

## ÉTHOLOGIE COMPARATIVE DE L'ÉCONOMIE DES MATÉRIAUX DE CONSTRUCTION CHEZ DIVERS APIDES SOCIAUX, *Apis*, *Trigona* et *Melipona* (Apidés)

par Roger DARCHEN

Faculté des sciences de Paris

Station biologique, 24 620 - Les Eyzies

Cette étude a pour but de comparer les méthodes d'utilisation de la cire par plusieurs groupes d'abeilles sociales, les abeilles dites domestiques (*Apis mellifica*), les Trigones et les Mélipones d'Afrique ou d'Amérique.

Après avoir décrit brièvement la structure générale des nids de ces insectes, on montre le cycle d'utilisation de la cire à l'intérieur de chaque colonie depuis sa sécrétion par les glandes cirières des abeilles jusqu'à sa mise en réserve pour de futures utilisations. Tous ces groupes font subir à la cire une rotation continue. Les tableaux I et II donnent un bon résumé comparatif des phénomènes qui se déroulent dans les colonies.

On termine par une comparaison avec les phénomènes semblables qu'on retrouve chez les bourdons. Cela permet de découvrir que les Mélipones se rattachent tantôt aux abeilles domestiques et tantôt aux Apides sociaux moins évolués (*Bombus*) tant par leur morphologie que par leur comportement de bâtisseurs. Ces différentes abeilles ont résolu chacune à leur manière le problème de l'économie et de l'épargne de la cire, matériau rare : La plupart lui font subir un cycle complet qui ne tient guère compte du travail des ouvrières, de l'énergie fournie par les abeilles cirières (c'est le cas des Mélipones, Trigones et bourdons), *Apis*

*mellifica*, au contraire, n'impose à une petite partie de la cire que des déplacements limités.

### Summary

The aim of the present study was the comparison of the way wax is utilised by different types of social bees : the domestic bee, *Apis mellifica* and the stingless bees of Africa and America, *Trigona* and *Melipona*.

A brief description of the general structure of the nests of these different bees is followed by an account of the cycle of utilisation of wax found within the colony in the separate species. This cycle extends from the secretion of the material by the wax gland to its storage for later use. In all the bees under consideration the wax circulates continually around the colony. This rotation is only partial in *Apis*, but total and complete in the stingless bees. Tables I and II summarize this phenomenon comparatively.

A comparison is also drawn with the socially more primitive *Bombus*. In their building behaviour as in their morphology, the stingless bees (*Melipona Trigona*) are shown to be sometimes

closer to the domestic bees and sometimes more akin to the *Bombus*. For all, wax constitutes a rare material which must be economised ; each has its own particular solution to the problem. In *Melipona*, *Trigona* and *Bombus*, the wax is subjected to a complete rotation or cycle of use with little apparent account taken of the energy expended by the workers. This contrasts with the limited displacement of only small quantities of wax to be found in *Apis mellifica*.

### Zusammenfassung

Gegenstand dieser Untersuchung ist es, die Methoden der Wachsverwendung bei verschiedenen Gruppen sozialer Bienen zu vergleichen : bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) und bei den in Africa oder Amerika lebenden Trigonen und Meliponen.

Nach einer kurzen Beschreibung der allgemeinen Struktur des Nestes dieser Insekten wird der Verwendungszyklus des Wachses innerhalb jeder Kolonie von seiner Absonderung durch die Wachsdrüsen bis zu seiner Speicherung für künftige Verwendungszwecke aufgezeigt. Bei allen diesen Bienengruppen unterliegt das Wachs einem ständigen Kreislauf. Tabelle I und II geben eine vergleichende Übersicht der Vorgänge, die sich in den Kolonies abspielen.

Schliesslich wird ein Vergleich mit ähnlichen Erscheinungen bei den Hummeln angestellt. Hierbei wird deutlich, dass die Meliponen in ihrer Morphologie und in ihrem Bauverhalten teils den Honigbienen, teils den weniger hoch entwickelten sozialen Apiden (*Bombus*) nahestehen. Diese verschiedenen Bienen haben jede auf ihre Art das Problem der Einsparung des Wachses, eines knappen Baustoffes, gelöst : Bei den meisten durchläuft das Wachs einen vollständigen Zyklus, wobei die Leistung der Arbeiterinnen und die von den Wachsbienen aufgewandte Energie kaum ins Gewicht fallen (dies ist bei den Meliponen, Trigonen und Hummeln der Fall). Bei *Apis mellifica* dagegen führt nur ein kleiner Teil des Wachses begrenzte Bewegungen durch.

Dans une publication de 1960, MEYER propose une distinction justifiée entre le gros travail social de construction et les petits travaux d'aménagement de la ruche. Le premier induit à l'édification générale des rayons de cire, les seconds intéressent des ouvrages mineurs comme, par exemple, les modifications nécessaires des parois des cellules de cire, la construction des cellules royales, l'édification de piliers de raccordement entre

les rayons. Dans le premier cas, les abeilles effectuent un travail social, c'est-à-dire un travail intégré durant lequel plusieurs individus s'affairent simultanément pour une tâche commune, la formation de rayons ellipsoïdaux à deux parois de cellules (DARCHEN, 1968) ; dans le second, les ouvrières travaillent indépendamment les unes des autres d'une manière « stigmergique » (GRASSE, 1959), c'est-à-dire que la construction ébauchée par une ouvrière induit ou stimule le comportement de l'ouvrière qui la suit à l'ouvrage. « Les ouvrières isolées, indépendantes peuvent accomplir plusieurs tâches dans un ordre quelconque, à différentes places de la ruche » (MEYER, 1960). Maintenant que nous possédons quelques données sur l'éthologie des abeilles sans dard (les Melipones et les Trigones) il devient possible d'établir une comparaison entre les manifestations du comportement constructeur de ces abeilles et celles d'*Apis mellifica*. Les méliponides que nous allons étudier construisent leur nid suivant des modèles variés mais le plan est toujours très différent de celui utilisé par l'abeille domestique. Dans ce travail, nous n'envisageons pas les grands travaux qui conduisent à définir l'architecture générale de la ruche mais simplement les petits travaux d'aménagement et de remaniements incessants, au sein d'une structure complexe déjà élaborée, entraînant un emploi et un remploi constant d'une certaine quantité de cire.

### APIS MELLICA

#### 1. — LA STRUCTURE DU NID

Le nid de l'abeille domestique se compose de rayons verticaux et parallèles découpés en cellules hexagonales coalescentes. L'axe de ces cellules est horizontal ; un rayon comprend des cellules disposées sur deux faces, elles sont donc accolées par le fond.

ier cas, les abeilles social, c'est-à-dire un quel plusieurs indi- anément pour une tion de rayons ellip- e cellules (DARCHEN, les ouvrières tra- les unes des autres ergique» (GRASSE, a construction ébau- nduit ou stimule le ière qui la suit à es isolées, indépen- lir plusieurs tâches ie, à différentes pla- t, 1960). Maintenant elques données sur sans dard (les Méli- il devient possible on entre les mani- ent constructeur de 'Apis mellifica. Les allons étudier cons- des modèles variés urs très différent de domestique. Dans ce ons pas les grands à définir l'architec- he mais simplement agement et de rema- sein d'une structure , entraînant un em- stant d'une certaine

LLICA

NID

mestique se compose parallèles découpés coalescentes. L'axe de tal ; un rayon com- sées sur deux faces, par le fond.

Au début de la construction, les rayons ont une forme ellipsoïdale. Le centre est occupé par le couvain, c'est-à-dire les œufs, les larves et les nymphes des trois castes, les cellules du pourtour sont plus ou moins remplies de pollen ou de miel. Lorsque le miel est suffisamment mûri et déshydraté, lorsque les larves sont à leur dernier stade, les ouvrières operculent les cellules avec une pellicule de cire. Toute cellule, toute opercule est l'œuvre de plusieurs dizaines d'ouvrières, mais il s'agit là d'un travail collectif et non social, comme nous l'avons défini plus haut.

