

ARTICLE ORIGINAL

Comportement alimentaire de la reine chez les abeilles (*Apis mellifica ligustica*) au cours du nycthémère et tout au long de l'année¹

par

S. AL HADDAD² et B. DELAGE-DARCHEN²

SUMMARY : alimentary behaviour of the queen honeybee (*Apis mellifica ligustica*) during night and day and all the year long.

The alimentary behaviour of the queen honey bee has been a subject of study for several decades now, with plenty of known facts available — but many of them disparate if not contradictory.

In the present study, the alimentary behaviour of the queen has been traced, night and day, all the year long. The age of the feeder bees has been noted, as has the physiological state of their feeder glands, so as to give an indication of the food supplied to the queen. The results obtained lead to believe that :

- In the warmer seasons, the queen honeybee is the object of constant attention by workers, who surround her in a «court» and supply regurgitated food.
- The food varies from summer to winter. In summer, the queen is fed solely on regurgitations by workers of different ages, although the «feeder» category dominates. Dissection of workers likely to feed the queen shows that the youngest can provide only mandibular gland secretion. She then receives hypopharyngeal secretions from numbers of older workers (3 to 11 days old). Forager bees — who are also occasional feeders, though only ever at night — can at that age provide both labial secretions and crop content.

¹ Manuscrit reçu le 27 juin 1995 ; accepté le 22 décembre 1995.

² Ecole d'Apiculture Tropicale, Université Paris VI, F-24260 Le Bugue, France.

During the non-laying winter period, the queen is far less dependent on the workers — a finding already documented but also contradicted. Our long-term comparative study of a single hive clearly illustrates this seasonal development. In winter the queen feeds directly on the reserves of honey (never of pollen).

- Finally, our night-time observations show that the queen receives regurgitations from workers which during the day have the status of forager bees. The nutritional value provided by these individuals is noticeably different, and in that case the labial-gland production of workers of this age may be of great interest for the queen.

Key-words : *Apis mellifica ligustica*, feeding behaviour, queen honeybee, nurse bees, feeder glands, pollen gathering.

RESUME

Le comportement alimentaire de la reine d'abeilles est un sujet qui a été étudié depuis plusieurs décennies. On disposait de beaucoup d'éléments sur cette question, mais les informations étaient plus ou moins disparates, voire contradictoires.

Au cours de cette étude, nous avons suivi le comportement alimentaire de la reine au cours du nyctémère tout au long de l'année. L'âge des abeilles nourrices a été noté ainsi que l'état physiologique de leurs glandes nourricières, ce qui permet de se faire une idée de la nourriture fournie à la reine. Les résultats obtenus amènent à conclure que :

- Pendant la belle saison, la reine féconde est l'objet d'une attention constante de la part des ouvrières qui l'entourent d'une cour et lui prodiguent de la nourriture régurgitée.
- Son alimentation diffère entre été et hiver. L'été, la reine est nourrie exclusivement de régurgitations d'ouvrières d'âges variés, bien que la catégorie des «nourrices» soit prédominante. La dissection des ouvrières susceptibles d'alimenter la reine montre que les très jeunes ne peuvent fournir que la sécrétion mandibulaire. Ensuite, elle reçoit des sécrétions hypopharyngiennes de la part des nombreuses ouvrières plus âgées (3-11 jours). Quant aux butineuses, nourrices de nuit, elles sont susceptibles de fournir des sécrétions labiales notables à cet âge-là et du contenu sucré du jabot.

L'hiver, pendant la période d'arrêt de la ponte, la reine est beaucoup moins tributaire des ouvrières. Ceci étant déjà signalé mais en même temps controversé. L'étude comparative de longue durée que nous avons menée sur une même ruche montre bien cette évolution saisonnière. L'hiver, la reine se nourrit directement dans les réserves de miel (jamais de pollen).

— Enfin, nos observations au cours de la nuit montrent que la reine reçoit des régurgitations fournies par des ouvrières qui sont butineuses pendant la journée. L'apport alimentaire de ces individus est sensiblement différent de celui des ouvrières jeunes et la production de leurs glandes labiales est peut-être d'un grand intérêt pour la reine à ce moment-là.

Mots-clés : *Apis mellifica ligustica*, comportement alimentaire, reine d'abeilles, nourrices, glandes nourricières, butineuses.

Introduction

L'alimentation de la reine d'abeilles semble à première vue un sujet très bien connu. Il est vrai que de nombreux chercheurs ont contribué depuis longtemps à cette connaissance. Toutefois, les résultats ne sont pas toujours concordants, les conditions expérimentales n'étant la plupart du temps ni identiques ni faciles à comparer, d'où un certain flou. A titre d'exemples : BUTLER (1954a) qui a étudié le transfert alimentaire entre la reine et les ouvrières montre que la reine n'offre rien aux ouvrières, alors que pour DELVERT-SALLERON (1963) et GÖSSWALD et KLOFT (1963) il y a bien transfert de nourriture de la reine aux ouvrières. PAIN *et al.*, (1973) ont étudié aussi durant la belle saison les transferts alimentaires entre reine et ouvrières. Selon ces derniers auteurs, la reine offre parfois de la nourriture aux ouvrières, mais en général elle a plutôt une attitude de refus, répugnant à régurgiter de la nourriture aux ouvrières.

Il a été indiqué par PERPELOVA (1928) et FREE (1959) que durant la période d'hivernage (à ce moment la reine ne pond pas), celle-ci se nourrit seulement de miel, soit mis en réserve dans les cellules soit provenant du jabot des ouvrières. Mais d'autres auteurs comme ISTOMINA-TSVETKOVA (1953a et b) et HAYDAK (1970) ont montré que la reine durant cette même période peut être alimentée à la fois à partir de sécrétions glandulaires des ouvrières ainsi que de miel prélevé par elle-même dans les cellules. Pour FOTI (1956), FOTI *et al.*, (1967), durant la période d'hivernage la reine ne se nourrit pas de miel, mais de nourriture glandulaire produite par les ouvrières (sans préciser si durant cette période la reine était en activité de ponte ou pas).

D'autre part, les renseignements fournis par la bibliographie concernant la question de savoir quelle classe d'ouvrières nourrit la reine ne sont pas suffisamment concordants, ils sont même là encore difficiles à comparer. DELVERT-SALLERON (1963), qui a étudié le transfert alimentaire entre reine et ouvrières, estime que ce transfert s'effectue entre la reine et un groupe d'ouvrières privilégiées aussi bien dans les ruches que dans les petites colonies expérimentales d'une vingtaine d'ouvrières. Selon VAN DER BLOM (1990), ce sont surtout les ouvrières autour de la reine qui la lèchent et l'alimentent. Mais ces deux auteurs ne donnent aucune précision sur l'âge de ces ouvrières nourrices.

LINDAUER (1952-1953) montre que les abeilles âgées de 1 à 13 jours alimentent la reine alors que PAIN et ROGER (1976) écrivent que ce sont les ouvrières de 1 à 6 jours et de 16 à 20 jours qui s'en occupent.

Pour PEREPELOVA (1928), il n'y a pas d'ouvrières alimentant la reine ayant moins de 6 jours et, selon ALLEN (1955), ce sont celles de 1 à 11 jours qui le font. Puis en 1960, le même auteur indique que ce sont plutôt les ouvrières âgées de 1 à 23 jours. Les deux auteurs (PEREPELOVA et ALLEN) ont travaillé avec des colonies de constitution différente. Le premier utilisait des grandes colonies et a observé 35 fois, le second a travaillé avec des petites colonies et a observé 65 fois. L'âge auquel les ouvrières alimentent la reine peut être influencé par l'état de la colonie, sa taille, la saison, la situation géographique, les différentes techniques utilisées, les races d'abeilles etc.

«*La bouillie larvaire*». Les auteurs qui ont étudié l'alimentation de la reine disent souvent que les ouvrières lui régurgitent de la «bouillie larvaire». Car ces chercheurs sont d'accord sur le fait que les ouvrières régurgitent aux adultes (jeunes ouvrières, jeunes mâles et reine tout au long de sa vie) autre chose que le simple contenu du jabot à miel. Pour eux, des composants de la gelée royale participent à cette alimentation.

Mais en quoi consiste exactement «la bouillie larvaire»? Faut-il l'homologuer à la gelée royale ? Ce n'est pas très clair chez les auteurs utilisant cette expression. SIMPSON parle d'une substance produite par les glandes pharyngiennes des ouvrières et donnée aux larves. SHUEL et DIXON (1959) et PATEL *et al.* (1960) la définissent comme «une substance formée de constituants clairs provenant des glandes hypopharyngiennes, mêlée à du miel, à des enzymes digestives et à de l'eau et des constituants blanc-pâle qui semblent être un mélange des sécrétions des glandes mandibulaires et hypopharyngiennes», (mais ces auteurs n'apportent pas de preuve de l'existence réelle de ce mélange).

Selon HAYDAK (1970) citant BUTLER (1954a et b), FREE (1959) et ALLEN (1960), la reine est nourrie de gelée royale sécrétée par les ouvrières qui doivent alors avoir les glandes hypopharyngiennes bien développées. Mais on sait par ailleurs que la gelée royale contient des sécrétions mandibulaires (HOFFMANN, 1960a et b ; BARBIER et PAIN, 1960 et CHAUVIN, 1968). GARY (1961) et BUTLER (1969) montrent que les substances sécrétées par les glandes mandibulaires sont distribuées entre les membres de la colonie avec la nourriture régurgitée.

Mais aucun auteur ne parle de façon précise de l'alimentation de la reine à partir des sécrétions des glandes mandibulaires des ouvrières.

Enfin, FOURNIER *et al.*, (1983) ont montré que les glandes labiales des ouvrières contiennent une substance analogue, sinon identique, à de l'hormone juvénile et que cette même substance se retrouve dans la gelée royale.

Ainsi, la gelée royale apparaît complexe tant dans sa composition chimique que dans les glandes qui participent à son élaboration. En ce qui concerne la «bouillie larvaire», le flou est encore plus grand, mais il est bien évident qu'elle est extrêmement difficile à étudier.

Pour tenter de voir plus clair dans l'alimentation de la reine, notre première approche a consisté en une étude systématique de son comportement alimentaire à la fois au cours du nyctémère et tout au long de l'année en suivant une même ruche placée dans des conditions invariables. Ceci nous étant apparu comme un préalable indispensable à toute autre recherche sur ce sujet.

Matériel et méthodes

Présentation de l'abeille étudiée

Au cours de ce travail, nous avons utilisé principalement des abeilles italiennes *Apis mellifica ligustica* provenant du rucher du laboratoire.

