

Abeilles européennes et abeilles africanisées au Mexique La tolérance à *Varroa jacobsoni*

Par Rémy Vandame & Marc Colin (e-mail : remy.vandame@univ-lyon1.fr)
INRA - Station de Zoologie & Apidologie - 84914 Avignon cedex 9

L'extension de l'acararien parasite *Varroa jacobsoni* aux abeilles du monde entier a entraîné le démarrage de nombreux programmes de recherches. La majorité d'entre eux se sont focalisés sur des aspects de lutte contre *Varroa*, soit par l'utilisation d'acaricides de synthèse, soit par l'utilisation de produits alternatifs comme les huiles essentielles. D'autres programmes se sont toutefois appesantis sur des aspects plus fondamentaux, concernant la biologie de *Varroa*.

En 1988, l'utilisation du fluvalinate a semblé fournir un outil efficace et durable de lutte contre *Varroa*. Elle s'est dès lors généralisée, entraînant un abandon relatif des recherches fondamentales. Pourtant, les phénomènes récents de résistance de *Varroa* aux acaricides de synthèse ont montré combien était limitée l'utilisation de tels produits. Si de nouvelles molécules peuvent être utilisées aujourd'hui, leur durée d'utilisation est comptée, et le nombre de molécules efficaces est fort limité. Il est aujourd'hui clair que le contrôle chimique de *Varroa*, s'il peut apporter des solutions temporaires aux apiculteurs, ne constitue en aucun cas une solution durable.

Un tel constat suffit à justifier la poursuite de recherches fondamentales sur la biologie de *Varroa*, et sur les relations abeilles-*Varroa*. De telles recherches visent à exploiter les points sensibles du développement de *Varroa*, pour interférer avec le développement de l'acararien. Malgré leur lourdeur et le temps qu'elles demandent, seules ces recherches permettront d'aboutir à la découverte d'une technique de lutte contre *Varroa*, tout à la fois efficace, durable, et respectueuse des abeilles et de leurs produits.

Dans ce cadre de recherches fondamentales, nous avons entrepris un travail en collaboration avec le Colegio de Postgraduados, au Mexique. Dans ce pays, en effet, coexistent des abeilles africanisées, tolérantes à *Varroa*, et des abeilles européennes, sensibles à *Varroa*. Nous rapportons ici les résultats de nos travaux, à travers un article en trois parties.

Dans la première partie, nous présentons des données récemment acquises sur la biologie de *Varroa*, notamment sur son cycle de reproduction. Ces données ne nous sont pas propres, mais sont nécessaires à la compréhension des deux prochaines parties. Dans la seconde partie, nous analyserons les périodes et intensités auxquelles apparaît la tolérance des abeilles à *Varroa*. Dans la troisième partie, enfin, nous analyserons les divers facteurs expliquant la tolérance des abeilles africanisées à *Varroa* (fertilité des fondatrices, durée d'operculation, attractivité du couvain, épouillage, nettoyage du couvain infesté).

1. Généralités sur *Varroa jacobsoni* :

L'hôte d'origine de *Varroa* est l'abeille d'Asie *Apis cerana*, qui n'avait initialement pas de zone de contact avec l'abeille européenne *Apis mellifera*. Le développement de la transhumance des colonies d'abeilles a permis un contact artificiel entre les espèces *Apis cerana* et *Apis mellifera*, puis le passage de *Varroa* sur *Apis mellifera*. Ce changement d'hôte s'est sans doute produit au cours des années 40 ou 50. Dès lors, la parasitose a connu une extension de plus en plus rapide, au gré des transhumances et des échanges commerciaux, l'infestation de nouvelles colonies étant autorisée par la phorésie. *Varroa* était détecté dans l'ensemble des républiques

soviétiques avant la fin des années 60, dans les Pays de l'est au début des années 70, en France en 1982. Parallèlement à cette progression, l'invasion des Amériques a été permise *via* le Japon par l'importation de reines.

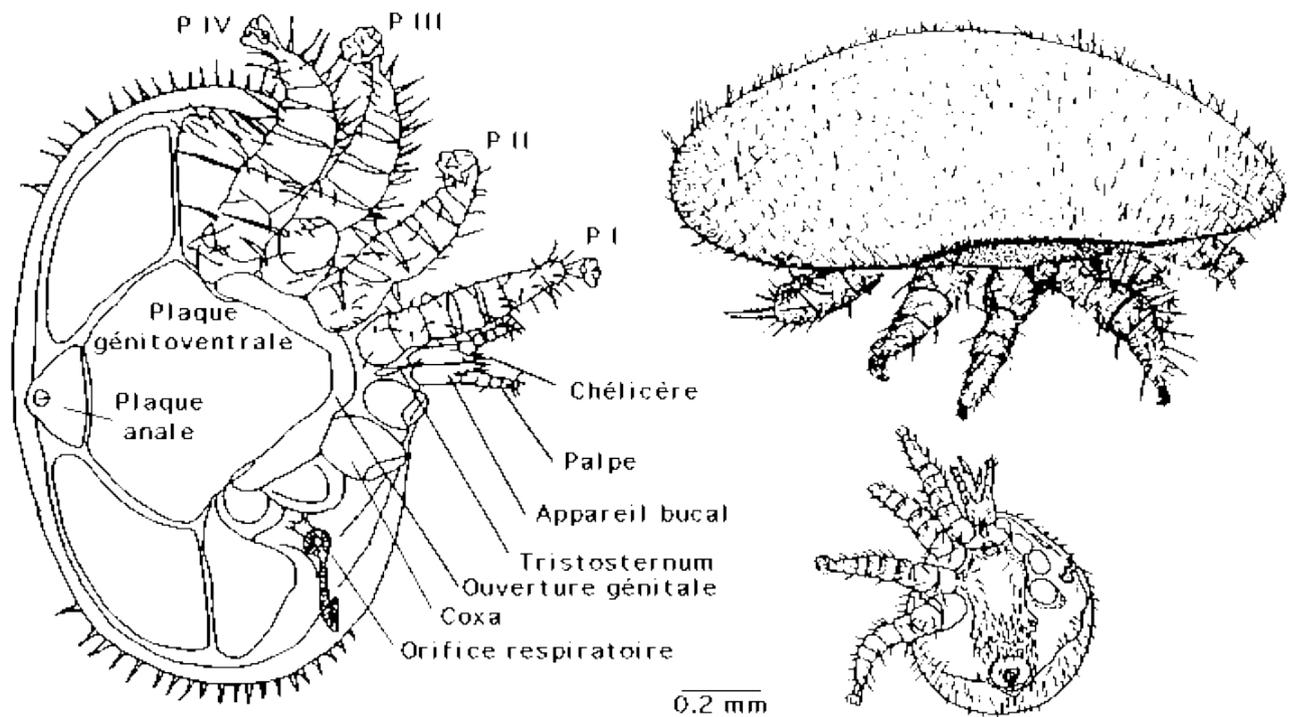


Figure 1 : femelle *Varroa* adulte en vue ventrale (à gauche) et antérieure (à droite); mâle adulte en vue ventrale (en bas)

L'acarien *Varroa jacobsoni* est phorétique et ectoparasite obligé de l'abeille. "Phorétique" signifie qu'il se déplace d'une colonie à l'autre en étant transporté par les abeilles. "Ectoparasite obligé" signifie que c'est un parasite externe qui ne peut se développer chez d'autres hôtes que l'abeille. Il a été découvert par Jacobson, puis décrit en 1904 par le hollandais Oudemans. Le corps de la femelle *Varroa* adulte est nettement adapté au parasitisme et à la phorésie, puisqu'il est de forme ellipsoïdale, déprimé dorso-ventralement, et que les huit pattes sont terminées par une ventouse (voir figure 1). La femelle mesure environ 1 500 μm dans sa plus grande longueur, ce qui est très grand pour un acarien. Le mâle n'est pas adapté au parasitisme, puisque son corps est presque sphérique ; il ne dépasse guère 400 μm .

L'individu-clef du cycle de développement de *Varroa* est la femelle adulte, dorénavant nommée "fondatrice". Sa vie est rythmée par l'alternance entre la phase reproductive et la phase phorétique. Examinons les phénomènes majeurs marquant ces deux phases, tels qu'ils ont été décrits chez l'espèce *Apis mellifera* (voir figure 2, tout au long des descriptions).

