

# Cette abeille qui nous étonnera toujours...

## Cris et chuchotements

*Nous connaissons tous le chant des reines. Mais comment nos abeilles chantent-elles ? Entendent-elles réellement ? Ont-elles, comme nous, un langage sonore ? Le sujet est prometteur ; il n'est pourtant pas facile à traiter, car on s'aperçoit vite que si l'abeille est, comme nous capable d'émettre et de percevoir des sons, sa «voix» et ses «oreilles» n'ont rien à voir avec les nôtres, et ce que nous pouvons entr'apercevoir de son monde sonore paraît radicalement différent de tout ce que nous connaissons. Cet univers n'est donc pas facile à décrire ! Il n'en vaut pas moins la peine d'être abordé, car il est toujours passionnant de tenter d'approcher l'univers perceptif de l'abeille ; de plus, un petit tour du côté des chants et autres bruits émis par notre abeille constitue une base pour aborder comportements où les sons jouent un rôle important, comme les danses ou l'essaimage.*

*Dans l'imagerie populaire, l'abeille est associée au soleil, à la lumière de l'été... C'est oublier qu'une part essentielle de sa vie se déroule dans le noir.*

ou suit la danse d'une compagne, qu'elle sollicite une magasinère pour décharger son nectar ou qu'elle va décharger son pollen, qu'elle pratique mille et un échanges avec ses congénères, bref qu'elle vit cette vie sociale sans laquelle elle n'est que peu de choses, et sans laquelle la colonie n'existerait pas. Sensibles à l'ultraviolet et dotés d'un analyseur qui leur permet de situer avec exactitude la position du soleil, les gros yeux composés de l'abeille sont taillés à mesure pour les travaux extérieurs; il est plus que probable qu'à l'intérieur de la ruche ils ne lui servent pas. Ce sont d'autres organes sensoriels qui prennent le relais, et la communication ne passe plus par la lumière, mais par le toucher, les odeurs, les vibrations et les sons.

L'abeille n'a pas d'oreilles ; elle n'a même pas d'organe tympanique, contrairement aux grillons, sauterelles et autres cigales<sup>1</sup>. Elle n'en est pas moins sensible au son, du moins dans certains fréquences (encadré 1). Cela a été démontré par plusieurs expériences. Dans l'une d'elles par exemple, un son est émis auprès d'un nourrisseur, juste avant que les abeilles qui le fréquentent ne reçoivent un léger choc électrique; après quelques essais, un nombre significatif d'abeilles a appris à désertir le

1. Ne cherchez pas ces «oreilles» sur le côté de la tête des petits chanteurs de nos étés. Les organes tympaniques des insectes sont situés sur le thorax, l'abdomen, parfois les pattes ou même les pièces buccales (Yager 1999)



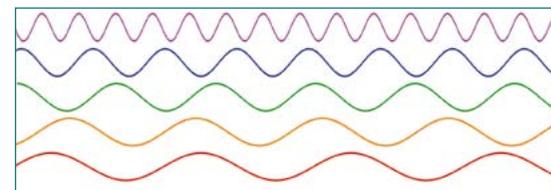
## Le son

L'abeille ne produit ni ne perçoit les sons comme nous ; il est donc difficile de référer à nos sensations pour parler des échanges sonores dans la ruche. Un peu de physique s'impose.

Le son est une onde qui se propage dans l'air (ou dans l'eau, ou dans un milieu solide : il se propage à travers les murs notamment) : un bruit «fait des ronds dans l'air» comme une pierre fait des ronds dans l'eau ; à ceci près que dans l'air, les ondes ne sont pas des cercles, mais des sphères. Si vous faites des ronds dans l'eau à côté d'un bouchon, le bouchon danse mais ne s'éloigne pas du point d'impact de la pierre : les particules d'eau montent et descendent, l'eau «vibre» mais sa masse, globalement, ne se déplace pas. Il en va de même pour le son. Sous l'effet du bruit, les particules d'air vont et viennent mais le son ne produit pas de vent. Le va-et-vient, l'oscillation des particules fait qu'à certains endroits elles se resserrent (zones de plus fortes pression), à d'autres elles s'écartent au contraire (zones de plus faible pression) : le son est une onde de pression.