2. — LA TECHNIQUE DE TRAVAIL DES CELLULES

Lorsqu'elles entreprennent de petits travaux de construction, les abeilles ne cessent de façonner et refaçonner les cellules de leurs rayons. Pour ce faire, elles utilisent plusieurs techniques qui ont été analysées par divers auteurs (ULRICH et MEYER, 1960 et DARCHEN, 1968).

On peut classer leurs méthodes de travail en quatre catégories. 1) Elles râtissent les parois ou les opercules de cire pour récupérer ce matériau et l'utiliser à des endroits où il est nécessaire (allongement des nouvelles cellules, réparation d'anciennes). Elles y réussissent 2) en collant par pression de fines miettes de cire et 3) en polissant l'ensemble par de courts glissements de mandibules à demi-ouvertes sur le substrat. Elles savent donc économiser le matériau en le prélevant aux endroits où il est devenu inutile, ou bien en le retirant des coupelles déposées par l'expérimentateur près des centres de construction. 4) Elles savent enfin rechercher la cire aux endroits qui leur servent de lieu de réserve, l'extrémité épaissie des bords de cellules (fig. 1).

a) *Le travail des cellules à couvain* (d'après MEYER). Le travail des cellules à couvain est très différent de celui des cellules à miel. Le premier dépend en effet de la croissance

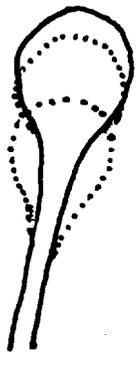


Figure 1

*Epaississement d'une paroi d'une cellule à couvain et son développement progressif (stade final en trait plein.*

du couvain. Lorsque la larve est âgée de six jours, c'est-à-dire neuf jours après la ponte de l'œuf, elle a fini sa croissance, elle cesse de s'alimenter et alors sa cellule est operculée. La larve restera ainsi douze jours cachée et entourée d'un cocon avant que l'imago éclosse. Une fois que la jeune abeille est née, qu'elle a quitté la cellule où elle a grandi, celle-ci est aussitôt nettoyée et polie. La cire de l'opercule est emmagasinée en bourrelets sur les bords de la cellule ou bien utilisée ailleurs si besoin est (fig. 1). MEYER prétend que les ouvrières s'occupent de l'opercule de la cellule, dès que l'œuf est pondu, en accumulant des miettes de cire sur les bords de l'orifice si la quantité de matériau constituant le bourrelet est insuffisante. C'est ce bourrelet de cire qui va servir de départ au futur opercule. Pour le construire les ouvrières étendent la cire du rebord épaissi de la cellule vers l'intérieur de celle-ci en lui donnant la forme d'un dôme assez aplati. Les abeilles se succèdent sans hâte et le travail dure de deux à trois heures ; elles ménagent cependant au centre un orifice circulaire de 2 à 3 mm. Alors, soudainement, et sans discontinuer une ou deux abeilles achèvent nerveusement de combler ce dernier orifice en 25 mn.

L'opercule des cellules à couvain est essentiellement formé de miettes de vieille cire.

La structure est rugueuse. Il est poreux et permet ainsi de laisser passer l'air utile aux nymphes (fig. 2).

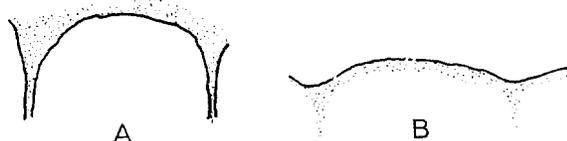


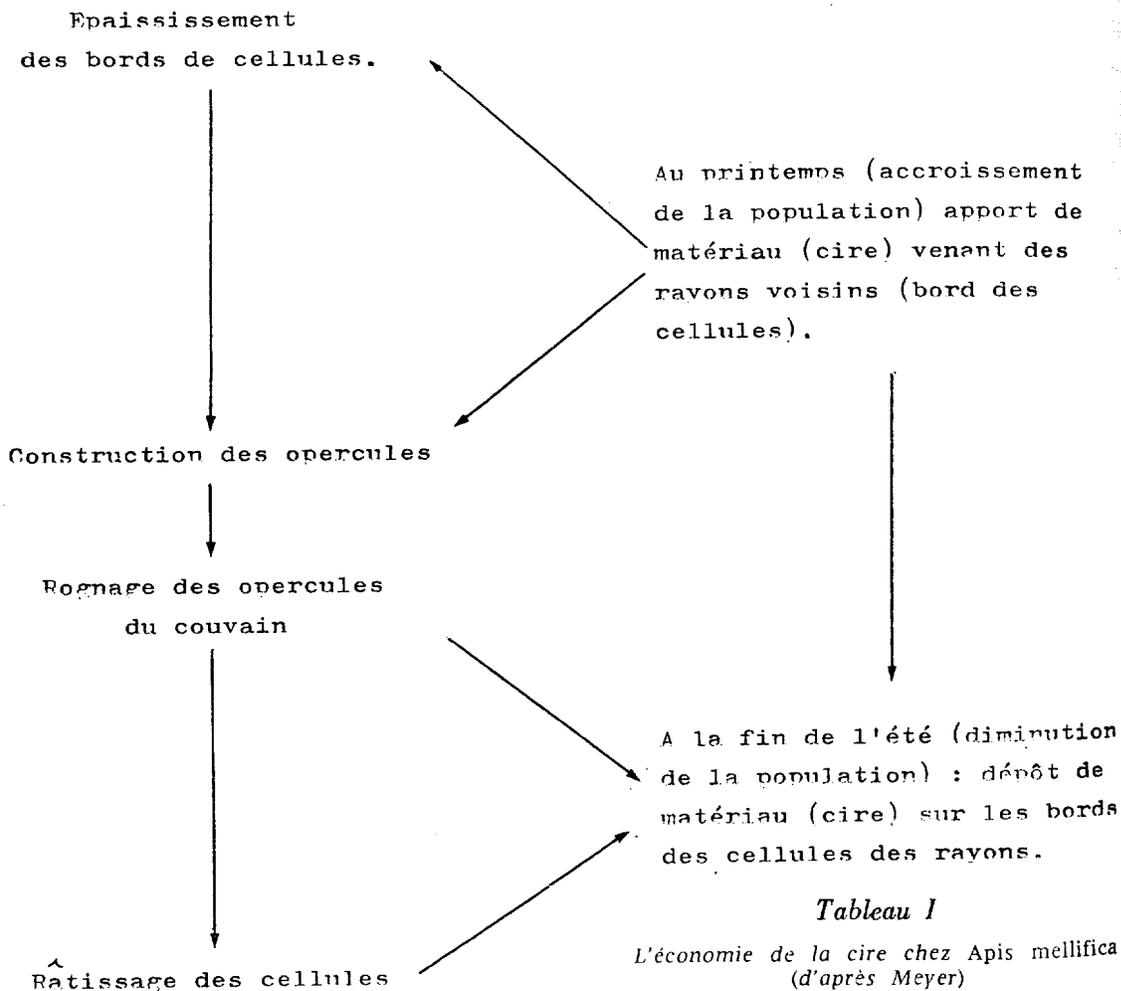
Figure 2

Opercules et coupe du haut d'une cellule, A, de réserve, B, de couvain.