2. Entrée des fondatrices dans le couvain :

La fondatrice se reproduit exclusivement dans une cellule de couvain, en général après une période phorétique. L'entrée dans le couvain doit intervenir à un âge de couvain bien précis, et constitue donc un passage critique dans la vie de *Varroa*. Entrer trop tôt dans le couvain signifie, pour la future fondatrice, un risque important d'être détectée et retirée par les abeilles

avant l'operculation du couvain. Entrer trop tard est impossible, puisque le couvain est déjà operculé, c'est à dire hermétiquement fermé à toute entrée ou sortie.

Les fondatrices infestent le couvain d'ouvrières lorsque les larves pèsent plus de 100 mg, soit dans les 15 heures précédant l'operculation ; elles infestent le couvain de mâle lorsque les larves pèsent plus de 200 mg, soit dans les 45 heures précédant l'operculation. Ces âges larvaires correspondent tous à des larves au stade de développement suivant la quatrième mue larvaire, c'est à dire le stade de développement L5 (voir figure 2).

L'utilisation de cellules artificielles transparentes en éclairage infrarouge a permis de décrire avec précision le processus d'entrée dans une cellule de couvain (voir figure 3). Après s'être immergée dans la nourriture destinée à la larve d'abeille, la fondatrice reste immobile jusqu'au début de la nymphose, moment auquel débutera sa ponte.

Les facteurs provoquant et influençant l'entrée des *Varroa* phorétiques dans le couvain ne sont pas encore tous connus, loin s'en faut. L'attractivité chimique du couvain semble être le facteur essentiel provoquant l'infestation, ce qui a été prouvé par l'utilisation d'un olfactomètre (arène carrée, au centre de laquelle est disposé un *Varroa*, qui doit choisir entre aller vers un flux d'air pur et un flux d'air passé sur un groupe de larves de mâles d'abeilles).

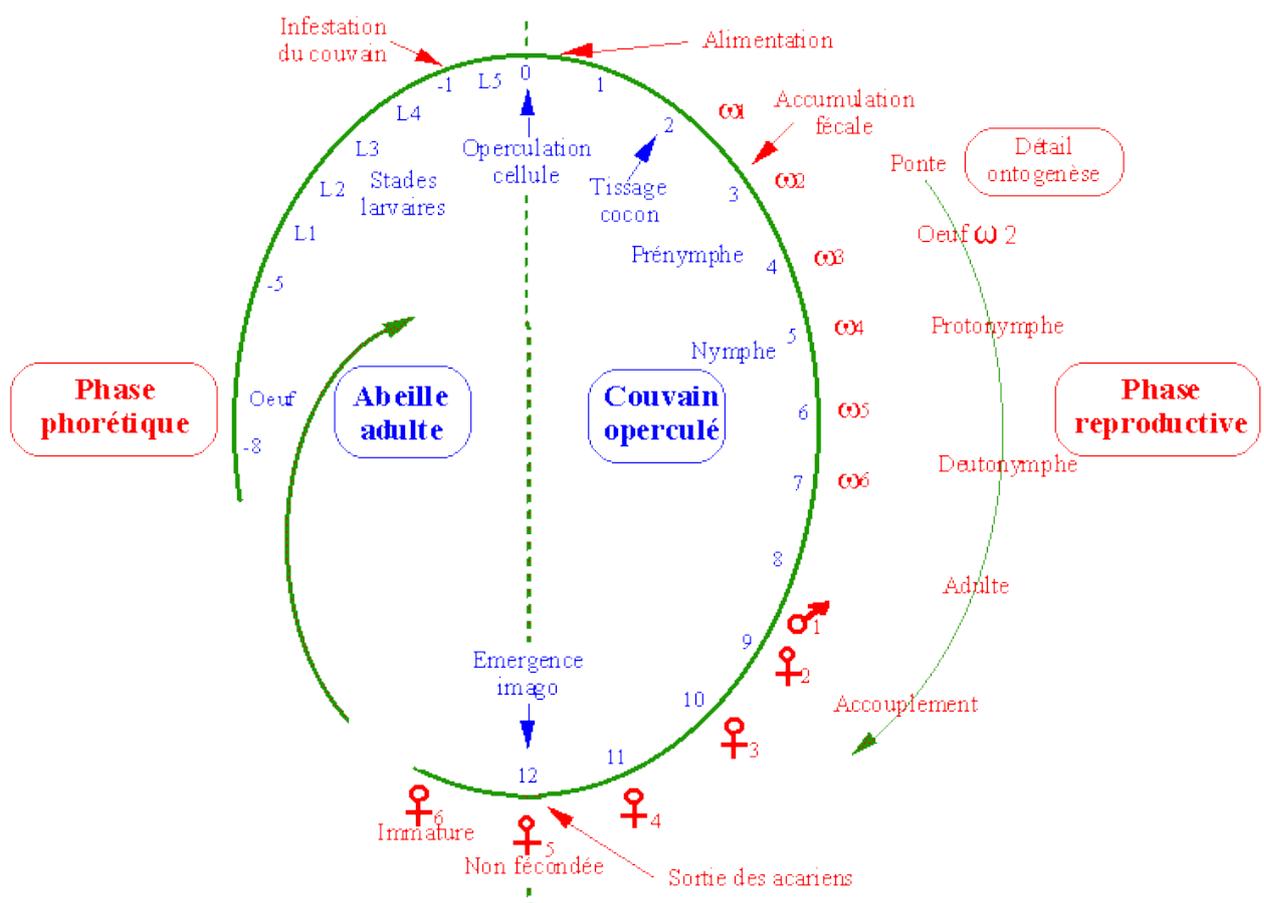


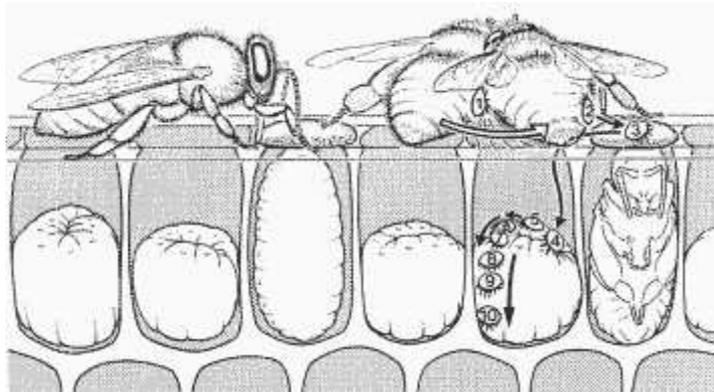
Figure 2 : synchronisation des cycles de développement de l'abeille et de *Varroa*.
En bleu : développement de l'abeille (les chiffres indiquent le nombre de jours séparant de l'operculation)

En rouge : développement de la famille *Varroa*. La lettre ♂ désigne la ponte d'un œuf

Des esters d'acide gras (comme le Methyl Palmitate ou l'Ethyl Palmitate), émis naturellement par les larves d'abeilles afin de provoquer l'operculation des cellules par les abeilles, ont ainsi montré une attractivité importante pour les *Varroa*. L'hypothèse est alors que les *Varroa* phorétiques se basent sur ces phéromones émises par la larve, afin de pénétrer dans le couvain au moment adéquat. Des expérimentations similaires n'ayant pas abouti aux mêmes résultats, cette hypothèse est encore controversée. Il est probable que d'autres groupes de molécules interviennent dans l'attractivité du couvain. De plus, des facteurs mécaniques ont certainement un rôle dans l'attractivité. Ainsi, la taille des cellules de couvain, ainsi que leur proéminence ou la distance entre la larve et le bord de la cellule influencent sensiblement l'infestation ; ces éléments pourraient expliquer en partie l'infestation plus élevée du couvain de mâle.

Figure 3 : processus d'entrée de la fondatrice *Varroa* dans la cellule (d'après Boot *et al.*, 1994).