Dispositif expérimental (fig 1)

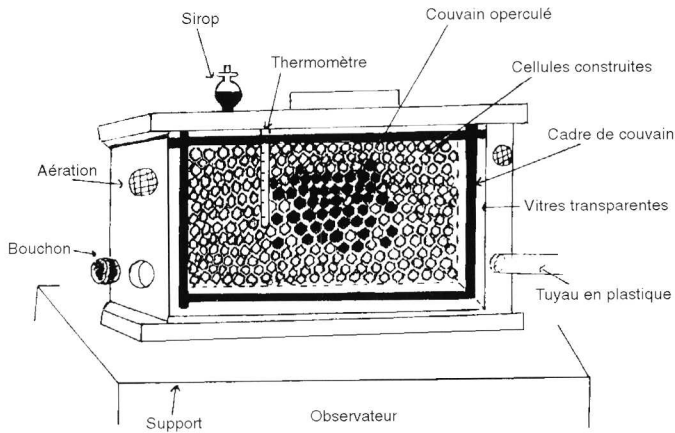


Fig. 1. Dispositif expérimental.

Il est constitué d'une ruchette vitrée à un seul cadre, placée dans notre laboratoire à proximité d'une fenêtre. Il s'agit d'un parallélépipède rectangle de 47,5 cm de longueur, de 31,5 cm de hauteur et de 5,2 cm de large. Deux grandes vitres latérales transparentes permettent de voir l'intérieur mais celles-ci sont occultées par deux panneaux coulissants en bois que l'on retire

seulement lors des observations. Un tuyau souple, fixé au bas de la ruchette, et traversant le mur du laboratoire, permet aux abeilles de sortir butiner librement. Lors des observations, l'expérimentateur se déplace tantôt à droite tantôt à gauche, la ruchette restant en position fixe. La température du laboratoire peut varier entre 25° et 30 °C (chauffage en marche quand il fait froid et ventilateur quand il fait chaud). Un thermomètre fixé à l'intérieur même de la ruchette montre que sur le rayon la température reste constante (aux environs de 32 °C), grâce à la thermorégulation efficace entretenue par les ouvrières. En plus des récoltes provenant de la nature, du sirop sucré est donné aux abeilles à l'aide d'un abreuvoir intérieur. Cette ruchette est peuplée d'ouvrières jeunes et âgées toutes d'âge inconnu, d'un cadre de couvain issu d'une ruche vivant dans la nature et d'une jeune reine féconde. (Notons que le fait d'introduire une reine étrangère à la population d'ouvrières est une pratique courante en apiculture, bien tolérée par l'ensemble des individus en présence). Ceci constitue la base de notre population, à laquelle on va ajouter quotidiennement, pendant 10 jours, entre 30 et 50 abeilles marquées, âgées de 1 à 12 h, écloses en étuve et introduites très précautionneusement. On a ainsi dans la ruchette des abeilles d'âge connu et varié en cohabitation avec les autres abeilles jeunes et vieilles d'âge indéterminé. Dans une ruche d'été, une abeille peut être âgée de un jour à 3 mois. Nous étudions tout particulièrement celles ayant entre 1 et 25 jours, à l'exclusion des abeilles très âgées qui ne nourrissent pratiquement pas la reine (LINDAUER, 1952-1953 ; ALLEN, 1955). Les observations commencent dès le début des introductions.

Situations expérimentales et méthodologie

Au cours de ce travail, nous avons expérimenté à la fois pendant la belle saison et en automne-hiver. Concernant la belle saison, nos expériences se sont déroulées pendant les mois de juin, juillet et août de l'année 1992 ; 15 jours du mois de mai, le mois de juin, 15 jours du mois de juillet et le mois d'août de l'année 1993 et du 15 mai au 20 septembre de l'année 1994. Pour la saison d'automne et d'hiver, les observations ont été faites du 22 octobre 1993 au 15 février 1994. Nous avons observé entre 4 h et 6 h par jour.

Etude quantitative des différentes composantes du comportement de la reine durant la belle saison

Nos observations ont été faites de jour. Les paramètres que nous avons pris en compte sont les suivants :

- Fréquence moyenne absolue des actes moteurs par unité de temps.
- Durée moyenne des actes moteurs par unité de temps (en secondes).

Ces comportements sont analysés au cours de séances d'observation d'une heure chaque fois.

Nous appelons « acte moteur » une activité motrice effectuée par le sujet soumis à l'observation et dont on décrit le comportement.

Age des ouvrières alimentant la reine

Les paramètres que nous avons étudiés sont les suivants :

- Indice d'activité de nourrissage de la reine par les ouvrières groupées par âge.
L'indice d'activité de nourrissage d'un groupe d'âge est établi en calculant le rapport du nombre de fois qu'une des ouvrières de ce groupe (d'un âge donné : par exemple de 3 jours) a nourri la reine, au nombre d'abeilles marquées dans la ruche ayant le même âge. Ce rapport est exprimé en pourcentage. Cet indice est estimé grâce à des séances d'observation d'une à deux heures chaque fois. Notons que les abeilles marquées ont été vérifiées et comptées tous les jours. Comme à cette époque de l'année (belle saison) les abeilles peuvent vivre entre 4 semaines et 3 mois, il n'est pas surprenant que nous n'ayons pas eu de pertes puisque nos observations ont été suivies sur des abeilles n'excédant pas 25 jours. D'autre part, les ouvrières jeunes (jusqu'à 17 jours) restent dans la ruche. N'étant pas soumises aux éventuels accidents de la vie extérieure, il n'y a pas de raison qu'elles meurent dans une ruche saine.
- Indices individuels d'activité de nourrissage de la reine par des ouvrières considérées individuellement.
L'indice individuel d'activité de nourrissage est établi en calculant la moyenne du nombre de fois que l'ouvrière (portant par exemple le n°2 et âgée de 4 jours) a nourri la reine pendant une journée entière d'observation (6h par jour). Cet indice est estimé grâce à des séances d'observation d'une à deux heures.
- Durée moyenne des repas fournis par les ouvrières (en secondes).
Ce paramètre est calculé pour chaque groupe d'âge d'un jour pour des ouvrières âgées de 1 à 25 jours. On appelle « durée des repas », le temps pendant lequel l'ouvrière écarte les mandibules face à la reine qui lèche la nourriture régurgitée. Ce comportement est analysé au cours de séances d'observation d'une heure chaque fois.
- Durée moyenne des visites des ouvrières à la reine (en secondes).
Une visite, c'est le temps qu'une ouvrière passe près de la reine, la léchant ou la palpant des antennes, parfois même la suivant quand elle se déplace, sans pour autant qu'elle la nourrisse. Chaque séance d'observation dure une heure.

Dissection du tube digestif de la reine et des ouvrières, ainsi que des glandes salivaires des ouvrières âgées de 1 à 25 jours

Des ouvrières âgées d'un jour sont marquées et introduites jour après jour dans une ruche normale bien peuplée et placée dans un jardin. Chaque jour cette ruche est ouverte et un certain nombre d'abeilles (une trentaine en moyenne) d'âge connu et varié (repérables à leur marque) est prélevé et disséqué dans du sérum physiologique.

Les glandes salivaires (mandibulaires, hypopharyngiennes et labiales) sont rapidement colorées au rouge neutre puis plongées à nouveau dans du sérum physiologique pour être observées, d'abord à l'aide d'une loupe binoculaire, puis d'un microscope si nécessaire.

Le contenu du tube digestif (jabot, estomac et rectum) des ouvrières et de la reine a été observé après adjonction de rouge neutre de manière à mettre en relief les divers éléments du bol alimentaire.

Résultats

Etude quantitative des différentes composantes du comportement de la reine

Introduction

Avant d'étudier de manière détaillée le comportement alimentaire de la reine au cours des différentes saisons et dans ses relations avec l'état physiologique des ouvrières nourrices, nous avons entrepris une analyse du répertoire comportemental de celle-ci au cours de la belle saison, moment où elle est la plus active et où les manifestations éthologiques sont les plus diversifiées. Malgré cela, quel que soit le moment du nyctémère (jour et nuit), le comportement de la reine féconde est toujours très simple et peu varié. Il est donc facile de le quantifier.

Le comportement est une manifestation de l'activité d'un organisme telle qu'elle se présente à l'observation objective. Il apparaît sous la forme d'une activité motrice effectuée par un sujet. Pour l'observateur, le sujet « fait » toujours quelque chose, même lorsqu'il est au repos ou qu'il est immobile. C'est ce qu'on appelle « continuité du flux comportemental ».

La description du comportement par un observateur est spontanément très qualitative et conduit à la caractérisation d'un certain nombre d'actes moteurs bien individualisés dits aussi actes comportementaux. La quantification des actes comportementaux permet ensuite d'établir des comparaisons, par exemple pour un même individu dans des situations différentes.

Etablissement du répertoire comportemental

A l'intérieur de la ruche, le comportement de la reine est simple et monotone. Cependant, on peut distinguer plusieurs actes moteurs répondant à une fonction dominante : se déplacer, s'immobiliser, se nourrir, enfoncer la tête dans une cellule vide, pondre... (**fig. 2**) Cela conduit à séquencer le répertoire comportemental de la manière suivante :

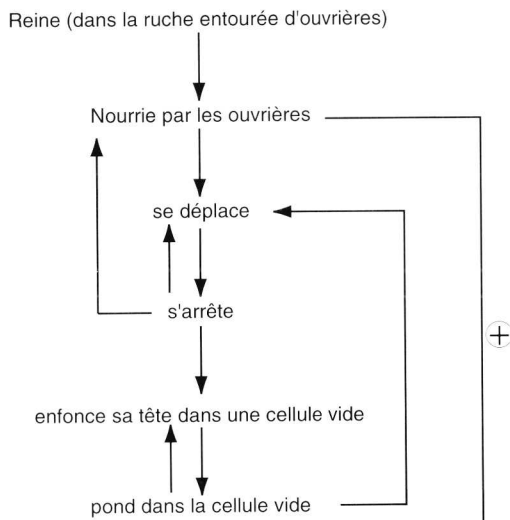


Fig. 2. Schéma récapitulatif représentant le déroulement du comportement de la reine féconde dans la ruche d'observation.

1. Comportement (ou fonction) « déplacement », soit 3 possibilités :
 - [se déplacer toute seule sur le rayon sans être suivie d'ouvrières] (D) ;
 - [se déplacer sur le rayon] mais [suivie d'ouvrières effectuant avec elle des échanges de palpations antennaires] (DA) ;
 - [se déplacer sur le rayon] mais [suivie d'ouvrières effectuant avec elle des échanges de palpations antennaires] et [la léchant] (DAL).
2. Comportement « immobile », soit 3 possibilités :
 - [s'immobiliser sur le rayon sans être entourée d'ouvrières] (I) ;
 - [s'immobiliser] mais [entourée d'ouvrières avec échanges de palpations antennaires] (IA) ;
 - [s'immobiliser] mais [entourée d'ouvrières avec échanges de palpations antennaires] et [léchage de la part des ouvrières] (IAL).
3. Comportement « alimentation », soit 2 possibilités :
 - [être alimentée par une ouvrière (tout en étant immobile) avec échanges de palpations antennaires] (IMA) ;
 - [être alimentée par une ouvrière avec échanges de palpations antennaires] et [léchage de la part d'un groupe d'ouvrières] (IMAL).

