

Lu pour vous

Comportement des abeilles au cœur de la ruche : les enseignements tirés de l'analyse d'enregistrements vidéo de longue durée

par **Edwige Nicot**

Traduction et adaptation de l'étude de **Siefert P**, Buling N, Grünwald B (2021) :
Honey bee behaviours within the hive: Insights from long-term video analysis.
PLoS ONE 16(3): e0247323. doi:10.1371/journal.pone.0247323.

Menée par Paul Siefert, Nastasya Buling et Bernd Grünwald de l'université Goethe (Allemagne), une nouvelle étude permet, grâce à des vidéos exceptionnelles tournées sur une longue période à l'intérieur de ruches d'observation, de mieux comprendre l'activité des abeilles au cœur du nid à couvain. On y découvre des processus uniques, jamais publiés auparavant, tels que la trophallaxie des nourrices vers les larves ainsi que la thermorégulation dans les cellules contenant le couvain en développement.

Et, fait notable, les auteurs tiennent à partager ces images avec le plus grand nombre. Avec l'aimable autorisation des auteurs et du journal numérique PLoS ONE, que nous tenons à remercier ici, nous les avons donc mises en accès libre sur le site de la FNOSAD¹. Regardez, appréciez et... faites circuler !

Si certains comportements peuvent aisément être observés à l'extérieur des cellules, ceux qui se déroulent en leur sein, comme les soins au couvain, sont plus difficiles à capter car la vision est gênée par les abeilles qui les recouvrent. Ainsi, au début du XX^e siècle, le développement des larves ne

pouvait être examiné qu'en extrayant celles-ci des cellules [1]. Une solution à ce problème a été proposée pour la première fois par Martin Lindauer en 1952 [2]. En tournant les rayons de 90°, en régulant la perte de température avec une double couche de verre et en ne fournissant qu'un petit espace à bâtrir,

1 – Toutes les vidéos sont accessibles sur le site de la FNOSAD : www.fnosad.com/videos. Patientez quelques secondes au lancement, les vidéos sont un peu lourdes à charger...

il a incité les abeilles à élever le couvain dans des cellules dont la paroi était translucide. Après avoir observé ces cellules, Lindauer a pu décrire le processus d'élevage du couvain. Trente-cinq ans plus tard, un appareil d'enregistrement vidéo analogique était utilisé à cette même fin pour la première fois [3]. Toutefois, ce matériel vidéo, faute de média adapté (internet n'en était qu'à ses débuts), n'a jamais été mis à la disposition du public.

Dans une étude publiée récemment [4], P. Siefert *et al.* ont combiné leur méthode d'observation latérale des cellules avec des enregistrements numériques de longue durée. Ils ont enregistré en continu les zones de couvain de leurs ruches d'observation, ce qui a permis d'obtenir des vues détaillées d'un large éventail de comportements ainsi que du développement larvaire. Alors que cette première étude se concentrait sur l'impact des néonicotinoïdes sur le comportement de soin au couvain, ils présentent dans cette nouvelle publication des analyses quantitatives et qualitatives du comportement social observé lors de ces enregistrements. Ces analyses comprennent la quantification des visites des cellules de couvain et un nombre considérable de séquences vidéo des comportements des ouvrières, tels que la création et l'utilisation d'écailles de cire, le déploiement et la prise de pollen et de nectar, les soins et l'inspection

du couvain, la thermorégulation, l'operculation, le cannibalisme, le toilettage et le nettoyage des surfaces. Leurs images montrent également l'éclosion et le tissage du cocon des larves. En outre, elles révèlent en détail plusieurs comportements jusqu'alors non décrits, notamment le remodelage des rayons, la trophallaxie rarement observée entre une nourrice et une larve², et le tassemement du pollen par les butineuses. Elles mettent également en lumière la méthode d'évaporation de l'eau dans les cellules de couvain.

Pour la première fois, une équipe de chercheurs fournit des enregistrements en ligne, accessibles au public, de chacun des comportements susmentionnés à des fins pédagogiques.

Matériel et méthodes

Ruches et installation du dispositif d'enregistrement

Les expériences étaient basées sur la méthodologie présentée dans leur précédente étude [4] (Fig 1). Les chercheurs ont utilisé des petites ruches d'observation, chacune avec une population d'environ 3 000 individus (300 g d'*Apis mellifera carnica*) et une reine. Les abeilles et les reines sœurs provenaient respectivement de ruches et du programme d'élevage de reines sur site de l'Institut für Bienenkunde, à Oberursel.

2 – Cet apport de bouche à bouche est rare car il n'est pas nécessaire pour la larve. Habituellement, la nourrice dépose simplement la nourriture sur les parois entourant la larve, sauf lorsque celle-ci est très jeune. Cette alimentation de bouche à bouche est donc plutôt une coïncidence mais il est intéressant d'observer avec quelle rapidité la larve réagit à l'arrivée de la nourriture, l'engloutissant avant même que la nourrice ait fini de la déposer.