Lorsqu'une abeille, portant une femelle *Varroa* phorétique, s'approche d'une cellule, l'acarien quitte l'abeille pour descendre sur l'opercule d'une cellule voisine, entrer dans la cellule, marcher sur la larve durant quelques secondes, puis se glisser lentement entre la larve et la paroi de la cellule. Ce processus dure 65 secondes



3. Ponte de la fondatrice :

Aussitôt après l'operculation de la cellule et pendant 36 heures, la larve entreprend de se nourrir, puis débute le tissage du cocon. Le premier repas de la larve constitue un signal pour la fondatrice *Varroa*, qui sort alors de sa phase de quiescence, monte sur la larve et se nourrit pour la première fois. Pendant le tissage du cocon, la fondatrice se déplace vivement sur la larve, afin d'éviter d'être écrasée contre la paroi de la cellule, tout en commençant à se nourrir et à déféquer çà et là.

Le cocon tissé, l'abeille entre dans un stade prénympheal immobile, pendant lequel la fondatrice construit une accumulation fécale (AF ; voir figure 4). Elle parcourt la paroi de la cellule avant de choisir un emplacement pour déféquer ; pour les défécations suivantes, elle revient au même emplacement. Dans la poursuite du développement de la descendance *Varroa*, cette AF revêtira une grande importance, tant pour la fondatrice que pour ses descendants. Durant la métamorphose, les mouvements de l'abeille tendent à éloigner la fondatrice de l'AF, mais celle-ci parvient toujours à y revenir, ce qui lui permet de ne pas quitter la zone postérieure de la cellule, où elle doit se trouver pour pondre.

Après s'être nourrie sur l'abeille, la fondatrice *Varroa* pond pour la première fois, 70 heures après l'operculation (voir figure 2). La fondatrice reste immobile pendant une minute, tout en tâtant la paroi de la cellule avec sa première paire de pattes. Lorsque son premier œuf émerge par l'orifice génital situé près de la plaque génitoventrale, la fondatrice le maintient contre la paroi de la cellule durant une dizaine de minutes, à l'aide de ses deux premières paires de pattes. Ceci permettra au jeune *Varroa* d'avoir les pattes orientées vers le substrat et de

marcher immédiatement à l'éclosion de l'œuf. Au maximum, 6 œufs seront pondus de cette manière, à un intervalle d'environ 30 heures.

4. Développement et accouplement de la descendance *Varroa* :

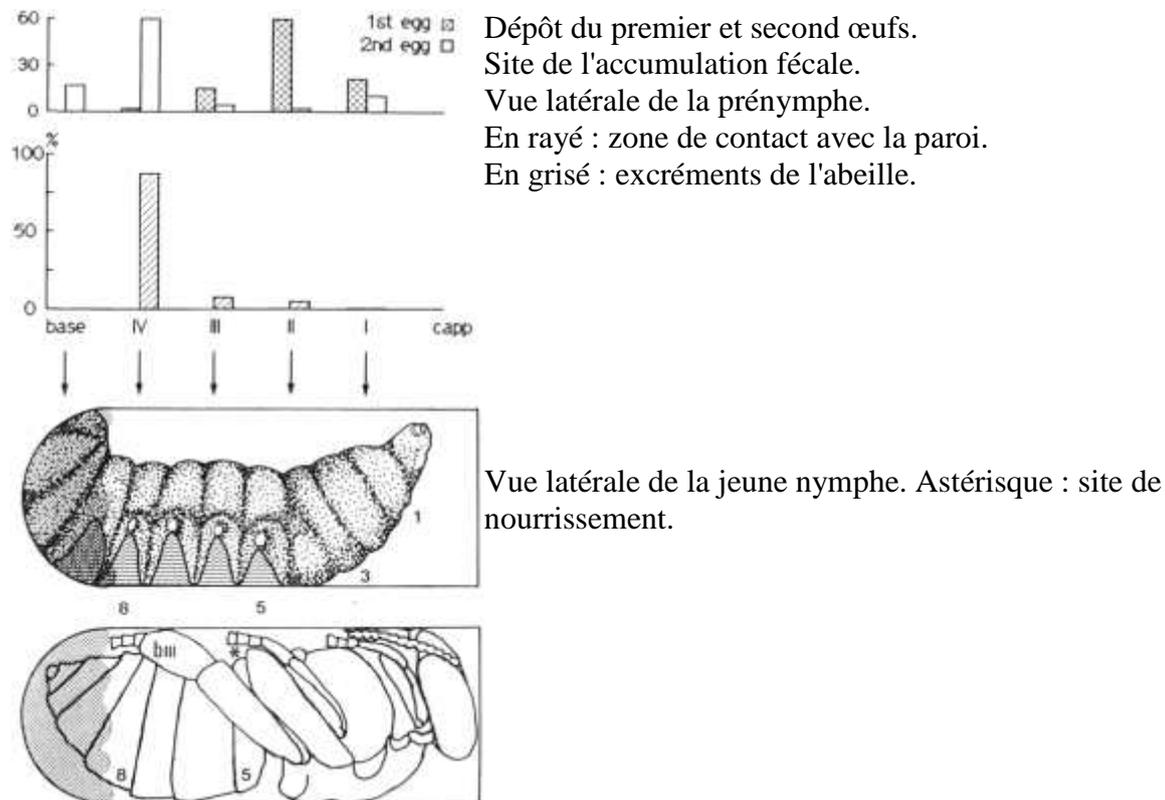
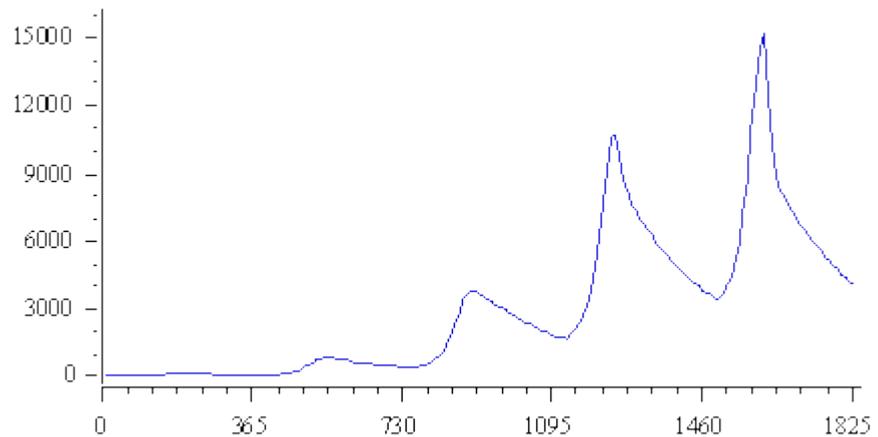


Figure 4 : occupation spatiale de la cellule de couvain par la fondatrice *Varroa* (d'après Donzé *et al.*, 1994)

Quelques heures après la ponte, une larve de *Varroa* devient apparente à l'intérieur de l'œuf. Cette larve devient successivement protonymphe (la femelle a la corps sphérique et de petite taille), deutonymphe (la femelle a le corps typiquement ellipsoïdal et aplati de l'adulte, mais reste de couleur blanche), puis adulte. La jeune femelle adulte a un corps marron clair, tandis que la femelle âgée de plus de 24 heures a le corps marron foncé. La deutonymphe et l'adulte mâle ressemblent à la protonymphe femelle, mais s'en distinguent par un corps plus anguleux, moins gros, et de couleur légèrement verte. L'ensemble du développement dure environ 130 heures pour une femelle, 150 heures pour un mâle (voir figure 2). Ce développement est nettement affecté par une mortalité juvénile importante, notamment au niveau des deutonymphes. En moyenne, seules 1.45 femelles atteindront l'âge adulte dans une cellule d'ouvrière, contre 2.2 dans une cellule de mâle.

Figure 5 (d'après Fries et al., 1994) : évolutions de la population de *Varroa* d'une ruche, en nombre d'individus, durant 1825 jours (5 ans). Au jour 0 (début avril), la population est de 10 individus



Lorsque la cellule n'est infestée que par une seule fondatrice, l'accouplement a nécessairement lieu entre le mâle et ses sœurs, et est donc consanguin. Il a presque toujours lieu auprès de l'AF, qui montre alors son importance en tant que lieu de rendez-vous. Le mâle s'accouple avec la première femelle, dès que celle-ci a atteint la maturité. L'accouplement peut être répété jusqu'à 9 fois. Lorsque la seconde fille atteint la maturité, le mâle délaisse aussitôt la première fille pour s'accoupler avec la seconde. Si une troisième femelle atteint la maturité, le même scénario est répété.