On estime qu'il y a « alimentation » (dit aussi nourrissage ou repas), lorsqu'une ouvrière fait face à la reine, mandibules entr'ouvertes, proboscis replié vers l'arrière et que la reine lèche la bouche de l'ouvrière, son proboscis déplié vers l'avant.

4. Comportement «enfoncement de la tête dans une cellule vide» (à la recherche d'une cellule vide pour pondre) soit trois possibilités :
 - [enfoncez la tête dans une cellule vide, seule sur le rayon] (E) ;
 - [enfoncez la tête dans une cellule vide] avec [échanges de palpations antennaires avec les ouvrières proches] (EA) ;
 - [enfoncez la tête dans une cellule vide] avec [échanges de palpations antennaires] et [léchage de la part des ouvrières] (EAL).
5. Comportement «ponte», soit 2 possibilités :
 - [pondre sans être suivie d'ouvrières] (P) ;
 - [pondre] en [échangeant des palpations antennaires avec les ouvrières] (PA) ;

La ponte de la reine est vérifiée après que celle-ci ait enfoncé son abdomen dans une cellule vide puis qu'elle l'en ait retiré en y laissant un oeuf.
6. Les deux comportements « alimentation » et « ponte » peuvent être associés, on distingue une seule possibilité :
 - [pondre avec échanges de palpations antennaires et alimentation de la part des ouvrières] (PAM).

Donc, au total au cours d'une heure d'observation, on peut reconnaître jusqu'à 14 sortes d'actes comportementaux.

Quantification du comportement individuel de la reine

Ainsi qu'il a été décrit, le comportement de la reine peut être ensuite quantifié en utilisant 2 types de paramètres : fréquence et durée des actes moteurs.

a) Fréquences moyennes absolues des actes moteurs par heure (fig 3).

Nous remarquons que la somme des séquences du comportement «se déplacer» représente une fréquence de 25.5.

En revanche, le comportement « s'immobiliser » est beaucoup moins fréquent puisque la somme vaut seulement 11.9.

Ensuite, vient le comportement « enfoncer sa tête dans une cellule vide » dont la somme des séquences est égale à 15.3.

La somme des séquences du comportement « pondre » représente une fréquence de 15.2.

Celle du comportement « être alimentée » est de 8.2.

Ainsi, en moyenne, le jour, par heure d'observation, la fréquence de la ponte est à peu près double du nombre de repas. D'autre part, nous remarquons que les fréquences de ponte sont égales à celles des inspections des cellules, ces deux activités paraissent donc bien liées.

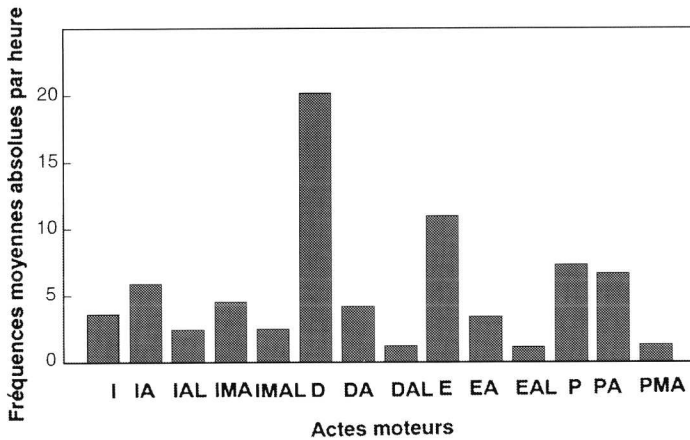


Fig. 3. Fréquences moyennes absolues des actes moteurs chez la reine féconde.

b) Durées moyennes des actes moteurs par heure (en secondes, fig 4).

Nous remarquons alors que la somme des actes moteurs du comportement « s'immobiliser » représente la durée la plus longue (747,7 sec).

Puis vient ensuite le comportement « être alimentée » dont la somme des durées est de 95,1 secondes.

Les durées les plus courtes correspondent au comportement « enfoncer sa tête dans une cellule vide » égale à 10,3 secondes.

Les deux comportements « se déplacer » et « pondre » représentent des durées intermédiaires entre les deux comportements « être alimentée » et « enfoncer sa tête dans une cellule vide », soit respectivement 50,1 sec et 38,9 sec pour « pondre » et pour « se déplacer ».

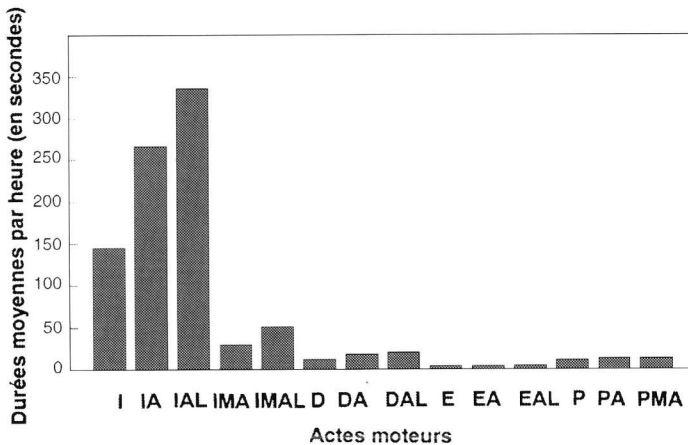


Fig. 4. Durées moyennes des actes moteurs chez la reine féconde.

Ainsi, la reine passe plus de temps entourée d'ouvrières qui la palpent et la lèchent (IAL = 335,9 secondes) que seule sur le rayon (I = 144,9 secondes). Ses inspections dans les cellules sont de courtes durées et rythmées avec la ponte. Ces deux comportements se succèdent à des cadences bien définies : 3 à 4 secondes pour le comportement « inspection dans les cellules » et 12 à 14 secondes pour le comportement « ponte ».

Comment la reine est-elle nourrie ? Se nourrit-elle seule ? Ou est-elle alimentée par des ouvrières ?

Observation du comportement alimentaire de la reine durant la belle saison (du mois de mai au mois de septembre)

Au cours de nos observations faites durant la belle saison, période pendant laquelle la reine était en pleine activité de ponte, celle-ci a toujours été nourrie par les ouvrières. Lors des échanges alimentaires, les postures de la reine (receveuse) diffèrent de celles des ouvrières (donneuses). En particulier, les ouvrières donneuses ont les mandibules écartées et la langue repliée vers l'arrière, alors que la langue de la reine est étendue vers l'avant et lèche la partie située entre les mandibules de l'ouvrière. Ces attitudes très différentes permettent d'apprécier qui donne et qui reçoit. La reine a présenté toujours un comportement de solliciteuse et n'a jamais offert de régurgitation aux ouvrières. C'est elle qui quémandait, décidait de la fin du contact alimentaire et même refusait parfois les offres. Pendant une heure d'observation, la reine a été nourrie en moyenne 8 à 9 fois par les ouvrières.

Observation du comportement alimentaire de la reine à l'automne et durant l'hiver (du 22 octobre au 15 février)

Les mêmes observations ont été reprises pendant l'automne et l'hiver (du 22 octobre au 15 février), période au cours de laquelle la reine passe par trois étapes différentes (**fig. 5**) :

a) Suite à la saison d'été, la ponte continue jusqu'au 20 novembre 1993.

Au cours de l'automne, l'activité de ponte se poursuit mais diminue par comparaison avec l'été précédent. Il y a eu 80 heures d'observation (du 22 octobre au 20 novembre) au cours desquelles la reine s'est alimentée 120 fois par l'intermédiaire des ouvrières et 30 fois toute seule à partir des réserves stockées dans les cellules (miel). En moyenne, par heure d'observation, le nombre de repas est égal à 2.

b) Arrêt de la ponte (du 20 novembre au 7 janvier 1994).

Au cours de cette période, la reine ne pond plus. Il y a eu 80 heures d'observation. Pour 52 repas pris seule, elle a été nourrie 30 fois par les ouvrières : elle s'alimente davantage seule du miel mis en réserve dans

les cellules. En moyenne, par heure d'observation, le nombre de repas est égal à 1.

c) Reprise de la ponte (du 8 janvier au 15 février 1994).

La ponte reprend petit à petit. La reine recommence à être davantage nourrie par les ouvrières (164 fois, contre 47 fois toute seule pour 100 heures d'observation). En moyenne par heure d'observation, le nombre de repas est égal à 2.

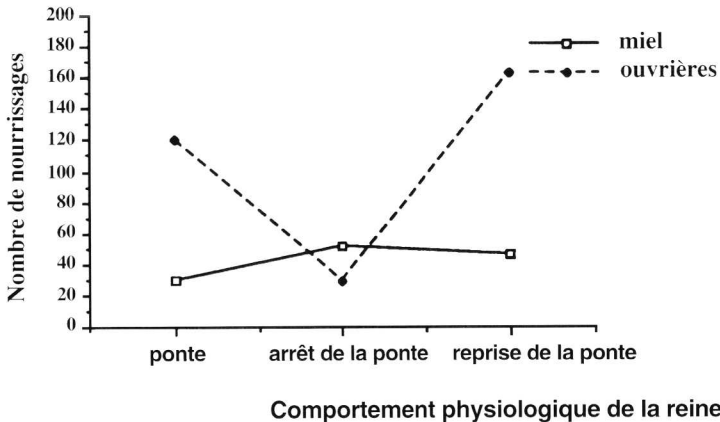


Fig. 5. Nombre de nourrissages de la reine en fonction de son comportement physiologique durant la saison d'hiver.

Ainsi, la reine, durant cette période de l'année, est nourrie par les ouvrières et en même temps se nourrit toute seule du miel mis en réserve dans les cellules (quel que soit son état physiologique). Pour savoir ce que les ouvrières lui ont offert durant cette période, des dissections de la reine et des ouvrières nourrices ont été pratiquées (**paragraphe n° 4**).

Par quelles ouvrières la reine est-elle nourrie ? Age des ouvrières alimentant la reine

Introduction

Durant la belle saison, nous avons repris le problème d'une part en observant méthodiquement le nourrissage de la reine par des ouvrières d'âge connu (ayant entre 1 et 25 jours), et d'autre part en suivant quotidiennement la même ouvrière depuis l'âge d'un jour jusqu'à l'âge de 25 jours, afin d'étudier l'alimentation de la reine par le même individu.

Age des ouvrières alimentant la reine

- a) Indice d'activité de nourrissage de la reine par les ouvrières groupées par âge (fig. 6).