Notre oreille est sensible à ces différences de pression : les ondes sonores font vibrer le tympan à la manière d'une peau de tambour. L'abeille n'a pas de tympan ; ce qu'elle ressent, c'est le déplacement de ses antennes par l'effet du mouvement des particules d'air qui oscillent lorsque se propage une onde sonore.

L'amplitude de l'onde sonore correspond à la pression acoustique, c'est à dire à la puissance du son. La fréquence de l'onde, c'est à dire le nombre de fois qu'une oscillation complète se reproduit en une seconde, et qui s'exprime en Hertz (Hz), détermine la hauteur du son : plus la fréquence est élevée, plus le son est aigu (schéma ondes-différentes-fréquences). L'oreille humaine peut percevoir les fréquences entre environ 20 et 20 000 Hz. L'abeille perçoit une gamme de fréquences plus basse et plus étroite que nous, jusque 500 Hz environ.



Ondes de différentes fréquences. Onde supérieure : sons les plus graves, onde inférieure : sons les plus aigus.

nourrisseur dès l'émission du son. D'autres expérimentations ont été faite en utilisant une chambre de décision en forme de Y, ce dispositif qui permet de démontrer et de mesurer les capacités d'apprentissage de l'abeille . Pour rappel, l'insecte introduit dans cet appareil a le choix entre deux branches marquées chacune d'un signal, dont l'une seulement mène à un nourrisseur ; signaux et nourrisseurs sont

changés aléatoirement de place, mais en associant toujours le même signal au nourrisseur. L'abeille apprend vite à choisir systématiquement la branche qui contient le bon signal. On peut ainsi mesurer les facultés de mémoire de l'abeille (leur évolution avec l'âge, l'effet des contaminants etc.), mais aussi apprécier ses facultés sensorielles, car le dispositif peut être utilisé avec n'importe quel type de



signaux : des couleurs, des formes, des odeurs, des sons....

En variant les protocoles

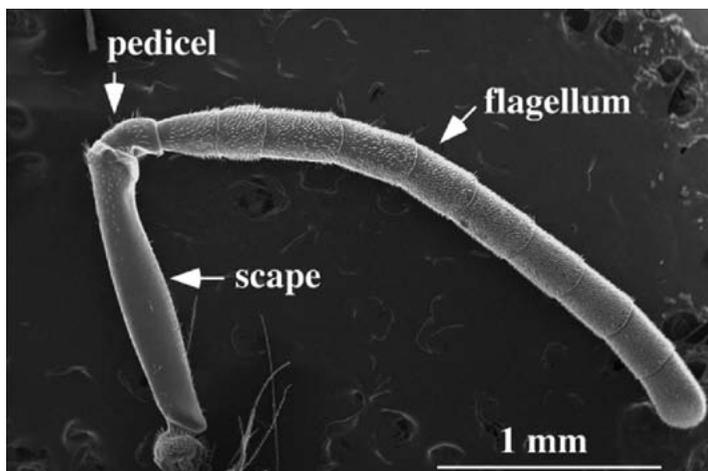
d'expérimentation, on peut voir

quels signaux l'abeille perçoit, et quels sont ceux qu'elle distingue l'un de l'autre. Réalisée avec des sons de différentes fréquences, l'expérience apporte la preuve formelle que l'abeille perçoit les ondes sonores, du moins dans la gamme des fréquences testées (de 10 à 1000 Hz). Elle apparaît aussi capable de distinguer entre basses et hautes fréquences, mais apparemment sans discriminer les fréquences avec autant de finesse que ne le fait une oreille humaine (Kirchner et al. 1991). Nos abeilles «entendent» donc ; mais, nous allons le voir, les guillemets sont pleinement justifiés... car les perceptions sonores de l'abeille sont, sans aucune doute, très différentes des nôtres.