Contrairement à ce qui était supposé encore récemment, une femelle *Varroa* ne peut être fécondée que dans la cellule où elle naît. Par la suite, une partie de son appareil génital régresse, ce qui prévient tout accouplement. Dans les cellules où le mâle meurt avant l'accouplement, les femelles resteront irréversiblement stériles et infécondes ; ceci peut atteindre 10% à 46% des cellules.

5. Sortie et dissémination des *Varroa* :

Au moment où émerge l'abeille, une grande partie de la descendance *Varroa* demeure dans la cellule. Les filles adultes fécondées, dès leur sortie de la cellule, cherchent à monter sur une abeille, et deviennent ainsi phorétiques. Les filles immatures et le mâle, ne possédant pas l'appareil buccal nécessaire à percer les téguments des abeilles, survivront très peu de temps à l'émergence de l'abeille.

Les femelles *Varroa* montrent une préférence nette pour les abeilles nourrices, les plus susceptibles de s'approcher du couvain, offrant ainsi plus d'opportunités aux acariens d'entrer dans le couvain. Les autres *Varroa*, phorétiques d'abeilles butineuses, constituent le facteur essentiel de la dissémination de l'espèce, profitant de la dérive des butineuses et du pillage pour envahir de nouvelles colonies. De cette manière, lors d'une journée de forte activité, jusqu'à 70 *Varroa* peuvent ainsi arriver chaque jour dans une colonie.

Le nombre de cycles de reproduction parcourus par une femelle *Varroa* fait encore l'objet de discussions. En conditions artificielles, il a pu être montré qu'une fondatrice pouvait parcourir jusqu'à sept cycles, engendrant ainsi 35 descendants potentiels. Ce nombre de cycles parcouru est cependant plus faible en conditions naturelles, puisque seules 30% des fondatrices réalisent un premier cycle reproducteur, 21% un second cycle et 14% un troisième cycle.

6. A l'échelle de la population :

Voyons finalement la dynamique annuelle de la population des *Varroa* d'une colonie. Pour évaluer le nombre de *Varroa* d'une colonie sans avoir recours aux acaricides, il est possible de faire une extrapolation à partir de la mortalité hebdomadaire, mais les résultats ne sont pas très fiables. Il est plus fiable, mais aussi plus laborieux, de prélever des échantillons de couvain et d'abeilles, afin de déterminer le taux d'infestation, et d'extrapoler à l'ensemble de la colonie.

De nombreuses études ont ainsi montré les évolutions annuelles du nombre de *Varroa* par colonie. Il en est une qui a récemment débouché sur un modèle de dynamique des populations de *Varroa*. Un tel modèle, que nous présentons ici, permet de déterminer le développement standard de la population. La situation initiale considérée par le modèle est une population de 10 *Varroa* dans la ruche (voir figure 5).

Les cycles de couvain successifs permettent l'accroissement très rapide de cette population : il ne faut pas plus de 5 années aux 10 *Varroa* initiaux pour engendrer une population dépassant les 15 000 individus. Le poids individuel d'une fondatrice *Varroa* avoisinant 450 µg, le poids de la population *Varroa* est alors de 6.75 g, soit un millième du poids total des abeilles d'une colonie.

Il faut bien noter ici que le modèle est basé sur des conditions de climat nordique, entraînant un arrêt de ponte de 6 mois, et une réduction de 50% de la population. En climat tempéré, et notamment en climat méditerranéen, il n'y a en aucun cas d'arrêt de ponte aussi long, ce qui entraîne un développement encore plus rapide de la population. Ceci montre l'importance que peut prendre l'hivernage de colonies en zones froides.

La population maximale de *Varroa* hébergée par une colonie d'abeilles est éminemment variable selon les pays considérés. En France, les maladies associées à *Varroa*, font qu'une colonie d'abeilles est souvent morte avant que la population de *Varroa* n'ait atteint 6 000 à 8 000 individus, seuil dépassé dès la quatrième année, selon le modèle. Mais la population peut atteindre des seuils beaucoup plus élevés dans les pays où les atteintes virales sont moins violentes : des observations rapportent des colonies hébergeant 20 000 *Varroa* en Allemagne, voire 42 000 *Varroa* en Grande-Bretagne.

Ces dernières données reflètent le fait que l'acarien n'est pas pathogène de par sa simple présence. Si sous nos latitudes, les colonies d'abeilles meurent de la présence de seulement 6 000 à 8 000 *Varroa*, c'est qu'en fait *Varroa* est pathogène essentiellement de par les maladies virales ou bactériennes qu'il active ou qu'il transmet d'une colonie à l'autre.

Nota bene : la synthèse bibliographique présentée ici, ainsi que les données qui seront présentées dans les deux prochaines parties de cet article, ont fait l'objet d'une thèse de doctorat présentée par Rémy Vandame, en décembre 1996, à l'Université de Lyon. Cette thèse a donné lieu à un document de 120 pages, qui intéressera tous ceux qui souhaitent approfondir le sujet, et qui est disponible auprès de l'auteur (Rémy Vandame - Route de Malval - 69670 Vaugneray), contre une participation de 100 F.

Alors que l'utilisation de molécules de synthèse montre ses limites dans la lutte contre l'acarien *Varroa jacobsoni*, les recherches fondamentales sur la biologie de cet acarien suivent leur cours. Leur objectif est de déterminer et exploiter les points sensibles du développement

de *Varroa*. Seules de telles recherches permettront d'aboutir à la découverte d'une technique de lutte contre *Varroa*, tout à la fois efficace, durable, et respectueuse des abeilles et de leurs produits.

Dans ce cadre de recherches fondamentales, nous avons entrepris un travail en collaboration avec le Colegio de Postgraduados, au Mexique. Lors de deux années de travaux dans ce pays nous avons pu tirer parti d'une situation particulière, qu'est la coexistence d'abeilles européennes, sensibles à *Varroa*, et d'abeilles africanisées, tolérantes. L'objectif de notre travail était donc une comparaison de la dynamique des populations de *Varroa* au sein de colonies d'abeilles européennes et de colonies d'abeilles africanisées.

Nous rapportons les résultats de nos travaux, à travers un article en trois parties. Dans la première partie, nous présentons des données récemment acquises sur la biologie de *Varroa*, notamment sur son cycle de reproduction. Dans la seconde partie, nous présentons le début de notre travail au Mexique, où nous montrons à quel moment et à quelle intensité se manifeste la tolérance des abeilles. Dans la troisième partie, nous analyserons les facteurs susceptibles d'expliquer la tolérance des abeilles africanisées à *Varroa* (fertilité des fondatrices, durée d'operculation, attractivité du couvain, épouillage, nettoyage du couvain infesté).

1. Lieu de l'étude :

L'étude a été réalisée entre les mois d'août 1994 et janvier 1996 au Campus Córdoba du Colegio de Postgraduados, situé à quelques kilomètres de la ville de Córdoba (voir figure 1). Cette ville est située dans l'état de Veracruz, au sud-est du Mexique. A 800 mètres d'altitude, elle fait encore partie des *tierras calientes*, les terres chaudes, c'est à dire que la température ne descend qu'exceptionnellement au dessous de 10°C. Le climat, tropical humide, est caractérisé par une température annuelle moyenne de 23°C et des précipitations annuelles de 3 000 millimètres. Il engendre une végétation luxuriante, et les alentours du campus sont couverts de canne à sucre, qui fournit une alimentation aux abeilles durant la récolte, de décembre à juin. A 2 kilomètres, distance habituellement explorée par les abeilles, de nombreuses collines sont cultivées de café, fournissant également une alimentation substantielle aux abeilles au moment de la floraison, en mars et avril. La floraison sauvage a lieu de janvier à mai, et permet la production de miel.



Figure 6 : carte du Mexique, et situation géographique du lieu d'étude

2. Sélection et suivi des colonies :

Les abeilles de l'espèce *Apis mellifera* n'ont été introduites sur le continent américain qu'au XVII^e siècle, dans l'objectif d'améliorer la production de miel, jusqu'alors restreinte à la faible production d'abeilles comme la Mélipone. Suite à la mauvaise adaptation des abeilles européennes en climat équatorial, des abeilles africaines ont été introduites au Brésil en 1956, formant la base de la population d'abeilles dites "africanisées". A l'heure actuelle, les deux sous-espèces (européenne et africanisée) coexistent au Mexique.

