille apparaît comme essentiel. Sans pollen la vie de la ruche ne saurait se prolonger bien longtemps. La *consommation du pollen*, soumise à un régime saisonnier, apparaît comme un facteur de *régulation de l'état physiologique* de l'abeille et de la colonie prise dans son ensemble. Il semble qu'on puisse retenir le chiffre de 25 kg de pollen par ruche et par an comme base moyenne de récolte. Les écarts à cette moyenne peuvent être assez considérables sur l'ensemble du monde.

Les pollens sont loin de présenter une composition chimique uniforme et, surtout, il est maintenant certain qu'ils sont de valeur biologique très inégale.

L'abeille opère au sein de la *flore locale* une *sélection très sévère* et n'utilise qu'un *nombre réduit* de plantes.

Le fait que l'abeille répugne à récolter le pollen des Conifères, dont la valeur biologique est faible ou nulle et le fait qu'elle n'accepte de butiner sur des sources de *pollen artificiel* qu'en cas de *disette*, semblent prouver, comme le supposent d'ailleurs MAURIZIO (1953) et PERCIVAL (1955), que le *choix* de l'abeille dans la récolte du pollen est orienté en fonction de la *valeur biologique* du produit offert par les plantes. Aucune preuve formelle de cette hypothèse n'a toutefois encore été apportée.

D. — L'ABEILLE ET LA PLANTE.

On a pu dire à juste titre que si l'homme cessait de consommer du miel et renonçait à la cire pour ses industries il devrait néanmoins continuer à élever des abeilles pour assurer la *pollinisation* des plantes qu'il cultive. Il règne un tel état de dépendance de certaines plantes vis-à-vis de l'Insecte et notamment de l'Abeille qu'il est impensable que bon nombre d'espèces végétales puissent continuer à se maintenir sans la présence des insectes pollinisateurs. Mais les Insectes de leur côté ne peuvent subsister que grâce à la présence des plantes dont ils tirent leur nourriture. Nous devons à K. SPRENGEL (1793) la découverte des mécanismes de pollinisation. Il a été le premier à mettre l'accent sur le rôle des *couleurs des fleurs* et de leur *parfum* dans leur découverte par les insectes. K. VON FRISCH (1943) considérant l'œuvre de SPRENGEL et les vicissitudes qu'elle a subies en un siècle et demi de recherches biologiques constate qu'elle reste bien vivante et que les vues géniales du précurseur se trouvent confirmées par les travaux les plus modernes sur les *organes des sens* et sur le *comportement* des insectes. L'adaptation de la plante à l'insecte et de l'insecte à la plante nous apparaît actuellement encore bien plus précise qu'elle ne pouvait apparaître à SPRENGEL qui ignorait à peu près tout des sens des insectes.

L'étude de la récolte du pollen par les abeilles nous amène tout naturellement à envisager le problème de la *fidélité à l'espèce visitée*, problème d'une grande importance du point de vue *évolutionniste* et aussi d'un point de vue plus pratique de *génétique végétale*. Ce problème peut être étudié par l'observation directe des butineuses et aussi par le contrôle de la pureté des pelotes de pollen. RIBBANDS (1949), SINGH (1950), PARKER (1926) etc. ont étudié la constance des abeilles pendant le butinage. La théorie de la fidélité à une source donnée a toujours été confirmée, en gros, et il a presque toujours été possible de noter des *exceptions à la règle*. RIBBANDS en particulier a pu montrer que les *passages* d'une récolte à une autre, lorsqu'ils ont lieu, se font sous l'influence de *facteurs bien précis* qui sont en rapport avec les possibilités de la plante d'offrir pollen ou nec-

tar, avec les conditions météorologiques et avec l'apparition de *plantes plus intéressantes*. Le passage d'une récolte à une autre se ferait, toujours d'après RIBBANDS, dans le sens d'une plante donnant seulement du pollen vers une plante donnant pollen et nectar ou nectar seul. Il resterait à vérifier qu'il s'agit bien d'un phénomène constant et sans rapport avec les besoins du moment de la colonie, ce qui paraît peu probable. Le changement de récolte peut être temporaire ou définitif.

Le contrôle de la *pureté pollinique* des pelotes récoltées à la trappe offre un moyen très intéressant de contrôler la fidélité de l'abeille aux sources de nourriture qu'elle visite. MAURIZIO (1953) a examiné en trois ans 5 519 *pelotes de pollen mélangées*. La proportion de ces pelotes dans les récoltes oscille pratiquement *entre 1 et 3 p. 100* (valeurs extrêmes : 0,1 et 11,3 p. 100). Les pelotes mélangées se trouvent pratiquement toute l'année en proportion égale. Elles contiennent le plus souvent *deux* pollens différents et très rarement 3 ou 4. Il semble que ce soit la proximité des plantes dans l'espace qui induise la formation de pelotes mélangées, lesquelles seraient souvent l'œuvre d'*éclaireuses* ou d'*abeilles insatisfaites* (selon l'expression de RIBBANDS) ou d'abeilles à *double fixation* telles que RIBBANDS les a observées.

E. — PROBLÈMES ZOOTECHNIQUES

L'abeille étant un insecte utile faisant l'objet d'un élevage intense il n'est pas sans intérêt de considérer le problème de la récolte du pollen sous un angle plus purement zootechnique. Dans la mesure où nous connaissons mieux la façon dont l'abeille exploite la flore d'un lieu, les besoins nutritifs de la ruche et les phénomènes biologiques qui régissent sa vie, nous serons mieux à même de conduire une exploitation apicole. Il n'est pas indifférent de placer les ruches à tel endroit plutôt qu'à tel autre. ECKERT (1933) et RIBBANDS (1952 b) ont montré le rôle de la distance des sources de nectar dans la production du miel. LECOMTE (1956) par ses études sur les chemins d'abeilles a prouvé que la *topographie* des environs immédiats du rucher peut influencer sur le comportement des butineuses.

Les *apports de pollen* et leur *répartition* au cours de l'année apicole sont déterminants pour le déclenchement de l'essaimage, la mise en hivernage, la reprise de l'élevage au sortir de l'hiver, etc. La conduite du rucher doit donc tenir compte du *rythme des floraisons* dont une bonne connaissance paraît indispensable à l'apiculteur.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE PREMIER

Dans l'état actuel de nos connaissances, la récolte du pollen par les abeilles se présente comme un problème comportant plusieurs aspects importants.

C'est d'abord une activité de butinage. Si on compare la récolte du pollen à la récolte des autres produits que la ruche utilise, nectar, eau, propolis, on constate au moins *deux points communs* entre ces activités :

1^o ADAPTATION. — L'abeille dispose pour la récolte du pollen d'organes *hautement spécialisés* parfaitement efficaces. La pilosité, les brosses, peignes et corbeilles d'une part, les pièces buccales disposées pour aspirer les liquides d'autre part, forment un ensemble remarquable d'« outils » qui font de l'ouvrière un insecte *parfaitement adapté* à la récolte de produits, soit liquides, soit pulvérulents.

2^o CARACTÈRE SOCIAL. — Comme dans toutes ses autres activités, l'abeille dépend dans son comportement de butineuse des conditions qui règnent dans la ruche entière. La récolte du pollen n'a de sens que rattachée aux nécessités de la vie communautaire. Les *danses* découvertes par VON FRISCH et qui régularisent toutes les activités de butinage s'appliquent au pollen comme au nectar. La butineuse de pollen n'est pas, le plus souvent, une butineuse spécialisée mais une *butineuse ordinaire* c'est-à-dire une ouvrière ayant atteint un certain âge physiologique. La récolte vise essentiellement à la *couverture des besoins physiologiques de la colonie* et se fait en fonction d'eux, mais une certaine imprécision règne encore sur cette notion de besoins.

C'est une activité en rapport avec la nutrition de la colonie. Le pollen est un produit dont la *composition chimique* et la *valeur biologique* peuvent varier beaucoup d'une plante à l'autre. Il n'est donc pas indifférent que l'abeille récolte tel pollen plutôt que tel autre. On constate bien que l'abeille n'utilise dans son travail de récolte *qu'une petite partie de la flore*, ce qui indique bien qu'elle exerce *un choix*. Aucune loi ne peut cependant être dégagée quant à la nature de ce choix. On peut supposer qu'il a pour base la perception de certains *caractères liés à la valeur alimentaire du produit*, mais on n'en a pas la preuve.

La quantité de pollen nécessaire à une colonie oscille autour de 25 kg *par an*. Des *ruches voisines* présentent souvent des *récoltes sensiblement différentes* du point de vue qualitatif mais l'origine de ces différences reste obscure.

C'est aussi un problème lié à la physiologie végétale. L'abeille ne serait rien sans la flore dont elle vit. La plante ne peut subsister sans le *travail pollinisateur* de l'abeille ; la récolte du pollen contribue à la fécondation des fleurs. L'abeille est aussi un agent d'*hybridation* dans la mesure où sa fixation sur une récolte donnée n'est pas parfaite. L'examen des pelotes de pollen prouve que la *fixité du butinage* est grande et qu'elle atteint le plus souvent une valeur de l'ordre de 97 p. 100 à près de 100 p. 100.

C'est enfin un problème de zootechnie. L'homme qui utilise l'abeille comme productrice de miel et de cire et comme agent de pollinisation a besoin de connaître les *lois du butinage*. La récolte du pollen est un fac-

teur essentiel pour le développement des colonies, donc pour la prospérité des ruches et aussi pour la pollinisation des plantes cultivées.

CHAPITRE II

MÉTHODES DE TRAVAIL ET MATÉRIEL EXPÉRIMENTAL

Méthodes de travail

Nous étudierons dans ce chapitre les méthodes générales que nous avons utilisées pour récolter le pollen d'une part et pour analyser les récoltes d'autre part.

A. — RÉCOLTE DES ÉCHANTILLONS DE POLLEN

Un travail parallèle à celui-ci aurait sans doute été possible en considérant, non pas les récoltes de pollen mais les récoltes de nectar opérées par les abeilles. Un tel travail aurait peut-être donné des résultats analogues à ceux que nous avons obtenus avec le pollen mais il se heurte à la base à un obstacle pratiquement insurmontable, à savoir le prélèvement d'un nombre suffisant d'échantillons de nectar avec possibilité d'identification précise de leur origine. L'obstacle du prélèvement des échantillons représentatifs de la récolte est levé, d'une façon très pratique en ce qui concerne le pollen par l'utilisation de la trappe à pollen, appareil mis au point aux États-Unis que nous avons adapté à nos besoins expérimentaux et qui nous a donné toute satisfaction.

Le terme « trappe à pollen », notons-le tout de suite, est assez impropre. C'est la traduction du mot anglais « pollen trap » qui veut dire *piège* et non trappe à pollen. Toutefois l'expression « trappe à pollen » étant passée dans le langage courant des apiculteurs nous avons préféré la conserver malgré son impropriété.

Le principe de la trappe à pollen est le suivant : on intercale sur le trajet des butineuses rentrant à la ruche une grille verticale à mailles convenables au travers de laquelle les abeilles doivent passer pour rejoindre le nid à couvain. L'écartement des mailles est tel que l'abeille non chargée de pollen passe facilement cependant que la butineuse ramenant sur ses pattes postérieures ses deux charges du pollen fortement proéminentes ne passe qu'avec difficulté (fig. 1). Dans le plus grand nombre de cas la butineuse chargée de pollen, moyennant une gymnastique appropriée, parvient à introduire ses pattes postérieures dans les mailles de la grille et ramène au nid à couvain ses charges de pollen. Dans un nombre beaucoup plus faible de cas les pelotes se détachant au contact de la grille tombent dans un tiroir où il est possible ensuite de les récupérer. Une

grille à mailles fines permet la chute des pelotes dans le tiroir et interdit le passage des abeilles.

En pratique, la trappe à pollen classique, telle que nous l'avons utilisée se présente sous la forme d'une caisse de dimensions telles qu'elle

FIG. 1.

FIG. 2.

puisse s'intercaler entre le plateau de sol et la ruche (fig. 2). La protection contre la pluie est assurée par un auvent. L'appareil peut rester en service pendant toute l'année sauf les mois d'hivernage où il est préférable de l'éliminer étant donné qu'il n'est d'aucune utilité et favorise le refroidissement de la colonie.

Nous avons apporté d'année en année des perfectionnements successifs à la trappe à pollen. L'élément de capture des pelotes de pollen, c'est-à-dire la grille, a subi entre 1950 et 1955 deux modifications. D'abord constituée par une toile métallique de 5 mailles au pouce préalablement étamée pour assurer la soudure des fils entre eux, elle a ensuite été rendue double en 1953 et 1954 pour augmenter légèrement son efficacité et surtout pour réduire les risques de passage des abeilles par un endroit privilégié un peu plus ouvert ; puis, en 1955, nous avons adopté la tôle d'acier cadmié perforée, à trous circulaires de 5 mm de diamètre, simple, mais dont la régularité parfaite assure une efficacité égale en toutes circonstances (fig. 3).

FIG. 3.

De haut en bas :

- grille à maille carrée de 5,5 mm environ, double ;
- tôle perforée à trous ronds de 5 mm de diamètre ;
- grille à perforations spéciales utilisée en Allemagne (modèle Bottcher).

