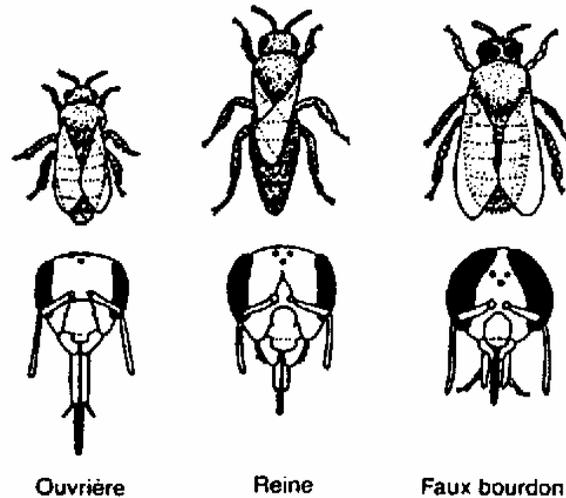
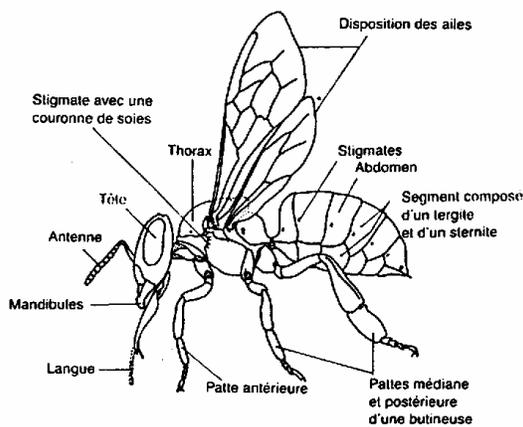


1. Morphologie



Trois castes d'abeilles peuplent la ruche : les ouvrières, de loin les plus nombreuses; la reine (ou mère), unique sauf rares cas (*supersédure*), reconnaissable à son abdomen nettement plus allongé, et à sa démarche particulière; les mâles ou faux-bourdon, présents en principe en période de reproduction, plus gros et trapus, au bourdonnement caractéristique.

Morphologie générale :



Corps d'une ouvrière (dessiné sans les poils)

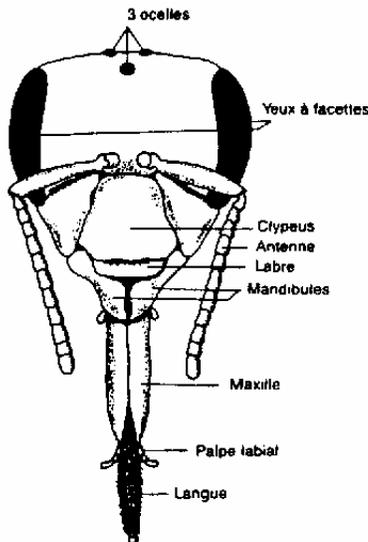
Une tête, un thorax, un abdomen, 3 paires de pattes, deux paires d'ailes.

Le corps est protégé par un *exosquelette* comprenant un hypoderme et une cuticule comportant notamment les pigments (mélanine), de la chitine ("cellulose animale", souple et perméable) et de la cuticuline, rigide et imperméable.

La mélanine, polymère de la tyrosine, possède une palette de couleurs dans les tons jaune-brun-noir. Le corps est couvert de poils.

10 000 abeilles pèsent 1 kg; c'est en pesant une colonie qu'on peut donc estimer sa force. On reconnaît les vieilles abeilles à ce qu'elles sont plus lisses que les jeunes.

La tête



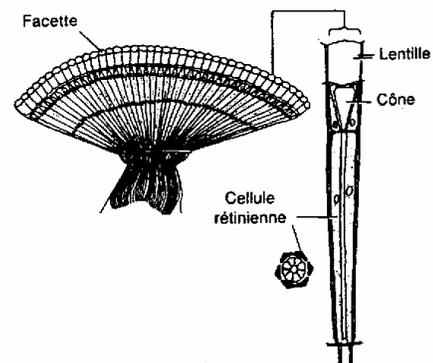
Tête d'une abeille ouvrière.

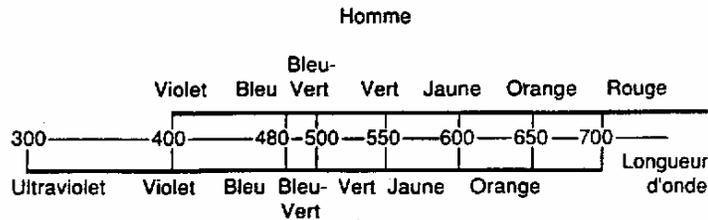
Deux yeux composés, trois ocelles, deux antennes, des pièces buccales.

Les **ocelles** consistent en une lentille provenant de l'épaississement de l'exosquelette surmontant des cellules rétinienne. Elles ne forment pas d'image, mais permettent de détecter l'intensité lumineuse, ce qui jouerait un rôle dans l'orientation.

Les **yeux composés** comportent plusieurs milliers d'*ommatidies* (= facettes = yeux simples; davantage chez le mâle que chez la femelle (selon les auteurs, de 3000 à 8000). Des cellules pigmentaires empêchent la lumière de diffuser d'une ommatidie vers ses voisines.

Les ommatidies permettent la perception des formes, des couleurs et du plan de polarisation de la lumière, ce qui permet l'orientation de l'insecte, l'atmosphère polarisant la lumière du soleil.



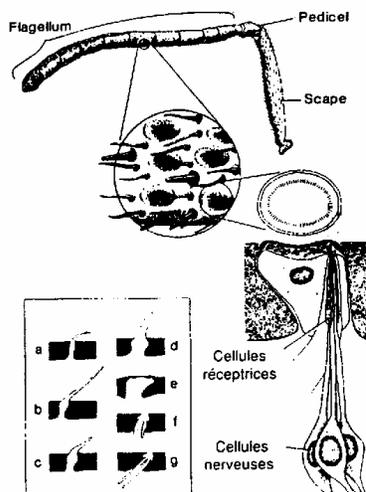


Le spectre perçu est différent de celui de l'homme : l'abeille voit donc des couleurs que nous ne voyons pas (du côté de l'ultraviolet), et inversement. L'image que perçoit l'abeille provient de l'intégration des images de chaque ommatidie, sous forme d'une image mosaïque particulièrement bien adaptée à la perception du mouvement (l'œil composé de l'abeille est capable de capter 300 images à la seconde !).

A la jonction de chaque facette est implanté un poil qui permet vraisemblablement à l'abeille d'apprécier la vitesse du vent.

L'aptitude à l'orientation est primordiale pour les abeilles, et procède de plusieurs mécanismes hiérarchisés, l'abeille passant à un mécanisme secondaire si le mécanisme primaire n'est pas opérationnel.

Les abeilles sont capables d'identifier l'orientation du soleil, même si le ciel est gris (ultraviolets polarisés) ou qu'elles n'en voient qu'une partie. Elles sont capables de "calculer" la correction en fonction de l'heure (exp. de Von Frisch). A défaut de soleil, elles utilisent aussi des repères (alignement d'arbres, buissons...). Enfin, elles utilisent en appoint d'autres sens.



Les **antennes** sont constituées d'un flagellum de 10 segments (11 chez le mâle) portés par le scape et le pédicelle qui est courbe.

Au moins sept types d'organes sensoriels figurent sur le flagelle, parmi lesquels les plaques poreuses (+/- 3000 par antenne) qui servent à l'odorat. Les autres structures servent au goût, au toucher, à la mesure de l'humidité de l'air et du taux en CO_2 , à l'ouïe et probablement à la mesure de la température.

Le pédicelle contient *l'organe de Johnston* qui sert à l'équilibre de l'insecte, et lui permet de détecter la courbure antennaire, et ainsi la vitesse de l'air quand il est en vol.

La sensibilité olfactive des abeilles est particulièrement développée à l'égard de substances comme la cire et les huiles essentielles de fleurs; l'odorat constitue un moyen d'orientation lors des vols de butinage. L'odorat est essentiel aussi à la vie sociale des abeilles (Cfr. le chapitre concernant les phéromones). Les abeilles peuvent détecter la direction d'une odeur par comparaison entre l'intensité perçue par chacune des antennes : les abeilles dont on a collé les antennes en croix se trompent systématiquement de direction.

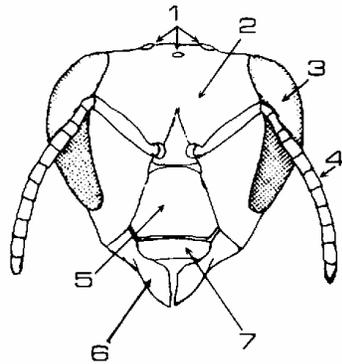
Les organes servant à détecter la vitesse de l'air permettent à l'abeille d'intégrer la vitesse du vent dans ses "calculs" d'orientation.

La sensibilité à la température, à l'humidité de l'air ainsi qu'au taux de CO_2 sont indispensables au maintien de l'homéostasie (maintien des conditions indispensables à la colonie) du nid et de l'essaim. Les abeilles produisent de la chaleur en contractant les muscles de vol sans battre des ailes; elles abaissent la température en ventilant.