b) *Le travail des cellules à miel* (d'après MEYER). Leur construction dépend de la récolte du nectar : plus il abonde, plus les ouvrières ont à construire de nouvelles cel-

lules, à remanier les anciennes. Pour ce faire, elles utilisent de préférence de la cire récupérée dans la ruche, mais, lorsque cela devient nécessaire, elles utilisent de la cire vierge sécrétée par leurs glandes cirières. Là encore, pour allonger les cellules, elles déposent sur les bords des miettes de cire de manière à former un coussinet qu'elles étirent et reforment régulièrement. L'opercule est tout à fait différent de celui des cellules à couvain car il est plat, lisse et imperméable à l'air. Il est sans cesse épaissi et poli même plusieurs jours après l'operculation (fig. 2).

c) *Le cycle de la cire dans les cellules à couvain* (d'après MEYER). Au printemps, la population d'abeilles, établie dans la ruche au moins avant l'hiver précédent, n'est pas enco-



annes. Pour ce faire, de la cire récupérée lorsque cela devient de la cire vierge cirières. Là encore, elles déposent sur cire de manière à elles étirent et re- L'opercule est tout es cellules à couvain mperméable à l'air. et poli même plu- ulation (fig. 2).

is les cellules à cou- u printemps, la po- s dans la ruche au lent, n'est pas enco-

re importante. le couvain n'est pas encore développé, la cire récupérée des rayons vides est alors largement suffisante pour réparer, allonger et operculer les cellules. A la fin du printemps, en revanche, les rayons sont en grande partie remplis de couvain et la cire récupérée devient insuffisante pour toutes les larves prêtes à se nymphoser ; les ouvrières sont alors obligées d'aller en rogner sur les opercules du couvain plus âgé où les larves ont filé leur cocon : il y a là une grosse quantité de cire immobilisée pendant douze jours. MEYER a effectué des coupes circulaires de 4 mm de diamètre dans des opercules de cellules à couvain de différents âges : Immédiatement après l'operculation ce morceau de cire pèse 2,7 mg, après cinq jours 1,6 mg et, au douzième, seulement 1,1 mg. 60 % de la cire de l'opercule ont été ainsi déplacés en douze jours.

MEYER propose alors le schéma suivant pour expliquer l'économie de la cire chez *Apis mellifica* (tableau 1).

## LES MELIPONIDES (MELIPONINI ET TRIGONINI).

1. LA STRUCTURE DES NIDS DES MÉLIPONIDES (DARCHEN, 1966, 1970 et 1972 ; KERR, 1967 ; NOGUEIRA NETO, 1966 ; SCHWARTZ, 1940 ; SMITH, 1954).

MEYER n'a pas travaillé avec des Apides scciaux de régions chaudes du globe. Elle se serait certainement aperçu que le comportement d'utilisation de la cire par les Méliponides ressemble assez à celui des abeilles domestiques (*Apis mellifica*) plutôt, que l'économie des matériaux de constructions chez *Apis mellifica* n'est que la répétition simplifiée de celle des Méliponides.

Pour comprendre chez ces abeilles les phénomènes comportementaux qui se déroulent lors de la construction, il faut décrire brièvement la structure des différents éléments du nid des Méliponides, le nid « type » (celui des Apotrigones par exemple) est composé (fig. 3), 1) d'un tube de sortie fait de résine et de cire, 2) d'une enveloppe composée des mêmes

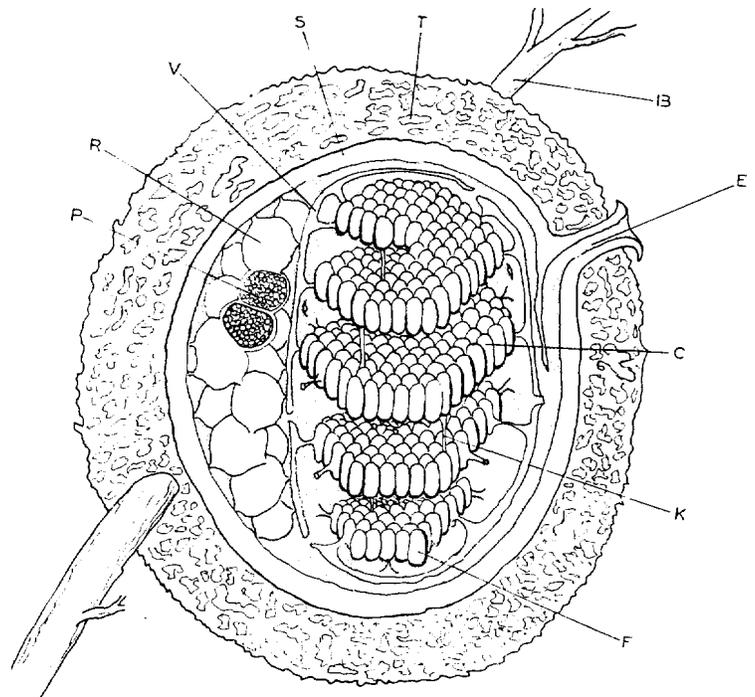
croissement  
) apport de  
venant des  
bord des

é (diminution  
) : dépôt de  
sur les bords  
rayons.

I  
ez *Apis mellifica*  
(er)

Figure 3

Schéma d'un nid du type de Trigone. Ici, nid de *Trigona nebulata* Komiensis. B, branche de liane ; C, couvain ; E, entrée du nid ; F, cellule royale ; K, pilier de soutien entre deux rayons ; P, réserve de pollen ; R, réserve de miel ; S, coque de résine séparant le nid d'abeilles du nid de termites ; T, nid de termites ; V, involucre de cire autour du couvain (il y a plusieurs membranes anastomosées et percées d'orifices de communication).



matériaux (la coque) qui l'isole des parois de la cavité abritant la colonie, 3) de réserves de miel, pollen, cire et résine, contenues dans des cellules irrégulières plus grosses que celles du couvain, collés sans ordre les unes aux autres et accessibles aux abeilles par de petits couloirs répartis au hasard dans leur masse, 4) du couvain, (œufs, larves et nymphes d'ouvrières, de mâles et de reines), contenu dans des cellules aux formes régulières et, 5) de plusieurs enveloppes de cire percées d'orifices d'accès et entourant le couvain. Ajoutons que le nid de certaines espèces possède un *scutellum*, sorte de bassin inférieur de plusieurs centimètres d'épaisseur fait de déjections des nymphes, d'excréments des adultes, d'abeilles mortes, de propolis, d'acariens, de déchets de cocon, etc.

Les différentes espèces ne possèdent pas des nids aussi complets. Les Hypotrigones et les Liotrigones, par exemple, ont des nids dépourvus (fig. 4) : 1) de coque (elles construisent cependant des séparations de résine et de cire lorsque la cavité qu'elles occupent dans les branches creuses est trop vaste pour la colonie), et 2) d'enveloppe autour du couvain. Les Axestotrigones ne construisent pas d'enveloppe ou n'en édifient que des lam-

beaux ; la coque est généralement inexistante (fig. 5).

A l'intérieur du nid à couvain, il existe des éléments de construction d'une grande importance pour le sujet qui nous intéresse. Ce sont d'abord les piliers de cire ou de résine qui relient les rayons entre eux ou avec l'involucre de cire ou bien encore avec les parois de la ruche. On trouve aussi des membranes de séparation ou bien des ligaments de cire chez bon nombre d'espèces d'Axestotrigones, de Dactylurines... Tous ces éléments servent à maintenir fermement les rayons parallèlement entre eux, bien horizontaux ou verticaux, (selon les espèces), sans effondrement (fig. 6 et 7).