En 1955, nous avons introduit en outre comme perfectionnement un dispositif de sens unique qui a pour avantage d'éviter une accumulation des abeilles au trou de vol, celles qui cherchent à sortir constituant une gêne appréciable pour celles qui rentrent. Ce dispositif consiste en une série de tubes de verre par lesquels se fait la sortie, seule la rentrée se faisant par la trappe. Une chicane obscure interdit les sorties par la trappe. Ce dispositif a été essayé sur les ruches les plus peuplées, là où le grand nombre des abeilles provoque un engorgement de l'entrée aux heures de

grande activité. Il a donné toute satisfaction, sauf dans quelques cas qui seront signalés en temps utile (fig. 4).

Au moment de la pose des trappes à pollen, on note une forte perturbation des colonies par suite d'une modification des abords immédiats de la ruche. Une courte période d'adaptation est nécessaire pendant laquelle il est préférable de poser la trappe sans son instrument de capture des pelotes de pollen, celui-ci n'étant mis en place que lorsque le nouveau « chemin » a été tracé à travers la trappe par les butineuses. Après la pose de la grille on constate un regain d'agitation et une hésitation marquée des butineuses qui rentrent devant l'obstacle inconnu. Puis le mouvement s'amorce et on assiste à une adaptation progressive à l'obstacle qui cesse bientôt d'en être un.

FIG. 4.

Le rendement des trappes, c'est-à-dire le pourcentage de capture des pelotes, va en diminuant au fur et à mesure de l'adaptation. Il se stabilise rapidement aux environs de 10 p. 100, taux moyen que nous avons expérimentalement déterminé à de nombreuses reprises ; les variations momentanées sont de l'ordre de ± 5 p. 100 ; elles sont fonction d'un grand nombre de facteurs et il est pratiquement impossible de les suivre avec une grande finesse. Pour calculer le rendement des trappes nous avons utilisé la méthode de SYNGE (1947). Le tiroir étant vide, on compte les entrées d'abeilles porteuses de pollen. Après 100 ou 500 entrées on vide le tiroir de la trappe à pollen et on compte les pelotes qui y sont présentes. Le rapport entre le nombre des entrées d'abeilles porteuses de pollen et la moitié du nombre des pelotes trouvées dans le tiroir donne le pourcentage d'efficacité de la trappe.

Le principal inconvénient de la trappe à pollen, telle que nous l'avons utilisée de 1950 à 1955 est de rassembler facilement les eaux de condensation de la ruche pendant les périodes de miellée. Il arrive que l'on retrouve de l'eau dans le tiroir à pollen. Il convient donc de procéder à des relevés fréquents, surtout en période de miellée, sous peine de voir se perdre la récolte. Plusieurs accidents de ce genre nous sont arrivés en cours d'expérience ; nous en tiendrons compte dans l'exposé des résultats ;

ils sont toutefois suffisamment rares pour ne pas constituer une gêne importante.

B. — ANALYSE DES RÉCOLTES

À époques fixes (en principe tous les jours), le contenu des trappes à pollen est vidé, étalé en couches minces sur les clayettes légères et mis à sécher à l'étuve à 37° pendant 24 heures environ. Après leur dessiccation les échantillons se conservent parfaitement jusqu'au moment où l'on peut procéder à leur analyse. Toutefois, pour éviter le développement ultérieur des œufs de la Fausse-Teigne (*Galeria melonella*, *Achroea grisella*) il est bon de conserver le pollen à basse température.

L'analyse des récoltes repose sur deux principes essentiels.

1° Il est possible de classer d'après certains caractères extérieurs les pelotes de pollen ramenées par les abeilles et, en complétant par un contrôle microscopique, d'identifier la ou plus rarement les plantes ayant fourni le pollen dont est constituée la pelote.

2° Il est possible, sous le microscope, d'identifier différents pollens par comparaison avec des préparations de référence obtenues à partir des étamines de la plante. C'est sur cette possibilité que repose la science de la *Palynologie* dont l'objet est l'étude morphologique des grains de pollen (ZANDER 1935, FAEGRI et IVERSEN 1950, ERDTMAN 1952, VAN CAMPO 1954).

C'est en fonction de ces deux principes que nous avons pu analyser les récoltes de pollen obtenues à la trappe pour en connaître l'origine florale. Selon la précision requise par les expériences et aussi selon nos possibilités matérielles, nous avons utilisé l'une des deux techniques suivantes :

1° SÉLECTION DES PELOTES D'APRÈS LEURS CARACTÈRES EXTERNES. —

C'est la méthode utilisée par la majorité des auteurs que nous avons cités plus haut. Elle est susceptible d'un grand nombre de variantes. Voici le détail de celle que nous avons couramment utilisée sur l'ensemble de nos essais et, à chaque fois qu'une précision aussi grande que possible des résultats était requise. L'échantillon à analyser est trié en entier lorsque son poids est inférieur ou égal à 4 g. Tout échantillon dont le poids est supérieur à 4 g est traité de la manière suivante : après brassage des pelotes pour obtenir une bonne homogénéisation on prélève un gramme de pollen et on le soumet au triage. Les différents constituants sont pesés et remis dans la masse totale de l'échantillon. Une nouvelle prise d'essai de 1 g est prélevée après brassage et triée. L'opération est répétée 4 fois de suite. Le pourcentage obtenu définitivement est la moyenne des quatre pourcentages successifs. Le tableau I donne un exemple précis de l'utilisation de la méthode.

La méthode que nous venons de décrire a été utilisée de préférence à celle consistant à analyser en une seule fois une fraction de la récolte car, statistiquement, elle apporte plus de précision. La précision du résultat final est améliorée par la répétition des triages.

TABLEAU I

Pollens	Prise 1	Prise 2	Prise 3	Prise 4	Moyenne %
	g	g	g	g	
<i>Viscum</i>	0,61	0,64	0,53	0,60	59,5
<i>Salix</i>	0,09	0,07	0,11	0,12	9,75
<i>Populus</i>	0,15	0,18	0,22	0,15	17,5
<i>Ulmus</i>	0,14	0,09	0,11	0,11	11,25
<i>Corylus</i>	0,01	0,02	0,03	0,02	2,0
TOTAL	1,00	1,00	1,00	1,00	100 %

Analyse de la récolte de pollen de la ruche N° 3 le 8 mars 1950. Le poids total de la récolte était de 29,57 g.

Pour obtenir un pourcentage très précis il aurait été nécessaire de proportionner l'importance de l'échantillonnage à la quantité de pollen à trier. Un tel travail aurait toutefois dépassé nos moyens matériels et le temps passé pour le triage de chaque échantillon aurait été hors de proportion avec les besoins de l'expérimentation et avec le degré de précision des autres données. On sait que la trappe à pollen ne travaille pas dans des conditions rigoureusement fixes et déterminées. Il importait donc peu de connaître les pourcentages des différents pollens à 0,1 p. 100 près, par exemple, si la trappe présente, et c'est le cas, des fluctuations de rendement qui dépassent cette valeur.

Nous estimons donc avoir obtenu par cette méthode de triage des résultats suffisamment précis pour le but à atteindre ; ce sont en effet *les grosses différences de récolte qui sont intéressantes à connaître* et non les petites qui sont, de toute façon impossibles à interpréter.

Le triage des pelotes de pollen est basé sur les différences de forme, de couleur, de texture des pelotes. Des vérifications microscopiques ont été constamment faites au cours des triages par prélèvement de fragments de pelotes et montage de ceux-ci entre lame et lamelle dans la gélatine glycinée. L'identification a toujours été assurée par comparaison avec des préparations de référence obtenues à partir du pollen de fleurs prélevées dans la nature.

Nous nous sommes aidés pour le triage des pelotes d'un éclairage puissant braqué sur une tablette noire sur laquelle les échantillons étaient étalés en couche mince. L'observation était faite au moyen d'une loupe binoculaire formant visière d'un grossissement de 2,5 fois (fig. 5). Ce procédé est très supérieur au triage à l'œil nu. Il permet de découvrir rapidement les différences de brillance, de forme et de texture qui sont aussi

FIG. 5.

FIG. 6.

importantes pour la détermination que la couleur. En effet, de nombreux pollens ont une couleur très voisine, notamment dans la série des pollens jaunes qui sont les plus communs. Les pelotes de pollen de Saule sont souvent reconnaissables à la présence de poils végétaux que l'on peut distinguer à l'œil nu. Celles fournies par les Arbres fruitiers sont dotées d'une grande brillance ; les grains étant relativement gros sont à la limite de la visibilité lorsqu'on utilise un grossissement de 2,5 et, chacun d'eux réfléchissant la lumière, la pelote apparaît comme une juxtaposition de points brillants (fig. 6).

La forme, la dureté sous l'aiguille, sont des facteurs importants pour la séparation des pelotes. En général chaque pollen donne une pelote de forme et de cohésion caractéristiques ; le Colza donne des pelotes assez dures, grosses et très arondies. Le Châtaignier dont le pollen a sensiblement la même couleur que le Colza donne au contraire des pelotes peu consistantes, plus petites, assez irrégulières.

Il serait possible de fournir ainsi les caractéristiques de tous les types de pelotes de pollen récoltées par les abeilles en considérant successivement tous les facteurs physiques. Un tel travail a été réalisé en Angleterre par HODGES (1952) et nous n'avons pas jugé utile de le reprendre ici.

Signalons encore que REITER (1947) a montré que la couleur des pelotes est sensiblement différente de la couleur du pollen recueilli sur les étamines. Nous avons observé qu'un même pollen peut donner des pelotes de couleurs sensiblement différentes ; le fait doit tenir à ce que, selon les conditions météorologiques le pollen est plus ou moins humide et surtout au fait que l'abeille ajoute plus ou moins de nectar pour agglomérer les grains. Le tassement des grains doit également intervenir. Selon ces conditions la couleur varie. Nous avons surtout observé un assombrissement des teintes lorsque le pollen est récolté en période humide. Certains pollens ont toutefois une teinte fixe et inaltérable, ce qui peut aussi tenir à la nature des pigments. HODGES (1952) a très bien étudié ces phénomènes.

Nous avons utilisé dans certains cas difficiles l'examen en lumière de Wood. Par les différences de fluorescence il est alors possible de contrôler la pureté des lots triés. Cette méthode a été utilisée avec succès pour séparer des pollens très faiblement pigmentés et peu caractéristiques.

2^o SÉLECTION DES GRAINS DE POLLEN SOUS LE MICROSCOPE. — Dans tous les cas où une grande précision était inutile, ou bien lorsque le travail matériel qu'aurait entraîné l'utilisation de la première méthode était sans rapport avec les conclusions à en tirer, nous avons utilisé une méthode plus simple donnant des résultats très suffisants dans bien des cas. Un gramme de pollen est prélevé au hasard au sein de l'échantillon à analyser et placé dans un tube à hémolyse avec quelques cc d'eau distillée. On laisse le pollen se réhydrater et se mettre en suspension dans l'eau,

ce qui peut demander plusieurs heures. On agite vivement le tube pour obtenir une suspension homogène de pollen et on en prélève avec un agitateur une goutte que l'on dépose sur une lame. On porte sur platine chauffante ; après évaporation de l'eau, on lave plusieurs fois à l'alcool à 95° puis à l'éther sulfurique. On inclut dans la gélatine glycinée et on recouvre d'une lamelle.

Sous le microscope on identifie 100 grains de pollen dans un champ continu pris au hasard, ce qui donne une formule qui serait voisine de la formule pollinique de l'échantillon si tous les grains de pollen avaient le même diamètre. Pour apporter dans ce domaine une correction susceptible de rétablir la réalité des faits, on attribue à chaque grain de pollen identifié un *coefficient de correction* qui est fonction de son diamètre. Pour un diamètre moyen de 30 μ (1) ce coefficient est par convention égal à 1. Un pollen de 60 μ de diamètre se voit attribuer un coefficient égal à

$$2 \times 2 \times 2 = 8$$

c'est-à-dire fonction du volume. Pour les pollens plus petits on a de même pour un diamètre de 15 μ un coefficient égal à

$$\frac{1}{2 \times 2 \times 2} = 1/8.$$

Lorsqu'on identifie et dénombre sous le microscope les grains de pollen on applique instantanément le coefficient de correction ; il faudra 8 grains d'un pollen de la classe des 15 μ pour équivaloir un grain de la classe des 30 μ et un grain de la classe des 60 μ vaut 8 unités de 30 μ .

Afin d'éviter une complication extrême qui nous ramènerait aux difficultés et aux lenteurs de la première méthode on se contente d'utiliser 3 classes de pollens d'après leur diamètre :

de 15 à 60 μ de diamètre : coefficient 1 ;

moins de 15 μ de diamètre : coefficient 8 ;

plus de 60 μ de diamètre : coefficient $\times 8$.

On corrige ainsi les plus grosses erreurs d'approximation des pourcentages des différents pollens d'un échantillon que l'on commettrait en attribuant la même importance à un grain de pollen de *Castanea* et à un grain de pollen de *Zea*.

Nous n'ignorons pas l'imperfection de la méthode que nous venons de décrire, mais, encore une fois, il s'agit d'une méthode approchée que nous n'avons utilisée que dans certains cas et lorsque la première méthode aurait représenté un obstacle matériel insurmontable.

Matériel expérimental

Nous décrivons ici le matériel expérimental dont nous disposons, y compris le cheptel apicole, ainsi que le cadre de nos expériences, c'est-à-dire le territoire situé dans un périmètre de 2 à 3 km autour du rucher.

(1) Ce diamètre de 30 μ est l'un des plus fréquents dans les pollens que récolte l'abeille. C'est pour cette raison qu'on a attribué à la classe des pollens voisins de 30 μ le coefficient un.