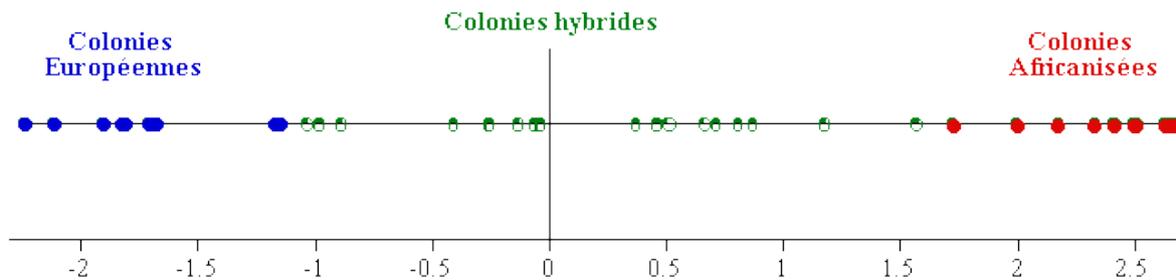


Figure 7 : détermination de l'indice de Daly, ou indice d'africanisation. Tous les niveaux d'hybridation entre abeilles européennes et africanisées étant possibles, la détermination à l'œil nu est très difficile. Afin de sélectionner de façon objective des colonies d'abeilles nettement africanisées et des colonies d'abeilles nettement européennes, nous avons donc recouru à une méthode morphométrique. L'indice de Daly donne une valeur de 0 pour des colonies parfaitement hybrides, une valeur négative pour des colonies européennes, et une valeur positive pour des colonies africanisées. Parmi 40 colonies non traitées contre *Varroa* depuis plus d'un an, nous avons sélectionné 10 colonies européennes (en bleu) et 10 colonies africanisées (en rouge)

Avant toute chose, nous avons sélectionné 10 colonies d'abeilles européennes et 10 colonies d'abeilles africanisées (fig. 2). Les colonies sélectionnées ont alors été disposées en deux ruchers distincts, éloignés de 500 mètres, afin de limiter l'infestation par suite de la dérive des butineuses. Pour limiter le risque d'accidents liés à l'agressivité des abeilles africanisées, celles-ci étaient gardées à l'abri d'un bois isolé du campus, en fait une pyramide Olmèque en ruine. Les colonies ont été menées comme s'il s'agissait d'une exploitation apicole classique, une visite mensuelle permettant de déterminer l'état sanitaire, et surtout de faire l'estimation la plus précise possible de la surface en couvain ouvert, couvain operculé, miel et pollen. Nous nous sommes limités à une estimation visuelle des surfaces, peu perturbante pour les abeilles. Précisons que le nombre de cellules de couvain de mâles est toujours resté très faible.

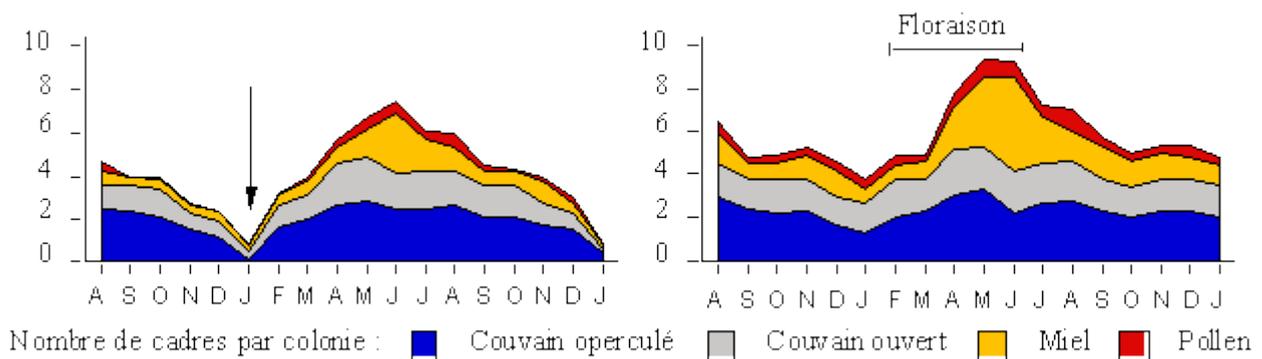


Figure 8 : nombre moyen de cadres occupés par les colonies d'abeilles européennes (à gauche) et africanisées (à droite), d'août 1994 à janvier 1996. La flèche indique le renforcement des colonies européennes par 2.5 cadres de couvain. Seul ce renforcement explique la survie et la production de miel de ces colonies

Les abeilles africanisées occupent en moyenne 6 cadres, avec relativement peu de variations annuelles (fig. 3), ce qui reflète sans doute une bonne adaptation au climat tropical. La période de floraison, de février à juin, est assez marquée, tandis que d'autres floraisons peuvent intervenir à des périodes aléatoires. De ce fait, en maintenant toujours du couvain, mais en modeste quantité, les abeilles s'assurent d'être prêtes pour débiter le butinage à la moindre floraison, tout en évitant de prendre le risque d'une forte mortalité du couvain, en cas de longue période sans floraison. Le graphique montre nettement la période de récolte de nectar et de pollen, qui se traduit par un renforcement des colonies, de février à juin. Les colonies européennes occupent en moyenne 5 cadres. A partir d'août, au lieu de s'affaiblir légèrement, comme les africanisées, elles s'effondrent littéralement. En janvier, elles sont proches de mourir, raison pour laquelle elles sont renforcées par l'introduction de 2.5 cadres de couvain sain par colonie. Nous verrons que cet affaiblissement est dû à *Varroa*.

3. Dynamique des populations de *Varroa* :

Deux phases rythment alternativement la vie d'une fondatrice *Varroa* : la phase phorétique, pendant laquelle *Varroa* est sur l'abeille adulte, et la phase reproductive, pendant laquelle *Varroa* est dans le couvain (voir partie 1, fig. 2). La population de *Varroa* d'une colonie se compose donc d'une population de *Varroa* phorétiques, et d'une population de *Varroa* du couvain.

a. Population de *Varroa* du couvain :

Un échantillon de couvain d'ouvrières est prélevé chaque mois dans chaque colonie. Les échantillons, d'une surface de 20 cm², contiennent environ 250 cellules de couvain. Au laboratoire, 50 cellules de chaque échantillon sont ouvertes, afin de déterminer le pourcentage de ces cellules infestées par *Varroa*, c'est à dire le taux d'infestation. Dans les cellules infestées, le nombre de fondatrices est précisément déterminé.

Chez les colonies européennes, le taux d'infestation moyen du couvain est de 28% (fig. 4). Il est de 5% en août, et croît très rapidement jusqu'en janvier, pour atteindre 50% ; ceci explique très probablement la dégradation des colonies détaillée plus haut. Après le renforcement des

colonies par du couvain sain, le taux d'infestation est ramené à 20%, puis se maintient stable jusqu'en août suivant. Dès ce moment-là, l'infestation augmente de nouveau, sur le même modèle que l'année précédente.

Dans les colonies africanisées, le taux d'infestation moyen du couvain est de 11%. Alors qu'il est également de 5% en août, il suit le même modèle que chez les colonies européennes, pour atteindre un maximum de 20% en octobre. Puis, de novembre à février, apparaît **un phénomène jamais décrit dans la littérature : la baisse du taux d'infestation au cours du temps, pour atteindre une valeur de 8%**, et se maintenir stable jusqu'en août. Le modèle de la première année est alors répété, avec une augmentation puis une baisse du taux d'infestation.