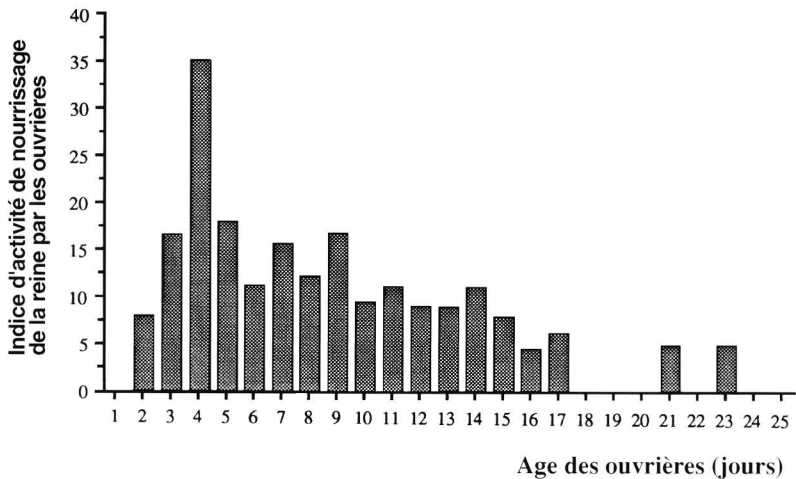


Fig. 6. Indice d'activité de nourrissage de la reine par les ouvrières en fonction de leur âge (ayant entre 1 et 25 jours).

Activité diurne. Aucune ouvrière âgée d'un jour n'alimente la reine. Cette activité débute à partir du 2^e jour (8 % de ces individus y participent). Au 3^e jour, le rôle de nourrice s'accroît (16 %). Et c'est à partir du 4^e jour que cette activité est la plus remarquable (35 %). A partir de là, l'indice d'activité de nourrissage de cette classe d'âge commence à diminuer, et on obtient des valeurs assez fluctuantes de l'ordre de 18 % pour le 5^e jour, 17 % pour le 9^e jour, et des valeurs plus basses pour les 16^e et 17^e jours. A partir du 17^e jour, ces ouvrières cessent d'alimenter la reine mais, curieusement, aux 21^e et 23^e jours, les ouvrières nourrissent de nouveau la reine, toutefois les nourrissages sont peu fréquents (5 %).

- b) Indices individuels d'activité de nourrissage de la reine par des ouvrières considérées individuellement (fig. 7, 8, 9, 10, 11 et 12).

Durant la belle saison, nous avons suivi les activités individuelles de 6 abeilles depuis leur marquage à 1 jour jusqu'à un âge de 25 jours. Les 6 ouvrières sont marquées à l'aide de pastilles de couleurs et numéros différents. Le suivi individuel est réalisé d'une part afin de pouvoir comparer l'indice d'activité de nourrissage de la reine par les ouvrières appartenant à des groupes d'âge d'un jour, aux indices individuels d'activité de nourrissage de la reine par les 6 abeilles, et d'autre part pour voir s'il y a des différences interindividuelles.

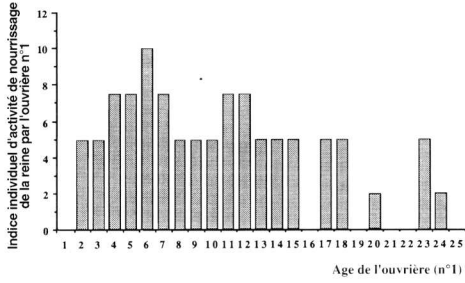


Fig. 7. Indice individuel d'activité de nourrissage de la reine par l'ouvrière n° 1 en fonction de son âge (ayant entre 1 et 25 jours).

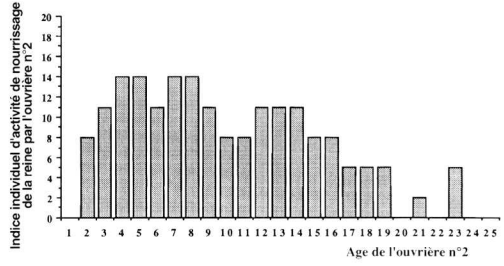


Fig. 8. Indice individuel d'activité de nourrissage de la reine par l'ouvrière n° 2 en fonction de son âge (ayant entre 1 et 25 jours).

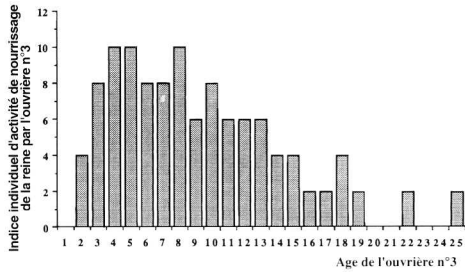


Fig. 9. Indice individuel d'activité de nourrissage de la reine par l'ouvrière n° 3 en fonction de son âge (ayant entre 1 et 25 jours).

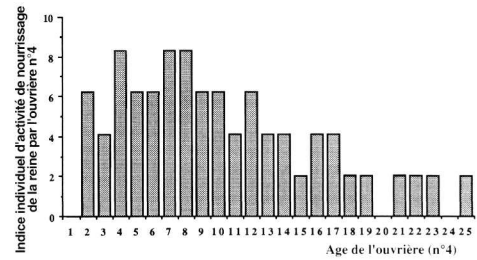


Fig. 10. Indice individuel d'activité de nourrissage de la reine par l'ouvrière n° 4 en fonction de son âge (ayant entre 1 et 25 jours).

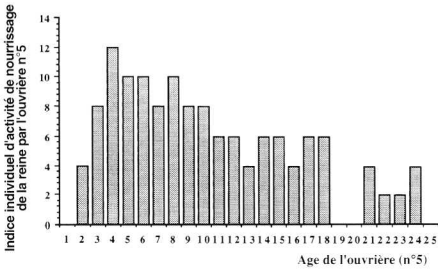


Fig. 11. Indice individuel d'activité de nourrissage de la reine par l'ouvrière n° 5 en fonction de son âge (ayant entre 1 et 25 jours).

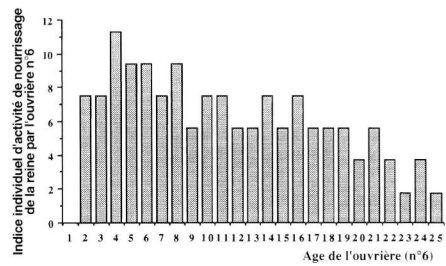


Fig. 12. Indice individuel d'activité de nourrissage de la reine par l'ouvrière n° 6 en fonction de son âge (ayant entre 1 et 25 jours).

Les figures 7, 8, 9, 10, 11 et 12 nous montrent les indices individuels d'activité de nourrissage de la reine par 6 ouvrières nourrices, numérotées de 1 à 6, en fonction de leur âge (entre 1 et 25 jours).

Variations individuelles. A l'âge d'un jour, aucune des 6 ouvrières n'alimente la reine, ce qui correspond au schéma général. Ensuite, les indices individuels d'activité de nourrissage augmentent et atteignent leur maximum au 4^e jour pour 5 d'entre elles, au 6^e jour seulement pour l'ouvrière n° 1. Ce maximum du 4^e jour se prolonge plus ou moins selon les individus, parfois jusqu'au 11^e jour. Pour l'ouvrière n° 6, il y a un deuxième maximum du 14^e au 16^e jour. Pour l'ouvrière n° 1, le maximum se prolonge jusqu'au 12^e jour. Les indices individuels diminuent ensuite avec l'âge, mais certains individus continuent à nourrir la reine jusqu'au 25^e jour (fin de l'expérience).

Si nous comparons **les courbes n° 7, 8, 9, 10, 11 et 12** représentant les indices individuels d'activité de nourrissage à **la courbe n° 6** représentant l'indice d'activité de nourrissage de la reine par les ouvrières âgées de 1 à 25 jours, nous constatons que les indices individuels varient approximativement comme l'indice global de **la courbe n° 6**. Les variations de cet indice global auraient pu être obtenues avec une combinaison d'activités individuelles différentes de celles constatées. On peut donc dire que les ouvrières nourrissent davantage la reine lorsqu'elles sont jeunes (du 3^e au 10^e jour environ), puis que leur activité de nourrissage diminue progressivement sans s'arrêter complètement. Cela est vrai aussi bien individuellement que globalement.

c) **Activité nocturne - Comparaison entre l'activité diurne et l'activité nocturne.**

Au cours de cette étude, nous avons constaté lors des observations de nuit, durant la belle saison (après 21 h), que la reine est davantage nourrie par des ouvrières âgées (entre 18 et 25 jours, qui sont normalement butineuses) que par des ouvrières jeunes, alors que pendant la journée, elle était plus nourrie par des jeunes que par des âgées (**fig. 13 et 14**).

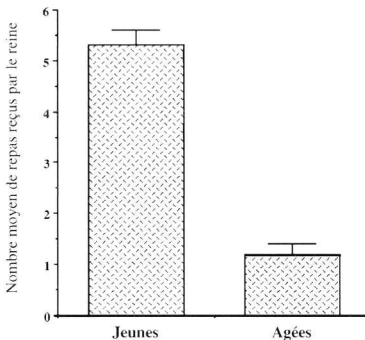


Fig. 13. Nombre de repas reçus par la reine des ouvrières jeunes et âgées pendant la journée (de 8 h à 19 h).

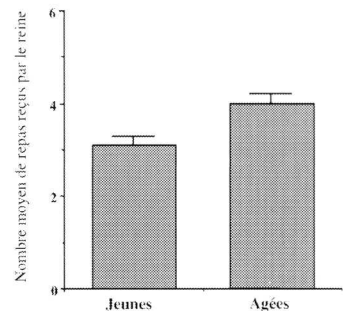


Fig. 14. Nombre moyen de repas reçus par la reine des ouvrières jeunes et âgées pendant la nuit (de 21 h à 5 h).

Ainsi, nous avons calculé le nombre moyen de repas reçus par la reine à partir des ouvrières jeunes et des ouvrières âgées, durant la journée (de 8 h à

19 h) et durant la nuit (de 21 h à 5 h). Ce paramètre est estimé grâce à des séries d'observations d'une heure chaque fois. Nous appelons ici ouvrières jeunes, les ouvrières ayant entre 2 et 17 jours, c'est-à-dire celles qui ne sortent pas encore, et ouvrières âgées celles qui ont entre 18 et 25 jours et qui sont butineuses ou commencent à l'être (à partir de 18 jours).

En moyenne, pendant la journée entre 8 h et 19 h, le nombre de repas que la reine reçoit des ouvrières jeunes est d'environ 5,3 par heure. A ce même moment, les repas donnés par les ouvrières âgées sont en moyenne de 1,2 par heure (fig. 13). La nuit, au contraire, nous constatons qu'en moyenne, le nombre de repas reçus des ouvrières jeunes est de 3,1 par heure contre 4 en provenance des ouvrières âgées. Ainsi, durant la nuit la reine est davantage nourrie par les âgées que par les jeunes (fig. 14). Et au cours d'une heure d'observation, elle reçoit plus souvent de la nourriture la nuit (à peu près 7 fois) que la journée (6,5). Il faut mettre ce fait en relation avec la présence dans la ruche, pendant la nuit, d'un nombre plus important d'abeilles (jeunes et âgées) que durant la journée. A ce moment-là, les abeilles âgées sont à l'intérieur de la ruche et sont plus disponibles pour nourrir la reine, mais ce qui est surprenant c'est l'intervention insoupçonnée de cette classe d'âge dans cette fonction. On peut parler, dans ce cas, d'une activité nocturne que possèdent ces abeilles âgées vis-à-vis de leur reine. Evidemment, elles accomplissent d'autres tâches très importantes dans la journée : ce sont des butineuses.

d) Durée moyenne des repas de la reine obtenus des ouvrières (en secondes, fig. 15).