A. — MATÉRIEL

Dans tous les essais réalisés au moyen de ruches appartenant à la Station de recherches apicoles de Bures-sur-Yvette, le matériel apicole utilisé était du type Dadant 10 cadres à toit plat couvert de zinc (ruches dites pastorales). Dans les essais comparatifs de 1955 nous avons été amenés à utiliser un matériel différent en raison des origines variées des ruches expérimentales. Il s'agissait, soit de ruches Dadant 12 cadres, soit de ruches Langstroth (10 cadres).

B. — CHEPTEL APICOLE

Selon les années et selon les types d'expériences réalisées nous avons utilisé des colonies d'origines diverses.

En 1950, nous disposions de 5 ruches (n° 1, 3, 11, 13, 15) dont l'origine nous est mal connue. Nous savons seulement qu'il s'agissait d'un lot très hétérogène quant à la race mais de force moyenne au moment du choix à l'automne 1949. Nous n'avions pas attaché d'importance à l'origine des ruches, désirant au contraire expérimenter sur des ruches hétérogènes. Ce lot de 5 ruches fut placé dès 1949 sur la terrasse d'un laboratoire de la Station. Les ruches étaient à 1,50 m les unes des autres et sur 2 rangs ; elles pouvaient être considérées comme étant dans un milieu homogène quant à l'insolation, la température, la pluviométrie, le vent, etc...

En 1953, nous disposions de cinq ruches (n° 6, 105, 108, 109, 146), toutes de même origine raciale car elles possédaient une reine italienne pure née en 1952 et provenant d'un même élevage, l'un des plus réputés d'Italie. Ces ruches étaient disposées en une rangée dans l'ordre suivant : 146, 109, 105, 6, 108, et posées sur bascules enregistreuses à l'intérieur d'un rucher couvert destiné à abriter le matériel et situé à 100 m environ de la terrasse ayant servi en 1950. Cette série de ruches constitue la série B (ruches sur bascule).

En 1954, les mêmes ruches et le même dispositif qu'en 1953 étaient en service. Seule la ruche 105 ayant essaimé possédait une reine nouvelle-née d'une larve provenant d'une autre reine italienne pure.

En 1955, les ruches 6, 105, 108, 109, 146, étaient toujours en service au même endroit mais avaient pour la plupart renouvelé leur reine en 1954. Nous disposions par ailleurs :

a) de 5 colonies de la race noire locale du Jura provenant d'une grosse exploitation apicole de ce département et numérotées J1, J2, J3, J4, J5. Ces colonies en très bon état étaient logées en ruches Dadant 12 cadres.

b) de 5 colonies de race noire provenant de l'Indre, numérotées R1, R 2, R 3, R 4, R 5. Ces colonies étaient, elles aussi logées en ruches Dadant 12 cadres.

c) de 3 colonies numérotées P 1, P 2, P 3, provenant du département des Bouches-du-Rhône, de la race noire locale et logées en ruches Langstroth.

d) de 5 colonies hétérogènes quant à la race mais ayant toujours vécu à Bures, logées en ruche Dadant 10 cadres et numérotées L 5, L 6, L 7, L 10, L 11.

Dans la suite de ce travail les ruches seront toujours désignées par les numéros que nous venons d'indiquer.

Exception faite des ruches sur bascule enregistreuse (série B) toutes ces colonies étaient placées sur une piste cimentée spécialement aménagée dans le parc de la Station, mais les lots étaient complètement mélangés pour éviter l'influence d'un facteur tenant à la localisation des ruches.

Dans toutes nos expériences les ruches ont toujours été orientées vers le sud, c'est-à-dire regardant vers le fond de la vallée de Chevreuse. Le maximum de distance entre les lots de ruches utilisés a été de 100 m environ et la différence de niveau d'environ 10 m.

Toutes les ruches des séries J, R, P, sont arrivées à Bures dans le courant de l'hiver 1954, 55, venant directement de leur contrée d'origine.

C. — LE CADRE DES EXPÉRIENCES

Sauf indication contraire dans le texte on considérera que tous nos essais ont été effectués sur les terrains expérimentaux de la Station de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette (S-et-O.). Cette Station est située sur le versant nord de la vallée de Chevreuse (voir carte fig. 7) en bordure des bois qui occupent la partie la plus en pente de la vallée, à une altitude de 80 m environ. Le fond de la vallée est à 58 m, les plateaux nord (plateau de Saclay) et sud sont à 160 m d'altitude environ. Le secteur de butinage des abeilles comprend une importante partie boisée, des cultures, surtout sur les plateaux, des jardins et vergers aux abords des nombreuses maisons de la vallée.

Les bois renferment des essences nombreuses : Chênes, Hêtres, Châtaigniers, résineux divers, Robiniers Faux-Acacias, Merisiers, Ormes, Charmes, Saules, Noisetiers, etc. Le sous-bois abrite entre autres *Endymion nutans*, *Convallaria maialis*, *Digitalis purpurea*, *Anemone nemorosa*, *Ficaria ranunculoides*, etc...

Sur les plateaux on cultive surtout les céréales, le Lin, le Luzerne, le Colza, la Pomme de terre et plus rarement la Vesce et le Sainfoin.

Dans la vallée proprement dite les cultures légumières de plein champ sont importantes ainsi que les céréales. On cultive accessoirement la Luzerne le Trèfle incarnat, le Sarrasin et la Moutarde, comme engrais vert. La culture du Fraisier est localement importante. Le fond de la vallée est pâturé ou laissé en prairie naturelle. Les terres incultes sont importantes

au bord de l'Yvette jusqu'à Orsay ; on y trouve la flore du bord des eaux (*Spiraea ulmaria* notamment). Les parties construites de la vallée abritent de nombreux arbres fruitiers et une végétation spéciale aux parcs : *Sophora japonica*, *Lyriodendron tulipifera*, *Cercis silicestrum*, et autres arbres d'ornement difficiles à localiser finement en raison des clôtures.

Tel qu'il se présente, ce cadre est hétérogène ; il n'est pas facile par ailleurs de localiser des aires de flore bien définie. Nous verrons plus loin les renseignements que peut nous fournir l'étude de la végétation locale pour interpréter le comportement des abeilles.

CHAPITRE III

VARIATIONS QUANTITATIVES DES RÉCOLTES DE POLLEN

Généralités

Bien que le but essentiel de notre travail soit une étude qualitative des récoltes de pollen par les abeilles, il nous a paru intéressant d'essayer de tirer quelques conclusions des données quantitatives que nous avons pu recueillir.

A. — QUANTITÉ DE POLLEN RÉCOLTÉE PAR RUCHE ET PAR AN

Nous possédons sur la quantité de pollen récoltée par ruche et par an des données relativement nombreuses portant sur plusieurs années et qui nous permettent de discuter valablement, semble-t-il, cette importante question.

Si nous considérons seulement les colonies ayant eu tout au long de chaque année apicole étudiée un comportement normal, c'est-à-dire n'ayant subi aucun accident tel qu'orphelinage ou essaimage susceptible d'influer sur la récolte du pollen, nous constatons qu'il est possible de les classer en plusieurs catégories.

1° Colonies dont la récolte à la trappe est comprise entre 2 300 et 3 300 grammes par an. — Ces colonies constituent une majorité. On peut en trouver pour chacune des années étudiées et pour tous les groupes de colonies comparés entre eux en 1955. Si l'on porte sur un graphique (voir fig. 8, 9, 15 à 20) en abscisses le temps (de mars à novembre) et en ordonnées les quantités cumulées de pollen récoltées par ces colonies on obtient une *courbe en S* présentant toujours les caractères suivants : *partie ascendante* à pente progressivement croissante de mars à mai, *partie sensiblement linéaire* de mai à juillet, *inflexion* plus ou moins brusque en juillet et août, *partie finale* à pente faible avec une *remontée accidentelle* en septembre-octobre. Selon les années qui présentent évidemment des carac-

tères météorologiques variables et selon les ruches qui, elles aussi, ont des caractères différents dépendant de nombreux facteurs, les courbes obtenues manifestent une certaine variabilité. Nous étudierons plus loin les caractéristiques des courbes en fonction de divers facteurs.

2° Colonies dont la récolte à la trappe dépasse 4 000 g par an. — Dans tout le faisceau de courbes obtenues nous distinguons deux courbes pour lesquelles l'ascension correspondant à la période mars-mai est rapide ou normale, la partie linéaire mai-juillet de pente très forte et l'inflexion de juillet-août moins marquée. Ces colonies (B 105 de 1953, P 3 de 1955) donnent finalement une récolte qui dépasse 4 000 g. On peut considérer qu'une telle récolte présente un *caractère anormal*. Nous chercherons plus loin l'origine et les conséquences de cette anomalie.

3° Colonies dont la récolte à la trappe n'atteint pas 2 000 g par an. — Chaque année plusieurs colonies ont présenté une récolte qu'on peut considérer comme anormalement basse, n'atteignant parfois pas 1 000 g. Dans tous ces cas, ou presque, il a été possible d'expliquer cette déficience et d'analyser ses conséquences.

B. — RAPPORT ENTRE LA RÉCOLTE FOURNIE PAR LA TRAPPE ET LA RÉCOLTE MOYENNE RÉELLE

Nous avons déjà signalé au chapitre II que le rendement moyen des trappes à pollen que nous avons utilisées s'établit aux environs de 10 p. 100. On est donc en droit d'admettre qu'il suffit de multiplier par 10 le poids de pollen tombé dans la trappe pour obtenir le poids de la récolte totale, telle qu'elle se serait présentée sans la trappe à pollen.

Ce sont donc finalement trois catégories de colonies qu'il convient de distinguer : une *majorité* dont le comportement est par ailleurs entièrement normal, qui récolte de 23 à 33 kg de pollen par an et *deux minorités*, l'une à grosses récoltes (plus de 40 kg), l'autre à faibles récoltes (moins de 20 kg).

Voyons si nous pouvons, par des voies secondaires, contrôler la correction approximative des chiffres moyens obtenus expérimentalement. On sait par les travaux d'ALFONSUS (1933) et de HAYDAH (1935) que la formation d'une abeille adulte à partir de l'œuf demande de 100 mg (HAYDAH) à 145 mg (ALFONSUS) de pollen. On sait par ailleurs qu'une colonie moyenne élève chaque année 200 000 abeilles. Ce sont donc de 20 à 30 kg de pollen qui sont nécessaires pour subvenir aux besoins d'une colonie d'abeilles normale. On retrouve ainsi les chiffres moyens fournis par la méthode de la trappe. HIRSCHFELDER (1951) a, lui aussi, abouti au chiffre moyen de 25 kg par colonie et par an en utilisant la trappe à pollen.

Si nous considérons les *valeurs maxima*, d'ailleurs fort exceptionnelles, atteintes par les récoltes journalières nous nous apercevons qu'elles

sont de l'ordre de 200 g de pollen à 12 p. 100 d'eau, soit environ 250 à 260 g de pollen frais. Si l'on admet avec tous les auteurs le chiffre moyen, que nous avons personnellement vérifié, de 125 pelotes à 12 p. 100 d'eau au gramme, on aboutit pour 200 g de pollen au chiffre de 25 000 pelotes dans la trappe, soit 250 000 dans la récolte totale. Ce dernier chiffre représente 125 000 charges individuelles puisque chaque butineuse ramène deux pelotes à chaque voyage. On sait que dans des conditions favorables une abeille peut récolter sa charge de pollen en moins de 30 minutes et effectue jusqu'à 20 voyages par jour en moyenne. En supposant seulement 10 voyages, il suffit donc de 12 500 butineuses pour ramener la quantité de pollen correspondant au maximum de récolte. Si 50 p. 100 des butineuses se livrent à la récolte du pollen, il faut 25 000 butineuses au total par colonie pour justifier nos chiffres. Dans une ruche très forte telle que celle qui nous a donné ces récoltes (ruche 105 en 1953) et contenant 6 kg d'abeilles environ, soit 60 000 individus, il est très possible de trouver 25 000 butineuses, surtout pendant la période qui correspond au maximum d'activité des colonies.

Notons encore que *le plus souvent le maximum absolu des récoltes de pollen n'atteint guère que 100 g*, soit 1 kg en réalité, ce qui ne présuppose qu'une population de 30 000 abeilles, population très moyenne mais fréquemment rencontrée dans la région où se sont déroulées nos expériences.

Deux méthodes différentes nous permettent donc de contrôler la valeur des chiffres de récolte obtenus par l'emploi de la trappe à pollen. Nous préciserons toutefois qu'il s'agit là de chiffres moyens ; selon les régions, les colonies utilisées, les conditions climatiques, la flore, il est certainement possible de trouver des valeurs sensiblement différentes. Si nous quittons la France pour les Etats-Unis, le Mexique, l'Afrique du Nord, etc. il est probable que les valeurs moyennes y sont tout autres.

C. — INDICATIONS GÉNÉRALES FOURNIES PAR LES COURBES DE RÉCOLTE

L'examen des figures 8 et 9 montre que pour des ruches de force moyenne *l'allure générale de la courbe annuelle de récolte est relativement constante*. Étant donnée l'échelle de ces figures il est impossible d'en saisir les détails et de voir en particulier la progression journalière des récoltes sur une période réduite. Nous examinerons donc maintenant quelques graphiques établis à l'échelle d'un à deux mois, jour par jour, pour des ruches comparables.