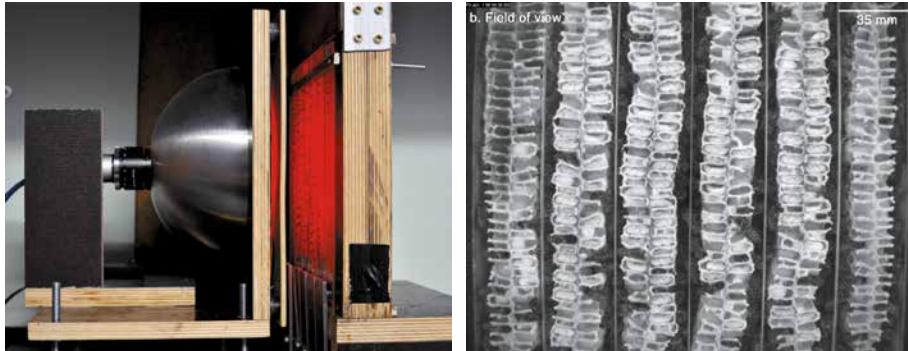


Fig 1. Configuration de l'enregistrement vidéo macro et champ de vision. La zone de couvain de la ruche d'observation est éclairée par un dôme lumineux qui émet une lumière rouge dépassant le spectre des couleurs perçus par les abeilles. Un trou est percé dans le fond du dôme (un bol en métal de 20 cm de diamètre, peint avec un vernis blanc mat à l'intérieur) afin d'y placer l'objectif de la caméra.

Dans la zone de couvain visée, les rayons étaient tournés à 90° (perpendiculaires à la caméra), ce qui permettait de voir les cellules tronquées à travers 4 mm de verre antireflet et d'enregistrer en continu les comportements des adultes et le développement des larves. (...)³ Environ 420 cellules étaient observables avec une résolution relativement faible (1 à 3 images par seconde) dans les enregistrements de la zone de couvain complète ; les enregistrements macro présentaient une section d'environ 8 cellules avec une haute résolution (25 à 30 images par seconde). Pour l'éclairage, des lampes à dôme émettant de la lumière rouge au-delà du spectre des couleurs perçues par l'abeille ($\lambda_{\text{peak}} = 660 \text{ nm}$) ont été utilisées, avec un diamètre de 36 cm pour les enregistrements d'ensemble et de 20 cm pour les enregistrements macro. (...)

Analyse quantitative des visites de cellules

Les données et les principes de base de la méthode décrite dans la précédente étude [4] ont été utilisés pour examiner la durée et la profondeur des visites des ouvrières dans les cellules de couvain. Les vidéos (2D + temps) étaient projetées en images (1D + temps), en juxtaposant la luminosité des pixels au centre des cellules (du fond vers l'entrée) au fil du temps (voir <https://www.nature.com/articles/s41598-020-65425-y/figures/1>). Les abeilles étaient plus sombres que la cire environnante et en appliquant un seuil de gris, les chercheurs ont pu détecter les différentes actions. Pour chacune d'entre elles, l'algorithme décrit dans l'étude [4] a déterminé la durée totale.

3 – La description exhaustive du matériel utilisé peut être retrouvée dans la publication originale.

Résultats et discussion

Mouvements des œufs et éclosion des larves

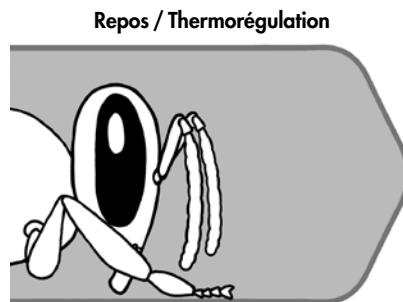
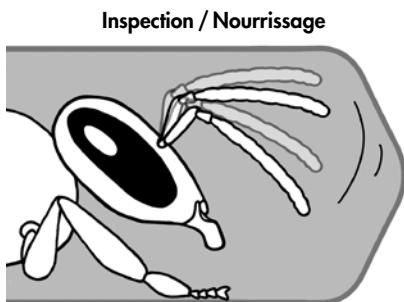
Après la ponte (**vidéo S1**), l'œuf reste normalement en place jusqu'à l'éclosion des larves. Toutefois, les ouvrières peuvent entrer dans les cellules pour conserver (mise en grappe) ou produire (échauffement par vibration des muscles thoraciques) de la chaleur. Lorsqu'elles y pénètrent profondément, elles couchent parfois les œufs (**vidéo S2**). Cette observation est cohérente avec les études précédentes selon lesquelles un «basculement» ne fait pas partie du processus normal de développement des œufs [5]. Leur inclinaison reflète donc la probabilité de la fréquence à laquelle les ouvrières sont entrées dans la cellule à des fins de thermorégulation. Des inspections intenses peuvent également déplacer légèrement l'œuf (**vidéo S3**).

L'éclosion de la larve à partir de sa position verticale est initiée par des mouvements de flexion de plus en plus

prononcés, jusqu'à ce que l'extrémité antérieure de la larve touche la surface de la paroi. Ensuite, elle descend progressivement vers la base de la cellule ou, dans certains cas, vers la paroi latérale (**vidéo S4**). Pendant l'éclosion, les membranes des œufs sont entièrement dissoutes [5]. La première alimentation a lieu $95,2 \pm 11,3$ minutes après l'éclosion de la larve.

Inspection, alimentation et soins des larves

Les inspections comprennent la collecte et le traitement d'informations sensorielles pour déterminer le contenu des cellules, l'emplacement, le statut et l'âge du couvain, etc. La principale caractéristique des inspections est la fréquence des mouvements antennaires. Pendant les comportements de chauffage ou de repos, qui se distinguent par la fréquence des mouvements de pompage abdominal [6], aucun mouvement antennaire n'est effectué par l'ouvrière (Fig 2, **vidéo S2**).



© Nastasya Buling

Fig 2. Différences dans l'alignement de la tête et les mouvements antennaires selon les tâches lors de l'entrée dans la cellule.