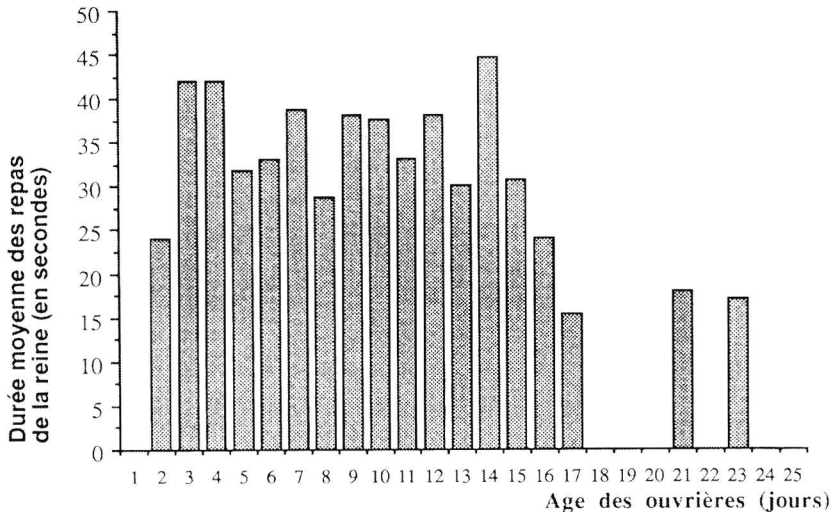


Fig. 15. Durée moyenne des repas de la reine obtenus des ouvrières en fonction de leur âge (ayant entre 1 et 25 jours).

On peut représenter graphiquement la durée moyenne des repas de la reine (en ordonnée) en fonction de l'âge des ouvrières — entre 1 et 25 jours — (porté en abscisse).

Pour les ouvrières de 2 jours, la durée moyenne des repas de la reine obtenus des ouvrières, ne dépasse pas 24 secondes. Aux 3^e et 4^e jours, la durée s'élève à 43 secondes en moyenne, soit presque le double. Quant aux ouvrières âgées de 5 à 13 jours, nous remarquons que la durée moyenne des repas qu'elles donnent à la reine est presque constante et inférieure à celle du 4^e jour (de 30 à 38 secondes), au 14^e jour elle augmente de nouveau, puis recommence à diminuer (de 30 à 17 secondes).

Certains auteurs ont calculé la durée moyenne des repas de la reine obtenus des ouvrières mais sans prendre en compte l'âge des ouvrières nourrices. Citons par exemple ALLEN (1955), qui trouve une durée moyenne de 47 secondes et pour PEREPELOVA (1928) elle atteint 144 secondes. Nos résultats montrent que la durée moyenne des repas de la reine obtenus des ouvrières est de 31 secondes (et ceci en négligeant l'âge des ouvrières nourrices). Ce qui n'est pas en contradiction avec les résultats de VAN DER BLOM (1990) qui trouve que la durée des repas est variable (de quelques secondes à 2 minutes dans ses observations).

e) Durée moyenne des visites des ouvrières à la reine (en secondes, fig. 16).

Une visite comprend les actes moteurs DA, DAL, IA, IAL déjà définis antérieurement.

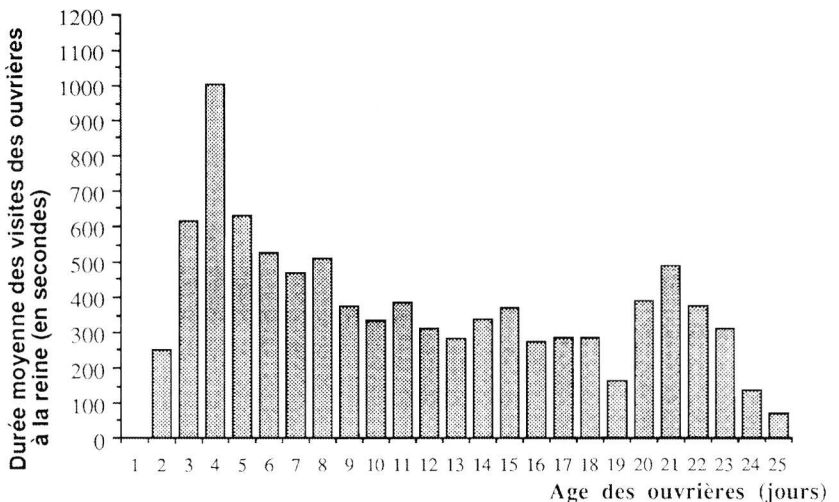


Fig. 16. Durée moyenne des visites des ouvrières en fonction de leur âge (ayant entre 1 et 25 jours).

Si nous portons sur un graphique en abscisse l'âge des ouvrières de 1 à 25 jours, et en ordonnée la durée moyenne des visites des ouvrières à la reine exprimée en secondes, nous remarquons ainsi que toutes les ouvrières visitent la reine à l'exception des ouvrières d'un jour, qui n'ont aucun contact avec elle. Ce n'est qu'à partir du 2^e jour qu'elles s'en approchent ; la durée de leurs visites est en moyenne de 255 secondes. C'est au 4^e jour que la durée des visites est la plus longue (soit à peu près 16 minutes). Ensuite, elle diminue progressivement pour devenir relativement stable entre les 9^e et 18^e jours. Au 21^e jour elle augmente de nouveau puis diminue (mais c'est non significatif). A partir de l'âge de 18 jours, certaines ouvrières deviennent butineuses, d'autres le seront un peu plus tard.

Selon ALLEN (1960), plus de la moitié du nombre total des visites des ouvrières à la reine durent 30 secondes et moins, avec un maximum de 41 minutes, 8 % des visites étant courtes et se terminant par une réaction de fuite (sans préciser l'âge des ouvrières visitant la reine et sans définir le comportement « visite »). Ce qui n'est pas en accord avec nos résultats où plus de la moitié des visites des ouvrières à la reine durent à peu près 4 minutes et plus, avec un maximum de 28 minutes.

Si nous examinons **les figures 6 et 16**, nous remarquons que la courbe de l'indice d'activité de nourrissage de la reine commence à diminuer à partir du 15^e jour, alors que celle représentant la durée moyenne des visites ne régresse pas. Ceci nous donne une idée de l'activité que portent les abeilles jeunes et âgées à leur reine. Ce n'est pas donc seulement les ouvrières jeunes qui s'occupent de la reine, mais aussi les âgées et ces dernières surtout la nuit plutôt que la journée (comme on l'a déjà montré en ce qui concerne son alimentation).

Que peut consommer une reine d'abeilles ?

Dissection des ouvrières nourrices et des reines durant la belle saison

a) Dissection du tube digestif de la reine.

Les dissections du tube digestif de la reine nous montrent la présence d'une émulsion dispersée dans l'estomac (= intestin moyen) correspondant à l'aspect microscopique de la gelée royale. Il n'y a que très peu ou pas du tout de pollen. Nos résultats sont en accord avec ceux de SIMPSON (1955), qui en disséquant également le tube digestif de la reine féconde confirme l'inexistence des grains de pollen, alors qu'il signale la présence de substances de nature protéique qui sont microscopiquement indiscernables de la « bouillie larvaire » provenant des sécrétions des glandes pharyngiennes des ouvrières et donnée aux larves.

b) Dissection du tube digestif des ouvrières âgées de 1 à 25 jours (fig. 17).

Le contenu du tube digestif (jabot, intestin moyen et rectum) des jeunes ouvrières est chargé de pollen. Ce n'est qu'à partir du 15^e jour qu'elles consomment plus de miel que de pollen.

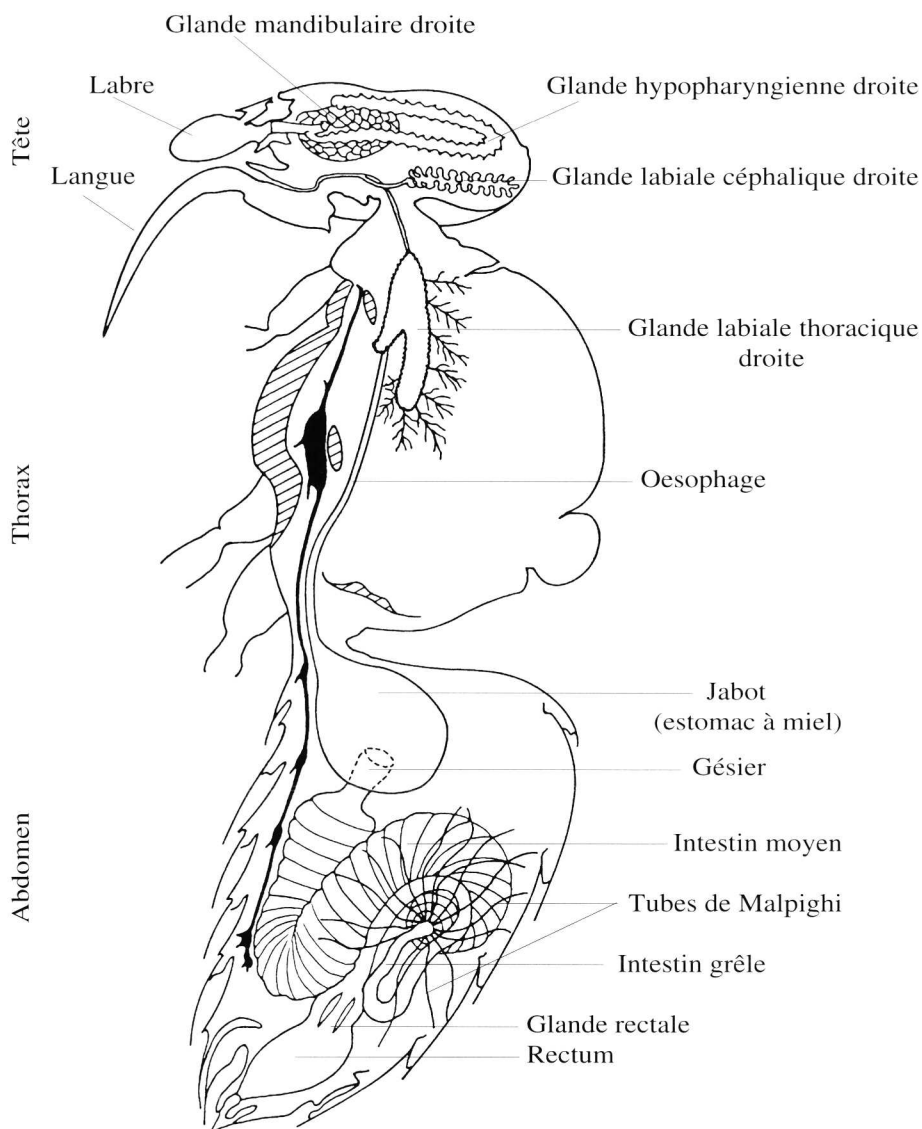


Fig. 17. Dissection des paires de glandes salivaires d'une ouvrière (mandibulaires, hypopharyngiennes et labiales) ainsi que de son tube digestif.

c) Dissection des glandes hypopharyngiennes des ouvrières âgées de 1 à 25 jours (Tableau I).