La figure 10 donne les courbes de récoltes cumulatives pour les ruches 11 et 15 en mars et avril 1950. Sur ces courbes les journées de forte récolte, relativement peu nombreuses d'ailleurs apparaissent nettement. De longues périodes s'écoulent sans aucune récolte ; ceci est dû uniquement

FIG. 10.

FIG. 11.

aux conditions météorologiques défavorables. On notera le fait essentiel qui est la *grande similitude des courbes* de récolte des deux ruches ; les minima et les maxima se produisent en même temps ; c'est l'accumulation des petites différences journalières entre les deux colonies qui entraîne la différence finale de l'ordre de 40 g que l'on constate. La ruche 15 présente une évolution plus lente au début mais rattrape la ruche 11 le 23 mars et garde ensuite la tête. On ne constate donc que de petites différences individuelles que nous étudierons d'ailleurs encore par la suite lorsque nous interpréterons les différences qualitatives constatées dans les récoltes.

Notons encore qu'un examen plus détaillé des courbes, notamment un changement d'échelle, permettrait de constater en 1950 un phénomène intéressant ; la ruche 11 récolte plus de pollen dans les journées météorologiquement défavorables que la ruche 15. Au cours de certains jours de mauvais temps cette ruche fut la seule ayant fait une récolte. Elle présente donc une plus grande aptitude au butinage par mauvais temps. L'usage de la trappe permettrait donc éventuellement de caractériser les colonies du point de vue de cette aptitude, sans doute assez peu importante d'ailleurs car les quantités de pollen ainsi récoltées sont faibles.

La figure 11 nous donne un autre exemple du phénomène de *similitude* des courbes de récolte. Cet exemple est pris en 1953 avec les ruches 6, 109 et 146 dont les courbes de récolte sont très voisines ; ici les différences individuelles sont plus fortes que dans l'exemple pris en 1950 mais la similitude d'allure des courbes reste très nette.

On peut déjà exprimer les conséquences de cette similitude des courbes de récolte en disant que les *facteurs climatiques* et principalement la température que nous aurons l'occasion d'étudier plus loin, agissent, *au printemps*, comme des facteurs limitants essentiels. A chaque fois qu'ils cessent de freiner la récolte celle-ci s'opère avec le maximum d'intensité compatible avec l'état de la colonie. Toujours au printemps, le *facteur flore* paraît *sans action* vraiment nette ; le pollen est surabondant dans la nature. La pente de la courbe exprime en somme la capacité de récolte de la colonie. Il n'en est pas de même en toute saison ; nous reviendrons plus loin sur ces conclusions.

Facteurs agissant sur la quantité de pollen récoltée

Nous distinguerons parmi les facteurs agissant sur la récolte du pollen du point de vue quantitatif les facteurs internes et les facteurs externes.

A. — FACTEURS INTERNES

L'état momentané d'une colonie d'abeilles est la résultante d'un nombre considérable de facteurs. L'histoire, ou mieux, le *passé de la colo-*

nie représente un facteur essentiel. De ce passé découle l'importance de la population adulte et larvaire, l'âge et la qualité de la reine ainsi que ses caractères génétiques, le poids des provisions de miel et de pollen, etc. Tous ces facteurs jouent ensemble souvent de façon inextricable et la difficulté de l'expérimentation ne permet guère de distinguer toujours clairement le rôle de chacun des facteurs. Nous avons donc essayé, pour clarifier au mieux cette question, de l'influence des facteurs internes, de *créer artificiellement des situations physiologiques précises* dans les colonies jeunes placées dans des conditions connues.

1° Influence de la reine. — Nous avons voulu voir tout d'abord dans quelle mesure la présence ou l'absence de la reine peut influencer sur la quantité de pollen récoltée. Si cette *présence* représente un facteur essentiel on doit constater une baisse des récoltes dès l'orphelinage ; si, au contraire, la présence de la reine ne constitue pas un stimulus important on ne doit percevoir une baisse des récoltes que lorsque l'absence de la reine a pu déjà avoir des conséquences sur le volume de la population de la ruche.

Pour permettre l'étude de cette question nous avons *orpheliné* la ruche 3 le 16 mai 1950 (fig. 12 et 13). Le 26 mai toutes les cellules royales ont été supprimées. La colonie est donc devenue définitivement orpheline et l'est restée jusqu'à son extinction totale à la fin de septembre. La *première réaction* dans les récoltes de pollen semble s'être manifestée dès le 21 mai par une *baisse légère du niveau des récoltes* qui manifestait une tendance à l'augmentation dans les jours précédant l'orphelinage.

A partir du 30 mai les apports diminuent notablement. Au 6 juin, ils atteignent un *minimum* ; cette date correspond à l'éclosion des dernières nymphes provenant de la ponte de la reine supprimée. A ce moment un abondant couvain d'*ouvrières pondeuses* apparaît et cette ponte coïncide avec une *reprise* momentanée des récoltes qui n'atteignent toutefois pas le niveau antérieur, sauf très passagèrement vers le 12 juin. Puis les récoltes diminuent très régulièrement jusqu'à l'*extinction* progressive de la colonie. Du pollen fut encore trouvé dans la trappe à la fin de septembre alors qu'il ne restait que quelques dizaines d'abeilles dans la ruche envahie par la fausse-teigne. La ponte des ouvrières pondeuses avait cessé dès le courant de juillet. Nous rapprocherons ces faits de ceux signalés par ROUBAUD (1950) à propos de l'abeille désocialisée. ROUBAUD a, en effet, observé dans *un groupe de deux abeilles* vivant en dehors de toute colonie la persistance d'une tendance à la récolte du pollen.

Dans une autre expérience nous avons procédé au *dédoublément d'une colonie*. Le 27 juin 1950, la ruche 1 fut dédoublée par déplacement, de telle sorte qu'on obtint une colonie nouvelle qui fut installée à 5 m de l'ancienne et qui comprenait le couvain et toutes les jeunes abeilles puis une souche qui fut laissée sur place et qui comprenait toutes les buti-

FIG. 12.

FIG. 13.

neuses, des provisions de miel, des rayons bâtis vides et une reine étrangère encagée (fig. 12 et 13).

Dans la *souche* ne comportant que des butineuses et la reine encagée les récoltes continuèrent après le 27 juin mais passèrent de 15 p. 100 du total des récoltes des 5 ruches expérimentales dans la semaine précédente, à moins de 5 p. 100 après l'opération et pendant environ deux semaines ensuite. Le taux de 10 à 15 p. 100 fut retrouvé le 24 juillet, c'est-à-dire au moment où se produisirent les premières éclosions d'abeilles issues de la nouvelle reine, laquelle avait évidemment été libérée dans le délai normal de 4 jours. La présence d'une reine encagée n'avait donc pas suffi à maintenir à son niveau antérieur la récolte de pollen bien que théoriquement le nombre des butineuses soit resté inchangé.

La récolte du pollen ne semble donc pas liée à la présence de la reine. L'absence de la reine n'interrompt pas brutalement la récolte qui se poursuit normalement après sa disparition jusqu'à ce que les conséquences brutales de cette disparition se fassent sentir. Par ailleurs, la présence d'une reine n'est pas suffisante pour maintenir au niveau le plus élevé les récoltes en présence d'une grave perturbation telle qu'un essaimage artificiel.

2° Influence du couvain et des jeunes abeilles. — Dans l'expérience d'orphelinage de la ruche n° 3, on notera que c'est l'évolution du nid à couvain et le vieillissement de la population qui semblent conditionner la régression de la récolte du pollen. Avec la disparition des consommateurs que constituent les larves les apports diminuent ; avec l'apparition d'ouvrières pondeuses ils augmentent à nouveau quelque peu. L'opération d'orphelinage montre donc à la fois le rôle à peu près nul de la présence de la reine et *l'extrême importance du couvain*. Toutefois, le couvain ne constitue pas le seul élément conditionnant la récolte puisque celle-ci peut continuer à un rythme très ralenti alors qu'il n'existe plus aucune larve à nourrir.

Dans l'expérience de dédoublement on mettra encore en évidence de façon très nette le rôle essentiel du couvain. Alors que la ruche n° 11 qui garde toutes ses butineuses et une reine ainsi que des provisions de miel présente une baisse extrêmement forte de ses récoltes, la ruche 1 bis qui n'a plus de butineuses mais une reine, du couvain, des jeunes abeilles et des provisions, retrouve très rapidement le niveau antérieur de la ruche 1 et ne semble pas avoir trop souffert de l'opération.

Notons au passage que dans la ruche 1 bis, *dépourvue de butineuses* par le déplacement, on voit les apports de pollen tomber à zéro le 28 juin, jour de la coupure. Les 29, 30 juin et 1^{er} juillet *les récoltes sont pratiquement négligeables* (3, 6 et 4 pelotes de pollen). A partir du 2 juillet la progression est constante et dès le 4 juillet *on retrouve le niveau normal* des récoltes. Il existe donc une *régulation* qui permet aux abeilles de com-

penser la perte totale des butineuses dans un temps assez court mais cette régulation est loin d'être immédiate. Pendant 4 jours qui, sans être bien beaux permettaient cependant la récolte ainsi qu'en témoignent les autres ruches, la colonie dépourvue de butineuses a cessé de récolter. Il convient d'ailleurs d'ajouter que ce cas est le seul où nous soyons parvenus à supprimer totalement pendant un certain temps la récolte du pollen.

Nous noterons encore qu'il semble beaucoup plus grave pour une colonie de perdre son couvain et ses jeunes abeilles (ruche n° 1) que de perdre seulement la totalité de ses butineuses (ruche n° 1 bis). Alors que la ruche 1, bénéficiant il est vrai d'une jeune reine, réussit à rétablir très rapidement la situation, la ruche 1 bis ne se releva que très tardivement de la perte de substance qui lui fut infligée.

Afin de poursuivre l'étude de l'influence du couvain sur la récolte du pollen nous avons donné le 6 juin 1950 à un *essaïm* mis en ruche le 12 mai *deux cadres de couvain ouvert puis un cadre de couvain operculé* le 15 juin. L'introduction d'un supplément de larves à nourrir semble bien provoquer une stimulation de la récolte. L'introduction du couvain operculé ne paraît par contre avoir aucun effet (fig. 13).

Nous trouverons confirmation de ces faits dans le prélèvement du couvain effectué en 1955 sur la ruche J 5. Le 12 mai 1955, cinq cadres de couvain à tous les stades avec quelques jeunes abeilles furent prélevés dans la ruche J 5 et confiés à la ruche J 2 alors orpheline mais possédant encore une population suffisante pour mériter l'opération. L'infléchissement de la courbe de récolte de la ruche J 5 qui prend naissance le jour même du prélèvement montre clairement l'effet de ce dernier. La ruche J 2, dont les récoltes étaient très réduites se remit au travail et édifia une série de cellules royales. *La courbe des récoltes J 2 est exactement complémentaire de la courbe de J 5.* Le total des deux donnerait une courbe voisine de celles de J 3 ou de J 4, donc normale. Ici, la souche J 5 n'a pas perdu tout son couvain ni toutes ses jeunes abeilles ; le cas est donc un peu différent de celui des ruches 1 et 1 bis. La ruche J 5 a finalement compensé la ponction effectuée mais l'effet de cette ponction se fit longtemps sentir (fig. 16).

Dans un autre ordre d'idées, mais pour rester sur le même sujet, à savoir l'influence du couvain sur la récolte du pollen, nous avons procédé à des estimations aussi précises que possible de la surface du couvain de nos ruches afin de la mettre en parallèle avec le poids du pollen récolté par ces mêmes ruches.

Chaque année, au cours des visites faites aux ruches en expérience nous avons noté *le nombre de cadres de couvain et l'étendue approximative de ce couvain sur le cadre.* Nous n'avons pu faire que des estimations sommaires mais qui peuvent toutefois nous renseigner utilement. On connaît des méthodes permettant une évaluation très précise des surfaces de cou-

vain dans la ruche. Malheureusement il est aussi prouvé que des visites répétées et prolongées comme celles que nécessite la *mensuration exacte des surfaces de couvain* provoquent une *perturbation* telle des colonies que les résultats acquis par ailleurs ne signifient plus rien, chaque ruche mettant plusieurs jours à se réorganiser après une visite ayant nécessité le broissage de tous les cadres. Il nous paraît donc impossible dans l'état actuel de la technique apicole de poursuivre en ruche normale de 10 ou 12 cadres à la fois une étude précise sur l'étendue du couvain et un phénomène tel que la récolte du pollen. Notre expérience personnelle de plusieurs tentatives malheureuses nous a donc décidé à renoncer à une mensuration précise des surfaces de couvain.

En 1950, nous trouvons, en règle générale, *un rapport direct entre l'étendue du couvain et la récolte du pollen*. La ruche 15, la seule ruche normale jusqu'à la fin d'octobre a présenté successivement 3, 6 et 9 cadres de couvain les 27 mars, 9 mai et 6 juin. Elle a présenté aussi la plus forte récolte de pollen (plus de 2 000 g à la trappe) et fut presque toujours en tête. La ruche 11 présenta 3, 6 et 8 cadres aux mêmes dates, puis sa reine fut remplacée par les abeilles dans le courant de juin. Sa récolte est un peu inférieure à celle de la ruche 15. La ruche 13, *colonie très médiocre* qui n'avait encore que 4 cadres de couvain le 9 mai a présenté de *faibles récoltes*. Il en est de même pour les ruches 1 et 3, médiocres dès le début de la saison et soumises ensuite à des expériences qui rendent impossible la comparaison avec les ruches 11 et 15.

