

Cette abeille qui nous étonnera toujours...

Faux bourdons, l'indispensable luxe... (1^{ère} partie)

Faire ou ne pas faire des faux-bourdons: voilà la question que le retour de la bonne saison vient poser à nos abeilles. Dans une colonie, les mâles sont en effet un luxe: ils sont bien plus coûteux à élever que les ouvrières. Et la dépense ne s'arrête pas à l'émergence: adultes, les faux-bourdons restent pour l'essentiel à charge de leurs soeurs. Ajoutons à cela qu'ils ne contribuent en rien aux travaux de récolte, et guère à la maintenance de la ruche... Mais ce luxe est nécessaire: l'unique fonction des mâles, la propagation des gènes, est au coeur du sens biologique de la vie. Maximiser les chances de se reproduire tout en conservant celles de survivre: c'est à cette subtile balance, à laquelle contribuent aussi bien la reine que ses ouvrières, que nous vous proposons de nous intéresser aujourd'hui.

Le faux-bourdon est taillé sur mesure pour ce qui est quasiment son unique fonction, à savoir la reproduction. C'est qu'en la matière, la compétition est dure. Sur les lieux de congrégation, où les reines vont typiquement se faire féconder¹, il n'y a parfois qu'une reine vierge pour 20 000 faux-bourdons (Baer 2005)... Il faut donc être rapide pour avoir une chance de participer à la « comète » d'une centaine de mâles qui va prendre la reine en chasse, et être capable de s'imposer pour figurer parmi la vingtaine d'heureux élus qui parviendra effectivement à la chevaucher; heureux élus étant une façon de parler, puisque la copulation est fatale aux concernés, qui meurent paralysés suite à l'éversion de l'endophasus.



Émergence d'un faux-bourdon. L'élevage des mâles consomme une part non négligeable des ressources de la colonie.

Un organisme exigeant

Le faux-bourdon a donc de bons yeux, qui se rejoignent sur le dessus de la tête, ce qui contribue à sa silhouette caractéristique. À cet endroit les ommatidies contiennent essentiellement des récepteurs sensibles au bleu et à l'ultraviolet, équipement idéal pour apercevoir et situer très vite les reines qui se découpent sur le ciel des belles journées de vol nuptial. Ses antennes sont aussi un peu plus longues, le flagelle comportant un segment de plus. Sa taille jouerait également un rôle dans la course à la reine: si le faux-bourdon n'est pas plus rapide en vol que ses soeurs, la puissance qu'il peut y déployer est en revanche plus importante, et l'énergie cinétique que son corps représente alors, et qui est proportionnelle à sa masse, constitue vraisemblablement un avantage lorsqu'il s'agit de se placer en bonne position dans la comète. Enfin et surtout, il est équipé d'organes génitaux capables de sécréter une quantité de

sperme aussi importante que possible. En effet, même si le tractus génital de la reine rejette la majorité du sperme après copulation², la représentation de la génétique d'un mâle dans la descendance de la reine est directement fonction de son volume séminal. Et la quantité de sperme que peut sécréter un mâle est liée à sa taille (Schlüns et al. 2003).

Bref, pour propager efficacement sa génétique, la colonie doit élever des mâles performants, capables de bien se placer dans la course à la reine, c'est-à-dire grands et riches en semence; et pour élever de tels mâles, elle ne doit pas lésiner sur la dépense. Pour arriver à la nymphose, les larves de faux-bourdons réclament près de deux fois plus de sucre, et plus de deux fois plus de pollen, que celles de leurs soeurs (tab. 1); en fin de croissance, elles sont en viron deux fois plus lourdes. Adultes, les mâles ne se nourrissent guère par eux-mêmes. Plusieurs faits en attestent.



Les gros yeux du mâle et son abdomen taillé au carré lui composent une silhouette aisément reconnaissable.