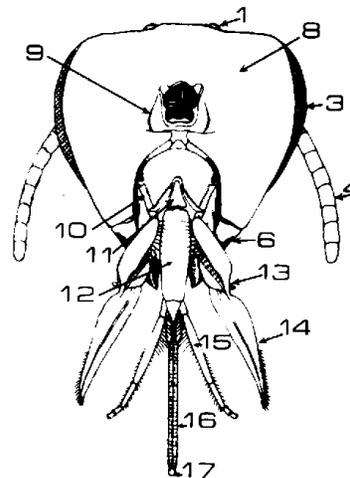
Le couvain a besoin d'une température de 30 à 35°C, mais n'est guère présent dans la ruche qu'au printemps et en été. L'hiver, la colonie se contracte pour maintenir une température qui est de 13°C minimum au sein de la colonie (le plus souvent 20°C). Elle forme alors grappe qui maintient sa température en consommant le miel en réserve. Dans l'écorce de la grappe, les abeilles se resserrent; à l'intérieur, elles ont une certaine liberté de mouvement.

Si la température tombe très bas et que la grappe se contracte à l'écart du miel restant, les abeilles ne peuvent plus se déplacer vers le miel et la colonie meurt au milieu des réserves. Si au contraire la température est anormalement douce, la grappe se forme à peine; les abeilles consomment alors davantage leur miel et leurs réserves de protéines, et risquent des pertes au printemps. En été, la grappe se disperse et, si nécessaire, les abeilles ventilent et abaissent la température en évaporant de l'eau.

Si la température monte au-delà de 40,5°C dans la ruche, elles ne peuvent plus assurer la régulation et évacuent la ruche (*font la barbe* à l'entrée). Les essaims aussi sont plus serrés quand la température est fraîche, plus ouverts quand il fait plus chaud.



1. Ocelles
2. Front (ou vertex)
3. Oeil composé (dit à facettes)
4. Antenne
5. Clypeus
6. Mandibule
7. Labre



11. Submentum
12. Mentum
13. Palpe maxillaire
14. Maxille
15. Palpe labial
16. Langue
17. Cuilleron

L'appareil buccal comprend :

- le labre, qui ferme la cavité buccale vers l'avant, sous le clypéus ;
- les mandibules qui ferment la cavité buccale sur les côtés ;
- le proboscis (ou trompe) qui ferme la cavité buccale vers l'arrière.

Les mandibules ne sont pas dentées et ne peuvent donc pas déchirer la peau des fruits. Leur face intérieure est concave pour permettre l'écoulement du produit des glandes mandibulaires.

Le proboscis est formé de nombreuses pièces, pièces de suspension et pièces buccales, s'assemblant pour former un canal entourant la langue, qui se termine par une cuiller. La longueur moyenne du proboscis est de 6-7 mm.

Les abeilles font une foule de choses avec leurs mandibules : malaxer et façonner la cire et la propolis, nettoyer la ruche, se battre, soigner leur reine ou leur couvain.

Le proboscis sert à la récolte du nectar et du pollen (la langue est velue); c'est sa longueur notamment qui détermine les fleurs que l'abeille pourra butiner.

Les pièces buccales servent aussi à la concentration du nectar : ramené au nid par une butineuse, celui-ci est divisé entre 2-3 magasinères qui déploient et replient successivement leurs pièces buccales, exposant ainsi à l'air le nectar dont une partie de l'eau s'évapore, et qui est ensuite mis en rayons.

Le thorax

Formé par la soudure de trois segments embryonnaires (*pro-*, *méso-*, *métathorax*), il porte les deux paires d'ailes et les trois paires de pattes.

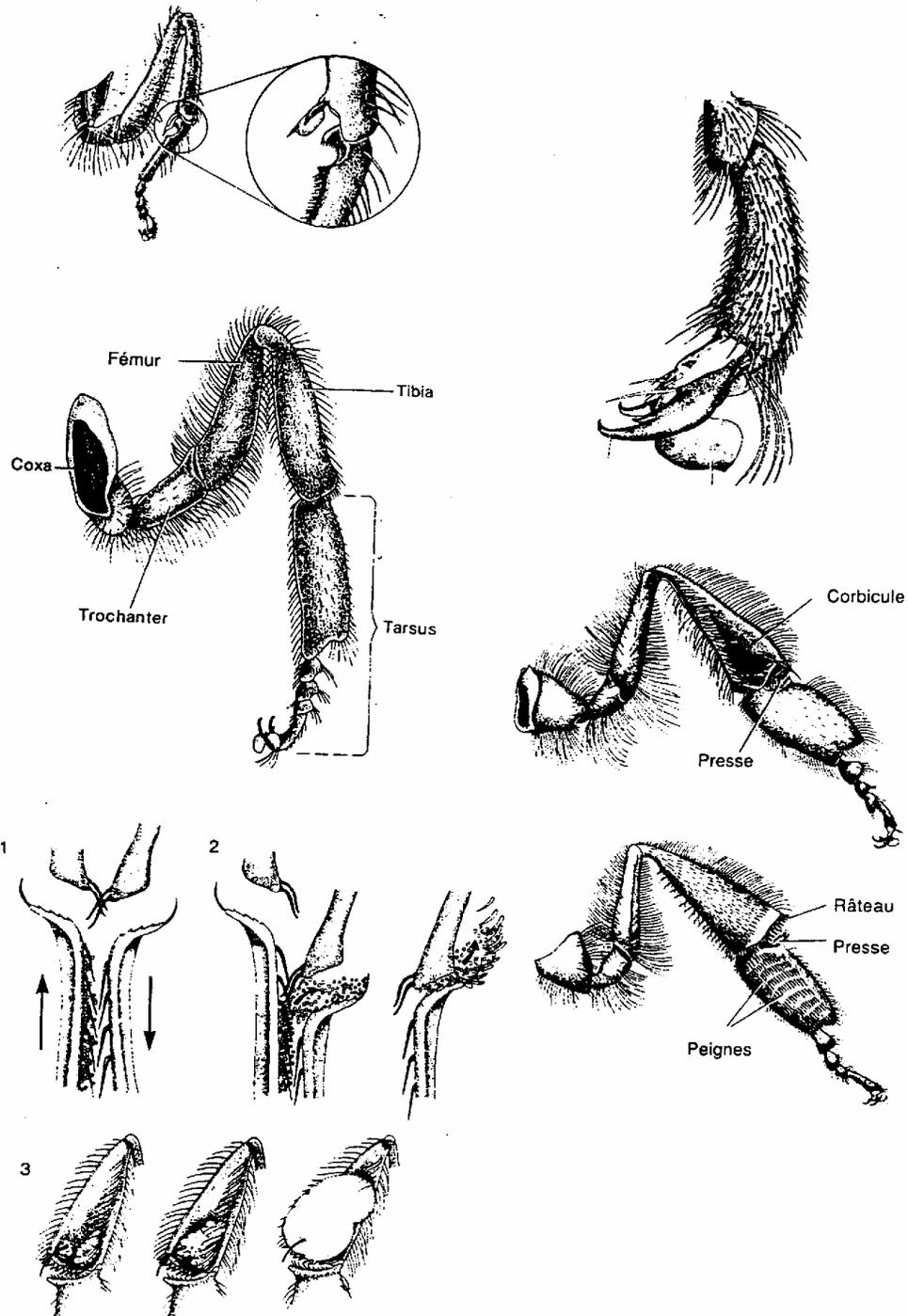
Les **pattes** ont toutes la même structure de base (Coxa-trochanter-fémur-tibia-tarse), mais les antérieures et les postérieures portent des structures spécialisées. Les extrémités des pattes sont pourvues de coussinets (adhésion aux surfaces lisses) et de griffes que l'abeille utilise pour s'agripper aux surfaces rugueuses, aux autres abeilles dans la grappe, l'essaim ou la chaîne cirière, ainsi que pour manipuler le pollen, la cire et la propolis, et pour se nettoyer.

Les pattes antérieures portent le *peigne à antennes* (pince tibio-tarsiale). Les pattes postérieures portent les outils servant à la récolte du pollen et de la propolis: *peigne*, *râteau* et *corbeille*.

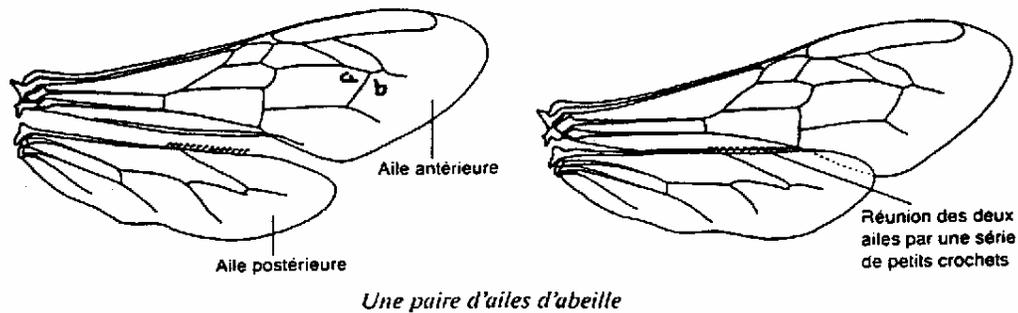
La propolis est récoltée sur les bourgeons avec les mandibules et transférée successivement par les pattes antérieures et médianes jusqu'à la corbeille de la patte arrière.