En 1953, les ruches soumises aux essais ont eu un comportement normal et *ont été suivies jusqu'en fin d'année* sans subir de manipulations traumatisantes. Nous avons reporté sur la figure 14 un schéma de nos relevés relatifs à l'étendue du couvain et à l'importance des réserves de miel (Convention graphique de la figure 14 : pointillé = miel ; hachures simples = couvain ouvert ; hachures doubles = couvain tous stades ; noir uni = couvain operculé). Si l'on rapproche ces schémas des courbes de la figure 15 on en dégage un certain nombre de remarques importantes. Pour mieux analyser les phénomènes considérons le comportement particulier de chaque colonie.

Ruche 6. Cette ruche présente au départ des provisions moyennes. Son nid à couvain marque un *développement assez satisfaisant*, la montée en hausse se fait normalement en mai et juin. En fin juillet on récolte 6 kg de miel et le corps de ruche pèse encore 27 kg. La population est toujours abondante. Pour cette ruche les récoltes de pollen suivent de très près la courbe moyenne. Les récoltes, un peu faibles au début, ce qu'on peut attribuer à un développement assez lent, sont par la suite tout à fait normales.

Ruche 146. Cette ruche semble très comparable dans son développement et dans ses performances à la précédente. Même départ sur 5 cadres,

même évolution du poids mais récolte de miel un peu plus faible. La récolte du pollen présente une très grande analogie avec celle de la ruche 6.

Ruche 108. Au départ cette colonie est handicapée par la faiblesse de ses provisions, son hivernage ayant été troublé par la présence d'un petit rongeur qui avait établi son nid dans la partie inoccupée de la ruche, causant quelques dégâts aux rayons. Cette faiblesse initiale a des conséquences très nettes pour le *développement qui se trouve retardé* et pour la

FIG. 15.

récolte du miel qui aurait dû être plus importante. La courbe de récolte du pollen est nettement décalée vers le bas. Le total de la récolte n'atteint pas 2 000 g, ce qui est attribuable à la faiblesse du développement au moment le plus important pour l'avenir de la colonie. Il s'agit là seulement d'un petit accident car en 1954 et 1955 cette colonie fut l'une des plus productives et présenta des récoltes de pollen très élevées.

Ruche 109. Un peu plus lourde au départ cette colonie a manifesté une *grande faculté de développement* dès le mois d'avril. Forte d'une population très importante au moment de la grande miellée elle amasse des quantités de miel très supérieures à celles récoltées par ses voisines. On

remarquera qu'au 6 mai cette ruche possède surtout du couvain operculé. Les naissances fort nombreuses qui ont dû intervenir juste avant la miellée de mai ont sans doute fourni la masse d'abeilles nécessaire aux grosses récoltes de miel. Il semble que la ruche 109 ait ensuite *limité son élevage* car au 4 juin son couvain n'est pas plus important que celui des ruches 6 ou 146. Le supplément de provisions (miel et pollen) dont bénéficiait cette colonie lui a permis de prendre une *avance très nette sur les autres* mais il ne semble pas qu'elle doive se classer à part quant à son comportement général.

Ruche 105. Ne bénéficiant pas d'un supplément de provisions, cette ruche présente cependant *un développement très rapide*. Sans atteindre le poids de la ruche 109 elle aurait sans doute fourni une belle récolte de miel si elle n'avait pas utilisé ses réserves à développer exagérément sa population. Le 13 juillet *elle a essaimé* ; le remérage naturel a échoué et à la visite du 29 juillet nous avons constaté l'orphelinage. La courbe des récoltes de pollen de cette ruche ne cadre pas avec les autres. Malgré une période d'orphelinage assez longue, la récolte atteint *presque 4 500 g*. La récolte de miel est finalement très faible et le corps de ruche est le plus léger de tous (26 kg) au 29 juillet.

On peut conclure de l'examen des données précédentes qu'il existe pour les colonies de 1953 un rapport évident entre la quantité de couvain et la quantité de pollen récoltée. Une ruche peu développée (ruche 108 par exemple) récolte moins de pollen qu'une ruche normalement développée telle que la ruche 109. *Des ruches équivalentes récoltent des quantités semblables de pollen*. Par contre, on peut considérer comme une *anomalie* le cas de la ruche 105 car les quantités de pollen qu'elle récolte sont *hors de proportion avec ses besoins*. Le fait qu'elle présente en juin une quantité de couvain supérieure à toute autre ruche puis le fait qu'elle essaime en juillet sont certainement en rapport avec l'importance des récoltes de pollen. Mais il est probable qu'il s'agit aussi d'un *déséquilibre interne* car une ruche telle que 109 qui présente également un élevage intense reste dans la norme au point de vue récolte.

Nous sommes ainsi amenés à envisager l'existence de plusieurs *types de colonies*, la ruche 105 représentant la ruche essaimeuse *peu productive*, la ruche 109 la *productrice de miel*, les autres ruches étant du même type mais moins caractéristiques.

En 1955 nous disposons de données nombreuses mais moins détaillées que pour 1953. Chacun des cinq groupes de ruches mis en expérience a été suivi sur une période plus ou moins longue. Examinons groupe par groupe les résultats acquis (tableau II).

Groupe J (fig. 16). — Dans ce groupe, J1 qui donne la plus forte récolte de pollen, maintient de mai à août un élevage intense puisque 10 cadres sont constamment remplis de couvain. C'est la seule ruche ayant

TABLEAU II
État des ruches en 1955

	Visite des 25-26/3/55 (4.4.55 pour série B)	Visite du 21 Avril 1955	Visite des 9 et 12 Mai 1955 (4.5.55 pour série B)	Visite du 16 Juin 1955	Visite du 27 Juillet 1955
J ₁	3 c — B.	7 c — T.B.	10 c — T.B.	10 c — T.B.	10 c
J ₂	0 c — O.	0 c — O.	5 c — de J 5	2 c — O.	0.
J ₃	2 c — B.	7 c — T.B. pollen abondant	9 c — T.B.	9 c — T.B.	6 c — T.B.
J ₄	3 c — T.B.	7 c — B.	9 c — T.B.	9 c — T.B.	10 c — T.B.
J ₅	3 c — B.	4 c — T.B.	1 c — B.	5 c — T.B.	7 c — T.B.
R ₁	3 c — B.	5 c — M.	5 c — M.	5 c — M.	6 c — M.
R ₂	3 c — B.	3 c — A.B.	4 c — M.	5 c — M.	6 c — M.
R ₃	2 c — B.	4 c — A.B.	6 c — B.	3 c — M.	3 c — M.
R ₄	2 c — B.	4 c — A.B.	7 c — B.	7 c — B.	8 c — B.
R ₅	2 c — B.	4 c — B.	7 ½ c — B.	7 c — B.	6 c — B.
P ₁	3 c — T.B.	5 ½ c — T.B.	10 ½ c — T.B.	9 ½ c — T.B.	T.B.
P ₂	2 c — T.B.	4 c — B.	9 c — T.B.	6 c — T.B.	T.B.
P ₃	2 c — B.	6 c — T.B.	11 c — T.B.	13 c — T.B.	T.B.
L ₇	2 c — B.	3 c — M.	3 ½ c —		
L ₈	2 c — B.	5 c — B.	6 c — B.		
L ₁₁	2 c — B.	4 c — B.	9 c — T.B.		
B ₆	3 c — B.	5 c — T.B.	5 c — T.B.		
B ₁₀₅	4 c — T.B.	6 c — T.B.	8 ¼ c — T.B.		
B ₁₀₈	3 c — T.B.	6 c — T.B.	8 c — T.B.		
B ₁₀₉	3 c — T.B.	4 c — T.B.	5 c — B.		
B ₁₄₆	3 c — B.	4 c — T.B.	5 c — B.		

Abréviations : A.B. = assez bonne. — B. = bonne. — T.B. = très bonne. — M. = médiocre. — O. = orpheline. — c. = cadres de couvain

donné une récolte de miel (10 kg environ). Le cas de J 2 et de J 5 a été examiné précédemment ; on se souvient que ces ruches ont subi des manipulations importantes. Les ruches J 3 et J 4 sont, comme J 1, de très belles colonies ; leurs récoltes de pollen sont voisines de celles de J 1, mais finalement plus faibles. Chez J 3 on note en juillet une chute de l'élevage qui correspond à une réduction importante des récoltes de pollen. Dans ce groupe on peut dire que la récolte de pollen suit de très près la courbe de développement des colonies.

Groupe R (fig. 17). — Les ruches du groupe R sont caractérisées par un développement généralement médiocre, moins bon en tout cas que celui des ruches du groupe J ou du groupe P. Trois ruches ont un comportement semblable qui les amène à une récolte de l'ordre de 2 500 g par an, donc pratiquement normal. La ruche R 4 qui élève davantage de couvain ne se distingue pas de R 1 ou R 2. La ruche R 3 qui possédait une reine défectueuse a relenti son élevage dès le mois de juin. sa courbe de récolte, tout d'abord bien amorcée, s'infléchit et reste stationnaire jusqu'en octobre. Quant à R 5, cette ruche pose un problème particulier. Son élevage de couvain est normal mais sa courbe de récolte présente cons-

FIG 14.

FIG. 16.

FIG. 17

tamment une pente réduite ; ce fait est attribuable à un défaut de fonctionnement de la trappe à pollen dont le coefficient d'efficacité fut accidentellement plus faible que pour les autres ruches. Nous ne citons cette colonie que pour mémoire ; nous n'avons pas pu remédier suffisamment tôt à ce défaut de fonctionnement qui nous avait tout d'abord échappé.

Groupe P (fig. 18). — Les courbes de récolte du pollen obtenues dans ce groupe sont très dispersées. La ruche P 1, bonne colonie, élève un couvain abondant très rapidement. Sa courbe de récolte est dans la normale. P 2, comme R 5 a présenté pendant un certain temps un coefficient d'efficacité de la trappe anormalement bas par suite d'un manque d'étanchéité du matériel qui nous est apparu par la suite. La partie pointillée de la courbe signale la période où la trappe fut supprimée pour permettre un remérage spontané découvert au cours d'une visite. Il est donc difficile de tenir compte des résultats de cette ruche sur le plan quantitatif. La ruche P 3 présente *un développement particulièrement rapide et important*. Pendant toute l'année à partir de mai il y eut du couvain dans deux corps Langstroth. La récolte de miel fut importante (15 kg environ). La récolte de pollen de cette ruche est du même ordre que celle de la ruche 105 en 1953 et dépasse nettement les besoins de la colonie. Nous pouvons faire à son sujet les mêmes remarques qu'à propos de cette ruche. Nous reviendrons sur ces deux cas par la suite. Dans le groupe P ce sont donc encore *les ruches les plus développées qui ont récolté le plus de pollen*.

Groupe L (fig. 19). — Ce groupe n'a pas été suivi très longtemps. Il est très hétérogène quant au développement ; nous y trouvons un parallélisme rigoureux entre le développement et la récolte. Nous retrouvons l'ordre L 7, L 10, L 11, pour le développement du couvain comme pour la récolte du pollen. Nous n'avons pas tenu compte des ruches L 5 et L 6 qui ont subi diverses manipulations et ont été précocement éliminées.

Groupe B (fig. 20). — Pour ce groupe, qui ne fut suivi qu'en avril 1955 nous constatons un accord complet entre développement et récolte du pollen. Notons au passage qu'en 1955 comme en 1954 et 1953, la ruche 105 se distingue par des récoltes importantes et un développement rapide.

En conclusion, et compte tenu des données recueillies sur quatre années différentes, nous dirons que *la récolte du pollen et le développement du nid à couvain sont deux facteurs liés* sinon dans l'immédiat du moins à longue échéance. CHAUVIN (1950) a en effet montré par ses expériences sur des ruches d'observation que la ponte de la reine prise comme référence n'est pas en rapport direct avec la récolte du pollen dans l'immédiat. Mais considéré à *plus longue échéance* on peut dire qu'il n'y a pas d'exemple que le développement du nid à couvain soit sans effet sur la récolte du pollen et réciproquement. La disparition ou la réduction de l'étendue du couvain provoque toujours une baisse de la récolte de pollen ; une augmentation de la ponte est toujours en rapport avec une augmentation

FIG. 18

FIG. 19.

de la récolte de pollen. Une *proportionnalité* satisfaisante peut toujours être trouvée entre le niveau des *récoltes* et celui du *couvain*. Dans les cas où le niveau des récoltes est anormalement bas nous avons pu en trouver la cause, soit biologique soit purement matérielle et accidentelle. Par contre, les *ruches type 105 et P 3* posent par leurs récoltes *anormalement élevées* un problème particulier que nous discuterons au chapitre suivant.

On ne trouve par contre aucune corrélation nette entre récolte de pollen et récolte de miel. La figure 21 qui nous donne la variation de poids des ruches en 1953 montre clairement que la ruche 109 récolte beaucoup plus de miel que les autres sans pour cela s'écarter de la normale quant au poids de pollen récolté. De même, les récoltes surabondantes en pollen de la ruche 105 sont sans rapport avec ses récoltes de miel qui sont voisines de la normale. Dans d'autres cas on trouve une certaine corrélation entre poids de miel et poids de pollen, par exemple pour les ruches J 1 et P 3 ; cela vient évidemment du fait que malgré la faible liaison entre les deux phénomènes il est vraisemblable qu'une ruche ayant récolté beaucoup de miel a dû aussi développer beaucoup sa population, donc consommer du pollen en quantités importantes.