Leur langue est plus courte, leurs mandibules sont plus petites, leurs glandes mandibulaires sont moins développées. Alors qu'ils ont de grands besoins en protéines, ils mangent bien moins de pollen que les ouvrières : leur tractus digestif contient tout au plus 2 à 3 % de la quantité de pollen maximale qu'on peut trouver dans celui des femelles. Le proventricule, qui extrait activement le pollen du jabot pour le transférer dans le ventricule (qui est l'organe de la digestion), est plus étroit chez le faux-bourdon. Le tractus digestif ne sécrète que très peu de protéases, ces enzymes indispensables à la digestion du pollen. Les mâles sont en outre dépourvus des glandes hypopharyngiennes qui, chez les ouvrières, sécrètent la plupart des enzymes de digestion des sucres ; contrairement à celles-ci, ils ne peuvent assimiler l'amidon. Le contenu de leur jabot est le plus souvent inférieur à celui des ouvrières, n'excédant guère les 30-35 microlitres. Leur autonomie est donc très réduite ; tout comme la reine, ils sont nourris activement par les nourrices, qui leur fournissent en abondance des sucres prédigérés, et les sécrétions protéinées de leurs glandes hypopharyngiennes. Cette dépendance est telle que les faux-bourbons ne peuvent vivre sans l'apport – et donc sans l'assentiment - de leurs soeurs: on a pu

montrer, notamment, que lorsqu'ils sont isolés des ouvrières, ils ne parviennent jamais à développer complètement leurs glandes à mucus, des glandes dont les exigences nutritionnelles sont grandes car leur contenu en protéines s'accroît intensément durant les cinq premiers jours de la vie. On relèvera au passage que les ouvrières, et plus particulièrement les nourrices, constituent ainsi le super-organe digestif du super-organisme qu'est la colonie : elles digèrent non seulement pour elles-mêmes, mais pour tous ses autres membres.

Les faux-bourbons pèsent donc lourd dans le budget de nos abeilles. On ne s'étonnera donc pas que les colonies qui élèvent beaucoup de mâles récoltent moins, comme l'affirmait déjà le pasteur Langstroth en 1866, et comme l'a montré un essai bien plus récent réalisé par Th. Seeley. Celui-ci a pesé et comparé, pendant trois années consécutives, les récoltes en miel de ruches selon la quantité de mâles élevés par la colonie. Concrètement, il a pourvu une partie des colonies de quatre cadres à mâles, et l'autre partie de cadres bâtis en cellules d'ouvrières uniquement. Les premières ont élevé bien plus de mâles que les secondes, et leur récolte s'en est ressentie : elles n'ont donné que $25,2 \pm 16$ kg,

quand celles qui n'avaient reçu que des cadres d'ouvrières récoltaient $48,8 \pm 14,8$ kg (Seeley 2002). Et Seeley de calculer que l'élevage des 5000 à 15000 faux-bourbons que bon an mal an élève une ruche, absorbe 2,2 à 6,6 kg de miel ; qu'en plus, les ouvrières que la colonie aurait pu contenir si elle n'avait pas élevé de mâles auraient rapporté environ 5 kg de miel; et que les 800000 vols de fécondation que vont environ faire les mâles adultes représentent encore un coût de maintenance de 8 kg de miel. Ce sont donc bien 15 à 20 kg de miel qui seraient absorbés par l'élevage de mâles en nombre normal.

La colonie est donc placée devant un choix permanent, celui d'affecter ses ressources à ses réserves ou à sa reproduction ; un choix qui peut devenir crucial si l'abondance n'est pas au

rendezvous, car elle doit alors décider de ce qu'elle va garantir, sa propre survie, ou ses chances de s'assurer une descendance.

Le nombre des mâles élevés et maintenus au sein d'une colonie est par conséquent étroitement régulé, et plus que l'élevage des ouvrières il est fonction des ressources disponibles. Une autre expérience, menée par le même Th. Seeley, l'a confirmé: des colonies qui avaient démarré la saison dans un environnement riche ont été déplacées vers un site plus pauvre, où elles pouvaient, sans aide extérieure, se maintenir mais non croître. Certaines ont reçu un complément de sirop, d'autres non. Si la quantité de couvain mâle s'est maintenue dans les colonies complémentées, dans les autres elle s'est effondrée, non pas immédiatement,



Tab. 1 : Quantités de sucres et de pollen consommés au cours de la vie larvaire par les ouvrières et les faux-bourbons, et poids frais de la larve en fin de croissance.

Source : Hrassnigg & Craislheim 2005

	Pollen	Sucres (poids sec)	Poids de la larve
larve d'ouvrière	125 – 187,5 mg	59,4 mg	144 – 162 mg
larve d'ouvrière	325 – 487,5 mg	98,2 mg	263 – 419 mg



Faux bourdon se nettoyant les antennes avant le vol de fécondation. Les vols de fécondation sont exigeants en énergie.



mais trois semaines après le déplacement.