Dans l'analyse quantitative des visites dans une cellule avec des larves en développement, le nombre moyen d'événements courts (< 10 secondes) était dix fois plus élevé que les événements de plus longue durée (Fig 3B). Pendant les six jours de développement des larves (de la première à la dernière alimentation), les chercheurs ont détecté $13\,972 \pm 617$ événements dans la cellule. Le nombre d'événements est passé de $2\,129 \pm 186$ au cours du premier jour de développement larvaire à $2\,497 \pm 206$ au cours du deuxième jour (Fig 3A). Des nombres similaires ont été comptés

le troisième ($2\,461 \pm 154$) et le quatrième ($2\,436 \pm 115$) jour. Le plus grand nombre d'événements a été observé le cinquième jour ($3\,065 \pm 143$) et le plus petit le sixième jour ($1\,383 \pm 154$). Cette chute importante le dernier jour du développement larvaire est due à l'augmentation de la probabilité que les ouvrières aient operculé la cellule. En revanche, la durée moyenne des visites était la plus élevée au cours du premier jour ($17,0 \pm 3,3$ secondes) et la plus faible au cours du dernier jour de développement larvaire ($5,3 \pm 0,3$ secondes).

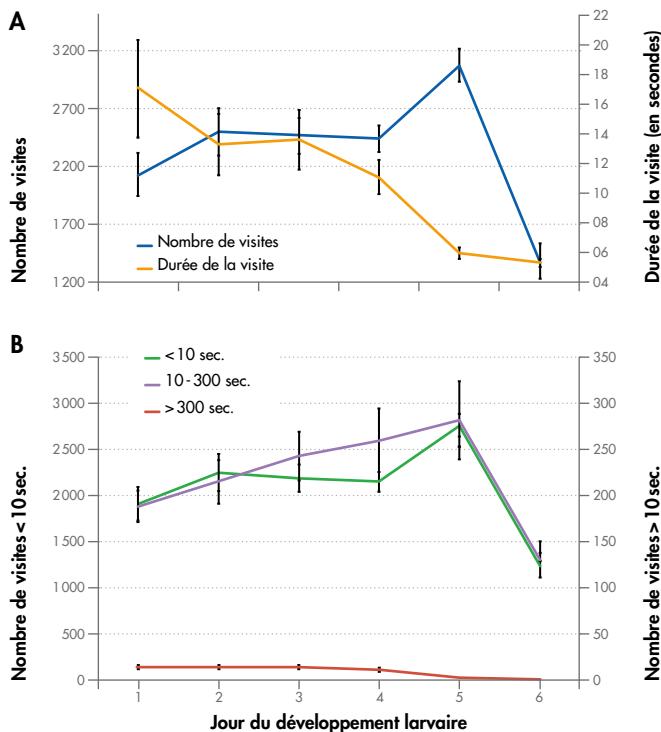


Fig 3. Nombre moyen de visites et durée des visites tout au long du développement larvaire, divisé en six jours (52 cellules dans 3 colonies, enregistrées en 2016 et 2018).

- Alors que le nombre moyen de visites a augmenté du premier au cinquième jour, la durée moyenne des visites a diminué de deux tiers au cours de cette même période.
- Les visites de courte durée (< 10 secondes) étaient dix fois plus nombreuses que celles de moyenne (10-300 secondes) et longue (> 300 secondes) durée combinées.

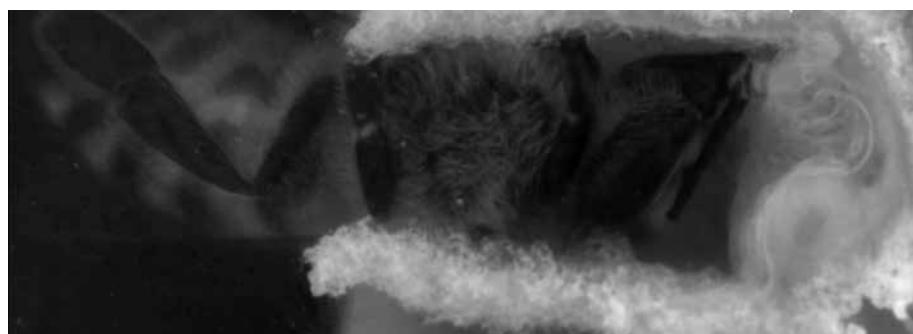
Dans les cellules contenant une très jeune larve, les inspections sont souvent accompagnées de rotations longitudinales du corps de l'ouvrière. Ces rotations reflètent la tentative de l'ouvrière de trouver la position correcte à côté de la larve pour la distribution de nourriture, car couvrir les stigmates de la larve réduit ses chances de survie. Entre 10,7 et 62,8 % de la durée d'une visite de nourrissage est consacrée à l'inspection avant la distribution de nourriture. Aux jours 1 à 6 du développement larvaire, en commençant par le premier nourrissage et en terminant par le dernier, les inspections représentaient respectivement environ 38 ; 31,2 ; 26,9 ; 25,9 ; 29,4 et 28,2 pour cent de la durée de la visite de nourrissage.

Les repas sont toujours précédés d'une inspection, au cours de laquelle l'ouvrière montre de forts mouvements antennaires et dirige ses pièces buccales et ses extrémités antennaires vers la larve. Après l'inspection, l'ouvrière commence à vibrer avec ses mandibules

tout en s'approchant progressivement de la larve. Pendant la fourniture de nourriture, tous les tagmata⁴ restent généralement immobiles, tandis que les antennes continuent à bouger légèrement.

Alors que la nourriture doit être soigneusement positionnée pour les jeunes larves (**vidéo S5**), les ouvrières peuvent la déposer à n'importe quel endroit des parois cellulaires environnantes près d'une larve de trois jours ou plus. La plupart des mouvements des larves ont été observés après les événements d'alimentation, ce qui indique l'intention de la larve d'atteindre la nourriture fraîchement fournie. Les larves qui reçoivent une alimentation par trophallaxie ne se déplacent pas après la fourniture de nourriture (**vidéo S6**).