Les glandes hypopharyngiennes sont présentes seulement chez l'ouvrière. Leur rôle essentiel est d'abord la production de la gelée royale et plus tard d'enzymes pour la préparation du miel. Elles sont formées de nombreux acini contenant les produits de sécrétions.

Le tableau comparatif n° I montre le développement des glandes hypopharyngiennes des ouvrières âgées de 1 à 25 jours.

Pour RÖSCH (1925-1930) et ÖRÖSI-PAL (1936-1957 *in* CHAUVIN 1968 et ÖRÖSI-PAL (1962), les glandes hypopharyngiennes présentent 7 stades de développement. Nos résultats montrent qu'on peut affiner la description et en reconnaître 9. Ils sont presque semblables à ceux des précédents auteurs, avec des différences concernant surtout les groupes d'âges d'ouvrières.

On distingue plusieurs états de croissance, puis de régression des glandes hypopharyngiennes, en fonction de leur taille, de leur couleur sous la loupe binoculaire (grossissement 16) et en donnant une appréciation de l'aspect du contenu vu au microscope (grossissement 105).

- Au premier jour, les glandes sont au stade +1. Les acini ne sont pas développés, ils sont petits et transparents. Sous la loupe binoculaire, la glande nous apparaît comme un filament très fin de couleur blanche.
- Le second jour correspond au stade +2 ; la glande est un peu plus développée qu'au stade +1 et toujours de couleur blanche. Certains acini sont vides de sécrétion (transparents), d'autres commencent à se remplir, mais très peu.
- Selon RÖSCH et ÖRÖSI PAL, les 3^e, 4^e et 5^e jours correspondent au stade +3. A ce stade les acini recouvrent le canal excréteur. Nos résultats montrent qu'on peut réserver le stade +3 au seul 3^e jour. A ce moment, les acini ne recouvrent pas encore le canal excréteur, mais la glande change de couleur, elle devient blanc-ivoire. Sous le microscope, quelques acini sont vides, d'autres sont remplis de sécrétion.
- Pour nous, les ouvrières âgées du 4^e au 7^e jour sont au stade +4. Leurs acini sont remplis de sécrétion, mais nous distinguons encore quelques espaces sans sécrétion ; la glande est d'un blanc-jaunâtre et les acini recouvrent complètement le canal excréteur. Notre stade +4 correspond à la fin du stade +3 et au début du stade +4 d'ÖRÖSI-PAL. Le stade +4 de cet auteur (6^e au 11^e jour) est le stade de développement maximum, selon sa classification.
- Nos résultats montrent que c'est le stade +5 qui représente le niveau le plus haut de développement. Ceci correspond aux ouvrières âgées du 8^e au 11^e jour. A ce stade la glande nous apparaît d'une couleur jaune sous la

Tableau I.

RÖSCH (1952) et ÖRÖSI PAL (1936-1957-1962) in CHAUVIN (1968)		Nos résultats (1993)	
<i>Stades de développement</i>	<i>Age (J)</i>	<i>Age (J)</i>	<i>Stades de développement</i>
+1. Acini petits irréguliers, transparents.	1	1	+1. Acini petits et transparents (G:105). Glande filament très fin, de couleur blanche (G:106).
+2. Acini plus gros irrégulièrement arrondis, transparents.	2	2	+2. Glande plus développée que le stade +1, mais moins qu'en +3, de couleur blanche (G:16).
+3. Acini plus gros que le stade +2, arrondis, remplis, blancs, recouvrant le canal excréteur.	3, 4, 5		Acini transparents, certains commencent à se remplir (G:105).
+4. Acini encore plus gros que le stade +3, blanc-jaunâtre, recouvrant le canal excréteur.	6, 7, 8, 9, 10, 11	3	+3. Acini sont apparents et plus remplis de sécrétions (G:105). Quelques acini encore sans sécrétions. Glande de couleur blanc-ivoire (G:16).
-3. Commence la régression, analogue au stade +3 du début.	12, 13, 14		
-2. Analogue au stade +2 du début, régression.	15, 16, 17, 18, 19	4, 5, 6, 7	+4. Acini mieux développés qu'au stade +3, quelques-uns sans sécrétions (G:105). Glande de couleur blanc-jaunâtre (G:16).
-1. Acini petits et minces, une complète dégénérescence.	20, 21, 22, ...	8, 9, 10, 11	+5. Acini recouvrent le canal excréteur, sécrétions remplissant les acini et le canal excréteur (G:105). Glande de couleur jaune clair (G:16).
		12, 13, 14	-4. Acini moins gros que le stade +5, moins de sécrétions mais plus qu'au stade -3 (G:105). Glande de couleur blanc-jaunâtre (G:16), régression.
		15, 16, 17	-3. Acini moins développés que le stade -4, ils ne recouvrent pas le canal excréteur, certains sont vides (G:105).
		18, 19, 20, 21, 22, 23	-2. Acini petits, certains sont encore pleins de sécrétions. Glande: filament plus fin qu'au stade -3, de couleur blanche (G:16).
		24, 25	-1. Dégénérescence, acini minuscules et transparents. Glande: filament très fin, de couleur blanche (G:16).

loupe binoculaire. Sous le microscope, les acini sont remplis de sécrétion. Ils recouvrent le canal excréteur qui lui-même en contient.

- A partir du 12^e jour, la glande entame sa régression, les acini commencent à se vider et la couleur jaune s'estompe. Ceci correspond aux ouvrières âgées du 12^e au 14^e jour (stade -4).
- Au stade -3, les acini sont plus involués qu'au stade -4. Les ouvrières sont âgées de 15 à 17 jours. Selon RÖSCH et ÖRÖSI PAL, le stade -3 correspond aux ouvrières âgées de 12 à 14 jours.
- Au stade -2, la glande devient de plus en plus blanche et les acini sont petits. Les ouvrières ont entre 18 et 23 jours. Selon les auteurs précédents, ceci correspond aux ouvrières ayant entre 15 et 19 jours.
- A partir du 24^e jour, c'est la dégénérescence (stade -1). Selon RÖSCH et ÖRÖSI PAL (*in* CHAUVIN, 1968), la dégénérescence commence à partir du 20^e jour. Ainsi, plus les ouvrières prennent de l'âge, plus la régression est importante.

d) Dissection des glandes mandibulaires des ouvrières âgées de 1 à 25 jours.

Chez l'ouvrière d'abeille, ces glandes sont bien développées et ont des fonctions multiples. Dès l'émergence des adultes et contrairement à ce qui se passe pour les glandes hypopharyngiennes et labiales, les glandes mandibulaires sont déjà pleines de sécrétion sous forme d'émulsion blanche. Leur contenu est blanc-laiteux ; il deviendra jaune-huileux et transparent à partir du 12^e jour. HOFFMANN (1960a et b) a montré que les larves royales reçoivent une nourriture blanche issue des glandes mandibulaires des jeunes ouvrières.

Le rôle de ces glandes est très connu et très célèbre chez la reine ; c'est à partir d'elles qu'ont été mises en évidence les premières phéromones connues chez les insectes. PAIN (1961a et b) montre que la substance sécrétée par la glande mandibulaire de la reine est répandue sur ses téguments. Ainsi les ouvrières la prélèvent et sa répartition entre les différents membres de la colonie a lieu pendant les échanges alimentaires et les différents léchages.

e) Dissection des glandes labiales (céphaliques et thoraciques) des ouvrières âgées de 1 à 25 jours.

Les glandes labiales sont les dernières des trois paires des glandes salivaires de l'ouvrière à se remplir de sécrétion. Elles sont divisées en deux parties : une partie céphalique et une partie thoracique. Nos dissections montrent qu'à partir du 5^e jour la partie céphalique de ces glandes commence juste à se remplir. La partie thoracique, elle, ne commence que 2 jours plus tard (soit à

7 jours). Mais ce n'est qu'à partir du 12^e jour que les glandes labiales (thoraciques et céphaliques) sont très turgescentes. Leur sécrétion est claire, incolore, on dirait (surtout pour les labiales céphaliques) de l'huile de paraffine. Nos observations concordent avec celles de KRATKY (1931) et SIMPSON (1960) : chez les abeilles très jeunes, la partie céphalique ne contient pas encore de sécrétions, elle n'atteint sa turgescence normale qu'au bout de 3 semaines (cité dans HAYDAK, 1957).

Dissection des ouvrières nourrices et de la reine à l'automne et durant l'hiver

a) Dissection du tube digestif de la reine.

C'est seulement à l'automne que nous avons pu avoir une reine pour la dissection. Le contenu de son tube digestif était composé surtout de miel, de pollen (en faible quantité : 5 à 6 grains) et d'un peu de gelée royale.

b) Dissection du tube digestif et des glandes salivaires des ouvrières nourrices.

A l'automne, le tube digestif des ouvrières nourrices jeunes (entre 2 et 16 jours) apparaît chargé de pollen ; celui des plus âgées (entre 17 et 25 jours) de miel, quelquefois de pollen. D'autre part, leurs glandes hypopharyngiennes sont bien développées. A cette période de l'année, la colonie devient pauvre en couvain. Ce qui n'est pas le cas l'été. MAURIZIO (1954) associe le développement des glandes hypopharyngiennes à ce que les jeunes abeilles mangent beaucoup de pollen et, comme il y a peu ou presque pas de couvain à nourrir, leurs glandes restent longtemps dans cet état. Selon HALBERSTADT (1967), chez les ouvrières d'abeilles provenant de colonies pauvres en couvain, les glandes hypopharyngiennes ont un accroissement ralenti par comparaison à celui des abeilles d'été ; les électrophorégrammes de leur sécrétion montrent qu'elles occupent une place intermédiaire entre les abeilles d'hiver et celles de l'été. En ce qui concerne les glandes mandibulaires, elles sont remplies de sécrétions et bien pleines (de couleur blanche chez les jeunes et jaune-huileux chez les âgées). Quant aux glandes labiales (céphaliques et thoraciques) elles ne sont grosses ni chez les jeunes ni chez les âgées.

Durant l'hiver (à partir du 20 novembre), la reine ne pond plus. Le nombre d'abeilles jeunes dans la ruche commence à diminuer, car il n'y a plus de couvain à élever. Les dissections du tube digestif concernent donc surtout des abeilles âgées et révèlent la présence de beaucoup de pollen et d'un peu de miel, comme s'il s'agissait d'ouvrières jeunes. Quant aux glandes hypopharyngiennes, elles peuvent être développées ou non. Selon MAURIZIO (1954) et POTEIKINA (1958), le fait qu'il y ait des abeilles qui éclosent tardivement et qui n'ont pas de couvain à nourrir explique que leurs glandes hypopharyngiennes restent longtemps en hiver à un haut degré de turgescence. Il en est de même pour les glandes mandibulaires dont certaines ont un niveau élevé de réplétion.