Le couvain d'ouvrières, quant à lui, a été élevé en quantité égale dans les deux catégories de colonies tout au long de l'expérience (Seeley & Mikheyev 2003). Disposer d'un grand nombre de faux-bourdons est donc bien un luxe, le premier objet des restrictions que la colonie s'impose lorsque l'abondance n'est plus au rendez-vous.

Cette régulation est le fait des femelles : les ouvrières comme la reine y sont impliquées, mais pas forcément au même moment. Car il n'y a pas en la matière de décision unique, mais bien des choix successifs, qui s'exercent au fur et à mesure des phases de développement et de vie des mâles.

Le mode de construction des cadres est la première de ces phases. La reine ne pondra des oeufs mâles que dans les cellules ad hoc, et le nombre de celles-ci limite donc le nombre de mâles que la colonie va élever. Typiquement une colonie comporte 15 à 20 % de cellules de mâles mais ce chiffre est très variable ; un nucléus de l'année n'en construira généralement pas, sauf s'il est vraiment fort. La force de leur colonie est en effet un critère important pour les abeilles, qui en attendent toujours le plein développement avant de penser descendance ; dans ce domaine aussi, le super-organisme se comporte comme le ferait un vertébré, qui ne se reproduit pas tant qu'il n'a pas achevé sa croissance. La saison joue donc son rôle, le niveau de la ressource aussi : tout cela est connu.



On ne sait toujours pas à ce jour comment les abeilles se coordonnent entre elles pour construire en mâles ou en ouvrières de façon cohérente.



Mais comment les abeilles décident-elles d'entamer la construction de cellules de mâles ?

Comment se coordonnent-elles pour construire « en ouvrières » ou « en mâles » de façon cohérente ? La question se pose, lorsqu'on sait que le processus constructif est vraiment collectif : les bâtisseuses se promènent sur le cadre et ajoutent un morceau de cire par-ci, un autre par-là, de sorte que chaque cellule est l'oeuvre de multiples abeilles... Or il n'existe pas de mécanisme de décision centralisée dans la colonie d'abeilles ; chacune réagit en fonction des signaux locaux qu'elle peut percevoir. La nature exacte de ces signaux n'est pas connue à ce jour. En revanche, on sait déjà que les abeilles régulent remarquablement la quantité de rayon mâle qu'elles produisent. Une expérimentation (Pratt 1998) a mesuré la différence entre la quantité de cellules mâles construites selon que la ruche a été préalablement munie, ou non de cadres à mâles. Clairement, les abeilles ne bâtissent quasiment pas en cellules mâles dans le premier cas, alors qu'elles le font copieusement dans le second. La quantité de cellules mâles préexistantes influence donc fortement leur choix constructif. L'expérience s'est poursuivie par une autre du même type, où les cadres à mâles ont été mis hors de portée des abeilles par de la toile moustiquaire ; les abeilles se sont comportées comme si ces cadres n'existaient pas, et on construit en mâles autant que celles qui ne disposaient que de cadres d'ouvrières... Les ouvrières ont donc besoin d'un contact direct avec les cellules de

mâles pour que fonctionne le mécanisme régulateur qui freine la construction de cellules mâles dans les colonies qui en sont déjà munies. Précisons que la présence de couvain de mâles n'est pas nécessaire au bon fonctionnement de ce mécanisme, et que la reine n'est pas impliquée directement dans celui-ci. L'état de méragage de la colonie, lui, influence le mode constructif : les colonies en cours d'élevage royal, si elles bâtissent globalement moins que les colonies en ordre de reine, construisent proportionnellement plus de cellules à mâles que celles-ci.

Jeanine Kievits

1 – La formation de lieux de rassemblement n'est pas indispensable à la fécondation des reines selon J. Tautz (L'étonnante abeille, DeBoeck et Larcier Ed., 2009, p. 115).

2 – Selon De Camargo et Mello (1970), 10 % environ du sperme émis par les mâles atteindrait la spermathèque. Baer (2005) estime à 4,7 millions en moyenne le nombre de spermatozoïdes atteignant la spermathèque, sur 200 millions de spermatozoïdes émis lors des copulations successives.

Cette abeille qui nous étonnera toujours...

Faux bourdons, l'indispensable luxe... (2èmapartie)

Faire ou ne pas faire des faux-bourdons: voilà la question que le retour de la bonne saison vient poser à nos abeilles.