3° Influence de certains caractères génétiques et adaptatifs. — Il est intéressant de rechercher si la récolte du pollen ne se trouve pas sous la dépendance de certains caractères qui sont fixés dans le *patrimoine héréditaire* de la reine et qui peuvent être en rapport avec la *race* ou bien qui sont le résultat d'une *adaptation* à certaines conditions de flore et de climat. Examinée de ce point de vue la quantité de pollen récoltée par chaque colonie pourrait être considérée comme un facteur essentiel de son cycle biologique annuel, ce cycle étant adapté à un lieu déterminé. Nous en arrivons donc à poser le problème de l'*acclimatation*, problème bien souvent posé par les praticiens de l'apiculture qui possèdent de nombreuses observations à son sujet, mais aussi problème d'une portée très générale qui concerne tous les êtres vivants.

HYPOTHÈSE DE L'AMASSAGE (HOARDING). — Nous avons vu précédemment que la quantité de pollen récoltée par une colonie est variable mais que l'on peut s'fixer des valeurs moyennes valables pour toutes les années et pour toutes les ruches. Nous avons noté au début de ce chapitre l'existence de deux catégories de ruches ; celles dont la récolte oscille entre 2 300 et 3 300 g peuvent être qualifiées de *normales* ; d'autres, peu nombreuses, récoltent beaucoup plus et représentent une *anomalie*. Les récoltes anormalement basses semblent bien n'avoir qu'un caractère accidentel ; nous n'en tiendrons donc pas compte ici.

Examinons le cas de ces *ruches à forte récolte*. Nous savons que ces récoltes ne répondent pas entièrement à une nécessité. Bien sûr, une grande partie du pollen est consommée et, lorsque la reine pond normalement, il en résulte la formation d'un nid à couvain très étendu fournissant des

FIG. 20.

FIG. 21.

populations d'abeilles adultes extrêmement denses qui peuvent être à l'origine d'un essaimage. Mais *une partie du pollen se trouve inutilisée* et stockée en quantités parfois considérables. Les apiculteurs de certaines régions où les plantes fournissant du pollen sont abondantes connaissent bien ce phénomène. Des cadres entiers sont bourrés de pollen par les abeilles sans être utilisés par la suite ; ils moisissent pendant l'hivernage et doivent être éliminés pour maintenir la colonie en bon état. Il s'agirait donc d'une activité peut-être assimilable au *hoarding* connu déjà chez de nombreux animaux. La récolte du miel peut faire l'objet de remarques analogues. Des récoltes de 50 à 100 kg de miel de surplus dans certaines années ne répondent pas pour la ruche à un *besoin réel* ; les stocks ainsi constitués sont souvent abandonnés par les colonies pendant l'hiver et finissent par être rendus inutilisables par la cristallisation suivie de fermentation. Les apiculteurs qui ont délogé d'une cheminée ou d'un arbre creux de vieilles colonies d'abeilles savent bien que l'on retrouve souvent de très vieux rayons remplis de miel plus ou moins altéré et que les abeilles n'utilisent pas.

Pour nous rendre compte de la valeur de notre hypothèse de *l'amasage* il nous faut tout d'abord examiner ce qu'on entend par ce terme (Hoarding des Anglo-Saxons). Voyons donc comment se manifeste le Hoarding et dans quelle mesure la comparaison que nous proposons est licite.

Le *hoarding* a surtout été étudié chez le *Rat blanc* mais c'est une activité commune à de nombreux animaux. On peut la définir comme une tendance à *amasser des provisions de nourriture dépassant les besoins du moment*. L'instinct de *hoarding* a fait l'objet de nombreuses recherches ; on a même tenté d'y trouver des explications à certains aspects de comportement humain. Cf. MORGAN (1947). L'expérimentation se fait en cages constituant le « home » du rat et communiquant avec un dispositif extérieur formant un parcours où l'on offre de la nourriture sous forme de boulettes ; l'observateur compte les boulettes de nourriture ramenées dans le logis du rat en un temps donné.

La privation de nourriture a une action très nette sur le *hoarding* ; des rats privés de nourriture 23 heures sur 24 utilisent la 24^e heure pour manger et pour amasser des provisions bien que leurs besoins alimentaires soient satisfaits au moment où ils amassent. *La faim* n'est donc pas la cause directe du *hoarding* ; c'est plutôt la privation régulière de nourriture pendant une suite de jours amenant un *déficit alimentaire à long terme* qui provoque le *hoarding*. Si l'on dépouille régulièrement le rat des boulettes de nourriture qu'il a amassées il continue à faire du *hoarding* tout comme celui à qui l'on laisse son stock ; signalons encore que *tous les rats testés ne montrent pas la même aptitude* ; sur 36 rats mis en expérience MORGAN, STELLAR et JOHNSON (1943) en trouvent seulement 20

qui amassent des provisions ; dans toutes les autres expériences citées par MUNN (1950) on n'obtient que rarement 100 p. 100 d'individus faisant du hoarding.

Des rats ayant subi des frustrations alimentaires dans leur jeune âge présentent ensuite une plus grande aptitude au hoarding ainsi que l'a prouvé HUNT (1941). La frustration dans l'enfance est obtenue par une alimentation très irrégulière comportant de longs moments de privation de nourriture.

Dans une cage qui lui est étrangère le rat cesse de se livrer au hoarding. Il faut que son « home » lui soit familier pour qu'il se livre à son activité. Le hoarding ne porte pas sur n'importe quel objet mais uniquement sur les boulettes de nourriture habituelles qui ne sont pas confondues avec les boulettes de bois de même aspect.

La température a une grande influence sur le hoarding. Plus elle est basse plus le hoarding est intense. On peut penser que l'abaissement de température est ressenti par le rat comme un avertissement d'une raréfaction possible de la nourriture car il en est ainsi dans la nature. *Un éclaircissement trop long* fait aussi diminuer le hoarding. La cause physiologique du hoarding pourrait être l'abaissement du sucre sanguin provoqué par la privation ; aucune expérience n'a apporté de conclusion définitive dans cette voie. Les injections de produits agissant sur la glycémie n'ont pas d'action nette sur le hoarding.

Si l'on prive les rats de nourriture, ils amassent des boulettes. Mais si on les prive de boisson ils amassent des tampons de coton imbibés d'eau. Lorsqu'on laisse le choix entre les boulettes et l'eau, c'est l'élément qui manque habituellement qui est amassé.

Nous empruntons à BINDRA (1947) notre conclusion sur le hoarding. Pour lui le *hoarding n'est pas un instinct*. BINDRA rejette l'idée d'un instinct d'amassage de la nourriture, de l'eau ou des matériaux de construction. Il ramène toutes ces activités à un seul « drive », celui du transport d'objets vers le « home ». Selon les circonstances, selon que l'animal est privé de nourriture, d'eau, ou selon qu'il a froid, il transporte de la nourriture, de l'eau ou des matériaux de construction. Enfin BINDRA attache la plus grande importance au caractère de plus ou moins grande « timidité » (shyness) du rat dans le déterminisme du hoarding. Un rat timide qui ne quitte que le moins possible son home, qui lui est donc très familier, aura tendance à amasser plus qu'un rat non timide qui mange n'importe où et pour qui le monde extérieur est plus familier.

Il est bien évident que nous ne saurions comparer point par point le comportement d'un Rat blanc et celui d'une colonie d'abeilles. Nous devons donc rechercher les possibilités de comparaison au niveau le plus élevé et non dans les détails. Nous devons aussi, comme le fait EMERSON (1950) *considérer la ruche comme un organisme unique* plus que comme

une société d'insectes ; cette façon de voir constitue d'ailleurs selon CHAUVIN (1954) une hypothèse de travail très utile.

Selon BINDRA le hoarding est un *drive* qui incite le rat à ramasser et à ramener vers son home des objets en rapport avec des besoins physiologiques insatisfaits. Toute activité de butinage a le même but : ramener au nid les produits dont la colonie a besoin.

Tous les rats ne présentent pas la même aptitude au hoarding : c'est précisément un phénomène du même ordre que nous semblons découvrir dans la ruche ; toutes les colonies n'entassent pas les provisions avec la même facilité, ceci en dehors de toute considération faisant intervenir le nombre des butineuses.

La privation de nourriture est nécessaire pour déclencher le hoarding des boulettes de nourriture chez le Rat blanc ; dans la ruche *la privation de nourriture est chronique par le jeu de l'alternance des saisons, du rythme des floraisons, des intempéries et de la consommation continue du pollen*. Nous verrons au chapitre suivant que la récolte du pollen est maximum après une longue période de mauvais temps qui fait intervenir une certaine privation de nourriture.

Le rat ne récolte pas en fonction des stocks existants ; l'abeille non plus tant que la place libre permet d'entasser les provisions dans la ruche.

Le hoarding chez le rat est en rapport avec le produit dont l'animal est privé, nourriture ou boisson. Chez l'abeille l'installation d'une trappe à pollen à fort rendement provoque l'accroissement des besoins et, par voie de conséquence, un accroissement des récoltes de pollen. *En période de disette*, notamment en automne, l'abeille recherche avidement toutes les sources de matières sucrées et se livre volontiers *au pillage*. Le pillage ne serait-il pas une forme exacerbée du hoarding qui se déclenche précisément lorsque les jours deviennent plus courts et que la température moyenne est en baisse ? Les apiculteurs savent que les ruches pillardes sont souvent des ruches très productives. N'y a-t-il pas là une convergence qui marquerait une aptitude caractérisée au hoarding. Signalons enfin que le pillage existe aussi chez les rats qui se volent mutuellement les provisions qu'ils amassent.

Il nous semble que l'ensemble des convergences que nous sommes amenés à constater entre ce que nous savons du hoarding chez le rat blanc et de certains aspects du comportement des butineuses, nous autorise à admettre qu'*il entre au moins une bonne part de hoarding dans le butinage*. L'analogie ne peut être poussée très loin et jusqu'aux dernières limites du vraisemblable mais *si le hoarding est, comme on le prétend, un phénomène très général, on peut affirmer qu'il n'est pas absent chez l'abeille où il prend d'ailleurs une forme sociale*.

Si nous admettons cette hypothèse, nos ruches à forte récolte de

pollen peuvent être considérées comme des colonies plus ou moins *déréglées* par rapport à celles que nous considérons comme normales, c'est-à-dire comme adaptant mieux leurs récoltes de pollen à leurs besoins réels. L'apiculteur, en sélectionnant depuis des millénaires des ruches *plus productives* a probablement contribué à augmenter la proportion des ruches ayant une forte tendance au hoarding, aussi bien pour le pollen que pour le miel, les deux types de hoarding n'étant probablement pas entièrement distincts. (La ruche P 3 a récolté beaucoup de pollen mais aussi beaucoup de miel).

Il existe d'ailleurs des gradations dans l'aptitude au hoarding et les différences constatées entre les ruches dites normales pourraient bien se ramener à des différences minimales dans le degré d'aptitude au hoarding. Ainsi dans la série J, la ruche J 3 paraît plus portée au hoarding que la J 1. Nous avons été frappés, au cours de la visite générale du 21 avril 1955 par l'importance des *réserves de pollen* qu'elle avait accumulées. Dans toute la période où elle est normale, c'est-à-dire jusqu'en juillet, moment où sa reine donne des signes de fatigue, elle récolte un peu plus que la J 1, pourtant plus développée.

Nous constatons encore que l'aptitude à récolter du pollen peut se retrouver plusieurs années de suite. La ruche 105, toujours en tête en 1953, l'est encore en 1954 et 1955 dans les périodes étudiées. La ruche 109 se place toujours dans la moyenne pendant les trois années. Ce n'est certainement pas là un pur effet du hasard.

Si nous nous plaçons à un *point de vue strictement économique*, la ruche type 105 qui se développe rapidement, récolte beaucoup de pollen, moins de miel, produit énormément d'abeilles et finit par essaimer, représente une *non-valeur* pour le producteur de miel. Pour le producteur d'abeilles c'est une bonne ruche. La ruche 109 représente un type à peu près opposé : son hoarding est axé sur le miel et non sur le pollen. Ceci nous amène à envisager l'existence de ruches « à viande » et de ruches « à miel » comme il existe des porcs à viande et des porcs à graisse. Ces deux types sont d'ailleurs intuitivement connus des apiculteurs qui savent que certaines ruches, normales en tous points, bien développées, font peu de miel et ceci chaque année avec une constance remarquable. Ceci n'est d'ailleurs pas spécial à l'abeille italienne dont on sait qu'elle a tendance à pousser l'élevage au détriment de la récolte ; certaines abeilles noires peuvent aussi présenter ce caractère.