Cependant, les ouvrières ne fournissent pas la nourriture exclusivement à proximité ou dans la bouche de la larve, comme cela a été suggéré il y a longtemps [1]. De plus, il n'a jamais été observé ici de distribution de nourriture



Le nourrissage d'une larve de « bouche à bouche » est rare.

4 – Chez les insectes, le corps est divisé en trois tagmes (ou tagmata) : la tête, le thorax et l'abdomen.

avant l'éclosion de la larve, comme décrit ailleurs [3]. Selon l'étude [4], les visites d'alimentation (y compris les inspections) durent environ 122 ; 118 ; 133 ; 122,4 ; 89,3 et 79,8 secondes les jours 1 à 6 du développement larvaire, respectivement. La diminution importante entre les jours 4 et 5 peut accompagner le passage de la « gelée d'ouvrière » à la « bouillie larvaire », comme cela a été signalé précédemment [7, 8].

Après que la larve a reçu sa dernière nourriture, le tissage du cocon commence par des mouvements de tapotement de l'extrémité antérieure de la larve, où se trouvent les glandes à soie (**vidéo S7**). Ce mouvement initie la transition de la rotation transversale à la rotation longitudinale dans la cellule. Environ 57,1 rotations longitudinales ont été observées pendant le tissage du cocon des ouvrières entre le 31 mai et le 14 juillet 2016 dans 3 colonies. Le tissage a duré $32,2 \pm 0,5$ heures et $34,1 \pm 0,7$ minutes ont été nécessaires pour une rotation. Par rapport à la littérature précédente [9], P. Siefert *et al.* rapportent environ le double du nombre de rotations (27-37) et la moitié du temps nécessaire pour une seule (52 minutes) pendant le tissage du cocon.

Construction des rayons et operculation des cellules

La cire utilisée pour la construction des rayons peut être trouvée sous deux formes entre les mandibules des ouvrières : des écailles de cire transparentes et un cordon non transparent créé à partir de la cire présente dans la

colonie. Dans cette étude, cette dernière forme a surtout été observée lors de situations d'urgence, comme la fixation rapide des rayons au verre adjacent peu après l'installation des colonies.

Cependant, l'utilisation de cordons de cire peut aussi être observée plus tard dans le développement de la colonie. Étant donné que le remodelage des rayons inclut des individus avec des glandes cirières non développées, il permet des changements rapides dans la division du travail. Pour créer un cordon de cire, l'ouvrière déplace rapidement sa tête d'avant en arrière, comme un oiseau qui picore, tandis que le cordon est étendu entre les mandibules (**vidéo S8**). Il peut mesurer plusieurs millimètres de long et se prolonge alors sous la tête et le thorax. Les longs cordons sont pliés pour être transportés à l'aide des pattes prothoraciques et des mandibules.

Pour récupérer une écaille de cire dans les poches intersternales, l'ouvrière utilise les brosses basitarsales d'une patte postérieure [10, 11]. Cette récupération prend environ cinq secondes. Le transport ultérieur des écailles vers les pièces buccales avec la même patte ne prend que 400 ms (**vidéo S9**). Pendant l'activité de construction, les ouvrières se déplacent fréquemment à l'intérieur de la cellule, soit d'avant en arrière, soit en tournant dans le sens longitudinal. On observe des mouvements fréquents des antennes et de la tête. Pendant l'operculation de la cellule, l'ouvrière insère fréquemment ses antennes dans le trou de fermeture et place ses tarses avant sur le rebord. Les chercheurs supposent qu'elle agit ainsi pour mesurer l'épaisseur de l'opercule.

Le bouchage est soigneusement ajusté à l'état de développement de la larve, et le tissage du cocon commence avant que la cellule ne soit complètement fermée (**vidéo S10**).

Stockage du nectar et du pollen

Pour stocker le nectar et le miel, les ouvrières rampent ventralement vers le haut de la cellule [12]. La nourriture est alors régurgitée du jabot de l'ouvrière vers la paroi supérieure de la cellule et se répand par des mouvements en demi-cercle (**vidéo S11**). Si la cellule contient déjà de la nourriture liquide, les mandibules y plongent. Pendant toute la durée du processus, la trompe reste pliée et les mandibules sont maintenues ouvertes. Comme la nourriture adhère à la paroi supérieure de la cellule et est tirée vers le bas par la gravité, la cellule peut être remplie uniformément sans que l'ouvrière ait à remplir la moitié inférieure de la cellule.

La nourriture liquide de la cellule pleine est absorbée par le proboscis, un acte qui est possible indépendamment de l'alignement de l'ouvrière sur la cellule.

Une fois qu'une cellule a été inspectée et jugée appropriée pour le stockage du pollen, la butineuse utilise ses pattes prothoraciques pour s'accrocher à la paroi inférieure de la cellule à côté de la cellule inspectée (Fig 4).

La butineuse s'agrippe à la paroi supérieure avec ses pattes postérieures tout en plaçant son abdomen plié sur la paroi inférieure de la cellule choisie (**vidéos S12 et S13**). Il n'a pas été observé d'ouvrières poussant leurs pattes arrière vers le bas dans la cellule et s'y suspendant librement, comme l'indiquent des rapports antérieurs [13]. Au contraire, les corbicules (corbeilles à pollen) sont positionnées à l'entrée de la cellule, et les pattes médianes restent libres. L'ouvrière les utilise ensuite pour effectuer quelques brossages lents le long de la face externe des pattes postérieures, en partant de l'extrémité supérieure du tibia et en se déplaçant vers le bas, de la masse de pollen à la surface corbiculaire. Une fois que la charge pollinique est tombée dans la cellule, l'ouvrière nettoie tout le pollen restant sur les pattes médianes ou postérieures de la même manière mais avec des mouvements plus rapides.