## Des antennes pour entendre

Ce sont les antennes de l'abeille, formidables capteurs multisensoriels, qui enregistrent les sons, en particulier ceux émis par ses congénères (photo antenne).

Le flagelle de l'antenne est en effet doté d'une masse et de dimensions telles, qu'il oscille au rythme de l'oscillation des particules d'air produite par l'onde sonore. Pour «entendre», il suffit donc à l'abeille de disposer d'un



Antenne de l'abeille : photo prise au microscope électronique à balayage.

Source : Tsujiuchi et al. 2007

organe qui lui permette de ressentir finement les mouvements du flagelle par rapport à son support, le scape. C'est le rôle de l'organe de Johnston, situé dans le pédicelle, le segment qui fait la jonction entre le scape et le flagelle.

Petite explication anatomique, pour nous faire entrer un peu mieux dans l'univers sensoriel de nos abeilles.

L'articulation pédicelle-flagelle doit être à la fois souple et forte, vu le poids du flagelle par rapport au reste de l'antenne. Pour cela, la cuticule du pédicelle forme à son extrémité des fibres qui sont, par paquets, reliées à des protubérances formées par l'extrémité du flagelle. Ces protubérances supportent de petites structures sensibles aux plus légers mouvements, les scolopidies (encadré2). Attachées d'un côté au flagelle, mais situées en fait dans le pédicelle, les scolopidies se déforment au moindre déplacement du flagelle par rapport au pédicelle, et envoient un signal au cerveau. Chaque antenne en compte plus de 300 (Tsujiuchi et al. 2007). C'est tout l'ensemble du mécanisme (fibres protubérances,

scolopidies etc.) qui constitue l'organe de Johnston, et qui permet à l'abeille la perception des sons, et plus généralement de tout facteur agissant sur ses flagelles (sa vitesse de vol, la vitesse du vent, etc.). En d'autres termes, les sons constituent pour l'abeille un type de mouvement, une vibration perçue via le déplacement des flagelles de ses antennes, qui oscillent sous l'effet de l'oscillation des particules de l'air, c'est à dire des ondes sonores. Ce ne sont pas là les seules vibrations que perçoit notre abeille. Notamment, chacune de ses pattes est garnie d'un autre organe

scolopal (On appelle scolopaux les organes dont l'unité fonctionnelle est la scolopidie), étiré en longueur dans le tibia, l'organe subgenual (littéralement: situé sous le genou). Suspendu dans l'hémolymphe, celui-ci enregistre, par l'inertie de sa masse, les vibrations qui sont grosso modo perpendiculaires au tibia, c'est à dire celles du substrat. Il fonctionne un peu comme le ferait un mini-sismographe, et est extrêmement sensible : une amplitude de quelques micromètres est déjà perçue, et cela dans une très large gamme de



## Scolopidies

L'abeille, comme tout animal, dispose en de nombreux points du corps de mécanorécepteurs, c'est à dire de récepteurs connectés au cerveau par des nerfs et qui l'informent sur ses propres mouvements, sur les déformations mécaniques de son corps. Chez les insectes, ces récepteurs sont constitués d'un ensemble plus ou moins fourni de petites unités fonctionnelles appelées scolopidies. Ces scolopidies sont composées de plusieurs cellules dont l'une, la cellule scolopale, est entourée d'une sorte de panier fait de fibres rigides et renferme un espace où sont tendues, comme des élastiques, les terminaisons ciliées de neurones (schéma scolopidie). On les trouve notamment aux articulations entre les segments du corps de l'insecte, dans des pièces buccales, aux articulations des ailes etc.; elles sont alors ancrées des deux côtés de l'articulation, et le moindre mouvement d'un segment par rapport à l'autre se traduit par une déformation de la scolopidie, ce qui agit sur les terminaisons nerveuses qui envoient alors un signal au cerveau. Sensible à l'étirement et à la compression, la scolopidie l'est aussi aux vibrations, et cela dans une gamme étendue de fréquences. On la retrouve donc dans les organes spécialisés dans la captation des vibrations, ces organes que l'on dit, chez les insectes, chordotonaux, et dont les principaux sont, chez l'abeille, l'organe de Johnston et l'organe subgenual dont il est question dans cet article