Certaines espèces d'abeilles, surtout les plus grosses, accumulent souvent de la cire à proximité des réserves de miel et de pollen (fig. 8). *Meliponula bocandei* manifeste ce comportement d'amassage beaucoup plus que toutes celles que j'ai observées jusqu'ici : Il y a une profusion de cire inemployée dans tous les coins et recoins de l'habitation. D'une manière générale, l'épargne de la cire ne domine pas dans les constructions des cellules de réserve : leurs parois sont épaisses et elles sont reliées entre elles par de gros

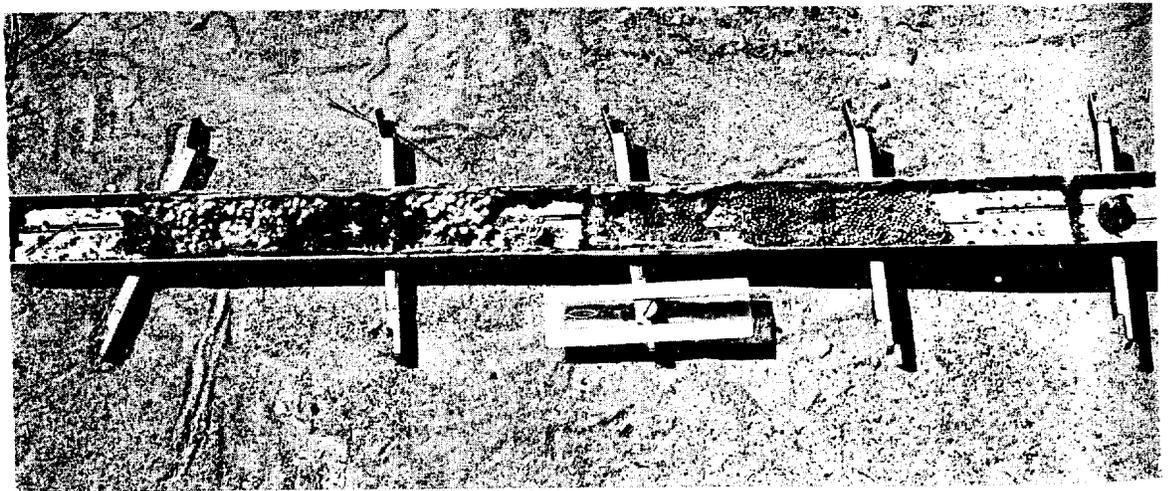


Figure 4

Nid de *Trigona* (*Hypotrigona*) *potheri* darc. dans un bambou (photo G. Josens).  
De gauche à droite, réserves, couvain (les jeunes larves se trouvent vers le milieu du couvain)

alement inexistan-

couvain, il existe  
ion d'une grande  
qui nous intéresse.  
s de cire ou de  
ons entre eux ou  
bien encore avec  
trouve aussi des  
ou bien des liga-  
nombre d'espèces  
urines... Tous ces  
air fermement les  
eux, bien horizon-  
les espèces), sans

illes, surtout les  
ouvent de la cire  
le miel et de pol-  
*ocandei* manifeste  
ge beaucoup plus  
observées jusqu'ici :  
e inemployée dans  
de l'habitation.  
épargne de la cire  
constructions des  
parois sont épais-  
e elles par de gros

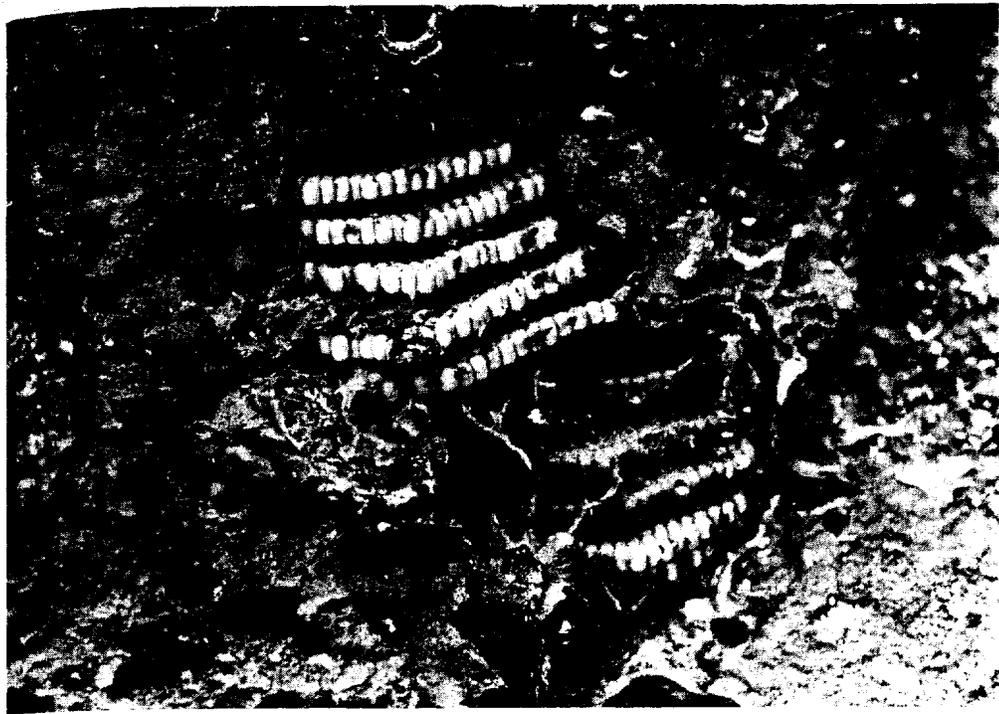


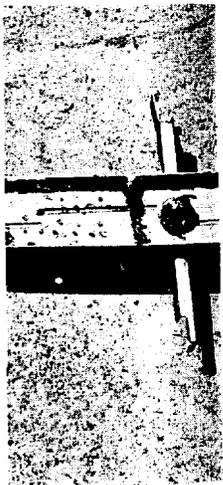
Figure 5

*Nid de Trigona (Axestotrigona) eburnensis* Darc. De haut en bas, cinq rayons de couvain âgé, des ligaments de séparation, trois rayons de jeune couvain, deux rayons de couvain âgé. A gauche, dans la première moitié supérieure, les réserves.



Figure 6

*Nid de Trigona (Axestotrigona) oyani* Darc. De haut en bas, couvain, membranes et ligaments, couvain, membranes et ligaments, couvain, membranes et ligaments, réserves.



G. Josens).  
çu du couvain)

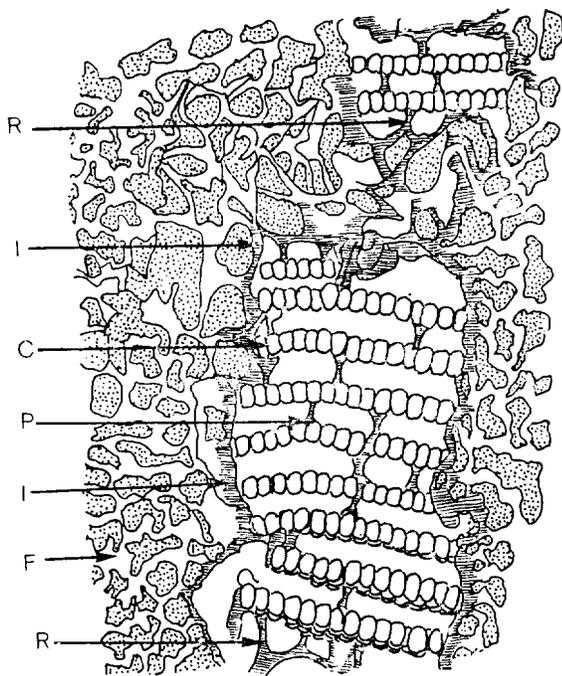
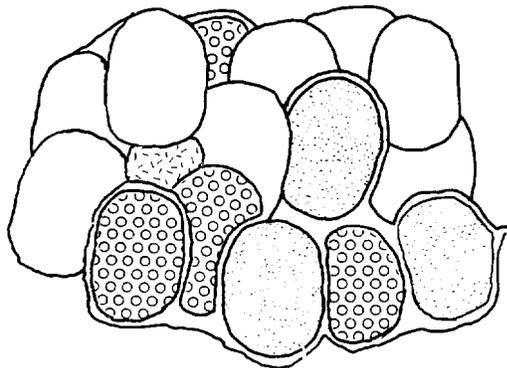


Figure 7

Détail d'un nid de *Trigona* (*Axestotrigona*) *oyani* Darc. C, couvain ; F, nid de fourmis ; I, lambeaux d'involucre incomplet ; P, pilier de cire ; R, ligaments de cire.