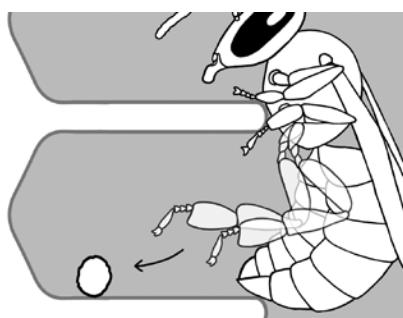
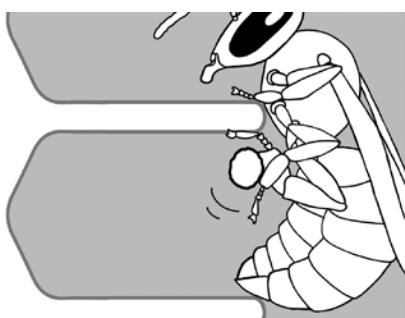


Fig 4. Dépose du pollen dans la cellule.

L'ouvrière s'accroche ensuite à la paroi supérieure de la cellule avec les pattes pro- et mésothoraciques pour frotter ses pattes métathoraciques l'une contre l'autre, les libérant ainsi des petits morceaux de pollen. Le pollen qui se trouve maintenant dans la cellule est ensuite poussé plus loin vers le fond par plusieurs mouvements rapides des tarses des pattes métathoraciques. Ce processus de nettoyage des pattes et de poussée du pollen est répété plusieurs fois jusqu'à ce que les pattes soient débarrassées du pollen restant. La butineuse retire alors ses pattes et son abdomen de la cellule. Ensuite, les abeilles plus jeunes qui se trouvent à proximité poussent le pollen plus loin vers la base de la cellule à l'aide de leurs mandibules fermées et de mouvements de bascule de la tête vers le haut. À une occasion, c'est la même butineuse qui est rentrée dans la cellule après avoir déchargé le pollen (**vidéo S12**). Le pollen compacté à la base de la cellule est cassé et incorporé dans la masse. Au cours de ce processus, le pollen peut être hydraté par l'ajout de salive, de nectar et de miel [13] pour créer du pain d'abeille (**vidéo S13**).

Thermorégulation

Tant qu'il y a du couvain dans une colonie, les abeilles domestiques maintiennent la température de la zone l'environnant à 33-36°C [6]. Afin d'éviter des anomalies dans le couvain ou chez les adultes émergents lorsque cette plage est dépassée [14], les abeilles mellifères ont recours à divers comportements pour réguler la température.

Le processus de chauffage de la zone de couvain comprend le regroupement des ouvrières, la génération de chaleur par le métabolisme et l'incubation directe (dans laquelle les ouvrières réchauffent leurs thorax par des contractions musculaires), tandis que le processus de refroidissement comprend la dispersion des individus, la ventilation et l'évaporation de l'eau (revue dans [15]).

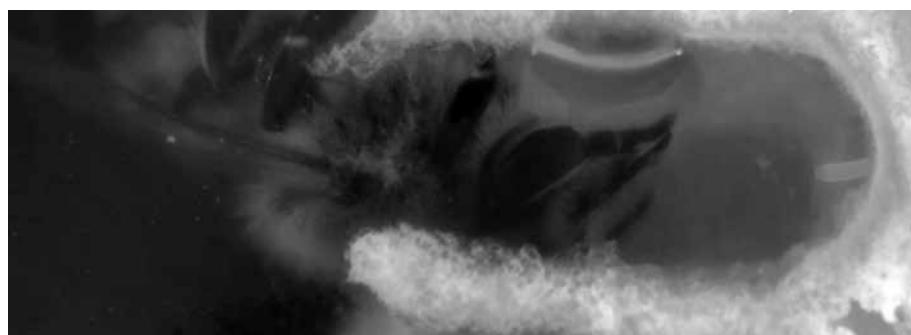
Dans les expériences menées par Siefert *et al.*, jusqu'à six ruches d'observation étaient placées à une distance des radiateurs allant de 3 à 5 mètres [4]. Cependant, une ruche supplémentaire, utilisée pour les enregistrements macro, se trouvait juste au-dessus de la source de chaleur. Par conséquent, la plupart des ruches avaient une température ambiante plus basse (~28 °C) que celle au-dessus du radiateur (température non déterminée). Dans les ruches éloignées de la source de chaleur, les ouvrières occupant une cellule sont restées immobiles jusqu'à 90 minutes. Dans les ruches situées directement au-dessus du radiateur, la sécrétion de gouttes de liquide clair dans la cellule a été observée. Par conséquent, l'immobilité des ouvrières sert probablement à générer activement de la chaleur par la vibration des muscles thoraciques [16, 17, 18] ou pour préserver passivement la chaleur par le regroupement [19, 20] des abeilles au repos dans les rayons. Les abeilles ne montrent aucun mouvement antennaire pendant cette période (**vidéo S2**). Les abeilles au repos peuvent être distinguées de celles qui génèrent de la chaleur en examinant leurs mouvements abdominaux.

Alors que les ouvrières au repos présentent des mouvements de pompage abdominaux sporadiques, ceux des ouvrières générant de la chaleur sont continus et rapides [6]. Des occupations de cellules de courte et longue durée sans mouvements antennaires ont été observées dans des cellules à différents stades de développement du couvain. Au cours de ce processus, les ouvrières se sont souvent déplacées progressivement plus profondément dans la cellule, indiquant un comportement de thermorégulation actif ou passif. Le chauffage actif des rayons par une posture accroupie au-dessus des cellules fermées [21] a également pu être filmé pour la première fois.