(sources : Field et Matheson 1998 ; Kalvie et Albert 2013).

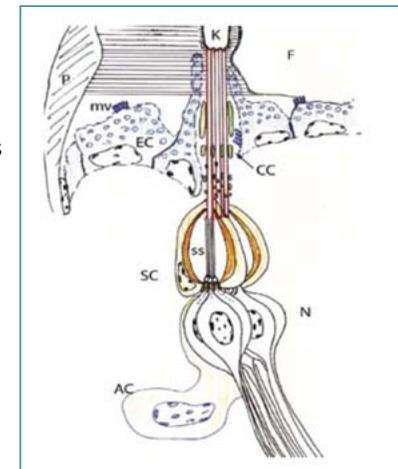


Schéma d'une scolopidie de l'organe de Johnston de l'abeille. P est le pédicelle, F le flagelle ; un réseau de fibres est tendu entre l'extrémité du pédicelle et les protubérances (K) formées par l'extrémité du flagelle. La cellule scolopale (SC) enclot l'espace scolopal (ss) en travers desquels sont tendues les terminaisons des neurones (N).

Source de l'image : Tsujiuchi et al. 2007.



fréquences (Storm et Kilpinen 1998). Avec un capteur de ce type dans chacune de ses six pattes, l'abeille perçoit les moindres

vibrations des parois de sa ruche, des rayons, du sol.

L'on comprend donc qu'il vaut mieux, au rucher, marcher légèrement et mouvoir les objets en douceur, car les ruches heurtées, les couvercles tombant au sol et couvre-



Chacune des six pattes de l'abeille est garnie d'un capteur sensible aux vibrations.

cadres décalés sans ménagement sont fortement ressentis par nos petites amies. Tout ceci pour dire que, alors que chez nous le sens de l'ouïe est un sens «à part», il est chez l'abeille supporté par les mêmes structures sensibles, et donc vraisemblablement de la même nature que le sens - bien plus développé chez elle que chez nous - par lequel sont perçues les vibrations ; et plus largement, que le sens par lequel l'abeille perçoit les mouvements de son corps, ceux qu'elle fait, ou ceux qu'elle subit. Si donc l'abeille est incontestablement sensible aux sons, il est donc difficile de dire qu'elle «entend» au sens que nous donnons à ce

2. Pour ceux qui veulent en savoir plus, il y a un bel article de Wikipedia sur le vol des insectes : [http://fr.wikipedia.org/wiki/Vol\\_de\\_l'insecte](http://fr.wikipedia.org/wiki/Vol_de_l'insecte). Les sclérites assemblés forment une machinerie extraordinairement complexe, qui permet à l'abeille toute l'habileté dans le vol que nous lui connaissons.

mot ; d'ailleurs, nous allons le voir, sons et vibrations sont le plus souvent associés étroitement dans la communication entre congénères.

### La voix de nos abeilles

Si nos petites chanteurs, grillons, criquets et cigales, disposent d'organes spécialisés dans l'émission du chant, tel n'est pas, une fois de plus, le cas de notre abeille.

Pour produire ce son flûté que les anglais appellent le «piping», dont la version la plus connue est le chant des reines, elle utilise les propriétés mécaniques de son thorax et de ses ailes.