épaississements de cire. La cire est là, semble-t-il, à l'état de réserve comme le sont le miel et le pollen.



○ ○ ○ ○ p  
 ○ ○ ○ ○ m  
 ○ ○ ○ ○ C

Figure 8

Détail d'une partie des réserves d'un nid de *Meliponula bocandei*. C, réserve de cire ; m, réserve de miel ; P, réserve de pollen.

## 2. L'ÉCONOMIE DE LA CIRE DANS LES CONSTRUCTIONS.

Les cellules à couvain des *Méliponides* ne sont pas construites une fois pour toutes et ne servent pas à élever plusieurs générations d'abeilles, comme c'est le cas pour *Apis mellifica*, elles disparaissent totalement après la naissance de l'imago. Mais cette destruction est malgré tout progressive ; elle est en relation avec le développement de l'insecte à l'intérieur de l'alvéole.

a) *La construction des cellules du couvain.* Les cellules à couvain, en forme de poire ouverte vers le haut, sont construites de toutes pièces par les ouvrières en utilisant soit des sécrétions cirières de leurs propres glandes dorsales (les mâles aussi sécrètent de la cire), soit de la cire récupérée dans différentes parties du nid. La cire de récupération provient de sources variées : cellules, piliers de raccord, ligaments de remplissage, enveloppes, réserves et même rapines aux dépens des nids voisins car certaines espèces sont très pillardes (*Apotrigones*). Une fois construites, les cellules à couvain sont remplies aux 3/4 d'un aliment nourricier suffisant pour nourrir la larve jusqu'à sa nymphose. En général, la reine y pond immédiatement et la cellule est fermée par une ou plusieurs ouvrières sans apport de cire mais simplement en rabattant vers l'intérieur de la cellule la cire triturée du bord de l'alvéole. Si le couvain est en « amas » (*Hypotrigona*, *Meliponula*,...) les cellules sont ovoïdes et reliées entre elles par de petits piliers ou par des amas de cire ; si le couvain est en rayons horizontaux ou verticaux (*Axestotrigona*, *Dactylurina*,...) les cellules moyennes prennent une forme hexagonale assez semblable à celle d'*Apis mellifica*. Dans tous les cas, le couvain est relié aux parois de la ruche ou à l'involucre de cire par des ligaments de cire : Les cellules sont ainsi fermement fixées à l'édifice (fig. 8).

E DANS LES CONS.

les Méliponides ne voient pas pour toutes et plusieurs générations pas pour *Apis mellifera* totalement après la destruction de cette destruction ; elle est en relation de l'insecte à l'in-

cellules du couvain.

en forme de poire sont construites de cellules en utilisant des cellules de leurs propres cellules aussi sécrètent des cellules récupérées dans

La cire de récupération est variée : cellules de remplissage et même rapines des cellules (Apotrigones). Les cellules à couvain sont un aliment nourrir la larve jusqu'à la reine y pond l'œuf est fermée par des cellules sans apport de cellules abattant vers l'intérieur du bord de

en « amas » (*Hypotrigena*) les cellules sont des cellules par de petits cellules de cire ; si le couvain horizontal ou vertical (*Trigona*,...) les cellules une forme hexagonale d'*Apis mellifera*. Le couvain est relié aux cellules volucres de cire par des cellules sont ainsi (fig. 8).

b) La destruction des cellules du couvain.

Les différents observateurs discutent encore pour savoir si la destruction des cellules commence assez longtemps avant la nymphose ou si au contraire la récupération de la cire ne commence qu'après le tissage du cocon. Il est évident qu'une pellicule de cire assez épaisse est nécessaire tant que la larve n'a pas achevé sa nourriture et filé son cocon. A partir du moment où le cocon est présent, la cire disparaît presque complètement : Il reste très peu de cire adhérente à la soie du cocon. Par contre, les piliers réunissent encore les cellules entre elles (couvain en amas) ou les rayons entre eux et les rayons à l'ensemble de l'édifice (fig. 9).

Après la naissance des imagos, les cocons de soie sont éliminés et les rayons ou les cocons restants sont reliés aux parois du nid par de nombreux piliers ou par de nouveaux ligaments en attendant qu'ils soient à leur tour graduellement détruits en commençant

par le bas (couvain en amas ou couvain en rayons horizontaux). On voit ainsi souvent, à l'intérieur du nid, deux ou plusieurs groupes de rayons horizontaux séparés par des lames de cire discontinues et anastomosées ou par des ligaments de cire s'élançant dans

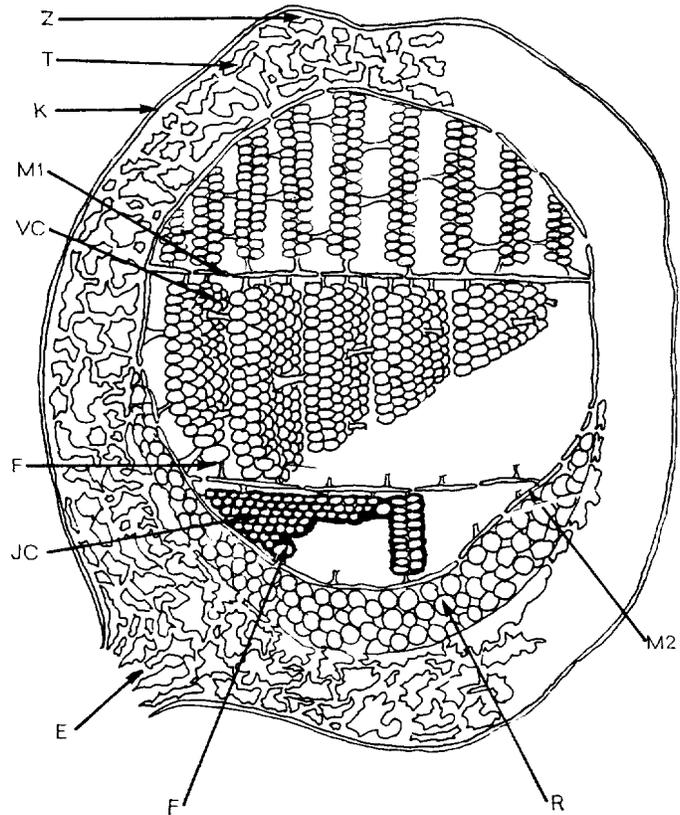


Figure 9

Détail d'un nid de *Trigona* (*Hypotrigena*) pothieri Darc. De gauche à droite, vieux couvain, cocon en démolition, jeune couvain.