Le pollen est secoué de la fleur et saupoudré le corps et le proboscis. Les pattes antérieures brossent la tête, l'avant du thorax et le proboscis, et engluent les grains avec un peu de miel. Le pollen est alors transféré sur les pattes médianes; les pattes postérieures brossent l'abdomen et reprennent la charge des médianes sur le peigne.

Le peigne chargé est alors raclé par le râteau de la patte postérieure opposée, ce qui le pousse vers la presse formée par l'articulation entre le tibia et le tarse; la pelote se forme et monte dans la corbeille au fur et à mesure de la récolte. Ramenées à la ruche, les pelotes seront tassées dans les cellules par d'autres ouvrières.



Les **ailes** sont des replis membraneux parcourus par les nervures, qui sont des vaisseaux où circule l'*hémolymphe* (le sang de l'abeille).



Les ailes antérieures sont plus grandes que les postérieures; elles sont munies d'un repli où peuvent venir s'ancrer des crochets (*hamules*) qui bordent l'aile postérieure, de telle sorte que les ailes ne forment qu'un seul plan pendant le vol.

Les nervures divisent l'aile antérieure en cellules, qui ont reçu chacune un numéro. Le rapport entre les segments a et b de la cellule 3³ - l'index cubital - est un critère de race et la variation de ce rapport, un critère de pureté de la race.

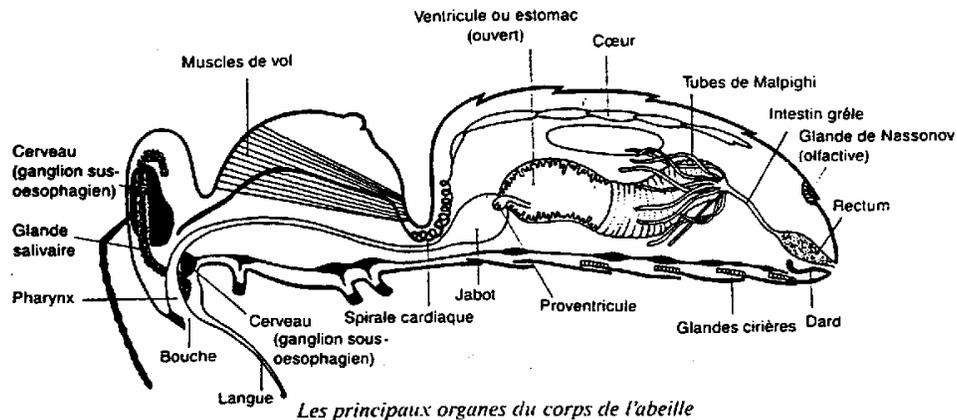
Une abeille non chargée peut battre des ailes 250 fois/seconde et atteindre la vitesse de 8m/seconde (+/- 29 km/heure).

L'abdomen

Il est formé de 7 segments ou anneaux chez la femelle, de 8 chez le mâle. Il est séparé du thorax par le *pédoncule* qui est son premier segment. Chaque segment est formé d'un *tergite* dorsal et d'un *sternite* ventral. Les 4 derniers sternites portent chacun les orifices d'une paire de glandes cirières; entre l'avant-dernier et le dernier tergite, se trouve la *glande de Nassanov*, visible quand l'abeille bat le rappel (Cfr. phéromones).

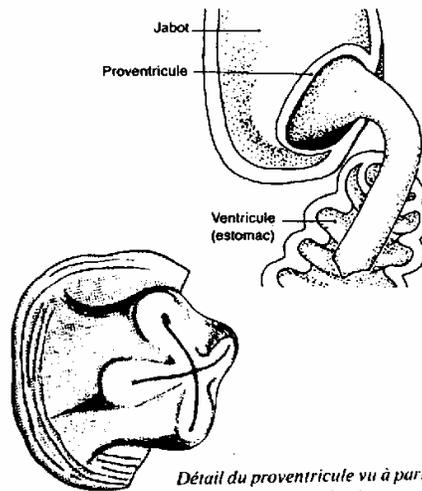
2. Anatomie interne (et éléments de biologie associés)

L'appareil digestif



Il comprend :

- la bouche où débouchent les glandes cervicales ou hypopharyngiennes, et les glandes salivaires ;
- un pharynx qui permet de pomper le nectar ;
- un long oesophage qui traverse le thorax et le pédoncule ;
- un *jabot*, de 40 à 70 mg de contenance, qui a surtout une fonction de stockage : son contenu peut être régurgité. C'est là qu'agit l'*invertase*, enzyme qui transforme le nectar en miel.
- le ventricule ou estomac, séparé du jabot par le *proventricule*, soupape qui évite les reflux, et retient dans le jabot son contenu, ne laissant passer vers le ventricule que les grains de pollen et un peu de nectar servant à couvrir les besoins de l'abeille. Le ventricule est le siège de l'essentiel de la digestion (action enzymatique et absorption des produits dégradés vers l'hémolymphe).



Détail du proventricule vu à partir du jabot, montrant les 4 soupapes ou clapets qui peuvent s'ouvrir ou se fermer.

- l'intestin grêle suivi par l'ampoule rectale et l'anus.

La salive sert à dissoudre les sucres, et à tisser le cocon chez la larve.

Le jabot sert au transport de l'eau ou du nectar, ou encore permet d'emmagasiner une réserve de miel. Un kg de miel représente environ 300.000 km de vol si on postule que la distance moyenne du rucher à la source est de 1km ($20 \text{ mg} \times 150\,000 \text{ vols pour } 3\text{kg de nectar} = 1\text{kg de miel}$).

Le corps de l'abeille est capable de stocker des graisses, des protéines sous forme d'albumine, et du sucre sous forme de glycogène dans les corps gras situés sur les parties ventrale et dorsale de l'abdomen.

L'ampoule rectale peut se dilater fortement. Les abeilles en effet ne fientent pas dans la ruche, et donc "se retiennent" pendant les mois d'hiver. Les premiers beaux jours sont l'occasion du vol de propreté... Gare à la voiture fraîchement lavée et au linge pendu près des ruches!

L'appareil excréteur

Il est très simple : environ 200 tubes de Malpighi reprennent les déchets présents dans l'hémolymphe; ils débouchent entre l'estomac et l'intestin grêle.

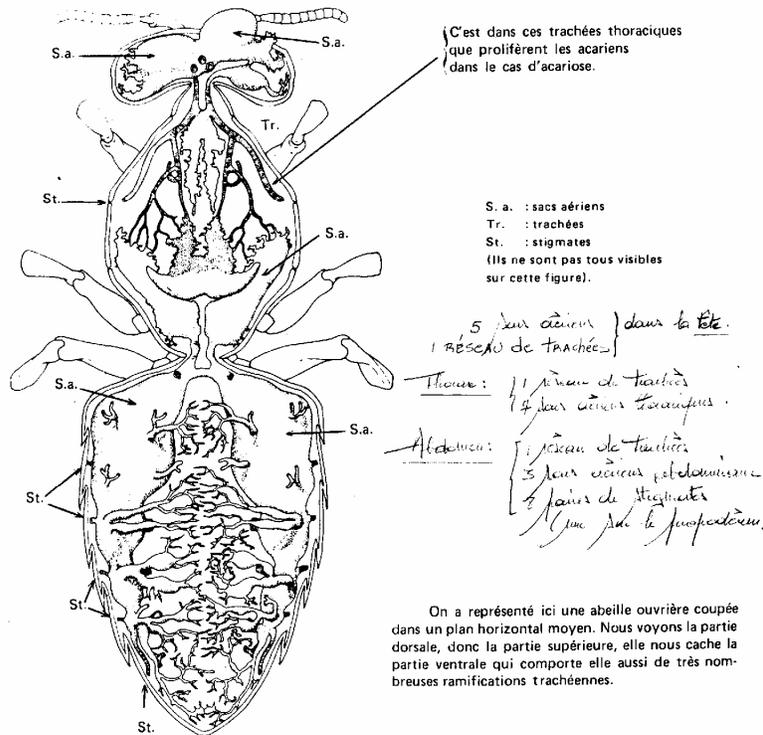
L'appareil circulatoire

L'*hémolymphe* (= le sang de l'abeille) baigne tout l'organisme; il n'y a pas un réseau de vaisseaux comme chez l'homme. L'hémolymphe ne véhicule pas l'oxygène et ne contient donc pas d'hémoglobine; elle est incolore.

Le coeur est composé de 5 ventricules munis chacun de deux ouvertures en fente, les *ostioles*, et correspondant à des anneaux abdominaux; il se prolonge vers la tête par l'aorte qui est spiralée à hauteur du pédoncule pour permettre l'étirement du corps. Le sang, enrichi en substances nutritives par contact avec l'appareil digestif, est repris vers le coeur par les ostioles et envoyé par l'aorte vers la tête; il en revient passivement, et est filtré par les tubes de Malpighi avant de recommencer ce cycle.