Seconde petite explication anatomique. Chez l'abeille comme

chez beaucoup d'autres insectes – mais pas tous – la musculature de vol n'actionne pas directement les ailes. Deux groupes de muscles antagonistes – les dorso-ventraux, qui traversent le thorax à la verticale, et les dorsaux-longitudinaux, qui le traversent à l'horizontale – sont ancrés sur l'exosquelette du thorax. Leurs contractions alternées déforment le thorax, l'aplatissent ou au contraire l'étirent en hauteur, et ce sont ces déformations qui impulsent le battement des ailes (Hrncir et al. 2006), lesquelles sont ancrées dans l'exosquelette via une série de petites pièces rigides, les sclérites<sup>2</sup>. Ces contractions sont extraordinairement rapides : en vol

stationnaire, l'abeille bat des ailes 230 fois par seconde ! Une telle rapidité de mouvements nous est impossible – essayez un peu ! Les impulsions nerveuses ne fonctionnent pas suffisamment vite pour permettre une telle fréquence à de mouvements, et cela pas plus à l'abeille qu'à nous. Mais l'ensemble que constituent le thorax et les ailes de certains insectes, et l'abeille en fait partie, constitue un système résonant<sup>3</sup>. Chez ces insectes, les muscles

sont doués de propriétés particulières qui leur permettent de se contracter «à répétition», de manière vibratoire lorsqu'ils sont attachés à un tel système ; les muscles se contractent donc à une fréquence bien supérieure à la fréquence des impulsions nerveuses qui commandent la contraction (voir notamment Josephson et al. 2000). Cette fréquence de 230 Hz est celle d'un son audible par l'homme : il n'est donc pas étonnant que l'abeille bourdonne en volant ou en ventilant – ah le doux bruissement des soirs de miellée ! La musculature de vol permet donc la vibration de l'exosquelette du thorax,



L'abeille peut battre des ailes 230 fois par seconde, une vitesse extraordinaire qu'elle doit aux propriétés de résonance du système que forment son thorax et ses ailes.

3. La résonance est un phénomène physique qui affecte certains systèmes, qui ont par nature une fréquence propre de vibration ; quand on les fait vibrer à une fréquence proche de cette fréquence, dite de résonance, ces systèmes produisent des vibrations extrêmement fortes par rapport à celles qui leur sont impulsées. La caisse d'une guitare ou d'un violon constitue un bon exemple de système résonnant. Ici, on peut imaginer que le thorax de l'abeille est entouré de deux pièces de métal courbées, figurant l'exosquelette, et que les muscles sont des élastiques. Appliquez régulièrement une traction aux élastiques, et les pièces de métal, agissant comme un ressort, font vibrer le système avec une fréquence beaucoup plus grande que celle des tractions que vous appliquez. Attachez mentalement des ailes à la pièce de métal supérieure, et vous obtenez une représentation sommaire de la mécanique de vol de l'abeille.

et c'est cela qui va permettre l'émission du «piping». L'abeille utilise toutefois cette musculature de façon légèrement différente selon qu'elle vole ou chante : dans ce dernier cas, ce sont surtout les muscles longitudinaux qu'elle contracte, rigidifiant le thorax, ce qui augmente la fréquence de vibration de l'exosquelette. Celle-ci monte alors à 300-400 Hz, et est transmise aux particules

d'air qui oscillent à leur tour, formant un son plus aigu que le bourdonnement ; c'est ce son qui constitue le «piping», le chant flûté des abeilles. Les ailes constituant, sur le plan mécanique, un prolongement de l'exosquelette thoracique, elles en amortissent les vibrations, et cela bien plus lorsqu'elles sont dépliées que lorsqu'elles



sont rabattues complètement le long du corps. L'abeille peut donc moduler son chant, simplement en ouvrant et fermant les ailes pendant qu'elle émet son signal (King et al. 1996 ; Hrncir et al. 2006).