Dans une colonie, les mâles sont en effet un luxe: ils sont bien plus coûteux à élever que les ouvrières. Et la dépense ne s'arrête pas à l'émergence: adultes, les faux-bourdons restent pour l'essentiel à charge de leurs soeurs. Ajoutons à cela qu'ils ne contribuent en rien aux travaux de récolte, et guère à la maintenance de la ruche...

Mais ce luxe est nécessaire: l'unique fonction des mâles, la propagation des gènes, est au coeur du sens biologique de la vie.

Maximiser les chances de se reproduire tout en conservant celles de survivre: c'est à cette subtile balance, à laquelle contribuent aussi bien la reine que ses ouvrières, que nous vous proposons de nous intéresser aujourd'hui.

Oeufs et larves

Mais ce n'est pas parce qu'il y a des cellules de mâles que la reine va y pondre ! Elle peut très bien décider d'en laisser une certaine proportion vacante, ou à disposition des magasinères. Si les ouvrières lui imposent une limite supérieure par le type de cellules qu'elles construisent, sous cette limite elle a bien une capacité de décision : lors d'une expérience où des reines ont été confinées cinq jours soit sur cadres à mâles, soit sur cadres d'ouvrières, les reines venant des cadres d'ouvrières, et venant donc de pondre des oeufs femelles exclusivement, ont pondu une

proportion sensiblement plus grande d'oeufs de mâles dès que le choix leur en a été donné et, quant aux reines venant des cadres à mâles, elles ont pondu un peu plus d'ouvrières que les autres, mais la différence est bien moins grande qu'elle ne l'est pour la ponte mâle. La reine assure donc bien à sa façon, une forme de régulation (Wharton et al. 2007). Il est également certain qu'elle est influencée par la saison, et plus que vraisemblablement par l'état des ressources ; mais les moyens par lesquels elle perçoit ces paramètres ne sont pas connus à ce jour.

Mais là s'arrêtent les prérogatives de la reine. Les oeufs n'écloreont que s'ils sont soignés (ils ont notamment besoin de chaleur, et sans doute aussi d'une humidité relative élevée), et ce sont les nourrices désormais qui vont décider : elles peuvent élever ou au contraire détruire le couvain. Dans certaines circonstances en effet, les abeilles cannibalisent leurs oeufs et leurs larves, et même, mais c'est plus rare, leurs jeunes nymphes. C'est le cas lorsque la ressource se fait rare ou encore lorsque la larve n'est pas satisfaisante (le cas des mâles diploïdes¹ est bien connu). Cannibalisent-elles plus spécifiquement le couvain de mâles ? Et, préalable indispensable, le reconnaissent-elles du couvain d'ouvrières ? Le test du réflexe d'extension de la langue, ce réflexe pavlovien que présente l'abeille en

présence d'odeurs qu'elle a été entraînée à associer à une ration de sucre, a permis de répondre à cette dernière question. Une étude, fondée sur ce test, a montré que les nourrices discriminent les deux types de larves dès les 3-4 jours, ce qui correspond au début de la phase de forte croissance des larves. Et oui, elles éliminent plus spécifiquement le couvain mâle dans certaines circonstances. Des chercheurs ont examiné le taux de survie des larves mâles en excès dans des ruches ou en défaut de couvain mâle préexistant (en gros, ils ont donné aux premières tout le couvain de mâle des secondes). Dans les ruches en excès de couvain mâle, seules 40 % des larves mâles sont arrivées au dernier stade larvaire. Cette proportion était de 80 % dans les autres (Wharton et al. 2008). Les abeilles ont donc agi en sorte de rétablir l'équilibre rompu par les expérimentateurs. Dans le même temps, le couvain d'ouvrières, lui, a été également élevé dans toutes les colonies... En cas de disette, c'est donc le couvain mâle qui le premier fait les frais des inévitables restrictions. L'abeille n'est d'ailleurs pas la seule à cannibaliser ses mâles en excès ; des fourmis (la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, la fourmi récolteuse *Messorpergandei*) font de même. Enfin, une fois les mâles nés, il faut les maintenir en vie, et leur apporter le fuel nécessaire à leurs vols d'orientation, ce qui n'est pas peu on l'a vu.