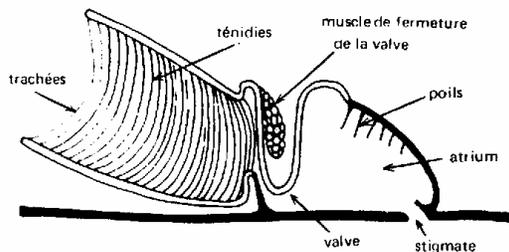
L'appareil respiratoire

L'APPAREIL RESPIRATOIRE DE L'ABEILLE



La plupart des segments du corps de l'abeille portent une paire de stigmates (2 paires thoraciques - 8 paires abdominales) qui ouvrent sur des trachées débouchant dans des sacs aériens. Les trachées sont des tubes que maintiennent ouverts des renforcements hélicoïdaux.

Quinze sacs aériens (par paires ou uniques) allègent le corps de l'abeille et surtout permettent les échanges gazeux; l'oxygène parvient aux tissus par simple diffusion.



Les stigmates de la première paire s'ouvrent sur une loge protégée par des poils : c'est là que peut se développer l'acarien parasite responsable de l'acariose.

La respiration de l'abeille au repos peut se faire par simple diffusion, mais l'abeille active pompe de l'abdomen pour assurer la circulation des gaz.

Le système nerveux

Le cerveau n'est pas le seul centre de commande; la chaîne nerveuse qui parcourt ventralement tout le corps comporte des ganglions (2 thoraciques - 5 abdominaux) relativement autonomes.

Le cerveau comporte une masse sus-oesophagienne (lobes optiques, nerfs antennaires, nerfs du labre,...) et un ganglion sous-oesophagien (innervation de l'appareil buccal). Les ganglions thoraciques innervent notamment les ailes et les pattes.

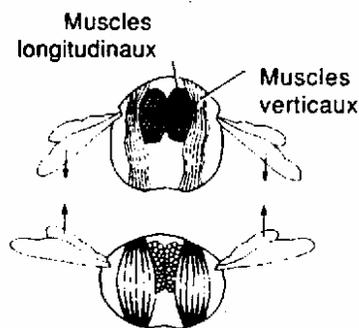
La relative autonomie des ganglions thoraciques et abdominaux explique qu'une abeille décapitée ne meurt pas immédiatement. Elle peut encore mouvoir ses ailes, ses pattes et... piquer.

La musculature

Presque tous les muscles sont striés : fibres groupées en faisceaux longitudinaux; ils sont attachés à l'exosquelette soit directement, soit par des tendons. Les muscles directs du vol (longitudinaux et verticaux) sont lisses. La contraction des premiers et l'élongation des seconds étirent le thorax verticalement et poussent les ailes vers le bas; l'inverse aplatit le thorax et relève les ailes vers le haut.

Les muscles indirects du vol, qui permettent de modifier le mouvement de l'aile pour orienter le vol, sont striés.

La longévité des abeilles serait liée aux réserves de glycogène qui alimentent les muscles du vol. Une abeille mourrait ainsi après 800km de vol, qu'elle les ait parcourus en 5 ou 30 jours.



Les glandes indépendantes

Les *glandes hypopharyngiennes*, formées de glandules débouchant dans un canal collecteur, produisent la *gelée royale* servant à la nourriture des larves. Leur état de développement est lié à la fonction de nourrice que l'abeille exerce au début de sa vie; elles régressent chez la butineuse, produisant alors l'*invertase* qui contribue à transformer le nectar en miel.

Les *glandes mandibulaires* débouchent à la base des mandibules. Elles produisent un lipide entrant dans la composition de la nourriture larvaire. Leur sécrétion servirait aussi à ramollir la propolis et la cire. On y a de plus retrouvé une substance d'alarme. Chez la reine, elles sont à l'origine de plusieurs phéromones (inhibition de l'élevage royal et de l'essaimage, attraction des mâles,...).

La *glande de Nassanov* débouche sur le dernier tergite, l'orifice du canal étant caché sous l'avant-dernier tergite. Elle produit une odeur (phéromone) qui induit le rassemblement des abeilles de la colonie. Le canal odoriférant est visible lorsque l'abeille "*bat le rappel*", c'est-à-dire relève l'abdomen en abaissant le dernier segment, tout en ventilant pour diffuser l'odeur.

Les *glandes cirières* sont au nombre de 4 paires situées en partie ventrale des 4 derniers segments de l'abdomen de l'ouvrière, elles sont cachées par des plaques de recouvrement, les miroirs. La cire liquide durcit sur le miroir pour former une écaille qui est ramenée par les pattes postérieures vers les mandibules et triturée pour aller contribuer à la construction du rayon.

Il faut 1.250.000 écailles (0,8 mg) pour donner 1kg de cire. Les abeilles bâtissent en faisant la chaîne cirière: une grappe d'abeille pend, têtes vers le haut, maintenant la chaleur qui rend la cire malléable; elle exsudent et pétrissent la cire qu'elles transmettent vers le haut. En haut, des ouvrières construisent et se déplacent dans un désordre apparent d'où sortira un rayon parfaitement régulier.

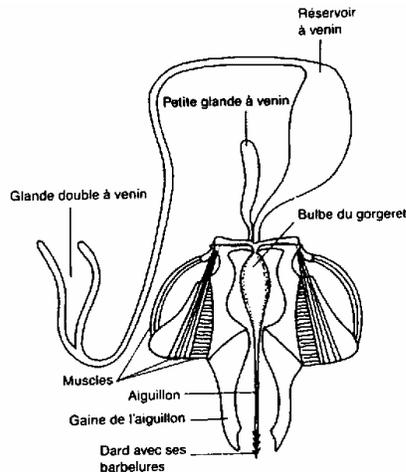
Il semble que chaque abeille puisse percevoir à tout moment où en est la construction de la cellule où elle se trouve, et contribuer à la poursuite de l'édifice. Le rayon bâti sera toujours vertical; à bord d'un vol Challenger en 1984, des abeilles, en apesanteur, ont néanmoins construit des cellules fonctionnelles.

Les abeilles ne construisent pas mécaniquement : elles sont capables de tous types de réparations aux rayons, et éventuellement de construire de bas en haut pour boucher un orifice. Pour une race donnée, la dimension des cellules est constante. Les cellules où seront élevés les mâles sont plus grandes que les cellules pour larves d'ouvrières. La reine sent la différence avec le bout des pattes et pond des oeufs fécondés (femelles) dans les petites cellules, non fécondés (mâles) dans les grandes. Amputée des bouts des pattes, la reine pond n'importe quel œuf dans n'importe quelle cellule.

Les *glandes d'Arnhart* produisent vraisemblablement une odeur (l'empreinte du pied) qui guide les butineuses suivantes par exemple. Chez la reine, l'empreinte du pied est l'une des phéromones qui, laissée sur le rayon, inhibe le comportement d'élevage de cellules royales chez l'ouvrière.

La *glande de Dufour* verse son contenu dans la chambre de l'aiguillon et est plus développée chez la reine; elle a une fonction inconnue (fixation des oeufs au fond de la cellule ?). Associée à l'aiguillon de la reine, la *glande de Koshevnikov* produirait une phéromone.

L'appareil vulnérant



Le dard et ses accessoires

Présent chez la reine et l'ouvrière, mais non chez le mâle, il comprend :

- un appareil glandulaire produisant le venin, fait d'une glande à venin débouchant dans la poche à venin, et d'une glande alcaline débouchant à la sortie de la poche à venin.
- un appareil moteur comprenant une musculature, et des plaques et pièces permettant la projection du dard hors de la chambre (ce sont en fait deux segments abdominaux supplémentaires, modifiés).
- un appareil vulnérant, le dard, formé du bulbe prolongé par le gorgeret creusé de rainures où peuvent glisser deux stylets terminés par des barbelés, et percés de canalicules par où s'écoule le venin. L'aiguillon de la reine n'est pas barbelé.

L'abeille qui pique laisse en général son appareil vulnérant, ganglion nerveux compris, dans la peau de sa victime. Les muscles entourant le sac à venin continuent de se contracter et d'injecter du venin pendant 30 à 60 secondes.

L'abeille meurt dans les heures qui suivent, des suites des blessures internes provoquées par l'arrachement de l'appareil vulnérant.

Le dard sert à la défense contre les prédateurs, vertébrés (ours, blaireaux, mouffettes, oiseaux et... hommes) ou autres insectes (guêpes, sphynx). L'abeille qui repère un prédateur émet une phéromone d'alarme qui alerte les autres. Elles pratiquent parfois la menace avant de piquer (bourdonnement particulier).

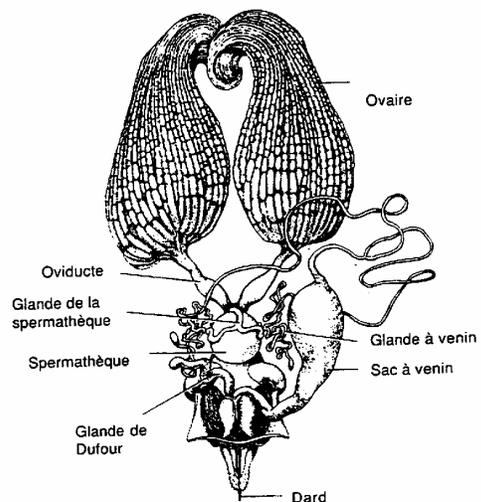
Les couleurs sombres, les textures rugueuses, les odeurs animales les incitent à piquer.