### Les chants flûtés, ou «pipings»

De tous les chants de l'abeille, le plus connu est évidemment le chant des reines<sup>3</sup>. Il est de loin le plus aisément audible par l'homme ; Charles Butler y fait déjà allusion dans son livre «Feminine Monarchy» publié en 1609, où non seulement il affirme pour la première fois que le roi des abeilles est en fait une reine (quelle révolution !), mais où il relève l'existence du chant des reines et va même jusqu'à le traduire en notes de musique. Il semble bien toutefois que ce chant n'en soit guère un pour les abeilles. La reine qui émet son «tûûût-tut-tut-tut» presse le thorax contre la cellule qui se trouve sous elle, celle qui lui répond «kwak-kwak-kwak» est enserrée entre les parois d'une cellule royale (photo cellule\_royale); toutes deux transmettent donc la vibration au rayon, et c'est par ce moyen et non pas l'onde sonore que les signaux se transmettent entre reines, et des reines aux abeilles, celles-ci s'immobilisant sur le cadre pendant tout le temps qu'elles les perçoivent (Michelsen et al. 1986).

Mais la reine n'est pas la seule à produire des «chants flûtés». Les ouvrières ont aussi recours à ce moyen de communication, et cela dans deux contextes particulièrement importants dans la vie de la colonie : l'essaimage, et les danses (pour une source florale, pour un site de nidification). Elles «pipent» en jetant des sons très



La jeune reine enfermée dans sa cellule transmet son chant sous la forme d'une vibration impulsée au rayon.

brefs (quelques dixièmes de seconde) ; tout comme les reines, dans le même temps qu'elles émettent le son, elles communiquent une vibration, soit au rayon sur lequel elles se trouvent, soit à une congénère ; dans ce dernier cas, le chanteuse appuie la tête contre sa consœur tout en émettant le son. Ces «pipings» ont d'importantes fonctions, de coordination dans l'essaimage, de régulation dans les danses ; tout cela vaut d'être conté avec plus de détail, et ce sera pour d'autres articles.

### Les sons de la danse

Le «piping» n'est pas le seul son émis par l'abeille ; les danseuses émettent, pendant la phase frétilante de leur danse, des ondes sonores d'un autre type.

Situons d'abord le contexte. Une fois de plus, il faut nous souvenir que la ruche est obscure. Pour la plupart, nous ont déjà vu danser nos abeilles sur le rayon, spectacle bien visible lorsque le cadre est exposé à la lumière du jour ; et dans les cours d'apiculture, nous représentons la danse en rond, ou la danse frétilante, par de petits dessins<sup>4</sup>. Rien de tout cela pour l'abeille recrutée par une danseuse: les suiveuses ne voient absolument pas la danseuse, et elles doivent donc avoir recours à d'autres sens pour la situer, pour connaître l'orientation de sa danse et la manière dont elle frétille, paramètres essentiels puisque ce sont eux qui lui disent où elle doit se rendre. Ces paramètres, la danseuse va les communiquer par ondes sonores. Contrairement à ce qui se passe dans le

«piping», les ailes sont ici indispensables à l'émission du son ; et le son est indispensable à l'efficacité de la danse : une danseuse dont les ailes ont été coupées ne recrute plus (e.a. Kirchner 1993). Ici aussi, pourtant, les vibrations émises par la danseuse sont bien transmises au rayon, sous forme d'une oscillation horizontale du réseau hexagonal formé par le rebord des cellules, où s'appuient les pattes de l'abeille ; mais cette information vibratoire paraît surtout nécessaire au recrutement des suiveuses (Michelsen et al. 1992 ; Tautz et Rohrseitz 1998 ; Tautz et Bujok 2006).