En cas de disette, c'est donc le couvain mâle qui le premier fait les frais des inévitables restrictions

Ce dernier mot appartient aux ouvrières. Ce sont elles qui décident jusqu'à quand elles acceptent de nourrir ces mâles, et à partir de quand elles vont les rejeter, tuant par piqûre ceux qui ne se résignent pas à renoncer à la douce chaleur du nid. Tous ne sont pas tués en un jour, loin s'en faut. Les ouvrières commencent à se défaire des plus âgés et finissent par les plus jeunes. Certains miraculés réchappent même totalement et il arrive que l'on puisse voir un mâle en hiver, mais c'est là l'exception. On ne sait pas exactement, à ce jour, ce qui déclenche le massacre des mâles. Globalement, ceux-ci sont éjectés lorsque le niveau des bénéfiques que la colonie retire de leur présence (la probabilité de succès dans la dispersion de gènes) descend sous celui des coûts qu'ils représentent ; mais les paramètres sur lesquels les abeilles se fondent pour estimer cette balance coûts/bénéfices ne sont pas bien connus. On sait cependant que la disponibilité des ressources joue un rôle : les colonies sortent plus de mâles lorsque la disette s'installe. Des colonies mises un beau jour sous cage, et donc privées brusquement de toute possibilité de butinage, éjectent la plupart de leurs faux-bourdons en quelques jours sauf si elles sont nourries au sirop (Free & Williams 1975). En conséquence, si l'on veut assurer des fécondations en fin de saison, il sera bon de garder consciencieusement à l'oeil le niveau de la récolte, et de remédier aux creux de miellée par un nourrissage au sirop léger des colonies à mâles pour assurer à ceux-ci un maximum de chances de survie.



On repère aisément la présence d'ouvrières pondueuses au fait que certaines cellules renferment plus d'un oeuf. La ponte est aussi mal centrée.

On sait aussi que les colonies qui ne disposent pas d'une reine en ponte sont bien plus tolérantes que les autres et laissent subsister plus longtemps les mâles qui permettront peut-être la fécondation tardive dont elles ont besoin ; cette tolérance prend fin dès que la nouvelle reine est en ponte (Free & Williams 1975). Les ruches qui n'ont pas pu remérer et sont donc devenues bourdonneuses, font preuve de la même tolérance : elles n'éjectent pas l'unique progéniture qui leur reste, et accueilleraient même des mâles qui se sont fait éjecter ailleurs (ibid.).

Les ruches bourdonneuses, aberration ou opportunité ?

Quand l'espoir d'une reine s'est envolé, vient en effet le temps des ouvrières pondueuses, dont les oeufs sont

déposés, parfois par deux ou trois, dans des cellules d'ouvrières, et donnent naissance à des mâles anormalement petits. Aberration de la nature ? Pas du tout : à défaut d'assurer la survie de la colonie, cause que nos abeilles savent perdre, ces petits mâles lui offrent une dernière chance de disperser son patrimoine génétique. Ils sont en effet parfaitement à même de remplir leur rôle, étant tout à fait féconds et capables de copuler. Ils participent d'ailleurs aux congrégations ; un comptage réalisé en Allemagne a montré qu'ils représentaient 10 % des mâles présents (Berg 1991 in Schlüns et al. 2003). Si en valeur absolue les fils d'ouvrières pondueuses produisent moins de spermatozoïdes que les fils de reines [7,5 millions en moyenne contre 10 à 12 millions (Schlüns et al. 2003)], en valeur

relative, c'est-à-dire par rapport à leur masse corporelle, ils en produisent 20 % de plus que leurs grands frères. Ils sont donc particulièrement « rentables » : plus légers de moitié que des mâles normaux, ils sont aussi bien moins coûteux à élever ! Leur petite taille les dessert sans doute lors de la compétition qui se joue sur les lieux de rassemblement. Mais en fin de saison (et c'est souvent à ce moment qu'une colonie devient bourdonneuse), ils n'auront rien à craindre des grands mâles car ceux-ci se sont probablement déjà fait éjecter. Eux sont toujours douillettement soignés par ce qui leur reste de soeurs, et les seront tant que celles-ci seront en état de travailler. Du point de vue de l'apiculteur, ces petits bourdons peuvent donc constituer une opportunité. Ils offrent un moyen de ne pas perdre définitivement la génétique d'une reine excellente qui aurait connu une fin prématurée. La colonie bourdonneuse peut aussi être utilisée comme ruche à mâles en station de fécondation : elle prolongera les possibilités d'utilisation de celle-ci en fin de saison. Elle sera évidemment surveillée de près puisque sa fin est proche, pour être supprimée avant pillage. Rappelons au passage que les cadres bourdonneux sont inutilisables par d'autres abeilles et n'ont qu'un seul destin : la fondeuse et que la cire qui en proviendra, comme toute cire de corps, sortira du circuit apicole.