L'agressivité a une composante génétique, mais est fortement influencée par les conditions du milieu: le temps orageux, le retour de la grisaille et du froid après une période de beau temps, les dérangements fréquents mettent les colonies de mauvaise humeur.

Les colonies peuvent se piller mutuellement. Ce comportement apparaît surtout après la récolte d'été. On limite le pillage en rétrécissant les trous de vol, lors de la récolte, en évitant les odeurs de miel frais au rucher. Le pillage peut tuer la colonie pillée, privée de ses réserves, mais aussi handicaper la colonie pillarde en entravant la ponte de la reine par encombrement du nid.

L'appareil reproducteur

La reine



Deux gros ovaires (150 à 180 ovarioles) se prolongent chacun par un oviducte acheminant les œufs jusqu'à la cavité vaginale où débouche la *spermathèque*, réserve de sperme surmontée d'une glande en Y dont la sécrétion active les spermatozoïdes. L'orifice vaginal se trouve entre sternite et tergite du segment 7; de part et d'autres se trouvent deux cavités, les bourses copulatrices.

L'œuf sortant de l'oviducte est pressé contre l'orifice de la spermathèque. Une petite valve permet à la reine de laisser passer une petite quantité de sperme pour la fécondation (qui n'est pas systématique, les mâles étant issus d'œufs non fécondés).

Les ouvrières ont de petits ovaires (2 à 12 ovarioles), mais ne peuvent s'accoupler. Elles peuvent pondre des œufs, mais ceux-ci sont toujours non fécondés.

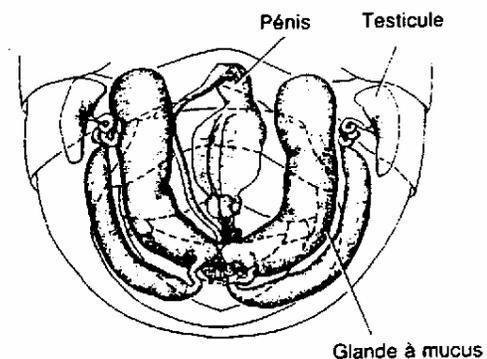
La ponte de la seule reine doit permettre le renouvellement des abeilles et la spectaculaire croissance de la colonie au printemps; en forte saison de ponte (mai-juin), la reine déposera entre 1000 et 1500 oeufs par jour dans le nid à couvain (jusque 200.000 par an).

C'est la capacité de la spermathèque qui détermine la longévité de la reine : celle-ci est remplacée lorsqu'elle est déficiente (après 2 à 5 ans de ponte).

Les *ouvrières pondeuses* apparaissent dans des ruches privées de reine depuis un certain temps et qui n'ont pu remérer. On reconnaît la ponte des ouvrières à ce qu'elle est irrégulière (oeufs déposés sur le bord de la cellule et non au fond; parfois deux ou plusieurs oeufs par cellule). La ruche devient alors bourdonneuse : elle n'élève plus que des mâles. Il est rare qu'une telle ruche puisse être récupérée : le mieux est de la disperser complètement.

Le faux-bourdon

Deux testicules produisent les spermatozoïdes qui sont conduits par les canaux déférents jusqu'à la vésicule séminale où ils sont emmagasinés. Un long canal éjaculateur les conduit au pénis qui est invaginé. Des glandes à mucus produisent un mucus coagulant qui lors de l'accouplement empêchera la semence de s'écouler hors des voies génitales de la reine. Lors de l'accouplement, le pénis s'exvagine et est décalotté; le mâle introduit le pénis érecté dans la chambre de l'aiguillon ouverte de la reine.



Le bulbe de l'endophallus éclate et la semence est projetée en travers du canal éjaculateur dans les voies génitales de la reine. Le mâle meurt dans les minutes ou les heures qui suivent; il ne peut donc s'accoupler qu'une seule fois.

Durant l'hiver et au début du printemps, la colonie ne contient en principe pas de mâles; ceux-ci sont élevés exclusivement pendant la saison de la reproduction. Les mâles sont sexuellement mûrs à 12 jours; dès 8 jours, ils commencent les vols d'orientation qui les conduiront aux *lieux de rassemblement*.

Choisis vraisemblablement en fonction de leurs caractéristiques physiques, les lieux de rassemblement sont les mêmes d'année en année, ce qui est remarquable puisque d'une année à l'autre, ils ne sont pas fréquentés par les mêmes individus. Ils sont situés à une centaine de mètres au minimum de tout rucher. Un même site est visité par les mâles de plusieurs ruchers, et les mâles d'une seule colonie se dispersent entre plusieurs sites. Une zone de rassemblement peut mesurer jusqu'à 200 m de diamètre, on a dénombré dans l'une d'elles environ 25.000 faux-bourdon venant de 200 colonies... Les phéromones jouent plus que probablement un rôle important dans le processus de rassemblement.

La reine est mûre sexuellement vers 5-6 jours; les abeilles la secouent avant le vol et la poussent vers la sortie, puis attendent son retour. Elle fait en général 2-3 vols d'orientation avant le vol de fécondation.

Mâles et reines ont tendance à voler loin de leur nid pour s'accoupler; un accouplement peut se produire entre deux individus venant de ruchers distants de plus de 15km.

En un vol de fécondation, la reine s'accouple à une dizaine de mâles; elle dispose ainsi d'une réserve de plus de 5 millions de spermatozoïdes. Les spermés des différents mâles se mélangent jusqu'à un certain point dans la spermathèque, de sorte qu'il n'y a pas dominance de l'un ou l'autre mâle dans la descendance.

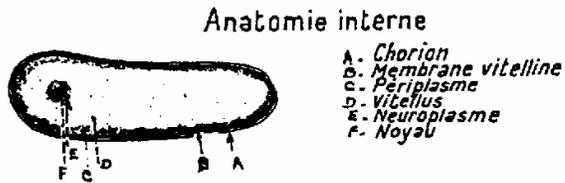
Après la saison de la reproduction, les mâles disparaissent le plus souvent des colonies; quand la colonie n'a pas les moyens d'assurer leur entretien, les ouvrières les expulsent. Les mâles ne travaillent en effet pas.

Ils contribueraient toutefois à maintenir la température du nid.

Leur seule fonction véritable est la reproduction.

3. Développement de l'abeille

L'oeuf



Extérieurement, l'oeuf d'abeille a la forme d'un bâtonnet allongé, arrondi à chaque extrémité et légèrement courbe.

Longueur : 1,4 à 1,6 mm - Poids : 0,130 mg environ.

L'enveloppe extérieure est formée d'une membrane appelée chorion, de couleur blanc nacré.

Les 2 extrémités de l'oeuf sont de grosseurs différentes. L'extrémité antérieure est la plus grosse; elle constitue le pôle oral ou pôle céphalique. La tête de la larve à naître est orientée vers ce pôle qui comporte une partie amincie du chorion : le champ micropylaire. Cette plage possède au centre un orifice microscopique : le micropyle. C'est par cette ouverture que s'introduit le spermatozoïde qui vient féconder l'oeuf. L'extrémité postérieure constitue le pôle anal ou caudal. C'est par cette extrémité que l'oeuf est fixé au fond de la cellule.

La partie concave de l'oeuf correspond au côté dorsal de la larve et la partie convexe au côté ventral. Pour permettre l'oxygénation nécessaire à la vie de l'embryon, le chorion est poreux.

Lors de la ponte, l'oeuf est placé verticalement sur le fond de la cellule. Le deuxième jour, il s'incline peu à peu pour être complètement couché à la fin du troisième jour.

Pendant cette même période, sa couleur change légèrement et passe du blanc nacré au blanc grisâtre.

Parthénogenèse

Chez l'Apis mellifica, l'oeuf entreprend toujours son évolution, qu'il soit ou non fécondé. L'oeuf fécondé donne toujours naissance à un individu femelle (reine ou ouvrière).

Dans le premier cas, la cellule originelle contient 16 paires de chromosomes, elle est diploïde. De même le seront toutes celles qui proviendront de sa division.

Dans le second cas, la cellule de base ne contient que 16 chromosomes; elle est haploïde et toutes celles qui en découleront le seront également. L'individu femelle - reine ou ouvrière - a un père et une mère.

L'individu mâle, c'est-à-dire le faux-bourdon, n'a qu'une mère et son premier ascendant mâle est le père de la reine, c'est-à-dire son grand-père.