RÔLE DES DIFFÉRENCES D'ORIGINE GÉOGRAPHIQUE. — Si l'on admet un certain degré d'adaptation des ruches d'une localité à sa flore particulière, on est amené à penser qu'un certain *rythme* règle leur développement en fonction de cette flore. On sait le rôle considérable joué par le milieu en général dans la croissance et la reproduction des êtres vivants. Il était normal de songer à retrouver dans une colonie ayant subi un dé-

trouve dans ce groupe le type 15 de 1950 et les types J, R et I, de 1955. La courbe de récolte de ces colonies de race noire provenant soit de Bures même, soit du Jura, soit de l'Indre est *progressivement croissante*, s'infléchit rapidement en juillet et reste *stationnaire jusqu'en octobre* avec une remontée passagère et peu importante en septembre. Nous retrouvons bien le cycle saisonnier de l'abeille noire, disons de la majorité des abeilles noires françaises, qui restreignent leur élevage dès la fin de la miellée et se mettent presque en hivernage dès le mois d'août.

b) *Colonies de race noire provenant de la zone méditerranéenne.* — Pour ces colonies le développement est particulièrement rapide au printemps. La courbe de récolte du pollen présente une *ascendance beaucoup plus forte* que précédemment. Finalement la récolte est à peine supérieure à celle des autres abeilles de race noire car un ralentissement se marque dès le mois de juin, le plus favorable pour les autres ruches de race noire. On distingue pour la Noire méditerranéenne, comme pour la Noire de l'intérieur de la France, un regain de récolte en septembre.

c) *Colonies de race italienne pure.* — Nous ne possédons des données complètes que pour 1953 relativement à ces ruches. Leur courbe de récolte se confond avec celle de la noire jusqu'en juin. Elle diverge ensuite très nettement et présente une *ascendance prononcée jusqu'en août*, puis une remontée en septembre. C'est la courbe typique des ruches qui récoltent beaucoup de pollen et qui élèvent un couvain abondant pendant toute l'année apicole. Le fait que nous ne trouvions ce type de courbe qu'en 1953 pourrait nous amener à penser qu'il s'agit d'un caractère tenant uniquement à l'année. En fait, il n'en est rien, l'été 1953 n'ayant pas été plus favorable que les autres. Il s'agit bien d'une tendance, bien connue d'ailleurs, de l'abeille italienne à développer considérablement son nid à couvain même aux périodes peu favorables. Cette tendance se traduit par des récoltes de pollen particulièrement abondantes et réparties sur une période très longue.

B. — FACTEURS EXTERNES

A côté des facteurs internes agissant sur la récolte du pollen, il faut distinguer des facteurs externes, c'est-à-dire relatifs au milieu extérieur. Les plus importants de ces facteurs sont d'une part *la flore* et d'autre part tout ce qui constitue *le climat*.

1° **La flore.** — Nous aurons l'occasion dans le chapitre suivant relatif à la variation qualitative des récoltes de pollen d'examiner en détail la flore utilisée par les abeilles. Nous examinerons donc seulement dans quelle mesure la flore peut, en tant que fournisseur de pollen, constituer un élément favorisant ou limitant la récolte.

De mars à juin les floraisons les plus diverses se succèdent pratique-

ment sans interruption. Les principales plantes fournissant du pollen sont le Saule, les Arbres fruitiers, le Colza, le Coquelicot et le Châtaignier. Pendant cette période l'abeille dispose à tout moment de sources de pollen très importantes associées le plus souvent à des sources de nectar. Il n'y a pour ainsi dire jamais manque de pollen à cette époque, sauf circonstances tout à fait exceptionnelles (mai 1955). *Dès la fin de la floraison du Châtaignier* la situation change ; les sources de pollen sont plus rares et les sources de nectar peuvent disparaître presque totalement en raison de la sécheresse qui sévit souvent à cette époque. Dans les années humides, le Trèfle blanc reste la source essentielle de pollen. *En septembre-octobre* de nouvelles floraisons apparaissent : Composées, Crucifères diverses puis Lierre et le nectar peut être de nouveau abondant pendant de courtes périodes, ce qui explique la reprise de l'élevage constatée chaque année en septembre-octobre.

La raréfaction des plantes pollinifères *pendant l'été* peut expliquer à elle seule la diminution des récoltes. Nous constaterons toutefois que les colonies qui présentent une faculté élevée de récolte du pollen trouvent toujours une flore suffisante pour la satisfaction de leurs besoins. On peut donc considérer que *la flore constitue pendant la plus grande partie de l'année apicole un facteur favorisant* car elle est surabondante et *seulement en été* aux périodes les plus sèches un *facteur limitant* la récolte du pollen.

Nous pouvons examiner par l'intermédiaire des courbes de variation de poids des ruches les *rapports* existant entre la *récolte du pollen* et la *récolte du nectar*. Un exemple nous suffira pour conclure à une corrélation assez lâche entre les deux types de récolte (fig. 23). Les jours de miellée sont accompagnés d'une importante récolte de pollen mais *il n'y a pas proportionnalité* stricte entre la quantité de pollen récoltée et la variation de poids. La nature des plantes visitées par les abeilles joue un rôle prépondérant ; ainsi la miellée du Robinier faux-acacia n'est pas accompagnée de récolte de pollen car le Robinier donne peu de pollen. Le Colza, le Saule, le Châtaignier offrent, au contraire, de grosses quantités de pollen et la miellée est toujours accompagnée de récoltes de pollen.

2° Les facteurs météorologiques. — Les facteurs météorologiques ont à la fois une influence *sur l'abeille* et *sur la flore* et il n'est pas toujours facile de distinguer l'importance respective de ces influences. Une baisse de température ralentit l'activité des abeilles mais elle influe aussi sur la sécrétion nectarifère et sur l'ouverture des fleurs, donc sur la production du pollen. Une hausse de température agit en sens inverse. Mais toutes les plantes ne réagissent pas de la même façon aux variations de température. Il est donc difficile de faire la part de l'action de la température sur la flore et sur l'abeille. Il en est d'ailleurs de même pour tous les autres facteurs météorologiques que ce soit le vent, l'hygrométrie,

les précipitations, etc. dont les effets sont aussi bien ressentis par l'abeille que par la plante.

Afin d'essayer de dégager quelques règles générales nous avons comparé pour l'année 1950 les récoltes de la ruche 15 aux principales variables météorologiques enregistrées sous abri à proximité du rucher pendant toute l'année apicole. Les figures 24 et 24 *bis* nous donnent les variations de la récolte de pollen et celles de la température, de l'hygro-

FIG. 23.

métrie, de la pression atmosphérique, de l'insolation et de la pluviométrie. Sous un abri météorologique du type Montsouris installé au milieu des terrains expérimentaux de la Station nous avons placé les appareils classiques : psychromètre, thermomètre à minima, thermomètre à maxima, thermomètre enregistreur, hygromètre enregistreur. A proximité de l'abri étaient installés un pluviomètre association et un héliographe Jordan. La pression atmosphérique était mesurée au laboratoire au moyen d'un baromètre enregistreur contrôlé par un baromètre à mercure à large cuvette.

Pour analyser les phénomènes que nous voulons mettre en évidence, il convient d'examiner de très près les graphiques. En effet, leur lecture

ne donne, *a priori*, aucune indication vraiment nette ; ainsi que nous le verrons ensuite cela provient du fait que l'action de la température par exemple est variable selon l'époque.

Notons tout d'abord qu'*aucune récolte n'a lieu lorsque la température n'atteint pas au moins 10°*. Cette température de 10° semble bien être strictement limitante. Aucun relevé ne nous permet d'affirmer que la récolte du pollen est possible au-dessous de cette température.

En mars, nous trouvons du 4 au 8 une période où la température maximum est *en hausse constante* ; elle passe de 11° à 18°. Parallèlement la récolte de pollen passe de 0 à 29,5 g par jour. Ici, l'influence de la température apparaît d'autant plus nettement qu'il s'agit de journées très semblables au point de vue hygrométrie et insolation. Il semble bien que le fait de passer de 15° le 6 à 17° le 7 soit très important. Cette différence de 2° dans le maximum de température correspond à une récolte plus que doublée.

Si nous considérons que la journée du 8 mars représente des conditions de vol très favorables pour l'abeille, aussi favorables qu'on peut le souhaiter au début de mars, nous dirons que la récolte de pollen de ce jour est *la plus forte possible* compte tenu du nombre de butineuses disponibles, des besoins de la ruche et de la flore disponible. Ce maximum possible est en augmentation rapide car dès le 15 mars, journée moins favorable que le 8 la récolte passe à 35,4 g et, dans la 2^e quinzaine du mois, peu favorable à la récolte du pollen, il suffit de 15°5 pour une récolte de 28,2 g. Cette deuxième quinzaine de mars est par ailleurs très complexe, le temps étant particulièrement instable ; du 25 au 28, pour 4 journées au cours desquelles le maximum de température atteint de 14° à 15°5, la récolte varie entre 3,5 g et 28,2 g ; d'autres facteurs que la température doivent jouer alors d'une façon prépondérante.

En avril, la période la plus intéressante est celle qui va du 4 au 8. Nous retrouvons comme en mars une période où la température est en hausse constante de 9° à 21°. La récolte de pollen suit cette progression mais on constate que bien qu'elle soit plus favorable que la précédente la journée du 8 ne donne que 38,9 g contre 39,8 g la veille. Ce mouvement de léger recul n'a été suivi d'ailleurs que par la ruche 15 ; les autres ruches ont poursuivi la progression, ce qui tendrait à prouver qu'il ne s'agit pas d'une limitation par la flore ou par un facteur météorologique autre que la température mais bien d'une réaction propre à la ruche 15. Nous retrouverons plus loin le même phénomène qui doit être en liaison avec la variation des besoins de la colonie.

Du 18 au 24 avril le maximum de température part de 10° et revient à 9° en passant par 18° et 16°. La récolte de pollen suit une progression puis une régression analogue. Du 28 avril au 3 mai la température passe par un maximum élevé le 1^{er} mai mais *la courbe de récolte du pollen pré-*

sente un maximum la veille alors que les conditions de récolte paraissent moins favorables. Nous retrouvons le phénomène précédemment noté, plus accentué cette fois. Il est possible qu'une hygrométrie plus basse et une température plus élevée influent défavorablement sur la flore mais nous ne pensons pas que ce soit le phénomène essentiel.

Afin de contrôler les rapports pouvant exister entre les phénomènes phénologiques et la récolte du pollen, nous avons procédé en 1950 à une étude approfondie de la floraison d'une petite parcelle de Navette d'hiver cultivée sur les terrains du laboratoire. Des photographies en couleurs prises à intervalle régulier nous ont renseignés sur l'évolution de la floraison par l'étude des changements de coloration. L'examen des photographies montre très nettement une défloraison importante de la parcelle entre le 27 avril et le 4 mai. Par ailleurs nous avons procédé sur un certain nombre de pieds à des relevés très précis de l'état de floraison tous les deux ou trois jours. Nous comptons à chaque fois le nombre de fleurs sur les différentes hampes florales de façon à obtenir un diagramme précis de l'évolution de la floraison. Nous avons pu ainsi observer à la suite des deux journées de chaleur du 30 avril et du 1^{er} mai une accélération considérable de la défloraison, le nombre des fleurs ouvertes pouvant avoir diminué de 50 p. 100 et plus entre le 28 avril et le 1^{er} mai. Par contre, sur les fleurs du Colza d'hiver de précocité moindre la même période de chaleur a moins influencé la floraison. L'action de la température sur la flore est donc complexe puisque *son effet est différent selon le stade de la floraison*. Il est possible que les deux journées de chaleur aient suffisamment agi sur la flore exploitée par les abeilles à cette époque (dont les Oléagineux) pour provoquer la baisse de récolte constatée.

Notons encore que la récolte du 6 mai où le maximum de température dépasse à peine 15° est un peu plus forte que celle du 1^{er} mai avec ses 26°. Dans une période de beau temps continu telle que celle qui va du 9 au 14 mai on notera qu'il y a de fortes récoltes du 9 au 11 mai et des récoltes deux fois plus faibles du 13 au 15 sans que l'on puisse mettre en évidence une variation notable des facteurs météorologiques. Nous sommes donc en présence d'un autre facteur limitant la récolte et qui est certainement d'ordre interne car nous n'avons pas constaté de carence brutale de la flore se produisant en 24 heures alors que le temps reste très beau.

La 2^e quinzaine de mai est pluvieuse, perturbée et peu ensoleillée. La récolte du pollen est très irrégulière, varie beaucoup d'un jour à l'autre, le plus souvent sans doute en fonction de facteurs d'ordre météorologique difficiles à analyser. Les plus fortes récoltes sont cependant en relation avec les plus fortes températures et les plus faibles chutes de pluie.

En juin, aucun maximum de température n'est inférieur à 15°. Il n'y a pas de jour sans récolte de pollen. Les minima se situent dans les

jours pluvieux, un peu frais et peu ensoleillés (14, 21, 22, 23 et 30 juin). Pour les autres jours il existe une certaine corrélation entre température et récolte mais nous retrouvons toujours le même phénomène : *le maximum de récolte pour une série de belles journées se situe au début de la période* (maximum du 4 pour la période du 1^{er} au 9 juin, maximum du 27 pour la période du 25 au 30 juin). Notons encore la récolte de 45 g du 24 juin après trois jours de mauvais temps.

Il résulte de ces observations que le facteur température joue un rôle essentiel dans la récolte du pollen. Pas de récolte au-dessous de 10° ; augmentation régulière des récoltes avec l'élévation de température mais aussi absence de coïncidence complète entre la courbe de température et la courbe de récolte ; il arrive fréquemment que sur une période de beau temps les maxima de récolte se situent avant le maximum de température. *La température joue donc un rôle de facteur limitant* mais elle ne constitue pas, loin de là, le seul facteur agissant sur la récolte. Il est certain que les *besoins en pollen*, plus forts après une période de mauvais temps, plus faibles après une bonne récolte, le rythme d'éclosion des fleurs qui peut subir un ralentissement au cours d'une période chaude et sèche, le nombre des butineuses disponibles, sont autant de facteurs qui interviennent concurremment avec la température pour limiter la récolte. A certains moments l'effet sur la défloraison des plantes visitées par les abeilles doit jouer le rôle essentiel dans la perte de récolte. Ajoutons encore que *l'abeille, par son travail, contribue encore à hâter la défloraison des plantes qu'elle pollinise*. La baisse de récolte apparaît ainsi comme la conséquence des récoltes antérieures.