Si la température de la colonie dépasse les seuils de tolérance, les abeilles se dispersent dans les rayons et finissent par quitter la ruche. À l'entrée de la ruche, les ouvrières commencent à ventiler et les butineuses recueillent de l'eau pour l'évaporer à l'intérieur de la ruche. Cette augmentation active

de l'humidité de l'air peut également favoriser le développement de la progéniture ; cependant, le couvain a une humidité relative de seulement 30-50 % [22], qui est généralement atteinte par l'évaporation du nectar stocké [23]. Pour éviter la surchauffe, les abeilles transfèrent des gouttelettes de liquide clair, principalement sur les parois supérieures des cellules de couvain (**vidéo S14**) et peuvent le répandre d'une manière similaire au dépôt de nectar dans les cellules.

Dans 14 observations (du transfert de la première goutte jusqu'à ce qu'il n'en reste plus aucune dans la cellule), une seule gouttelette a été laissée à l'évaporation, toutes les autres ont finalement été absorbées par les ouvrières. Le refroidissement par évaporation étant un processus dynamique, la taille des gouttelettes peut augmenter et diminuer en quelques minutes. Cependant, dans 9 des 14 observations, les abeilles sont entrées dans la cellule une fois pour le transfert et l'absorption des gouttelettes.



Une goutte de fluide (eau ou nectar) est déposée sur le haut de la cellule dans laquelle repose un œuf (à droite).

Dans 11 cas sur 14, la cellule a été visitée une fois pour le transfert des gouttelettes, et dans 12 cas sur 14, la cellule a été visitée une fois pour l'absorption des gouttelettes. Le temps entre les visites pour le dépôt ou l'absorption de fluides était de $29,0 \pm 4,7$ minutes. Cependant, une autre ouvrière peut absorber une partie ou la totalité du fluide quelques secondes seulement après qu'il ait été déposé (**vidéo S14**). Le transfert de gouttelettes a pris $19,3 \pm 3,5$ secondes, et l'absorption $61,7 \pm 11,7$ secondes.

Si la surchauffe est soudaine (par exemple, générée artificiellement par le rayonnement d'une ampoule de 100 watts ou d'un radiateur infrarouge), les ouvrières utilisent le nectar jusqu'à l'arrivée des butineuses d'eau [24]. Comme la composition des fluides dans les vidéos est indéterminée, le refroidissement par évaporation peut se produire avec du nectar et/ou de l'eau. Cependant, la température ambiante de la pièce était stable, ce qui soutient l'idée que de l'eau a été utilisée. Le refroidissement peut

également se produire lorsque l'ouvrière tient une gouttelette entre sa langue et sa tête tout en pliant et dépliant sa langue de manière répétée.

Bien que cette stratégie soit principalement utilisée pour le refroidissement, elle est parfois, mais pas toujours [24], utilisée pour le mûrissement du miel [25]. Malheureusement, aucune vidéo de ce processus n'a pu être enregistrée à l'heure actuelle.

Hygiène et cannibalisme

Le comportement hygiénique inclut l'élimination et la prévention des moisissures, des champignons et des parasites qui mettent en danger la survie de la colonie. Les ouvrières présentent un ensemble de comportements hygiéniques, tels que le cannibalisme ou le nettoyage d'elles-mêmes (auto-toilette), des autres membres de la colonie (allo-toilette), des surfaces (le « mouvement de balancement »), des cellules ou des larves.



Une ouvrière en train de dévorer une jeune larve.

Le cannibalisme est un moyen efficace pour la colonie de recycler les protéines et d'empêcher les moisissures et les champignons de se développer sur la progéniture décédée. Cependant, en cas de mauvais développement ou de mâles diploïdes [26], le couvain peut être cannibalisé par les ouvrières à tous les stades de son développement (**vidéo S15**), sauf pendant les dernières 72 heures, lorsque la cuticule durcit.

Lors de cette étude, il a été observé que le cannibalisme se produit généralement sans cause visible (par exemple, la progéniture devient sombre), ce qui suggère que les ouvrières perçoivent des informations chimiques pour identifier les immatures malades, décédées, parasitées ou mal développées [27]. Les larves peuvent se déplacer jusqu'à et – dans une certaine mesure – pendant le cannibalisme. Celui-ci a été principalement observé dans les cellules visibles pendant les deux premiers jours de l'expérience et plus souvent en juillet et août qu'en mai et juin. Les chercheurs ont constaté que les abeilles n'aimaient pas élever leurs larves dans les cellules extérieures des ruches d'observation, proches de la vitre. Elles préféraient les cellules intérieures. Mais ces ruches étant étroites, les abeilles n'avaient pas d'autre choix que d'utiliser ces cellules extérieures lorsque la zone de couvain était à son apogée, au milieu de l'été. À la fin de l'été, lorsque le couvain diminuait, elles donnaient à nouveau la préférence aux cellules centrales jusqu'à ce qu'elles soient finalement occupées, et cannibalisaient alors les jeunes larves du couvain extérieur plus fréquemment, pour augmenter les probabilités de survie des plus âgées [28]. Il est intéressant de noter que le cannibalisme des œufs a très rarement été observé.