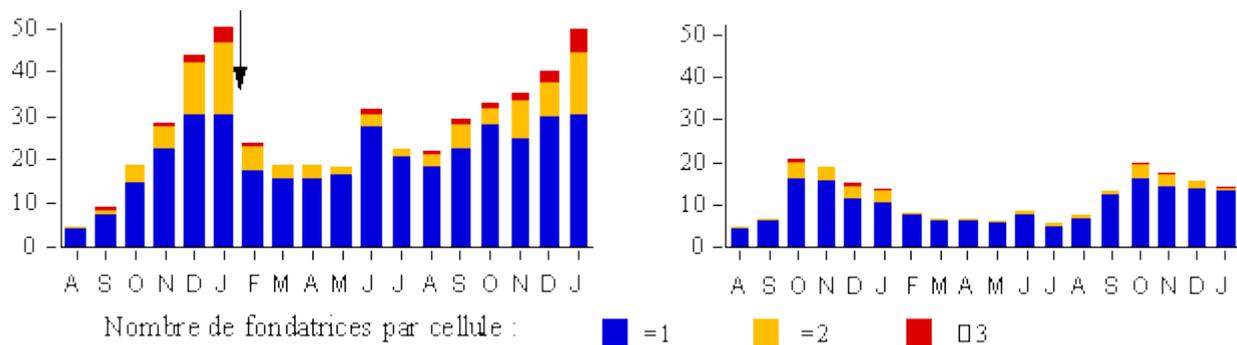


Figure 9 : taux d'infestation du couvain par une, deux ou plusieurs fondatrices *Varroa*, pour les colonies européennes (à gauche) et africanisées (à droite), d'août 1994 à janvier 1996. La flèche indique le renforcement des colonies européennes par environ 10 000 cellules de couvain non infesté. Seul ce renforcement explique une diminution du taux d'infestation chez ces colonies. Chez les colonies africanisées, au contraire, le taux d'infestation diminue spontanément, sans aucune intervention extérieure

Le taux d'infestation, multiplié par le nombre de cellules de couvain operculé, donne le nombre de *Varroa* contenus dans le couvain (fig. 5). Ce nombre suit exactement les variations du taux d'infestation décrites ci-dessus, à une exception près : en janvier des deux années, en effet, il y a moins de 1000 cellules de couvain operculé chez les européennes, ce qui entraîne une chute très importante dans la population de *Varroa* du couvain.

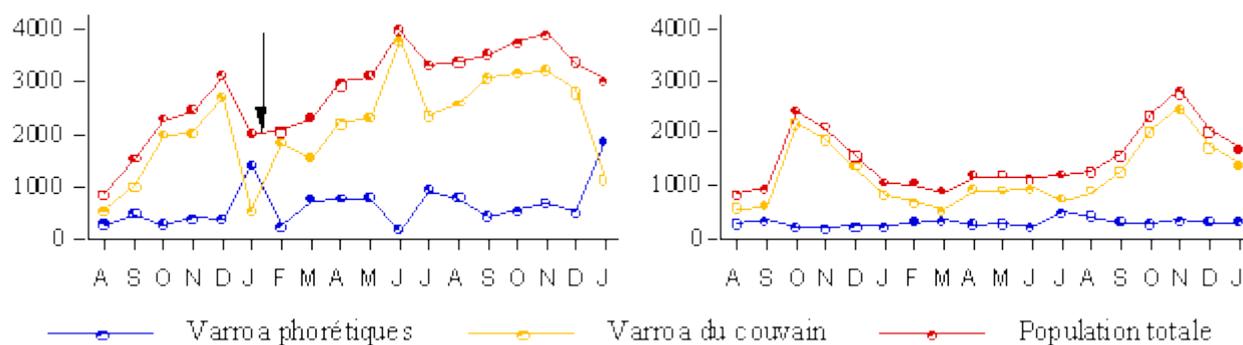


Figure 10 : estimation du nombre de *Varroa* phorétiques (c'est à dire portés par les abeilles adultes), du nombre de *Varroa* du couvain, et de la population totale, en nombre d'individus par colonie, pour les colonies européennes (à gauche) et africanisées (à droite), d'août 1994 à janvier 1996. La flèche indique le renforcement des colonies européennes

b. Population de *Varroa* phorétiques :

Un échantillon de 100 abeilles adultes est prélevé chaque mois dans chaque colonie. Ces abeilles sont immergées dans l'alcool éthylique à 50% pendant plusieurs minutes, après quoi les *Varroa* sont séparés des abeilles et comptés. Le nombre d'abeilles de la ruche est évalué d'après le nombre de cellules de couvain, puis multiplié par le taux d'infestation des abeilles adultes ; ceci donne une estimation du nombre de *Varroa* phorétiques (fig. 5).

Dans les colonies africanisées, la population de *Varroa* phorétiques est très stable au cours du temps. Elle varie plus nettement dans les colonies européennes, et présente deux pics, en janvier des deux années d'observation, c'est à dire lorsque les colonies sont presque dépourvues de couvain. Ceci indique qu'en janvier, les *Varroa* qui n'étaient pas dans le couvain sont devenus phorétiques.

c. Population de *Varroa* totale :

Dans les colonies européennes, la population moyenne est de 2 835 *Varroa*, pour une population moyenne de 19 891 abeilles, soit un ratio *Varroa* / abeille de 14.2 % ; dans les colonies africanisées la population moyenne est de 1 513 *Varroa* pour 28 423 abeilles, soit un ratio de 5.3 %. Alors que la population de *Varroa* des colonies européennes n'est limitée dans sa croissance que par le dépérissement des colonies, il apparaît que la population de *Varroa* des colonies africanisées est maintenue pour une raison inconnue à un seuil inférieur à 2 500 *Varroa*. Une telle population n'est toutefois pas négligeable, et ce seuil est supérieur aux seuils rencontrés dans les cas de tolérance d'*Apis cerana* et d'*Apis mellifera* au Brésil et en Papouasie, mais la population rencontrée chez les africanisées n'atteint jamais un niveau susceptible de causer des dommages graves aux colonies.

Ces données permettent de conclure que, comme celles du Brésil, **les abeilles africanisées du Mexique sont tolérantes à *Varroa***. Dans la troisième partie de cet article, nous rechercherons le(s) facteur(s) responsable(s) de cette tolérance.

4. Examen de la descendance *Varroa* :

L'un des rares cas connus et éprouvés de tolérance des abeilles à *Varroa*, à ce jour, est celui de l'abeille africanisée du Brésil. Dans ce pays, la tolérance est, semble-t-il, due en majeure partie à l'infertilité d'une partie des fondatrices. Il convient donc, dans notre cas aussi, de déterminer la proportion de fondatrices fertiles.

Lors de l'examen mensuel des échantillons de couvain, tous les stades de *Varroa* sont soigneusement récoltés. La collecte des œufs est le point crucial de cette opération, car, du fait de leur petite taille et de leur couleur blanche translucide, ils se confondent facilement avec la nymphe d'abeille. Le stade de développement de tous les membres de la descendance *Varroa* prélevés est identifié d'après la morphologie des individus (voir partie 1). La protonymphe est caractérisée par la présence de 3 paires de soies intercoxales ; le sexe de la protonymphe est indéterminable visuellement. La deutonymphe, mâle ou femelle, se distingue par les 5 ou 6 paires de soies de la région intercoxale. La deutonymphe femelle a le corps typiquement ellipsoïdal et aplati de l'adulte, mais reste de couleur blanche. La jeune femelle adulte enfin, a un corps marron clair, tandis que la femelle âgée de plus de 24 heures a le corps marron foncé. Ces deux derniers stades se distinguent aussi par le fait que la plaque sternale est faiblement sclérotisée à l'entour des pattes de la jeune femelle, alors qu'elle est fortement sclérotisée chez la femelle âgée. L'adulte mâle ressemble à la protonymphe femelle, mais s'en distingue par un corps plus anguleux, moins gros, et de couleur légèrement verte.

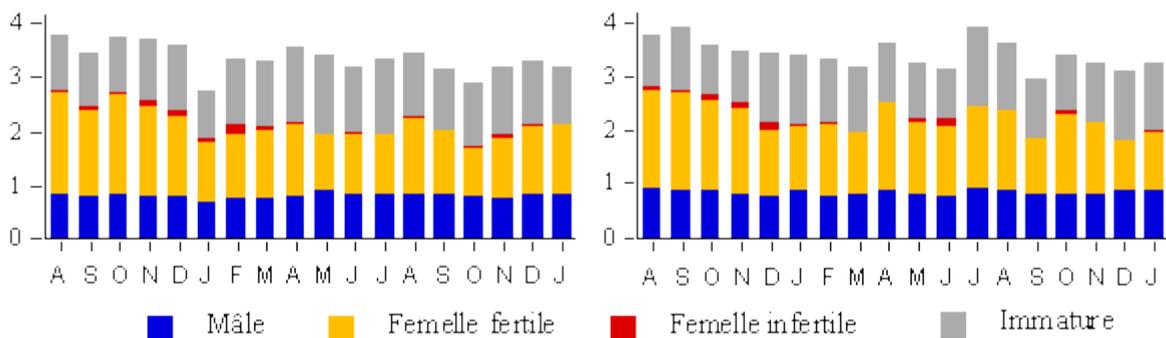


Figure 11 : calcul de la composition de la descendance *Varroa* à l'émergence de l'abeille (moyenne par fondatrice), pour les colonies européennes (à gauche) et africanisées (à droite), d'août 1994 à janvier 1996

Ces données nous permettent de déterminer le nombre moyen de descendants de chaque stade de développement et pour chaque fondatrice. En fait, seul le nombre de filles adultes et fertiles par fondatrice est réellement intéressant ; pour le déterminer, nous considérons fertile la descendance des cellules contenant un mâle, et stérile la descendance des cellules sans mâles.