Ce qui n'est pas le cas l'été où il n'y a pas ces variations individuelles. Quant aux glandes labiales, l'hiver, elles ne sont pas gonflées.

Ainsi, durant la période d'hivernage, la reine est sans doute nourrie d'un peu de gelée royale secrétée par les glandes salivaires (hypopharyngiennes et mandibulaires) des ouvrières nourrices. A cette époque, elle consomme surtout du miel mis en réserve dans les cellules et qu'elle va chercher elle-même. Le peu de pollen trouvé dans son estomac provient semble-t-il du pollen tombé par accident dans les cellules à miel.

Discussion et conclusion

La reine d'abeilles est entourée par une cour d'ouvrières la léchant, effectuant avec elle des échanges de palpations antennaires et la nourrissant. Elle a l'initiative de quémander la nourriture que les ouvrières sont prêtes à lui offrir ou de la refuser en cas d'offre spontanée des ouvrières. Ce phénomène existe aussi chez les guêpes appartenant au genre *Vespa*, où la fondatrice se fait nourrir par les ouvrières (MONTAGNER, 1967).

Lorsque la reine est entourée de sa cour, elle a plutôt tendance à rester calme sans trop bouger ou chercher à se déplacer. Par contre, lorsqu'elle se trouve toute seule sur le rayon loin des ouvrières, elle ne garde pas longtemps cette position, mais se déplace comme si elle cherchait les ouvrières pour la lécher, effectuer avec elles des échanges de palpations antennaires, et surtout pour se faire nourrir. Nos résultats vont dans le même sens que ceux obtenus par VAN DER BLOM (1959-1990). Selon cet auteur, le comportement de la reine change une fois que le léchage commence, elle reste alors immobile là où elle se trouve pendant de longs instants.

Durant la belle saison, la reine a été nourrie uniquement par des ouvrières. Par contre, à l'automne et pendant l'hiver, la reine est plus indépendante. Soit elle est nourrie par les ouvrières soit elle se nourrit toute seule de miel prélevé directement dans les réserves.

Au cours de la saison d'hiver, le nombre de fois qu'elle s'alimente (toute seule ou pas) dépend de son état physiologique : une fois par heure en période d'arrêt de ponte, deux fois lorsque la ponte se poursuit ou reprend et où elle fait appel davantage aux ouvrières.

En moyenne, pendant la belle saison, le nombre de repas reçus par la reine est de 8 à 9 fois par heure. Au cours de la saison d'hivernage, il est seulement de 1,5 fois par heure.

Nous avons montré que les ouvrières âgées d'un jour n'offrent rien à la reine et n'ont aucun contact avec elle. Les ouvrières commencent à s'approcher

de la reine à partir du deuxième jour et montrent le maximum d'activité à son égard pendant leur quatrième jour d'existence. Du cinquième au quatorzième jour, cette activité diminue tout en restant assez importante, puis elle régresse ensuite nettement. Ces résultats sont en accord avec ceux de LINDAUER (1952) qui indique que les abeilles nourrices de la reine ont environ 4 jours, et ceux de MORITZ et HALLMEN (1986) qui montrent que les jeunes abeilles offrent généralement plus de nourriture que les âgées.

D'autres auteurs ont travaillé sur les échanges entre ouvrières et ont obtenu des résultats semblables : pour ISTOMINA-TSVETKOVA (1953a et b), les échanges de nourriture entre ouvrières de même âge sont nuls à l'âge d'un jour, puis croissent régulièrement du deuxième au quatrième jour ; pour FREE (1959) et PERSHAD (1966-1967), le maximum d'échanges alimentaires entre ouvrières se situe vers l'âge de 4 jours. Qu'il s'agisse d'échanges alimentaires ouvrières-ouvrières ou ouvrières-reines, les abeilles les plus actives ont le même âge — environ 4 jours — puis ces échanges diminuent ensuite progressivement au fur et à mesure que les ouvrières vieillissent.

Ce maximum du quatrième jour pourrait être dû à ce que les ouvrières de 3 à 6 jours, et quelquefois certaines ouvrières plus âgées, sont probablement plus attractives, sans doute par l'odeur qu'elles dégagent de leurs sécrétions glandulaires (car leurs glandes hypopharyngiennes sont bien développées et qu'elles consomment beaucoup de pollen à ce moment-là).

En ce qui concerne les variations au cours du cycle nycthéral, nous avons montré que les ouvrières jeunes de 2 à 17 jours font une cour assidue à la reine et la nourrissent abondamment pendant la journée, alors que la nuit, elles la nourrissent beaucoup moins, tout en continuant à l'entourer. Le comportement des abeilles âgées est différent : le jour elles butinent alors que, la nuit, elles entourent la reine, surtout pour la nourrir. Ce résultat nouveau montre que la séparation des tâches des ouvrières est moins rigoureuse que celle décrite auparavant. Dans ce cas, l'apport alimentaire de ces individus est sensiblement différent et la production des glandes labiales des ouvrières de cet âge est peut-être d'un grand intérêt à ce moment-là. Ces résultats sont à mettre en relation avec ceux de CRAILSHEIM (1991-1992) qui a montré que durant la nuit chaque ouvrière nourrice est alimentée en moyenne par 4 à 5 butineuses. Inversement, les butineuses reçoivent des régurgitations de la part des ouvrières jeunes en fonction de nourrices. Selon cet auteur, la gelée royale est un aliment très important aussi pour les abeilles adultes. Nos observations complètent donc, en ce qui concerne la reine, les résultats de CRAILSHEIM, à savoir que des ouvrières devenues butineuses sont capables de faire fonction de nourrices pendant la nuit.

A la lumière de ce que nous avons appris en observant méthodiquement le comportement alimentaire de la reine et en comparant les résultats obtenus avec ce que nous enseignent les diverses dissections que nous avons pratiquées, nous pouvons donner une idée de la provenance des aliments que la reine consomme, chaque catégorie d'âge d'ouvrière régurgitant des sécrétions qui lui sont propres.

Nous pouvons admettre sans difficulté que pendant l'été où nous avons disséqué des reines, l'alimentation protéinique de la reine n'est pas tributaire d'un apport de pollen. Bien sûr, l'essentiel de l'alimentation de la reine provient des régurgitations des jeunes ouvrières (glandes hypopharyngiennes, mandibulaires et labiales), mais justement comme cette catégorie d'individus consomme du pollen, si elle fournit à la reine des régurgitations du jabot, inévitablement on devrait trouver du pollen dans le tube digestif de celle-ci, ce qui n'est pas le cas. L'absence ou presque de pollen milite en faveur du fait que ce sont les glandes salivaires des jeunes ouvrières qui assurent l'essentiel de la nourriture de la reine.

A l'automne et pendant l'hiver, nous avons constaté que la reine est nourrie de gelée royale provenant des sécrétions glandulaires (hypopharyngiennes et mandibulaires) des ouvrières nourrices, mais en très faible quantité. En outre, elle se sert seule de miel emmagasiné dans les rayons. Le peu de pollen trouvé dans son tube digestif y arrive par accident.

Si nous mettons en relation les fréquences des dons alimentaires des ouvrières nourrices avec les stades de développement des glandes hypopharyngiennes mandibulaires et labiales (**fig. 18**), nous constatons que :

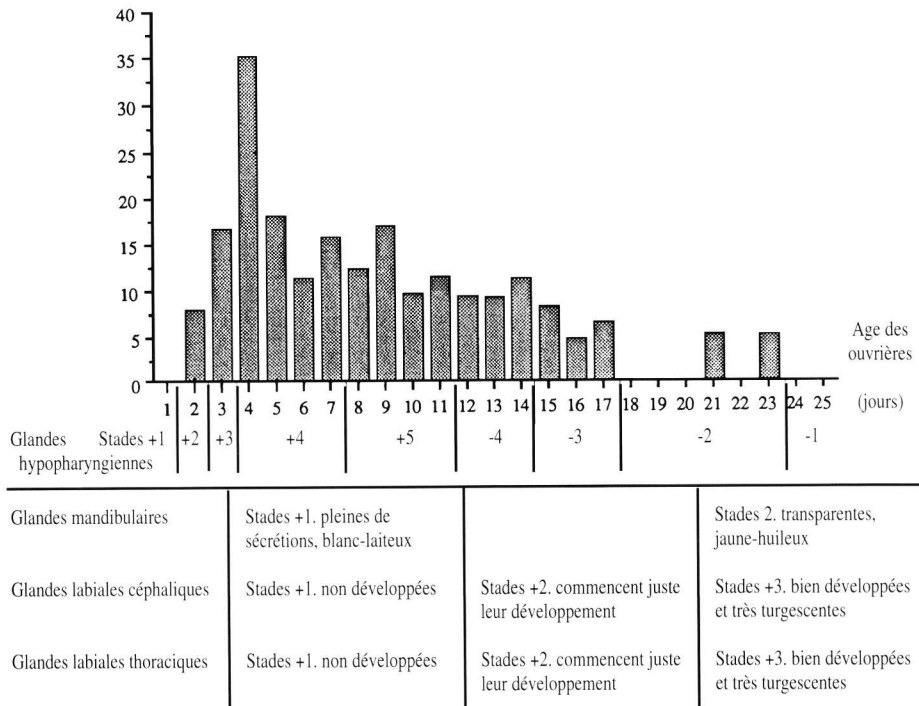


Fig. 18. Relation entre la fréquence des dons alimentaires des ouvrières nourrices à la reine et les différents stades de développement des glandes, hypopharyngiennes mandibulaires et labiales.

- Les ouvrières nourrissent davantage la reine lorsque leurs glandes hypopharyngiennes sont le plus développées. Les stades de régression correspondent aux fréquences les plus basses des dons alimentaires. L'alimentation de la reine à partir de ces glandes ne fait donc aucun doute (compte tenu du contenu de son tube digestif).

Comment peut-on expliquer que la reine soit alimentée par d'autres catégories d'ouvrières aux glandes hypopharyngiennes non encore turgescentes ou ayant régressé ?

Les ouvrières possèdent, outre les glandes hypopharyngiennes, deux autres paires de glandes bien présentes, les glandes mandibulaires et labiales. Compte tenu que la glande mandibulaire est la seule paire de glandes replète chez les très jeunes ouvrières (dès l'âge de 1 et de 2 jours ces glandes sont pleines), et que celles-ci alimentent la reine de façon non négligeable à partir du deuxième jour, force est de convenir que cette sécrétion sert aussi à l'alimentation de la reine. Etant donné que leur tube digestif est déjà chargé de pollen mais que celui de la reine n'en contient pas, on est donc obligé d'accepter l'idée de ce rôle des glandes mandibulaires puisque les régurgitations du jabot marqué au pollen paraissent exclues.