Comme le couvain, les varroas peuvent être consommés par les ouvrières lorsque la cuticule n'est pas durcie, comme c'est le cas aux stades proto- ou deutonymphe femelle ou chez le mâle. Les chercheurs ont observé la consommation d'acariens dans une cellule d'où venait d'émerger une nouvelle ouvrière (avec deux femelles adultes) et, à leur grande surprise, ils ont constaté des réactions très différentes de la part des deux ouvrières qui sont ensuite entrées dans la cellule. Alors que la première s'est contentée d'enlever les défécations de l'acarien, la seconde, qui est entrée quelques minutes plus tard, a bondi en avant avec les mandibules écartées après avoir touché la deutonymphe avec son antenne (**vidéo S16**). Les deux varroas ont ensuite été consommés. Lorsque la cuticule de l'acarien est durcie, une toiletteuse peut encore l'abîmer ou lui enlever les pattes avec ses mandibules pour contrôler l'infestation [29].

Les ouvrières adoptent un comportement particulier pour inviter d'autres compagnes à se toiletter. La « danse d'invitation au toilettage » implique des mouvements rapides d'auto-nettoyage avec les pattes ainsi qu'un mouvement et une flexion du corps [30-32]. Les efforts d'auto- et d'allo-toilettage de *Varroa destructor* et *Tropilaelaps clareae* varient selon les espèces d'*Apis* [33], et le toilettage social est positivement corrélé au degré d'infection de l'acarien des trachées (*Acarapis woodi*) [34]. P. Siefert *et al.* n'ont eu que peu d'occasions d'observer les danses d'invitation au toilettage avec leur système d'observation latérale, mais ils offrent un aperçu du comportement de toilettage allochtone (**vidéo S17**).

Le nettoyage par grattage des surfaces à l'intérieur d'une ruche est également connu sous le nom de «mouvement de bascule» [35], dans lequel les mandibules des ouvrières et les tarses de leurs pattes avant sont utilisés comme des grattoirs. L'ouvrière balaie la surface avec des mouvements rapides et répétés de ses pattes avant et vers ses pièces buccales, tout en se penchant lentement vers l'avant. Elle reprend ensuite rapidement sa position initiale, et le processus est répété plusieurs fois sur la même zone. Au cours de ce mouvement d'inclinaison vers l'avant, l'orientation des mandibules passe d'une position maximale postérieure à une position antérieure (Fig 5 ; **vidéo S18**).

Conclusion

Alors que les observations du comportement des abeilles remontent à plusieurs siècles, la visualisation de nombreuses activités au sein de la ruche n'existe que sous forme de dessins, limités à la représentation de certains moments clés. Dans cette étude, Paul Siefert, Nastasya Buling et Bernd Grünwald présentent

des comportements connus et inconnus des abeilles mellifères dans des vidéos haute résolution, accessibles en ligne et gratuites pour le public. Ces vidéos peuvent être utilisées pour des recherches ultérieures ou pour la formation des apiculteurs. Elles peuvent également contribuer à sensibiliser le grand public au déclin général de la biomasse des insectes volants, à la biodiversité des insectes et au débat sur la crise des polliniseurs [36].

« Nous avons observé des comportements uniques qui n'avaient pas été décrits auparavant, comme l'alimentation des larves par la trophallaxie ou la conservation/génération de chaleur dans les cellules contenant la progéniture. L'enseignement du comportement des ouvrières d'abeilles mellifères peut contribuer à renforcer la fascination pour les insectes vivant en société. Nous encourageons donc les enseignants, les scientifiques, les journalistes et toute autre personne intéressée par les comportements des insectes à utiliser nos séquences vidéo à des fins éducatives et de publication non commerciale. »
(Paul Siefert)

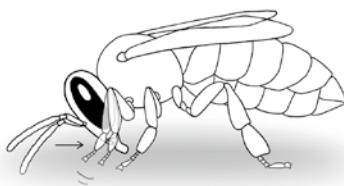
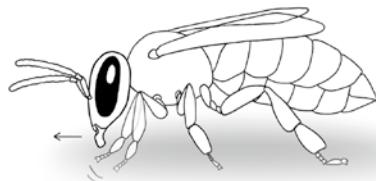


Fig 5. Le « mouvement de bascule » pour le nettoyage des surfaces.