Nous n'avons guère envisagé jusqu'ici que l'action de la température. En fait, ce facteur est en rapport trop étroit avec l'insolation, la pression atmosphérique, l'hygrométrie et la pluviométrie pour qu'il soit possible d'isoler l'action de chaque facteur. L'action du vent, facteur relativement indépendant aurait été intéressante à connaître ; nous n'avons pu l'étudier faute d'un matériel convenable pas plus que la radiation solaire totale, autre facteur important. En fait notre étude se ramène plutôt à l'examen de l'influence de certains types de temps sur la récolte du pollen et montre bien que le climat agit essentiellement comme un frein qui entrave la récolte d'une façon périodique (facteur limitant) mais ne constitue pas le moteur essentiel du butinage ; les facteurs internes paraissent à bien des titres d'une importance bien plus grande.

Conclusions du chapitre III

Si nous résumons les données expérimentales recueillies au cours de notre travail nous pouvons dire que, du point de vue quantitatif, la récolte du pollen par les abeilles est un phénomène étroitement *lié à la*

nutrition. Il existe un *rapport* entre la *quantité de pollen récoltée* et l'*extension de la colonie* mais ce rapport n'est apparent que sur une longue période en raison du volant que constituent les réserves.

La reine n'a d'action sur la récolte du pollen que dans la mesure où elle influe sur l'étendue du couvain. La récolte se poursuit jusque dans les colonies les plus désorganisées.

TABLEAU III

Analyse quantitative des récoltes 1950-1955

Poids cumulé de la récolte	R 15 de 1950	Moyenne 1953 Groupe B	Moyenne 1954 Groupe B	Moyenne 1955 Groupe J	Moyenne 1955 Groupe R	Moyenne 1955 Groupe P	Moyenne 1955 Groupe L	Moyenne 1955 Groupe B
	g	g	g	g	g	g	g	g
Au 1 ^{er} mars	46	—	—	—	—	—	—	—
Au 15 mars	164	—	119	—	—	—	—	—
Au 1 ^{er} avril	314	135	228	12	7	23	9	—
Au 15 avril	410	160	435	225	138	376	138	180
Au 1 ^{er} mai	584	326	691	749	486	1 175	376	486
Au 15 mai	1 046	484	1 031	1 027	663	1 458	606	—
Au 1 ^{er} juin	1 354	746	—	1 280	868	1 737	698	—
Au 15 juin	1 735	1 089	—	1 543	1 092	1 982	—	—
Au 1 ^{er} juillet	2 097	2 379	—	1 906	1 410	2 267	—	—
Au 15 juillet	2 153	2 715	—	2 212	1 789	2 511	—	—
Au 1 ^{er} août	2 204	2 975	—	2 271	1 880	2 539	—	—
Au 15 août	2 230	3 136	—	2 327	1 959	2 583	—	—
Au 1 ^{er} septembre	2 239	3 181	—	2 471	2 086	2 709	—	—
Au 15 septembre	—	3 239	—	—	—	—	—	—
Au 1 ^{er} octobre	—	3 260	—	2 521	2 127	2 770	—	—
Au 15 octobre	—	3 295	—	—	—	—	—	—
Au 1 ^{er} novembre	—	3 314	—	—	—	—	—	—
Au 15 novembre	—	—	—	—	—	—	—	—

Il semble que l'activité de récolte du pollen, comme d'ailleurs du nectar, ne soit pas toujours parfaitement proportionnée aux besoins des colonies ; elle se transforme parfois en une activité que l'on pourrait peut-être qualifier de *pathologique* dans le sens où elle apparaît comme un *dérèglement d'une fonction de nutrition* ; on peut sans doute alors assimiler au *hoarding* l'amassage sans raison de stocks inutiles de nourriture. La tendance à l'amassage sans limites n'est pas également présente chez toutes les colonies.

L'allure des courbes de récolte peut être rattachée à l'origine géographique des colonies. Elle représente donc un caractère adaptatif dans la mesure où la modification de la courbe est en rapport avec une particularité du milieu d'origine, ce qui paraît vérifié dans les cas étudiés.

Des facteurs externes tels que *la flore*, plus ou moins riche, *le climat*, plus ou moins favorable, sont autant de facteurs qui viennent influencer la récolte.

Cet ensemble de données nous paraît fort bien cadrer avec la théorie d'EMERSON (1950) sur le *superorganisme* qui rapproche la ruche d'un

TABLEAU IV

Analyse quantitative des récoltes : 1953-1954

Poids cumulés de la récolte	Ruche 6	Ruche 105	Ruche 108	Ruche 109	Ruche 146	Moyenne 6-109-146
Poids de pollen récolté :						
1 ^{er} Mars 1953						
15 Mars 1953						
1 ^{er} Avril 1953	89	202	43	115	224	143
15 Avril 1953	101	233	50	150	291	181
1 ^{er} Mai 1953	255	521	109	301	467	341
15 Mai 1953	433	771	162	411	657	500
1 ^{er} Juin 1953	771	1.019	301	714	950	812
15 Juin 1953	1.053	1.055	552	1.063	1.243	1.120
1 ^{er} Juillet 1953	2.112	3.595	1.230	2.476	2.415	2.334
15 Juillet 1953	2.575	4.116	1.348	2.742	2.727	2.681
1 ^{er} Août 1953	3.003	4.323	1.462	3.063	2.917	2.994
15 Août 1953	3.140	—	1.683	3.205	3.055	3.135
1 ^{er} Septembre 1953	3.191	—	1.723	3.269	3.084	3.181
15 Septembre 1953	3.241	—	1.771	3.355	3.130	3.242
1 ^{er} Octobre 1953	3.264	—	1.781	3.358	3.155	3.259
15 Octobre 1953	3.278	4.410	1.793	3.402	3.180	3.287
1 ^{er} Novembre 1953	3.287	4.460	1.997	3.426	3.187	3.300
15 Mars 1954	118	126	145	92	116	
1 ^{er} Avril 1954	221	284	260	172	205	
15 Avril 1954	386	583	429	376	406	
1 ^{er} Mai 1954	514	1.010	650	651	631	
15 Mai 1954	775	1.422	967	1.010	979	

TABLEAU V

Analyse quantitative des récoltes 1950

Poids cumulés de la récolte	R ₁ R _{1 bis}	R ₃	R ₁₁	R ₁₃	R ₁₅
Poids récolté :					
1 ^{er} Mars 1950	9	2	39	5	46
15 Mars 1950	79	37	193	29	164
1 ^{er} Avril 1950	130	53	282	50	314
15 Avril 1950	146	67	333	61	410
1 ^{er} Mai 1950	188	103	507	87	584
15 Mai 1950	267	271	774	133	1 046
1 ^{er} Juin 1950	323	362	884	30	1 354
15 Juin 1950	346	420	1 038	110	1 735
1 ^{er} Juillet 1950	398	444	1 112	190	2 097
15 Juillet 1950	405 523	456	—	—	2 153
1 ^{er} Août 1950	413 643	470	—	—	2 204
15 Août 1950	416 729	471	—	—	2 230
1 ^{er} Septembre 1950	424 779	471	—	—	2 239
15 Septembre 1950	427 797	—	—	—	—
1 ^{er} Octobre 1950	436 803	—	—	—	—
15 Octobre 1950	438 804	—	—	—	—
1 ^{er} Novembre 1950	—	—	—	—	—
Totaux					2 239 g

R₁ Normale jusqu'au 27 juin. Dédoublée le 27 juin. Reste avec butineuses + reine étrangère + reine et donne R_{1 bis} colonie avec couvain sans butineuses + jeune reine (née en juin).

R₃. Normale jusqu'au 16 mai puis orpheline jusqu'à la fin.

R₁₁. Normale jusqu'à juin. Reine renouvelée en juin. Trappe enlevée le 29 juin.

R₁₃. Normale jusqu'au 12 mai. Remplacée ce jour-là par essaim nu (12 mai-27 juin).

R₁₅. Normale jusqu'au bout.

FIG. 24.

FIG. 24 (bis)

TABLEAU VI
Quantité de pollen récolté — Résultats cumulatifs (en grammes)

Semaines Ruches	1	1-2	1-3	1-4	1-5	1-6	1-7	1-8	1-9	1-10	1-11	1-12	1-13	1-14	1-15	1-16	1-17	1-18	1-19	1-20	1-21	1-22	1-23
1	9	117	227	342	716	851	928	980	1 208	1 521	1 597	1 805	2 027	2 187	2 352	2 480	2 547	2 594	2 616	2 749	2 821	2 852	2 896
2	3	10	—	—	—	—	8	33	126	203	215	332	372	387	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	33	223	318	445	842	1 086	1 174	1 244	1 469	1 694	1 701	1 893	2 113	2 258	2 290	2 391	2 381	—	—	—	2 409	2 420	2 422
4	7	114	169	313	852	1 279	834	872	1 090	1 290	1 347	1 547	1 784	1 959	2 099	2 174	2 202	2 330	2 361	2 463	2 516	2 532	2 578
5	7	82	187	437	887	1 127	1 172	1 197	1 355	1 473	1 523	1 605	1 700	1 795	1 793	1 833	1 893	1 932	1 952	2 077	2 137	2 166	2 187
6	3	46	108	228	428	497	542	619	799	1 559	1 116	1 256	1 584	1 774	1 917	2 032	2 207	2 264	2 296	2 426	2 551	2 564	2 590
7	8	53	78	185	423	548	607	684	817	1 042	1 107	1 235	1 548	1 758	1 938	2 138	2 248	2 296	2 347	2 392	2 445	2 474	2 530
8	13	151	261	351	636	820	881	934	1 014	1 052	1 085	1 199	1 289	1 354	1 462	1 527	1 577	1 639	1 658	1 711	1 725	1 734	1 759
9	3	73	137	277	562	672	773	813	1 011	1 138	1 235	1 300	1 574	1 770	1 970	2 084	2 161	2 226	2 257	2 372	2 495	2 418	2 434
10	7	50	105	200	382	468	512	562	697	917	926	998	1 055	1 095	1 142	1 172	1 227	1 231	1 237	1 286	1 303	1 312	1 323
11	6	38	63	101	205	262	286	291	299	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	11	109	231	356	563	700	754	774	801	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	15	130	240	300	665	830	900	890	1 150	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	17	149	294	524	1 074	1 289	1 369	1 467	1 767	1 823	1 831	1 888	1 978	2 046	2 088	—	2 091	2 094	2 109	2 159	2 216	2 261	2 297
15	15	140	235	415	680	817	870	917	1 004	1 279	1 307	1 387	1 452	1 499	1 520	1 528	—	—	—	—	1 501	1 502	1 614
16	38	395	600	970	1 770	1 990	2 135	2 165	2 401	2 704	2 809	3 056	3 371	3 588	3 798	3 918	3 998	4 074	4 113	4 266	4 320	4 343	4 354
17	—	50	115	190	315	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	—	105	235	395	655	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	115	290	415	665	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	65	167	297	457	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	—	35	92	187	337	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

organisme unique plutôt que d'une société. Nous avons affaire à un *organisme* qui subit un cycle annuel de développement, éventuellement de division par essaimage, et qui revient à un stade voisin du stade initial. Cet organisme récolte sa nourriture, l'assimile et la transforme en matière vivante et en réserves. Si rien ne s'oppose à un développement indéfini l'organisme s'accroît jusqu'à la *bipartition* et continue ensuite à assimiler jusqu'à la prochaine division. Dans la ruche, plusieurs facteurs constituent des freins plus ou moins puissants de l'*assimilation indéfinie* ; la reine, tout d'abord, dont les facultés de ponte sont limitées ; la population des butineuses ensuite qui subit des pertes continues ; la flore dont les ressources sont limitées et variables, enfin les conditions atmosphériques qui limitent le butinage.

Au cours d'un cycle annuel la population réduite de butineuses de la *fin de l'hiver* dispose tout d'abord d'une *flore aux ressources surabondantes*, mais à ce moment les conditions atmosphériques sont nettement limitantes. Jusqu'à la fin du printemps toutes les conditions sont favorables pour peu que la reine soit jeune et prolifique. On atteint la partie asymptotique de la courbe des récoltes. *Puis la flore devient le plus important facteur limitant en été* avec, probablement, la fécondité de la reine qui peut subir un fléchissement d'origine mal connue ; il s'agit peut-être d'une diapause estivale, peu importante chez l'abeille italienne, plus importante chez l'abeille noire, ce qui expliquerait la différence de pente des courbes en été. *En septembre, reprise partielle des récoltes* avec les floraisons tardives et reprise parallèle de la ponte qui assure la formation des abeilles d'hiver qui vivent jusqu'en avril-mai de l'année suivante.

Selon les caractères génétiques des colonies la propension à faire des réserves est plus ou moins grande. *Les réserves de miel* seraient assimilables à un *corps adipeux* du superorganisme ; certaines colonies ont donc une facilité plus grande que d'autres à « engraisser » ; d'autres transforment les aliments en matière vivante et font moins de réserves mais se divisent plus facilement par *essaimage*.

Nous verrons au chapitre suivant que l'étude de la valeur nutritive des aliments choisis par les différentes colonies semble concorder avec ce point de vue.

(à suivre)