Et en pratique... ?

Et nous, apiculteurs, comment regarderons-nous désormais nos fauxbourdons, sachant le prix qu'y mettent les abeilles ? Sans doute avons-nous intérêt à ce que nos colonies n'investissent

dans les mâles qu'avec une certaine modération (sauf ruches à mâles bien entendu), et donc à conduire les colonies en ce sens. Une maîtrise totale, dans ce domaine, ne nous semble ni possible ni souhaitable. Mais on peut amener les abeilles à plus ou moins s'en tenir au cadre à mâles, qui peut être conservé ou recoupé selon la valeur de la colonie.

Pour cela, il faut que les cadres dont les abeilles disposent déjà ne soient bâtis, autant que faire se peut, qu'en cellules d'ouvrières. On a donc intérêt à sortir de la ruche, en fin ou début de saison, les cadres que les abeilles auraient déformé pour y élever du couvain de mâles, et à faire bâtir en remplacement sur cires gaufrées complètes : l'économie dans ce domaine relève d'un mauvais calcul ! Fait exception bien entendu le cadre à mâles, dont la cire est coupée à mi-hauteur. Allons ! Nos faux-bourdons sont loin de n'être que des voleurs de récolte ! Ils sont aussi un bon moyen de réaliser une sélection massale, à portée de tous. Et leur vol lourd évoque immanquablement les belles journées de printemps et d'été, les ruches débordant de pollen et de miel... Bref, tout ce qu'on vous souhaite pour la saison qui vient !

Janine Kievits

1 – Chez l'abeille, les femelles possèdent deux jeux de chromosomes (elles sont diploïdes) alors que les mâles n'en ont qu'un (ils sont haploïdes). Plus précisément, l'oeuf ne donnera une femelle que si les allèles sexuels provenant des deux parents sont différents. En cas de consanguinité, ces gènes peuvent être identiques. Dans ce cas l'abeille, issue d'un oeuf fécondé et donc pondue dans une cellule femelle, sera un mâle, qui sera rapidement détruit par les ouvrières.

Bibliographie

Les informations de nature scientifique figurant dans cet article, notamment les informations chiffrées, lorsqu'aucune référence n'est citée, proviennent de l'un des deux articles de revue suivants :

- Boes K. E., 2010. Honeybee colony drone production and maintenance in accordance with environmental factors : an interplay of queen and worker decisions, review article, *Insect. Soc.* : 57 : 1-9.

- Hrassnigg N. et Crailsheim K., 2005. Differences in drone and workers physiology in honeybees (*Apis mellifera*), review article, *Apidologie* 36 : 255-277.

Autres études citées :

- Baer B., 2005. Sexual selection in *Apis* bees, review article, *Apidologie* 36 : 187-200.

- De Camargo et Mello, 1970. Anatomy and histology of the genital tract, spermatheca, spermathecal duct and glands of *Apis mellifera* Queens (Hymenoptera : Apidae), *Apidologie* 1 (4) : 351-373.

- Pratt S. C., 1998. Decentralized control of drone comb construction in honey bee colonies, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42 : 193-205.

- Schlüns H., Schlüns E. A., van Praagh J., Moritz, R. F. A., 2003. Sperm numbers in drone honeybees (*Apis mellifera*) depend on body size, *Apidologie* 34, 577-584.

- Seeley T. D., 2002. The effect of drone comb on a honeybee colony's production of honey, *Apidologie* 33 : 75-86.

- Seeley T. D. and Mikheyev A. S., 2003. Reproductive decisions by honeybee colonies : tuning investment in male production in relation to success in energy acquisition, *Insect. Soc.* 50 : 134-138.

- Wharton K. E., Dyer F. C., Huang Z. Y. and Getty T., 2007. The honeybee queen influences the regulation of colony drone production, *Behav. Ecol.* 18 : 1092-1099.

- Wharton K. E., Dyer F. C. and Getty T., 2008. Male elimination in the honeybee, *Behav. Ecol.* 19 : 1075-1079.



Quand la disette ou l'inutilité se font sentir, la nature ne fait pas de cadeaux aux faux bourdons.