- Nos expériences montrent qu'à partir du 12^e jour, lorsque les glandes hypopharyngiennes régressent, les glandes labiales, elles, deviennent très turgescentes. Ces développements glandulaires sont donc successifs. RUTZ *et al.*, (1976) ont montré que l'injection de doses élevées d'hormone juvénile chez des ouvrières adultes provoque une dégénérescence des glandes hypopharyngiennes, et, selon HAYDAK (1957) et SIMPSON (1960), la dégénérescence des glandes hypopharyngiennes et l'augmentation de l'activité des glandes postcérébrales sont parallèles : tout cela est en accord avec nos résultats. La reine recevrait-elle des sécrétions labiales ? Que donnent les ouvrières âgées de 15, 16, 17, 21 et 23 jours que nous avons vu alimenter la reine au cours de nos observations ? Que donnent aussi les abeilles âgées de 18, 19, 20, 22, 24 et 25 jours que nous avons suivies individuellement pendant 25 jours ?

La question est d'un grand intérêt, car FOURNIER *et al.*, (1983) ont montré que la gelée royale, prélevée dans les cellules royales et destinée donc à l'alimentation des larves de reines, contenait de l'hormone juvénile, concentrée surtout dans les glandes labiales céphaliques des ouvrières. Si la reine reçoit directement de la production des glandes labiales, l'hormone juvénile l'aiderait dans son ovogénèse.

Ainsi la reine recevrait des ouvrières les précurseurs de la phéromone ODA contenus dans les glandes mandibulaires (PAIN, 1961a et b) et un supplément d'hormone juvénile provenant des glandes labiales. Vue ainsi, l'alimentation de la reine dépasse alors, et de loin, le simple stade de fourniture énergétique.

Toutefois, l'intervention directe des glandes labiales dans l'alimentation de la reine reste pour l'heure une hypothèse qu'il faudra vérifier.

Quoiqu'il en soit, ces observations apportent une précision supplémentaire au concept de la ruche vue comme un superorganisme.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN M.D. (1955). — Observations of honeybees attending their queen. *Brit. J. Anim. Behav.*, **3** (2) : 66-69.
- ALLEN M.D. (1956). — The behaviour of honeybee preparing to swarm. *Brit. J. Anim. Behav.*, **4** (1) : 14-22.
- ALLEN M.D. (1957). — Observation on honeybees examinig and licking their queen. *Brit. J. Anim. Behav.*, **5** : 81-84.
- ALLEN M.D. (1960). — The honeybee queen and her attendants. *Anim. Behav.*, **8** : 201-208.
- BARBIER M., PAIN J. (1960). — Etude de la sécrétion des glandes mandibulaires des reines et des ouvrières d'abeilles (*Apis mellifica*) par chromatographie en phase gazeuse. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **250** : 3740-3742.
- BUTLER C.G. (1954a). — *The world of the Honeybee*. Collins St. James's Place, London, 226 p.
- BUTLER C.G. (1954b). — The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (*Apis mellifera*) of the presence of its queen. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, **105** (2) : 11-29.
- BUTLER C.G. (1969). — Some pheromones controlling honeybee behaviour. *Proc. VI. Congr. Int. U. Study Soc. Ins. Bern.* : 19-32.
- CHAUVIN R. (1968a). — *Traité de Biologie de l'Abeille*. Ed : Masson et Cie, Paris, Tome I, 547 p.
- CHAUVIN R. (1968b). — *Traité de Biologie de l'Abeille*. Ed. : Masson et Cie, Paris, Tome III, 566 p.
- CRAILSHEIM K. (1991). — Interadult feeding of jelly in honeybee (*Apis mellifera* L.) colonies. *J. Comp. Physiol.*, **161** : 55-60.
- CRAILSHEIM K. (1992). — The flow of jelly within a honeybee colony. *J. Comp. Physiol.*, **162** : 681-689.
- DELVERT-SALLERON FR. (1963). — Etude au moyen de radio-isotopes des échanges de nourriture entre reines, mâles et ouvrières d'*Apis mellifica*. *Ann. Abeille*, **6** (3) : 201-227.
- FOTI N. (1956). — Date experimentale privind iernarea matcilor in afara ghemului. *Apicultura*, **6** : 3-8.
- FOTI N., CRISHAN I., DOBRE V. (1967). — Research on the composition of food for queens during the winter season. *Proc. Intern. Beekeeping Congr.*, *21 st, Maryland* : 262-267.

- FOURNIER B., DARCHEN R., DELAGE-DARCHEN B. (1983). — Dosages des hormones juvéniles dans les glandes salivaires des ouvrières de l'Abeille domestique (*Apis mellifera* L.) : une nouvelle approche de l'étude du déterminisme des castes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **297** : 343-346.
- FREE J.B. (1957a). — The transmission of food between workers honeybees. *British Journ. Anim. Behaviour*, **5** : 41-47.
- FREE J.B. (1957b). — The food of adult drone honeybees (*Apis mellifera*). *Anim. Behav.*, **5** (1) : 7-11.
- FREE J.B. (1959). — The transfer of food between the adult members of a honeybee community. *Bee World*, **40** (8) : 193-201.
- GARY N.E. (1961). — Mandibular gland extirpation in living queen and worker honeybees. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **54** : 529-531.
- GÖSSWALD K., KLOFT W. (1963). — Tracer experiments on food exchange in Ants and Termites. 25-40 in : *Radiation and radioisotopes applied to insects of agricultural importance*. I.A.E.A., Vienne.
- HALBERSTADT K. (1967). — Über die Proteine der Hypopharynxdrüse der Bienennarbeiterin II.- Elektrophoretische Untersuchung der Sekretproteine bei Schwarmbienen und Arbeiterinnen aus Brutschwachen Völkern. *Ann. Abeille*, **10** (2) : 119-132.
- HAYDAK M.H. (1957a). — The food of the drone larvae. *Ann. Entomol. Amer.*, **50** : 73-75.
- HAYDAK M.H. (1957b). — Changes with the age in the appearance of some internal organs of the honey-bee. *Bee world*, **38** (8) : 197-207.
- HAYDAK M.H. (1970). — Honeybee nutrition. *Ann. Rev. Ent.*, **15** : 143-156.
- HOFFMANN I.J. (1960a). — Untersuchungen über die Herkunft der Komponenten des königinnenfuttersaftes der Honigbienen. *Naturwissenschaften*, **47** : 239-240.
- HOFFMANN I.J. (1960b). — Untersuchungen über die Herkunft von Komponenten des königinnenfuttersaftes der Honigbienen. *Z. Bienenforsch.*, **5** (4) : 101-111.
- HOWE S.R., DIMICK P.S., BENTON A.W. (1985). — Composition of freshly harvested and commercial royal jelly. *J. Apic. Res.*, **24** : 52-61.
- ISTOMINA-TSVETKOVA K.P. (1953a). — Reciprocal feeding between bees. *Pchelovodstvo*, **30** (1) : 25-29.
- ISTOMINA-TSVETKOVA K.P. (1953b). — New data on the behaviour of bees. *Pchelovodstvo*, **30** (9) : 15-23.
- KRATKY E. (1931). — Morphologie und physiologie der Drüsen in Kopf und thorax der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Z. Wiss. Zool.*, **139** (1) : 120-201.
- LINDAUER M. (1952). — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung in Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, **34** : 299-345.
- LINDAUER M. (1953). — Division of labour in the honeybee colony. *Bee World*, **34** : 63-73, 85-90.

- MAURIZIO A. (1949). — Wind das Pollenbild des Honigs durch Vorgänge in der Honigblase beeinflusst? *Beithefte Z. SBZ*, **2** (18), p. 422.
- MONTAGNER H. (1967). — Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les guêpes du genre *Vespa*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **100** (2) : 189-323.
- MORITZ R.F.A., HALLMEN M. (1986). — Trophallaxis of worker honeybees (*Apis mellifera* L.) of different ages. *Ins. Soc.*, **33** (1) : 26-31.
- NAUMANN K., WINSTON M.L., SLESSOR K.N., PRESTWICH G.D., WEBSTER F.X. (1991). — Production and transmission of honeybee queen (*Apis mellifera* L.) mandibular gland pheromone. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29** : 321-332.
- ÖRÖSI-PAL Z. (1962). — A méh cukoroldő mirigye. *Méhészet*, **10** : 203-204.
- PAIN J. (1961a). — Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. Thèse, Sc. Nat., Paris, sér. A, n° 3674, 103 p.
- PAIN J. (1961b). — Sur la phéromone des reines d'abeilles et ses effets physiologiques. *Ann. Abeille*, **4** (2) : 73-158.
- PAIN J., ROGER B. (1976). — Variation de la teneur en acide céto-9 décène-2 oïque en fonction de l'âge chez les reines vierges d'Abeilles (*Apis mellifica ligustica* S.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. **283** : 797-799.
- PAIN J., ROGER B., DOUAULT P., AZOEU P. (1973). — Etude quantitative réalisée au moyen d'un radio-isotope (¹⁹⁸Au) des transferts de nourriture de la reine à l'ouvrière et de l'ouvrière à la reine chez l'Abeille domestique (*Apis mellifica ligustica* S.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. **277**, série D : 209-211.
- PATEL N.G., HAYDAK M.H., GOCHNAUER T.A. (1960). — Electrophoretic components of the proteins in honeybee larval food. *Nature*, **186** : 633-634.
- PERPELOVA L. (1928). — The nurse bees. *Opytmaia Paseka*, **3** (12) : 551-557.
- PERSHAD S. (1966). — L'influence de l'âge sur les échanges de nourriture entre les ouvrières d'abeilles *Apis mellifica*. *Ins. Soc.*, **13** (4) : 323-328.
- PERSHAD S. (1967). — Analyse de différents facteurs conditionnant les échanges alimentaires dans une colonie d'abeilles *Apis mellifica* L. au moyen du radio-isotope P³². *Ann. Abeille*, **10** (3) : 139-197.
- POTEIKINA E.A. (1958). — Vlijanie vukarmlivanija rasploda osenja na sostojanie pchel vesnoi. *Pschelovodstvo*, **35** (8) : 13-16.
- RÖSCH G.A. (1925). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen. *Z. vergl. Physiol.*, **2** : 571-631.
- RÖSCH G.A. (1930). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. II. Teil : Die Tätigkeit der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Z. vergl. Physiol.*, **12** : 1-71.
- RUTZ W., GERIG L., WILLE H., LÜSCHER M. (1976). — The function of juvenile hormone in adult worker honeybees, *Apis mellifera*. *J. Insect. physiol.*, **22** : 1485-1491.

- SIMPSON J. (1955). — The significance of the presence of pollen in the food worker larvae of honey-bees. *Quart. J. Microscop. Sci.*, **96** : 117-120.
- SIMPSON J. (1960). — The functions of the salivary glands of *Apis mellifera*. *J. Ins. Physiol.*, **4** : 107-122.
- VAN DER BLOM J. (1959). — Behavioural differentiation of individual honeybee workers within the colony. 126 p.
- VAN DER BLOM J. (1990). — Division of labour within on age of honeybee workers (*Apis mellifica*). *Actes coll. Ins. Soc.*, **6** : 139-145.