C'est pendant la phase de frétillement que la danseuse émet les signaux sonores, petits trains d'ondes émis 15 à 30 fois par seconde. Produits par la différence de pression entre le dessus et le dessous

de l'aile, ces ondes ne sont audibles que de très près ; si, à quelques millimètres de la danseuse, la vitesse d'oscillation des particules d'air est considérable et donc très fortement perçue par les abeilles, elle décroît très vite avec la distance et n'est presque plus perceptible à 2 cm de son corps. Les danseuses peuvent donc émettre à quelques centimètres les unes des autres sans produire d'interférences dans leurs messages respectifs. Le son est en outre directionnel – quasi nul à la tête de la danseuse, il est maximal sur ses flancs et juste derrière elle. Ces observations, acquises au moyen d'un matériel sophistiqué, sont cohérentes avec la position des suiveuses telle qu'on peut l'observer sur le cadre: les suiveuses

*Les suiveuses ne voient absolument pas la danseuse, et elles doivent donc avoir recours à d'autres sens pour la situer, pour connaître l'orientation de sa danse et la manière dont elle frétille*

se placent principalement sur les côtés et derrière la danseuse, les antennes pontés tout près de l'abdomen de celle-ci, dans la couche d'air oscillante (Michelsen et al. 1987). Enfin, les sons émis sont modulés par les mouvements de frétillement de la danseuse, et ces modulations peuvent aider la suiveuse à déterminer la position de la danseuse par rapport à la sienne – et donc la direction qu'elle suit en frétilant.

On comprend alors que les suiveuses n'aient nul besoin de lumière pour suivre la danse ! La durée d'émission des sons est corrélée avec la distance à la source de nourriture; leur fréquence, avec sa profitabilité; et leur modulation permet à la suiveuse de connaître la position et les mouvements de la danseuse, dont le parcours frétilant indique la direction de la source florale par rapport à celle du soleil. Tous les paramètres nécessaires



3. Voir notre rubrique «Piqué pour vous sur le net»

4. Voir notre rubrique «Piqué pour vous sur le net»



peuvent ainsi être transmis aux suiveuses via les ondes sonores émises par la danseuse (*Ibid.*). Mais ne pensons pas qu'il suffise dès lors à l'apiculteur d'appliquer son oreille à la ruche pour savoir où vont butiner ses abeilles ! Si le signal émis par l'abeille est bien une onde portée par l'air, et donc un son au sens où l'entendent les physiiciens, s'il est par ailleurs très audible par l'abeille, il ne l'est guère pour nous, sauf à disposer de microphones spéciaux, car il ne porte pas ; ses caractéristiques physiques sont donc assez différentes des sons audibles à distance dont nous avons l'habitude (*Ibid.*). De même que la perception des sons par l'abeille est sans doute très différente de notre audition, les sons dont elle se sert ne nous sont pas davantage familiers.

*La durée d'émission des sons est corrélée avec la distance à la source de nourriture; leur fréquence, avec sa profitabilité.*

Le contact entre nos univers sonores n'en est peut-être pas impossible pour autant. Il a été longtemps pratiqué : les anciens sortaient casseroles et poêles à frire, voire un pétard ou un coup de fusil, pour faire descendre un essaim, et mes voisins affirment encore que cela fonctionnait bien ! Dans un style plus doux, certains parlent à leurs abeilles. Cela leur fait-il effet ? Je n'en sais rien à vrai dire ; mais à défaut d'agir sur l'abeille, le fait de s'adresser à elle agit probablement sur le comportement de l'apiculteur ; on ne perd rien à traiter l'animal qu'on élève comme un partenaire plutôt que comme un objet qui peut se manipuler sans égard. A l'inverse, crier dans un rucher, parler fort et sur un ton énervé, fait visiblement monter le taux d'énervement de l'abeille. Réciproquement, celle-ci arrive à émettre

des sons dont la signification est pour nous assez claire : le bourdonnement émis lors de l'attaque est particulièrement irritant pour les nerfs ; et à l'inverse, l'essaim à qui vous donnez quelques cires gaufrées y monte parfois avec un frémissement des ailes qui a toutes les apparences du bien-être et du contentement. Dans la ruche, à peu près tout ce qui se fait se traduit par des sons ; même si nous ne les

discernons pas toujours les uns des autres, la rumeur qu'ils forment peut nous donner de précieux indices sur ce qui s'y passe. Les colonies, en stress de ventilation, par exemple, émettent un son bien plus fort, et différent, de celles qui respirent bien. Et la colonie qui a bien récolté n'émet-elle la plus douce des musiques ? On vous souhaite de l'entendre souvent au cours de cette saison !