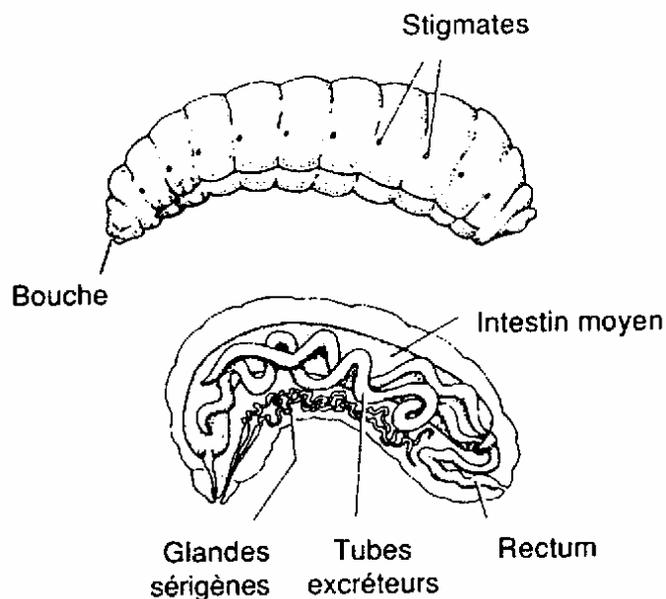
La larve d'abeille

A la fin du troisième jour suivant la ponte, la larve éclot à partir de l'oeuf et présente tous les caractères anatomiques qu'elle conservera tout au long de sa croissance, jusqu'à sa transformation en pronympe.

Le stade larvaire ne représente donc qu'une période de croissance de cinq jours.

La larve ressemble à un ver de couleur blanc nacré incurvé ventralement, contrairement à l'oeuf. Cinquante à cinquante-cinq heures après sa naissance, l'embryon né de l'oeuf se divise en segments.

Initialement, une séparation permet de distinguer d'une part la tête ou céphalon, d'autre part le tronc.



Plus tard, d'insignifiantes rainures apparaissent sur l'ensemble du corps, plus marquées sur la partie centrale.

Ainsi vont se former vingt et un segments :

- Les six premiers vont édifier la tête et portent les rudiments des yeux, des antennes, des mandibules (supérieures et inférieures) et de la lèvre inférieure. Ils sont difficilement identifiables.
- Les treize segments suivants sont à l'origine du thorax avec ses appendices (pattes et ailes) et de l'abdomen.
- Les deux derniers segments embryonnaires disparaissent pendant l'évolution sans laisser de traces.

Les larves sont essentiellement des machines à manger, et sont constituées pour une croissance rapide, débarrassées de toutes les parties extérieures non essentielles et équipées d'un système digestif colossal.

La larve est un asticot blanchâtre sans yeux, sans pattes, sans antennes ni aiguillon, possédant des pièces buccales simples qui ont seulement besoin de lécher les quantités copieuses de nourriture placées dans la cellule par des ouvrières nourrices. La plupart de la cavité du corps est remplie par l'intestin antérieur et la poche rectale, avec les glandes salivaires sécrétant les enzymes et les tubes excréteurs qui sont les autres structures internes principales.

Le développement de l'abeille passe par 6 mues pendant lesquelles l'exosquelette est perdu, cinq de ces mues se passent pendant l'état larvaire et la dernière lorsque l'abeille émerge. Les quatre premières mues larvaires se passent approximativement une fois par jour pour les ouvrières et les reines ce qui permet à la larve de grandir rapidement en perdant l'exosquelette quand il est devenu trop petit. Pendant ce temps, la cellule n'est pas operculée et les nurses nourrissent les larves de grandes quantités de nourriture en les plaçant dans la cellule près de la larve ou même dessus. La larve est capable de se retourner dans la cellule pour atteindre la nourriture si elle n'est pas placée directement près de la bouche.

Après quoi, la larve est scellée dans sa cellule par un *opercule* de cire que les ouvrières construisent, parfois avec un peu de nourriture, qui sera ou non mangée. Les derniers jours de la vie larvaire sont consacrés à la construction d'un cocon; à l'intérieur de la cellule, la larve se déroule et s'étend dans sa cellule, avec la tête dirigée vers l'opercule et commence à tisser le cocon avec ses filières, qui deviendront les glandes salivaires thoraciques de l'abeille adulte. La larve défèque très tôt dans son cocon.

Les fientes brunes ainsi qu'une substance plus claire provenant des tubes excréteurs constituent les autres matériaux utilisés pour la construction du cocon. Ce dernier stade larvaire est considéré comme étant le stade prépupal puisque la dernière mue larvaire comprend une métamorphose en puppe. La larve prépupale commence à prendre l'apparence d'une abeille adulte juste avant que la peau soit déchirée, et suivant la mue les formes de l'abeille adulte se manifestent dans la puppe. Les ailes pourtant apparaissent comme de petits coussinets attachés au thorax. La durée du stade larvaire varie entre les castes et les races d'abeilles, avec les reines au plus court temps de développement larvaire suivies par les ouvrières puis les mâles. Le temps de développement des larves est généralement considéré comme la durée de la période larvaire non operculée, puisque celle-ci est la plus facile à observer.

Les pupes

Le stade pupal est la dernière période avant la mue finale en imago. A ce stade, la tête, les yeux, les antennes, les pièces buccales, le thorax, les pattes et l'abdomen montrent tous les caractéristiques de l'adulte.

Au fur et à mesure du développement de la puppe, la cuticule devient graduellement plus foncée et ces changements de couleurs bien définis peuvent être utilisés pour déterminer l'âge de la puppe. Les pupes ne grandissent pas, ni ne changent de forme extérieurement, mais intérieurement les muscles et les systèmes des organes subissent des changements massifs vers leur forme adulte.

Après cette mue finale de l'exosquelette, l'adulte reste à l'intérieur de la cellule pendant plusieurs heures pendant que la nouvelle cuticule durcit.

Pour émerger, les imagos commencent par utiliser leurs mandibules pour perforer l'opercule de petits trous, et, comme ils tournent à l'intérieur de la cellule, les antennes sortent souvent par ces trous. Les opercules de cire sont manipulés avec les mandibules et fixés à la paroi de la cellule, où les ouvrières adultes les prennent pour operculer d'autres cellules. Après des efforts considérables et des essais manqués, l'abeille naissante finalement élargit suffisamment la cellule et sort.

Une fois sur le rayon, l'imago étale ses ailes et antennes, laisse sécher les poils de son corps et commence ses activités.

Tableau récapitulatif des étapes du développement chez l'abeille :

		Reine	Ouvrière	Mâle
Couvain ouvert	Œuf	3 jours	3 jours	3 jours
	Larve	5 jours 1/2	6 jours	6 jours $\frac{1}{2}$
Couvain operculé	Pupe	7 jours 1/2	12 jours	14 jours $\frac{1}{2}$
Total		16 jours	21 jours	24 jours

4. LA DIVISION TEMPORELLE DU TRAVAIL

Deux techniques majeures de recherches ont été utilisées pour définir la division temporelle du travail dans les colonies d'abeilles. Dans les deux types d'expériences, les ouvrières ont été marquées à la naissance et leurs activités observées toute leur vie, en utilisant généralement des ruches à parois vitrées. Dans le premier type, les activités d'une seule ouvrière ont été suivies tout au long de sa vie par une observation continue, alors que dans le second type, beaucoup d'ouvrières marquées ont été examinées périodiquement pour voir ce qu'elles faisaient à différents âges. Ces observations prennent un temps considérable; Sekiguchi et Sakagami (1966) passèrent 720 heures à observer 2.700 abeilles marquées et Lindauer (1952) observa une seule abeille pendant 176 heures. Ces études et beaucoup d'autres ont apporté une profusion de données à propos du moment où les ouvrières accomplissaient certaines tâches et le modèle type qui en est ressorti peut être résumé comme suit : les ouvrières ont tendance à faire des groupes au sein de la colonie très tôt au début de leur vie, en gros pour nettoyer les cellules, puis s'occuper du couvain et de la reine, puis recevoir le nectar, stocker le pollen, construire les rayons et nettoyer les débris de la ruche. Ces travaux dans la colonie sont suivis par la ventilation, la garde et finalement les voyages de butinage (voir tableau ci-après). Mais quelques points doivent être notés ici : d'abord il y a une variabilité considérable et un chevauchement dans les âges lorsque l'une ou l'autre tâche est réalisée, et à chaque âge donnée une ouvrière réalisera un certain nombre de jobs. Deuxièmement, le développement et la résorption glandulaire sont étroitement liés à beaucoup de tâches, particulièrement à l'élevage du couvain, la construction des rayons. Et troisièmement, la majorité du temps de la vie de l'ouvrière se passe à se reposer et à marcher à travers la colonie.

Vie et activités des ouvrières

Le développement de l'oeuf jusqu'à l'éclosion de l'insecte parfait dure 21 jours pour l'ouvrière. Immédiatement après son éclosion commence une vie assez courte.

Pendant les 3 premiers jours, elle est chargée de nettoyer les cellules de ses consœurs qui viennent d'éclore.

Ensuite, et jusqu'au 13^{ème} jour, elle a en charge le couvain qu'elle doit nourrir, d'abord les larves les plus âgées puis les plus jeunes. Grâce au pollen qu'elle consomme, ses glandes nourricières se développent de plus en plus et lui permettent de remplir cette mission. A partir de cet âge, elle effectue d'autres travaux intérieurs : nettoyer la ruche, expulser les déchets et les abeilles mortes, tasser le pollen dans les cellules, invertir le nectar ou le miellat pour en faire du miel, produire de la cire et construire des rayons et enfin boucher avec la propolis les fentes de la ruche ou entre les cadres.