Durant les dix-huit mois de l'étude et dans les 20 ruches étudiées, 16 210 cellules de couvain ont été ainsi ouvertes sous la loupe binoculaire, dont 2 898 cellules infestées par *Varroa*. Mois par mois, la descendance à l'émergence est déterminée pour toutes les cellules infestées, et la moyenne est calculée pour l'ensemble des cellules (fig. 6). Il apparaît que la descendance, est relativement constante au cours du temps. Dans l'ensemble des 20 colonies observées, les fondatrices produisent en moyenne 0.83 mâle, 1.30 filles adultes et fertiles, 0.05 filles adultes infertiles, et 1.22 filles immatures.

Les mêmes données nous permettent de déterminer le taux de fertilité des fondatrices *Varroa*, c'est à dire la proportion d'entre elles qui se reproduit. Globalement, le taux de fertilité est là encore relativement constant, et 77.8% des fondatrices se reproduisent dans les colonies européennes, contre 77.4% dans les colonies africanisées. Ces valeurs sont tout à fait comparables aux pourcentages habituels de reproduction en Europe et chez les abeilles européennes du Brésil.

En bref, toutes les fondatrices produisent la même descendance, selon la même chronologie. Ceci signifie que, au contraire du Brésil, **la tolérance des abeilles africanisées au Mexique n'est pas attribuable à l'infertilité des fondatrices.**

5. Conclusions :

Nous appuyant sur 18 mois d'observations, nous avons pu montrer que les abeilles européennes du Mexique, comme celles d'Europe et du reste de l'Amérique, sont sensibles à l'acarien *Varroa jacobsoni*. Le terme de sensibilité des colonies européennes exprime le fait que, hors traitement, ces colonies périssent du développement rapide des populations de *Varroa*.

Par contre, les abeilles africanisées du Mexique sont tolérantes à *Varroa*. Nous utilisons ici le terme de tolérance plutôt que celui de résistance pour exprimer le fait que ces colonies supportent une population de *Varroa* non négligeable (jusqu'à 2500 individus), certainement dommageable, mais cependant supportable par la colonie. A contrario, le terme de résistance exprimerait le fait que les colonies ne souffrent pas du tout de la présence de *Varroa*, ce qui serait le cas si les populations de ce parasite étaient régulées à un très bas niveau.

Il faut bien remarquer ici que, si la population de *Varroa* des colonies africanisées est élevée à une période de l'année, elle est par la suite fortement diminuée. Il s'agit là de la première originalité de notre travail : nous décrivons pour la première fois une diminution de la population de *Varroa* d'une colonie.

Bien sûr, la question qui vient immédiatement à l'esprit, et à laquelle nous tenterons de répondre dans la troisième partie de cet article, est de savoir quels facteurs peuvent expliquer la tolérance des abeilles africanisées à *Varroa*. D'ores et déjà, et il s'agit là de la seconde originalité de notre travail, nous avons montré que la fertilité des fondatrices *Varroa* ne permet pas d'expliquer cette tolérance. Dans tous les autres cas connus de tolérance, en effet, l'infertilité de tout ou partie des fondatrices était le facteur principal de tolérance. Dans notre cas, au contraire, il y a tolérance malgré un taux normal de fertilité ; nous nous trouvons donc face à une situation de choix pour étudier l'importance d'autres facteurs de tolérance.

Alors que l'utilisation de molécules de synthèse montre ses limites dans la lutte contre l'acarien *Varroa jacobsoni*, les recherches fondamentales sur la biologie de cet acarien suivent leur cours. Leur objectif est de déterminer et exploiter les points sensibles du développement de *Varroa*. Seules de telles recherches permettront d'aboutir à la découverte d'une technique de lutte contre *Varroa*, tout à la fois efficace, durable, et respectueuse des abeilles et de leurs produits.

Dans ce cadre de recherches fondamentales, nous avons entrepris un travail en collaboration avec le Colegio de Postgraduados, au Mexique. Lors de deux années de travaux dans ce pays nous avons pu tirer parti d'une situation particulière, qu'est la coexistence d'abeilles

européennes, sensibles à *Varroa*, et d'abeilles africanisées, tolérantes. L'objectif de notre travail était donc une comparaison de la dynamique des populations de *Varroa* au sein de colonies d'abeilles européennes et de colonies d'abeilles africanisées.

Nous rapportons les résultats de nos travaux, à travers un article en trois parties. Dans la première partie, nous présentons des données récemment acquises sur la biologie de *Varroa*. Dans la seconde partie, nous présentons le début de notre travail au Mexique, en montrant à quel moment et à quelle intensité se manifestait la tolérance des abeilles. Les conclusions principales étaient alors : 1) la tolérance des abeilles africanisées du Mexique à *Varroa*, puisque nous décrivions pour la première fois une diminution de la population de *Varroa* d'une colonie ; 2) un taux normal de fertilité des fondatrices, contrairement à tous les autres cas de tolérance connus.

Dans la troisième partie, qui représente la clef de voûte de notre travail, nous analysons les facteurs susceptibles d'expliquer la tolérance des abeilles africanisées à *Varroa* (fertilité des fondatrices, durée d'operculation, attractivité du couvain, épouillage, nettoyage du couvain infesté).

1. L'attractivité du couvain :

Comme nous l'avons vu précédemment, l'entrée de la fondatrice *Varroa* dans une cellule de couvain adéquate au bon moment constitue un préalable crucial à sa reproduction (voir partie 1, § 2). Il semble en fait exister un équilibre entre l'attractivité des abeilles adultes, à fin de dissémination et l'attractivité du couvain, à fin de reproduction. Un changement de cet équilibre peut entraîner une attractivité supérieure du couvain, donc l'entrée de la fondatrice dans la cellule. Au contraire, un couvain peu attractif pourrait limiter les possibilités de reproduction de *Varroa*, et alors expliquer la tolérance de certaines colonies d'abeilles.

Dans notre cas, nous choisissons de travailler directement dans les colonies plutôt qu'en conditions contrôlées de laboratoire, afin de tester l'attractivité du couvain dans des conditions d'expérimentation les plus proches possible des conditions naturelles. Le concept de base est d'enfermer durant 24 heures quelques abeilles portant des *Varroa* phorétiques, sur une zone de couvain contenant une majorité de larves âgées ; les abeilles operculent alors la majorité du couvain, permettant ainsi de déterminer quelle proportion des acariens entrent dans le couvain durant ce temps. Concept simple, mais le problème principal est la création d'une cage où des abeilles restent en contact avec les abeilles de la ruche, sans que ni les premières ne sortent, ni les secondes n'entrent, reste de (fig. 1). Cette cage doit être absolument imperméable au passage des *Varroa*, alors que leur petite taille (1.1 x 1.5 mm) leur permet de passer dans le moindre interstice.