Figure 10

Nid de *Trigona* (*Dactylurina*) staudingeri. E, entrée du nid ; F, cellule royale ; IC, jeune couvain en grande partie recouvert de cire ; K, pellicule de résine recouvrant le nid ; M<sub>1</sub>, membrane de cire entre différentes zones de couvain ; M<sub>2</sub>, membrane de cire autour du couvain, ayant la structure des feuilles de résine formant la coque du nid ; R, réserves ; T, coque de résine du nid ; Vc, vieux couvain presque totalement dépourvu de cire hormis les piliers de raccordement ; Z, zone de développement du nid.



toutes les directions. Ces derniers éléments se déplacent donc régulièrement de bas en haut afin de maintenir solidement l'ensemble de l'édifice et de servir de réserve de cire pour les constructrices.

c) *Un cas particulier : les phénomènes de construction et de destruction dans le seul nid de Méliponide aux rayons verticaux.* Les nids des Dactylutines méritent une mention particulière car, dans le groupe des Méliponides, ils sont les seuls à avoir des rayons verticaux semblables à ceux de notre abeille domestique (fig. 11). Les rayons se développent ici de haut en bas : les larves les plus jeunes se trouvent ainsi toujours à la partie distale du rayon, c'est-à-dire vers le bas. Il est donc évident qu'au moment de l'élimination de la cire et des cocons, les rayons verticaux attachés par le haut perdent leurs



Figure 11

Nid de *Trigona (Dactylurina) staudingeri*.

principaux points d'appuis et risqueraient de tomber dans le fond de la cavité du nid. Pour éviter cela, les ouvrières édifient des lambeaux de membranes horizontales de manière à maintenir l'ensemble de l'édifice. Ces éléments de soutien sont solides car la masse à retenir est assez lourde du fait de la présence de grosses quantités de nourriture emmagasinées dans les cellules d'œufs, de larves et de nymphes. Le poids des gâteaux de couvain atteignait 500 g dans certains nids récoltés.

Les membranes de cire se déplacent donc régulièrement de haut en bas au cours de l'éclosion des insectes. Il est impossible de savoir ce qui se passe à l'intérieur du nid à couvain, mais il est possible de deviner le phénomène lors de l'ouverture de plusieurs nids. On découvre alors en effet 1) que les membranes sont situées à différentes hauteurs à l'intérieur de la cavité ; 2) que les larves du sommet des rayons supérieurs sont légèrement plus jeunes que celles de la partie distale des rayons inférieurs. Ce qui indique que les abeilles ayant atteint, en construisant, le fond du nid ont recommencé un cycle de rayons partant du plafond, libéré grâce aux éclosions précédentes (fig. 12).

Le problème se complique cependant car on rencontre quelquefois trois séries de rayons verticaux séparées par deux groupes de membranes (fig. 13). Pourtant, là encore, la solution est facile à trouver car l'âge des larves va en décroissant lorsqu'on descend le rayon à partir des deux membranes situées dans le même couvain. Il y a donc, dans certains cas assez rares, deux centres de construction et de ponte à l'intérieur du couvain. La raison en est encore inconnue. On peut cependant proposer l'hypothèse explicative suivante : La présence de nombreuses cellules royales périphériques, dont la durée d'éclosion est, semble-t-il, beaucoup plus longue que celle des ouvrières, bloquerait la construction de nouvelles cellules d'ouvrières et, par contre, entraînerait l'édification de membranes nou-

s et risqueraient de la cavité du nid, les abeilles édifient des cellules horizontales de grande épaisseur de l'édifice. Ces cellules sont solides car la masse est constituée du fait de la présence de nourriture emmagasinée, des œufs, des larves et des gâteaux de couvain dans certains nids.

Les abeilles se déplacent donc du haut en bas au cours de la construction. Il est impossible de voir l'édifice de l'intérieur du nid. On a pu cependant deviner le mode de construction de plusieurs nids en effet 1) que les cellules ont différentes hauteurs ; 2) que les larves inférieures sont légèrement plus petites que celles de la partie supérieure. Ce qui indique qu'au début, en construisant, on a commencé un cycle de construction en profondeur, libéré grâce à la construction (fig. 12).

On remarque cependant que les cellules sont constituées de trois séries de rayons de construction : les cellules de la partie supérieure, les cellules de la partie inférieure, et les cellules de la partie médiane. On peut cependant expliquer la construction de ces cellules royales par la durée d'éclosion est plus longue que celle des cellules de construction de nouvelles cellules et, par contre, les cellules de membranes nouvelles.

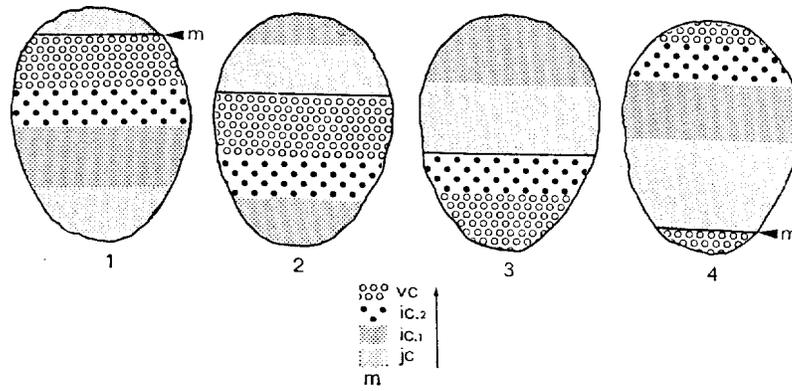


Figure 12

Cavité du nid de couvain chez différentes colonies de *Trigona (Dactylurina) staudingeri*. Jc, jeune couvain ; r, réserves ; Vc, vieux couvain.

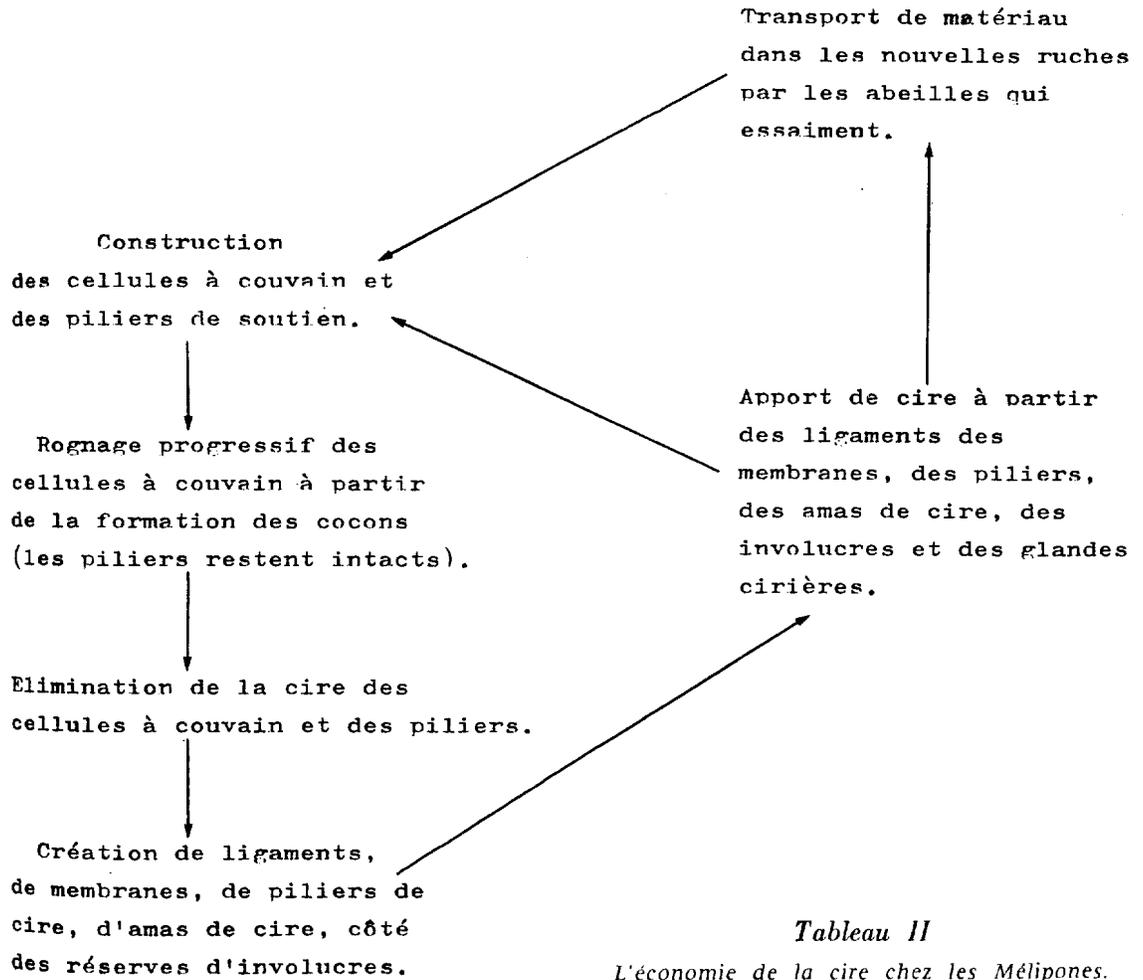


Tableau II

L'économie de la cire chez les *Mélipones*.