Du 18^{ème} au 20^{ème} jour, elle sera gardienne au trou de vol, devra assurer la ventilation, l'aération, la régulation de la température et aussi entreprendre de temps à autre des vols d'orientation de plus en plus éloignés de la ruche. Alors, elle deviendra butineuse jusqu'à la fin de sa vie. Elle devra rapporter tout ce dont la colonie a besoin : nectar, miellat, pollen, eau et propolis.

Répartition variable des tâches

Si nous examinons de plus près la répartition des abeilles d'une colonie selon leur âge, nous constatons qu'il y a dans la ruche, plus d'ouvrières que de butineuses à l'extérieur. La proportion est d'environ deux tiers de jeunes abeilles pour un tiers de butineuses. Si cette proportion naturelle est maintenue, l'harmonie de la colonie, son développement et son rendement seront assurés. Mais si, pour une raison ou l'autre cette répartition était modifiée, l'instinct de conservation de la colonie qui est fortement développé réagirait rapidement. Si des butineuses sont perdues, leur travail sera immédiatement repris par des ouvrières de la ruche. L'inverse est également possible car des butineuses peuvent reprendre le soin du couvain.

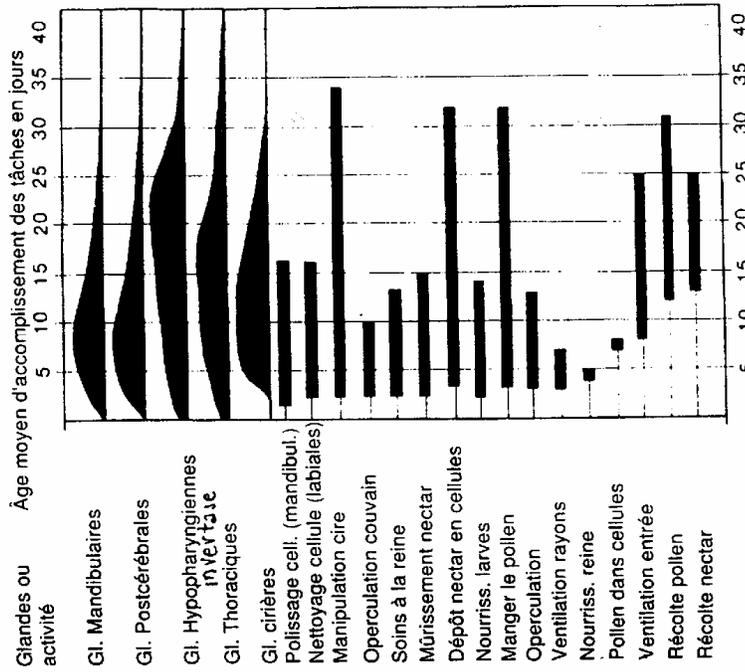


Fig. 6.2

Relation entre le développement glandulaire et les âges auxquels certains travaux sont exécutés par les ouvrières (redessiné d'après King 1933).

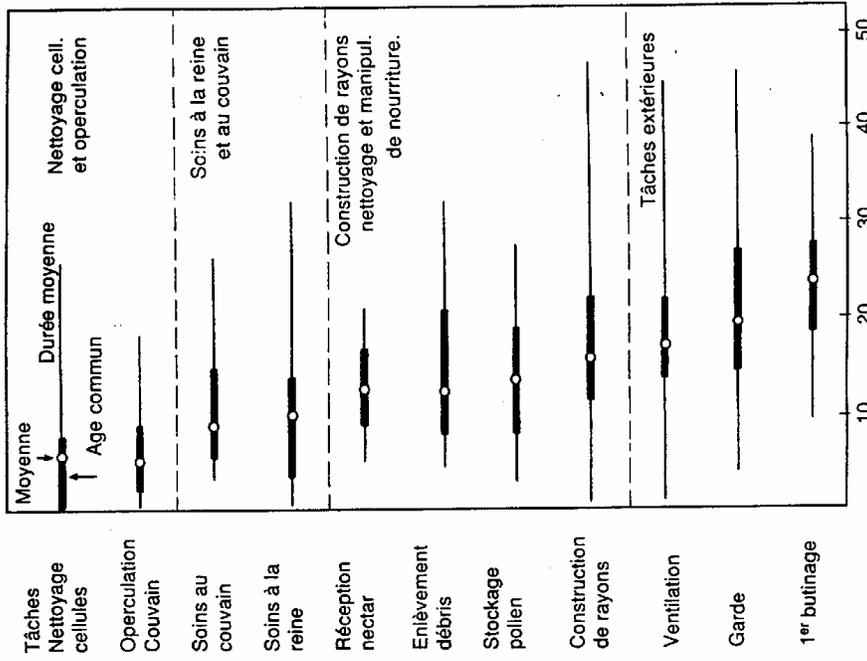


Fig. 6.1

Chevauchement des tâches en relation avec l'âge des ouvrières. Données provenant des références du Tableau 6.1 et représentent les âges moyens et les âges les plus communs au moment de l'exécution des travaux et l'étendue moyenne des âges de cette étude.

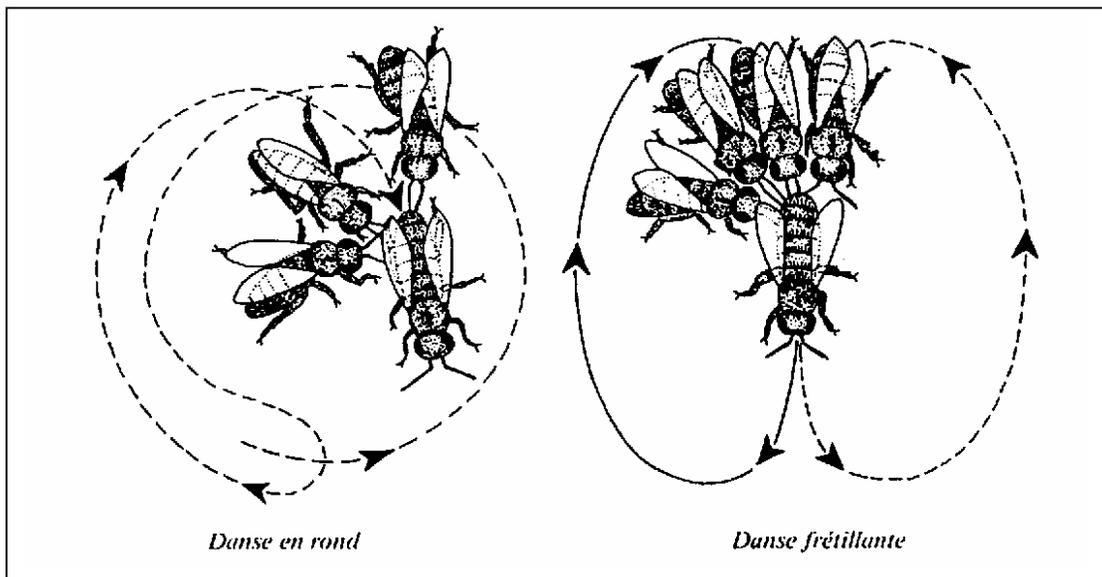
5. LA DANSE DES ABEILLES

Informations données par une "danse"

Dès qu'une nouvelle source de nourriture apparaît, elle est aussitôt visitée par les butineuses. Si par exemple l'apiculteur abandonne un rayon de miel, il est immédiatement assiégé par les abeilles qui vont arriver de plus en plus nombreuses pour profiter de l'aubaine. Une seule abeille, qui aura découvert le rayon, aura dirigé toutes les autres vers cet endroit.

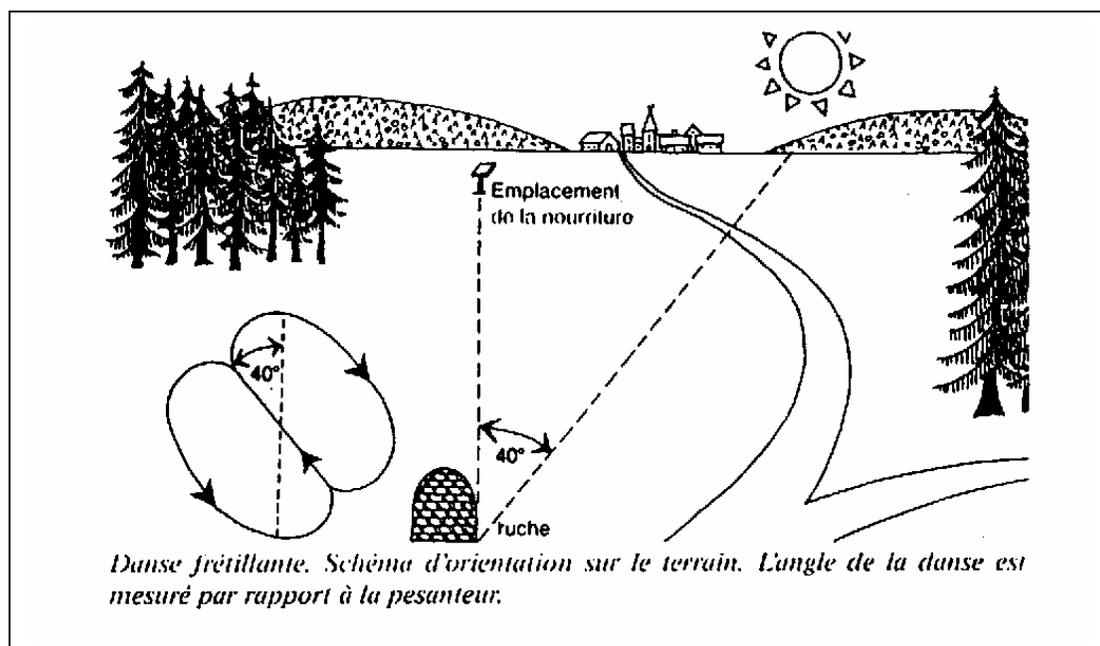
La communication transmise dans la ruche contient toutes les informations indispensables qui se traduisent par une danse.