Janine Kievits

Article publié avec l'amicale autorisation de «La santé de l'abeille».

### Bibliographie :

Field LH et Matheson T, 1998: Chordotonal organs of insects, *Advances in Insect Physiology* 27, 200 pp.  
 Hrnir M, Barth FG and Tautz, J, 2006 : Vibratory and airborne-sound signals in bee communication (Hymenoptera). In: *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, and Evolution* (ed. S. Drosopoulos and M.F. Claridge), pp 421-436. Boca Raton, London, New York: CRC Press, Taylor & Francis Group  
 Josephson RK, Malamud JG et Stokes DR, 2000: Asynchronous muscle: a primer, review article, *The Journal of Experimental Biology* 203: 2713-2722  
 Kavlie RG et Albert JT, 2013: Chordotonal organs, quick guide, *Current Biology* 23(9): 334-335  
 King MJ, Buchmann SL et Spangler H, 1996 : Activity of asynchronous flight muscle from two bee families during sonication (buzzing), *The Journal of Experimental Biology* 199, 2317-2321  
 Kirchner W, Dreller C et Towne WF, 1991: Hearing in honeybees: operant conditioning and spontaneous reactions to airborne sound, *J Comp Physiol A* 168: 85-89  
 Kirchner WH, 1993: Acoustical communication in honeybee, *Apidologie* 24: 297-307  
 Michelsen A, Kirchner WH, et Lindauer M, 1986: Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, *Apis mellifera, Behav Ecol Sociobiol* 18:207-212  
 Michelsen A, Towne WF, Kirchner WH and

18:207-212  
 Michelsen A, Towne WF, Kirchner WH and Kryger P, 1987: The acoustic field of a dancing honeybee, *J Comp Physiol A* 161: 633-643  
 Michelsen A, Anderson BB, Storm J, Kirchner WH et Lindauer M, 1992: How honeybees perceive communication dances, studied by means of a mechanical model, *Behavioural ecology and sociobiology*, 30(3-4) : 143-150  
 Storm J et Kilpinen O, 1998: Modelling the subgenual organ of the honeybee, *Apis mellifera, Biol. Cybern.* 78, 175-182  
 Tautz J et Rohrseitz K, 1998: What attracts honeybees to a waggle dancer?, *J Comp Physiol A* 183: 661-667  
 Tautz J and Bujok B, 2006: Bee dance, Elsevier. Article disponible sur Internet: [http://www.bienenforschung.biozentrum.uni-wuerzburg.de/uploads/media/Bee\\_Dance\\_01.pdf](http://www.bienenforschung.biozentrum.uni-wuerzburg.de/uploads/media/Bee_Dance_01.pdf)  
 Tsujiuchi S, Sivan-Loukianova E, Eberl DF, Kitagawa Y et Kadowaki T, 2007: Dynamic Range Compression in the Honey Bee Auditory System toward Waggle Dance Sounds, *PLoS ONE* 2(2): e234. doi:10.1371/journal.pone.0000234  
 Yager DD, 1999: Structure, Development, and Evolution of Insect Auditory Systems, *Microscopy Research and Technique* 47: 380-400



Gravure datant de 1560 (Lyon) : un apiculteur fait descendre un essaim en frappant sur un ustensile. Source : Encyclopédie de la langue française, abeilles et hommes, histoire de l'apiculture moderne, naissance, XVIème (<http://www.encyclopedie-universelle.com/abeille1/abeille-menu.html>).