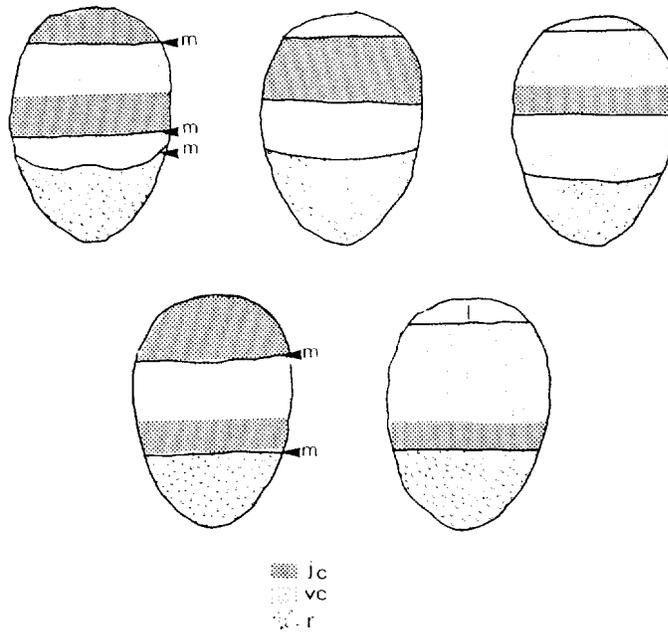


Figure 13

Cavité du nid de couvain de *Trigona* (*Dactylurina*) *staudingeri* sans les réserves. Différentes étapes du développement du couvain. On peut suivre le déplacement de la membrane de cire au cours du temps (1 à 4).  
 jc, jeune couvain recouvert de beaucoup de cire ; I.C.1 et I.C.2, couvain intermédiaire duquel est lentement éliminée la cire ; V.C, vieux couvain presque totalement dépourvu de cire ; m, membrane de cire.

Tableau III

Ressemblances	Différences	
	<i>Apis mellifica</i>	<i>Meliponidae</i>
Épargne de la cire pour les rayons.	Épargne de la cire pour les rayons à couvain et à réserve.	Épargne de la cire seulement pour les rayons à couvain. Dépense excessive de cire pour les cellules à réserves (en fait, la cire est en réserve à cet endroit, soit autour des cellules, soit en amas à proximité des cellules).
Récupération de la cire des cellules construites.	Récupération limitée des cellules du couvain ou des réserves pendant certaines périodes de l'année (les opercules). Abandon des cocons dans les cellules.	Élimination totale et progressive de la cire du couvain et des cocons. Apport de cire extérieur à la colonie lors des essaimages.
Construction des cellules par plusieurs abeilles.	Travail social pour l'édification du rayon en forme d'ellipse. Travail collectif pour les petites constructions (parois, opercules... les cellules).	Travail toujours collectif.
Fermeture des opercules.	Fermeture en deux étapes : a - par plusieurs dizaines d'abeilles. b - par une ou deux abeilles lorsqu'il ne reste plus qu'un petit orifice.	Fermeture en une seule étape par une ou quelques unités d'ouvrières.

velles au-dessus d'elles. Une fois les cellules royales libérées de leurs hôtes, les abeilles construiraient de nouvelles cellules d'ouvrières créant ainsi deux zones de développement de jeune couvain.

A la lumière de cet exposé, on peut tracer un schéma de l'économie de la cire dans une colonie normale des Méliponides, (tableau II).

### 3. COMPARAISON ENTRE L'ÉCONOMIE DE LA CIRE CHEZ *Apis mellifica* ET CHEZ LES MÉLIPONIDES.

Le tableau III résume les ressemblances et les différences de comportement de ces grands groupes d'Apides sociaux.

## DISCUSSION

La super famille des Apoidea a été divisée en six familles : Celle des *Apidae* est l'une d'elles. Parmi les quatre sous-familles qui la composent, on trouve celle des *Apinae*. Les plus voisines tribus dans cette sous-famille sont certainement celles des *Apini* (ex : l'abeille domestique européenne), *Apis mellifica*, des *Meliponini* et des *Trigonini* pour certains auteurs. En effet, ces deux ou trois tribus, qui ne comprennent que des insectes sociaux, ont un développement morphologique et comportement extrêmement voisin. Il était donc intéressant de comparer le comportement de construction de ces groupes importants et de connaître comment ces divers insectes ont résolu le problème de l'économie de la cire dans leurs constructions. De plus, comme nous allons le voir, il serait erroné, dans cette étude comparative, de faire abstraction des *Bombini* (ex. : notre bourdon) qui présentent de nombreuses similitudes avec les tribus précédentes. Toutes ces tribus sont greffées très près l'une de l'autre sur la souche phylogénétique des *Apinae*.

Du point de vue morphologique, on ne peut donner ici toutes les ressemblances et les différences qui caractérisent les groupes que nous venons d'étudier, mais on doit

savoir que les *Apis* comme les Mélipones (+ Trigones) ont perdu l'éperon du tibia 3 que l'on rencontre généralement chez les abeilles primitives et chez les bourdons. En revanche, les Méliponides ont gardé le lobe jugal des abeilles moins évoluées alors que les bourdons l'ont perdu. Enfin, les bourdons possèdent des glandes cirières sur les sternites et les tergites abdominaux, les abeilles domestiques seulement sur les sternites et les Méliponides sur les tergites.

Du point de vue comportemental, tous les groupes présentent de grandes ressemblances. Tous les trois mènent une vie sociale qui disparaît seulement chez le bourdon durant la saison froide. Tous, sauf le bourdon, présentent une division du travail parmi les ouvrières. Sans exception, les ouvrières de ces divers insectes prennent grand soin de leurs larves mais, tandis que *Apis* nourrit progressivement son couvain, les nourrices des Mélipones (+ Trigones) et des bourdons donnent à leurs larves une ration complète d'aliments variés dans une cellule qui est fermée immédiatement après la ponte (il y a quelques rares exceptions chez les bourdons). *Apis* et *Melipona* (+ *Trigona*) ont développé un système de communication plus ou moins perfectionné. La variété des méthodes est extrême chez les différentes espèces de Mélipones ou de Trigones : ils vont de la simple information par une odeur à des modes de transmission beaucoup plus complexes tels que danses, vibrations sonores, etc. Chez les bourdons, par contre, les moyens de communications entre individus paraissent beaucoup plus élémentaires, du moins chez les espèces qui ont été étudiées.