Rentrée dans sa ruche, elle exécute une *danse circulaire* sur un rayon et pendant ce temps, elle sera suivie et tâtée par ses consoeurs. Le sens de la rotation s'effectue alternativement vers la droite puis vers la gauche.



Petit à petit, tout le voisinage s'excite et trépigne derrière la danseuse. Traduit en langage humain, cela signifierait : "Venez et cherchez, il y a quelque chose à récolter à tel endroit". Les abeilles s'envolent de la ruche et se concentrent uniquement sur la source qui leur a été signalée par l'éclaireuse. Cette dernière a rapporté le parfum et un échantillon de la trouvaille dont même le rendement est indiqué au cours de la danse qui d'ailleurs cessera dès que la source sera tarie.

Si cette source est éloignée à plus de 100 m, les éclaireuses exécutent alors une *danse "frétillante"* qui fournit plus de précisions que la danse "en rond". Elles communiquent ainsi non seulement la direction, mais également la distance exacte déterminée par le nombre de frétillements par une unité de temps. Si par exemple la source se trouve à 1.000 m, la danse sera exécutée avec 4 à 5 frétillements pendant 15 secondes. L'angle formé par la direction de la source au départ de la ruche, par rapport à la position du soleil est également indiqué.



Si la nourriture est à 40° vers la gauche du soleil, la danse sera exécutée avec un angle de 40° vers la gauche de la verticale. Les ouvrières utilisent des organes spécialisés à la base de la nuque pour détecter l'angle gravitationnel de la danse, et elles sont capables de traduire cette information en un azimut du soleil lorsqu'elles sortent de la colonie. Si ces organes sont éliminés par une dissection précise, les ouvrières ne peuvent plus s'orienter correctement vers les sources de nourriture.

Les abeilles rencontrent les mêmes problèmes que les navigateurs; le soleil se déplace ou peut être caché soudainement par des nuages et des vents de côté peuvent souffler et tout cela doit être pris en considération pour préciser la direction.

Les abeilles utilisent un correcteur de temps couplé avec l'estimation de la position du soleil, de sorte qu'elles corrigent le mouvement du soleil pendant le temps du vol et généralement peuvent retourner à la colonie si le soleil est caché. Elles corrigent la dérive due aux vents latéraux en obliquant leur corps pendant le vol.

Lorsque le ciel est couvert, les abeilles peuvent néanmoins s'orienter grâce à la lumière polarisée du ciel qui leur est perceptible. Elles peuvent ainsi emmagasiner les informations reçues et même les varier. Certaines abeilles vont danser sans interruption jusqu'au jour suivant, sans arrêter leurs ébats par une sortie de la ruche, indiquant continuellement la direction de la miellée, selon la situation momentanée du soleil. En observant attentivement ces danses, l'apiculteur pourrait connaître vers où ses abeilles se dirigent sans les voir. Nous devons toutes ces découvertes si importantes relatives au langage des abeilles au Professeur Dr. Carl von Frisch (1968).

6. Les phéromones

Le nombre d'abeilles présentes dans une colonie et la nécessité d'une coordination des activités au sein de celle-ci, en liaison avec les conditions du milieu, ont amené les abeilles à développer des modes de communication interne très sophistiqués.

Les *phéromones* sont des "odeurs" utilisées par les abeilles pour communiquer entre elles. Elles sont perçues par les récepteurs antennaires. Elles sont connues pour fonctionner dans les réactions d'alarme et de défense, lors de l'accouplement, pour l'orientation, la reconnaissance de la colonie et l'intégration des activités de la colonie. Nombre de ces substances ont été identifiées (acides gras insaturés, par ex. les substances de la reine, 9-OAD et 9-HDA; esters, par ex. acétate d'isoamyle, substance d'alarme du dard...), mais d'autres ne sont que soupçonnées sur base d'expérimentations sur le comportement des abeilles.

Odeurs produites par les ouvrières

Les phéromones émises par la glande de Nassenov (7 substances identifiées) permettent aux abeilles de "battre le rappel" (glande de Nassenov exposée, elles ventilent), ce qui induit les autres abeilles :

- à rallier le lieu devant lequel elles battent le rappel (cloche à essaim, ruche) ;
- à battre le rappel à leur tour.

Ce comportement est très fréquent (essaimage, réunion, ruche dérangée...) et très apparent. Ces phéromones servent aussi à guider des récolteuses vers les sources d'eau ou de sucre concentré, mais pas vers les fleurs pour lesquelles d'autres phéromones sont utilisées.

L'empreinte du pied est produite vraisemblablement par les glandes d'Arnhart. Cette empreinte est laissée sur les fleurs butinées et à l'entrée du nid. D'autres marques de butinage existent, qui pourraient être produites par la surface dorsale de l'abdomen, et des extraits de thorax ont le même effet d'attraction que l'empreinte du pied.

Les substances de défense sont produites par les glandes mandibulaires et par l'aiguillon; celles de l'aiguillon sont émises lorsque celui-ci est exposé. La plus active est l'acétate d'isoamyle, qui non seulement incite les ouvrières à piquer, mais aussi les attire vers l'objet à piquer.

La réaction des ouvrières aux phéromones s'intensifie avec l'âge jusqu'à 28 jours, diminue au-delà de 36 jours. Elle s'intensifie aussi avec la température.

Odeurs produites par la reine

Principalement deux substances chimiques sont spécifiques à la reine (acide 9-oxo-décénoïque (9ODA) et acide 9-hydroxy-(E)-2-décénoïque (9HDA)). Produites par les glandes mandibulaires, elles induisent chez les autres abeilles les réactions suivantes :

- inhibition de l'élevage royal (en association avec l'empreinte du pied de la reine) : les abeilles entament un élevage royal à partir du moment où elles ne perçoivent plus ces substances, ce qui explique que les abeilles essaient quand le nid est encombré. Appliqué sur la base des rayons d'une colonie surpeuplée, un mélange d'extraits de glandes mandibulaires et tarsales de reine inhibe la construction de cellules royales. La présence de pupes de reines dans la ruche a le même effet.
- prévention du développement ovarien des ouvrières.
- attirance des mâles : ceux-ci sentent la reine à 60m.
- attraction et stabilisation de l'essaim : sans reine, l'essaim reste agité et finit par se "dissoudre" pour rentrer au nid.
- stimulation des comportements de rappel chez les ouvrières - l'essaim ne restera dans la cloche que si la reine s'y trouve !- et de butinage - les abeilles récoltent mieux quand il y a une reine en ponte au nid.

Le mode de transmission des phéromones est double : d'une part les substances sont volatiles (en ce sens, ce sont bien des odeurs); d'autre part, elles sont transmises par contact entre les abeilles; la transmission par contact peut être suivie en marquant radioactivement les phéromones. Les reines sont entourées d'une cour fréquemment renouvelée, dont les abeilles se dispersent ensuite dans la colonie et ont des contacts répétés avec les autres abeilles pendant environ $\frac{1}{2}$ heure. Ces substances ont une $\frac{1}{2}$ vie de 15-20 minutes; une colonie met environ 20 minutes à réaliser qu'elle est orpheline.

Enfin, la reine marche beaucoup, laissant une trace (0,8mg/heure - sécrétion des glandes tarsales) qui répand également son odeur dans la colonie.

Une autre hypothèse qui avait été envisagée pour la transmission des phéromones était les contacts par échange de nourriture (*trophallaxie*) ; en effet, la distribution à la colonie d'un sirop de sucre avec marquage radioactif permet de se rendre compte que ce sirop pouvait être distribué en quelques heures à la plupart des ouvrières de la colonie. Le nombre d'échanges de nourriture semble toutefois trop faible pour expliquer la transmission des phéromones dans la ruche.

Autres phéromones

Les sécrétions mandibulaires des mâles attirent les autres mâles vers les lieux de rassemblement.

Les odeurs de couvain stimulent le butinage (surtout le pollen) et préviennent le développement ovarien des ouvrières.

Enfin, les abeilles reconnaissent à l'odeur leur colonie, et sont capables de différencier leurs soeurs de leurs demi-soeurs - elles élèvent de préférence une reine qui est leur vraie soeur. Cette reconnaissance n'empêche pas les abeilles de se "tromper" assez fréquemment de ruche; elles rentrent alors sans difficulté dans les ruches voisines. Ce phénomène, qu'on appelle la *dérive*, peut fausser l'appréciation de la qualité des colonies quand il favorise systématiquement les mêmes ruches.