Références

- [1] Nelson JA, Lineburg B, Sturtevant AP. « Croissance et alimentation des larves d'abeilles domestiques ». Washington, D.C., U.S. Dept. of Agriculture, 1924.
- [2] Lindauer M. « A contribution to the question of division of labor in the bee state ». *J Comp Physiol A*. 1952; 34(4):299-345.
- [3] Brouwers EVM, Ebert R, Beetsma J. « Behavioural and physiological aspects of nurse bees in relation to the composition of larval food during caste differentiation in the honeybee ». *J Apic Res.* 1987; 26(1):11-23.
- [4] Siefert P, Hota R, Ramesh V, Grünewald B. « Chronic within-hive video recordings detect altered nursing behaviour and delayed larval development of neonicotinoid treated honey bees ». *Sci Rep.* 2020; 10(1):8727. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65425-y> PMID: 32457387.
- [5] DuPraw EJ. « A unique hatching process in the honeybee ». *Trans Am Microsc Soc.* 1961; 80(2):185.
- [6] Kleinhenz M, Bujok B, Fuchs S, Tautz J. « Hot bees in empty broodnest cells: heating from within ». *J Exp Biol.* 2003; 206(1987):4217-31.
- [7] Jung-Hoffmann I. « La détermination de la reine et de l'ouvrière de l'abeille domestique ». *Z Bienenforsch.* 1966 ; 8:296-322.
- [8] Shuel RW, Dixon SE. « Études sur le mode d'action de la gelée royale dans le développement de l'abeille domestique : II. Respiration des larves nouvellement émergées sur divers substrats ». *Can J Zool.* 1959 ; 37(5):803-13.
- [9] Jay SC. « Le cocon de l'abeille à miel, *Apis mellifera L.* ». *Can Entomol.* 1964 ; 96:784-92.
- [10] Casteel DB. « La manipulation des écailles de cire de l'abeille domestique ». *Circ US Bur Entomol.* 1912 ; 161:1-13.
- [11] Rösch GA. « Sur l'activité de construction dans la colonie d'abeilles et l'âge des abeilles constructrices ». *J Comp Physiol A, Neuroethol Sensory, Neural, Behav Physiol.* 1927 ; 6(2):264-98.
- [12] Park W. « The storing and ripening of honey by honeybees ». *J Econ Entomol.* 1925; 18(2):405-10.
- [13] Casteel DB. « Le comportement de l'abeille domestique dans la collecte du pollen ». *USDA Bur Entomol Bull.* 1912 ; 121:1-36.
- [14] Tautz J, Maier S, Groh C, Rossler W, Brockmann A. « Behavioral performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their pupal development ». *Proc Natl Acad Sci.* 2003; 100(12):7343-7. <https://doi.org/10.1073/pnas.1232346100> PMID: 12764227.
- [15] Jones JC, Oldroyd BP. « Nest thermo-regulation in social insects ». *Advances in Insect Physiology.* 2006 ; p. 153-91.
- [16] Kronenberg F, Heller HC. « Colonial thermoregulation in honey bees (*Apis mellifera*) ». *J Comp Physiol B*. 1982; 148(1):65-76.
- [17] Heinrich B, Esch H. « Thermorégulation chez les abeilles ». *Am Sci.* 1994; 82(2):164-70.
- [18] Esch H, Goller F, Heinrich B. « How do bees shiver? ». *Sci Nat.* 1991; 78(7):325-8. <https://doi.org/10.1007/BF01221422> PMID : 26969012.
- [19] Fahrenholz L, Lamprecht I, Schricker B. « Thermal investigations of a honey bee colony: thermoregulation of the hive during summer and winter and heat production of members of different bee castes ». *J Comp Physiol B*. 1989; 159(5):551-60.
- [20] Free JB, Simpson SJ. « The respiratory metabolism of honey-bee colonies at low temperatures ». *Entomol Exp Appl.* 1963 Sep; 6(3):234-8.
- [21] Bujok B, Kleinhenz M, Fuchs S, Tautz J. « Hot spots in the bee hive ». *Sciences de la nature.* 2002; 89:299-301. <https://doi.org/10.1007/s00114-002-0338-7> PMID: 12216858.
- [22] Büdel A. « L'équilibre de la vapeur d'eau dans la ruche ». *Z Vgl Physiol.* 1948 ; 31:249-73.
- [23] Praagh JP. « Humidité de l'air de la ruche et activité du couvain des abeilles (*Apis mellifera L.*) dans une chambre de vol ». *Apidologie.* 1975 ; 6(3):283-93.
- [24] Lindauer M. « L'économie d'eau et la régulation de la température de la colonie d'abeilles domestiques ». *Bee World.* 1955 ; 36(4-6):62-72 ; 81-92 ; 105-11.
- [25] Park OW. « Behavior of water carriers ». *Am Bee J.* 1923; 63:553.
- [26] Woyke J. « What happens to diploid drone larvae in a honeybee colony ». *J Apic Res.* 1963; 2(2):73-5.
- [27] McAfee A, Chapman A, Iovinella I, Gallagher-Kurtzke Y, Collins TF, Higo H, et al. « Une phéromone de mort, l'acide oléique, déclenche un comportement hygiénique chez les abeilles domestiques (*Apis mellifera L.*) ». *Sci Rep.* 2018 ; 8(1):1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17765-5> PMID : 29311619.
- [28] Schmickl T, Crailsheim K. « Cannibalism and early capping: Strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages ». *J Comp Physiol-A, Sensory, Neural, Behav Physiol.* 2001; 187(7):541-7. <https://doi.org/10.1007/s003590100226> PMID : 11730301.

- [29] Moosbeckhofer R. « Observations on the occurrence of damaged varroa mites in the natural dead fall of colonies of *Apis mellifera carnica* ». *Apidologie*. 1992; 23(6):523-31.
- [30] Haydak MH. « The language of the honeybees ». *Am Bee J*. 1945; 85:316-7.
- [31] Božič J, Valentinčič T. « Analyse quantitative du comportement de toilettage social de l'abeille domestique *Apis mellifera carnica* ». *Apidologie*. 1995 ; 26(2):141-7.
- [32] Land BB, Seeley TD. « La danse d'invitation au toilettage de l'abeille domestique ». *Éthologie*. 2004 ; 110(1):1-10.
- [33] Büchler R, Drescher W, Tornier I. « Grooming behaviour of *Apis cerana*, *Apis mellifera* and *Apis dorsata* and its effect on the parasitic mites *Varroa jacobsoni* and *Tropilaelaps clareae* ». *Exp Appl Acarol*. 1992; 16(4):313-9.
- [34] Pettis JS, Pankiw T. « Grooming behavior by *Apis mellifera* L. in the presence of *Acarapis woodi* (Rennie)(Acari: Tarsonemidae) ». *Apidologie*. 1998; 29(3): 241-53.
- [35] Alfonsus EC. « Les mouvements de balancement des abeilles ». *J Econ Entomol*. 1932 ; 25(4):815-20.
- [36] Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, et al. « Plus de 75 % de déclin sur 27 ans dans la biomasse totale des insectes volants dans les zones protégées ». Lamb EG, éditeur. PLoS ONE. 2017 ; 12(10):e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809> PMID : 29045418.