Du point de vue du comportement de construction, tous les insectes des différentes lignées présentent aussi d'importantes ressemblances ou différences. Leurs ouvrières utilisent de la cire pour construire leur nid, mais seule l'abeille domestique n'utilise que de la cire pure, les autres adjoignent différents matériaux récoltés, en particulier de la rési-

Figure 13

le couvain de *Trigona udingeri* sans les réserves étapes du développement. On peut suivre le processus de la membrane de cire au stade 1 à 4).  
recouvert de beaucoup de cire à l'étape 1.C.2, couvain intermédiaire est lentement éliminé par les ouvrières du couvain presque toute la cire ; m, mem-

#### Meliponidae

de la cire seulement rayons à couvain. excessive de cire pour les réserves (en fait, en réserve à cet endroit autour des cellules, pas à proximité des

totale et progressive du couvain et des ports de cire extérieur lors des essaima-

jours collectif.

en une seule étape ou quelques unités

ne. Chez tous, le couvain est enfermé dans des cellules de cire, mais seule *Apis mellifica* et *Trigona (Dactylurina)* construisent des rayons verticaux à doubles parois. Au contraire, les cellules à couvain des bourdons sont agglomérées les unes aux autres en désordre, un peu comme celles des Hypotrigones et des Liotrigones d'Afrique. Chez d'autres Méliponides, la disposition du couvain est assez régulière, mais ici les gâteaux à couvain sont orientés le plus souvent dans un plan horizontal.

Enfin, tous les groupes ont un cycle de la cire : Celui des Méliponides est le plus proche de celui des bourdons. Ces animaux font subir à la cire des déplacements beaucoup plus fréquents et plus importants que les autres espèces. La reine fondatrice des *Bombus* ne laisse pas perdre la cire recouvrant les premiers cocons : elle la retire et l'utilise pour former d'autres cellules à couvain. Les ouvrières des bourdons agissent de même mais, en plus, elles élargissent progressivement les cellules à couvain devenues trop étroites pour contenir les larves qui grossissent, pour façonner des cellules de réserves

ou pour enduire le plafond de leur nid. Ainsi, que ce soit par leur morphologie ou leur comportement, les Méliponides se rattachent soit aux abeilles domestiques, soit aux Apides sociaux moins évolués comme les bourdons.

Il était donc intéressant de découvrir comment ces groupes d'Apinae ont résolu le problème de l'utilisation et de l'épargne de la cire, matériau rare qu'il faut employer avec parcimonie : la plupart font subir un cycle important qui ne tient guère compte du travail des abeilles cirières. de l'énergie fournie par les ouvrières, c'est le cas des Mélipones, Trigones, bourdons ; *Apis mellifica* au contraire n'impose qu'à une petite partie de la cire des déplacements limités. Chez les premières, la même cire est sans cesse démenagée et indifféremment utilisée pour former les cellules à couvain, les cellules de réserves, les piliers... pour être emmagasinée dans des amas de cire répartis un peu partout dans la ruche ; chez les secondes la cire est peu déplacée et ne va que d'un opercule à un bourrelet du bord de la même cellule ou d'une cellule voisine et inversement.

## Bibliographie

- Pour toute la bibliographie antérieure à 1940, voir SCHWARTZ H.-F.
- BASSINDALE (R.), 1955. — The biology of the stingless bee, *Trigona (Hypotrigona) gribodoi* Mag. (*Meliponidae*). *Proc. Zool. Soc. London*, 125, 1, 49-62.
- DARCHEN (R.), 1966. — Sur l'éthologie de *Trigona (Dactylurina) staudingeri* Grib. (Hyménoptère : Apidae). *Biol. Gab.*, 2, 37-45 ; 1968. — Le Travail de la cire et la construction dans la ruche. In : *Traité de Biologie de l'Abeille*, 241-331. Masson, Paris ; 1969. — La Biologie des Trigones et des Mélipones (Hyménoptères : Apidae) à la lumière des travaux récents. *Année biologique*, 8, 455-490 ; 1969. — Sur la biologie de *Trigona (Apotrigona) nebulata Komiensis* Cock. *Biol. Gab.*, 5, 151-187 ; 1970. — Le Nid de deux nouvelles espèces d'abeilles de la Côte-d'Ivoire, *Trigona (Axestotrigona) sawadogoi* Darc et *Trigona (Axestotrigona) eburnensis*

Darc. (Hymen. : Apidae). *Biol. Gab.*, 6, 139-150 ; 1971. — *Trigona (Axestotrigona) oyani* Darchen (Apidae, Trigoninae). Une Nouvelle espèce d'abeille africaine. Description du nid dans une fourmilière. *Biol. Gab.*, 7, 407-421.

DARCHEN (R.), PAIN (J.), 1966. — Le Nid de *Trigona (Dactylurina) staudingeri gribodoi* (Hyménoptère : Apide). *Biol. Gab.*, 2, 25-35.

GRASSE (P.-P.), 1959. — La Reconstruction du nid et les coordinations individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *cubitermes* sp. La Théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes Soc.*, 1, 41-80 ; 1960. — Les Régulations automatiques du comportement collectif des insectes sociaux et la stigmergie. *J. Psychol. Norm. Pathol.*, 1, 1-10.

KERR (W.-E.), SKAGAMI (Sh.-F.), ZUCCHI (R.), PORTUGAL ARAUJO (V. de), CAMARGO (J.-M.-F. de),

d de leur nid. Ainsi, la morphologie ou leur organisation se rattachent, soit aux Apides comme les bourdons.

Il s'agit de découvrir comment elles ont résolu le problème de l'épargne de la cire, faut employer avec elles, font subir un cycle régulier compte du travail de l'énergie fournie dans le cas des *Mélipones*, *Melipona mellifica* au contraire, dans la petite partie de la cellule. Chez les présumés, sans cesse démantelée utilisée pour former des cellules de réserves, emmagasinée dans des cellules peu partout dans la cellule, la cire est peu développée, opercule à un bourdonnement cellule ou d'une cellule.

1967. — Observações sobre a arquitetura dos ninhos e comportamento de algumas espécies de abelhas sem ferrão das Vizinhasças de Manaus, Amazonas (*Hymenoptera, Apidae*). *Atas Simp. sobre a Biot. Amaz.*, 5, (zoologia), 255-309.

NOGUEIRA-NETO (P.), 1962. — The scutellum nest structure of *Trigona (Trigona) spinipes* Fab. (*Hymenoptera : Apidae*). *J. New York Entomol. Soc.*, 70, 239-264.

NOGUEIRA-NETO (P.), SAKAGAMI (Sh.-F.), 1966. — Nest structure of a subterranean Stingless Bee, *Geotrigona mombuca* Smith (*Meliponinae, Apidae, Hymenoptera*). *An. Acad. Brasil. ciencias*, 38, 187-194.

SAKAGAMI (Sh.-F.), ZUCCHI (R.), 1966. — Estudo comparativo do comportamento de Varias espécies de Abalhas sem ferrão, com especial referencia ao processo de aprovisionamento e postura des células. *Ciencia e Cultura*, 18, 283-296.

SCHWARTZ (H.-F.), 1940. — Stingless Bee (*Meliponidae*) of the western hemisphere. *Bull. Amer. Museum Natur. History, New York*, 546 pp.

SMITH (F.-G.), 1954. — Notes on the biology and waxes of some species of african *Trigona* bees (*Hymenoptera . Apidae*). *Proc. Roy. Entomol. Soc. London*, 29, 62-70.

WENER-MEYER (W.), 1960. — Wachs und Wachsbauelemente. In : *Biene und Bienenzucht*, 202-232. Ehreswirth edit.

*Biol. Gab.*, 6, 139-140. (*Axestotrigona oyani* ninae). Une Nouvelle description du nid. *Biol. Gab.*, 7, 407-421.

— Le Nid de *Trigona gribodoi* (Hyménoptères). *Biol. Gab.*, 2, 25-35.

Reconstruction du nid individuel chez *Bellicositermes* sp. La Théorie de l'interprétation du nid des constructeurs. *In* : 50. — Les Régulations collectives. *J. Psychol.*

(Sh.-F.), ZUCCHI (R.), PORTO (J.-M.-F. de).