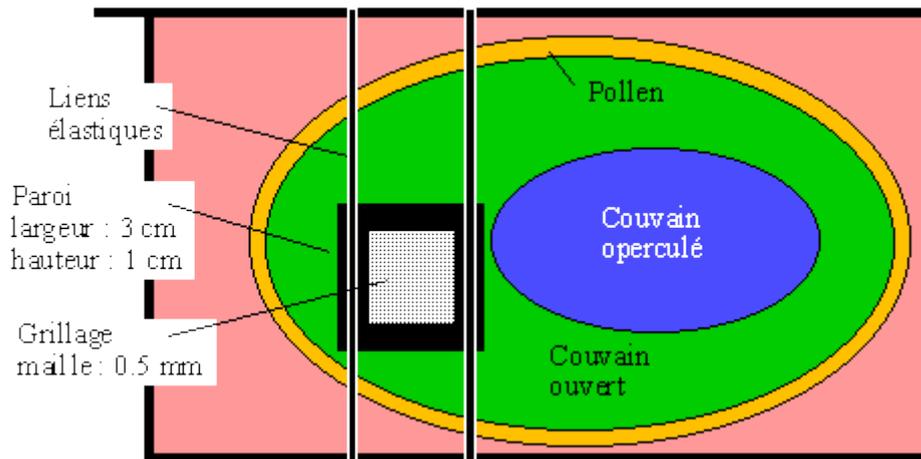


Figure 12 :
schéma de cadre
de couvain,
portant la cage
grillagée utilisée
pour mesurer
l'attractivité du
couvain

Les dimensions intérieures de la cage sont fixées à 4 x 4 cm, recouvrant environ 150 cellules de couvain ; la hauteur est de 1 cm, ce qui permet aux abeilles de l'intérieur de se mouvoir sans contraintes, et aux abeilles de l'extérieur de se déplacer sur la cage, et ainsi d'être en contact avec les abeilles de l'intérieur. Les parois de la cage doivent faire au moins 3 cm de large, afin de recouvrir plusieurs cellules, seul moyen d'empêcher la sortie des *Varroa*, mais également d'empêcher que les abeilles n'aient le temps de creuser un passage sous les parois durant les 24 heures de l'expérience. Quant au matériau utilisé pour les parois : le bois ne convient pas car sa rigidité ne permet pas de plaquer aux cellules recouvertes ; le polystyrène, déchiqueté très rapidement par les abeilles, ne convient pas non plus ; c'est finalement une mousse tendre qui convient le mieux, puisqu'elle plaque hermétiquement aux cellules, tout en n'étant pas déchiquetée par les abeilles. Sur cette mousse, un grillage de matière plastique et de 10 x 10 cm est fixé ; la maille de ce grillage est d'environ 0.5 mm, prévenant ainsi le passage des *Varroa*. Le tout, enfin, est maintenu fermement en place sur le cadre par deux liens élastiques.

Pour la réalisation du test, six ruches de force et de taux d'infestation équivalents sont choisies (3 européennes et 3 africanisées) ; 4 abeilles sont prélevées dans chacune de ces six ruches. D'autre part, une ruche hybride fortement infestée par *Varroa* est choisie ; dix abeilles portant chacune un *Varroa* phorétique y sont prélevées. Les 34 abeilles et 10 *Varroa* ainsi collectés sont conservés ensemble durant une heure au laboratoire. Par ailleurs, un cadre de couvain contenant du couvain prêt à être operculé est prélevé dans chacune des six ruches. Les 34 abeilles et 10 *Varroa* sont enfermés par la cage sur une zone contenant au moins 100 larves âgées et quelques cellules remplies de miel. Le cadre est alors replacé dans sa ruche d'origine pour 24 heures. L'opération est répétée pour les six ruches.

Après 24 heures, les cadres sont débarrassés des abeilles autres que celles contenues à l'intérieur des cages, puis ramenés au laboratoire. Les abeilles sont anesthésiées au CO₂, puis les cages sont ouvertes, afin de compter le nombre de *Varroa* restés sur les abeilles. L'examen des cellules de couvain operculées (entre 50 et 80% du couvain) permet de vérifier que les *Varroa* non retrouvés sur les abeilles sont présents dans le couvain.

L'examen des résultats montre qu'environ deux tiers des *Varroa* sont entrés dans le couvain d'européennes, alors qu'un tiers est demeuré phorétique (voir figure 2). A l'inverse, seulement un tiers des *Varroa* est entré dans le couvain d'abeilles africanisées, alors que deux tiers sont demeurés phorétiques. Nous pouvons conclure de cette expérience que **le couvain d'européennes est deux fois plus attractif pour *Varroa* que le couvain d'africanisées.**

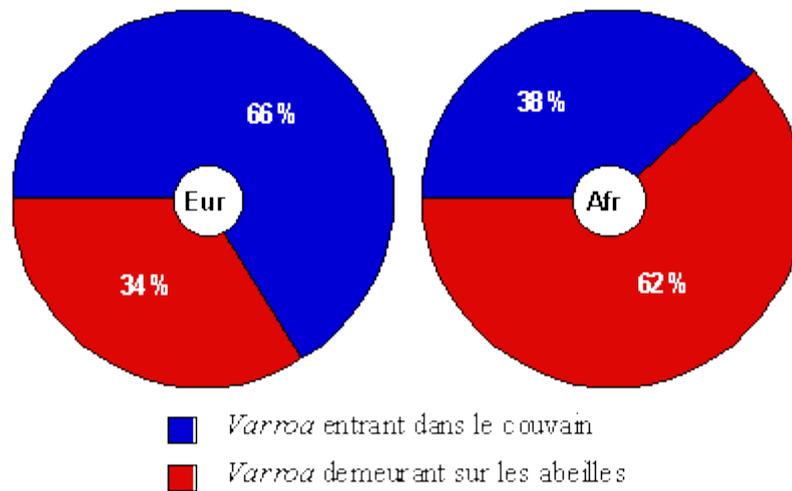


Figure 13 : proportion de *Varroa* entrant dans le couvain ou demeurant phorétiques durant le test d'attractivité

Plusieurs raisons pourraient expliquer une telle différence d'attractivité. Les abeilles et les *Varroa* disposés à l'intérieur de chaque cage proviennent tous des mêmes ruches, et donc ne peuvent être source de la différence. Par contre, les abeilles environnant les cages, les cires et les larves operculées à l'intérieur des cages sont propres à chaque ruche, notamment à chaque sous-espèce. L'un de ces trois éléments (abeilles, cires et larves), ou leur combinaison, agit sans doute pour moduler l'infestation. Des expériences recourant à des échanges entre ruches, comme la greffe de larves ou le transfert de couvain, de colonies européennes vers des colonies africanisées (etc.) apporterait de précieuses informations. Au niveau des larves, des études comparatives des signaux chimiques apporterait des éléments fondamentaux pour la suite de notre étude et la compréhension de la biologie de *Varroa*, voire un outil de lutte contre *Varroa*.

2. La durée d'operculation :

Une courte durée d'operculation a souvent été pressentie comme un important facteur de tolérance. Pourtant, le nombre moyen de filles adultes et fertiles par fondatrice étant déjà restreint (en moyenne de 1.2), une étude récente de la chronologie du développement de *Varroa* a montré que seule une durée d'operculation réduite à moins de 10 jours permettrait de diminuer sensiblement cette moyenne (voir partie 1, fig. 2). La durée d'operculation moyenne étant couramment de 12 jours, une telle réduction paraît fort peu vraisemblable. Dans le cadre de notre étude, il était pourtant indispensable de mesurer ce paramètre.

Le protocole expérimental consiste à sélectionner, dans six ruches différentes (3 européennes et 3 africanisées), une zone de couvain âgé de 40 cm². Cette zone est marquée d'un repère coloré aux quatre angles, puis photographiée toutes les 8 heures (à 1h, 9h et 17 h) durant 3 jours. Dix jours après l'operculation de la première cellule, les zones de couvain sont à nouveau photographiées, toutes les 8 heures durant 3 jours, afin de déterminer l'heure d'émergence des abeilles. L'ouverture des ruches au milieu de la nuit perturbant sans doute les colonies, la photographie des cadres était réalisée dans le rucher même, ce qui n'était réalisable qu'à l'aide d'une lampe électrique et d'un film de haute sensibilité (ASA 1000).

L'examen des photographies *a posteriori* permet de déterminer, pour chaque cellule de couvain observée, l'heure approximative d'operculation de la cellule et l'heure approximative d'émergence de l'abeille ; la durée pendant laquelle la cellule a été operculée est alors déduite, avec une précision de quatre heures. Les courbes de fréquence cumulée comme les histogrammes en fréquences font apparaître une distribution très similaire des durées d'operculation dans les colonies européennes et africanisées (fig. 3). De fait, la moyenne des durées d'operculation, est de 278.9 heures (soit 11.62 jours) dans les colonies européennes, contre 278.4 heures (soit 11.60 jours) dans les colonies africanisées. L'égalité de la durée d'operculation nous montre que ce facteur ne peut en aucun cas être responsable de la tolérance des abeilles africanisées à *Varroa*, ni même partiellement. Ce résultat reste en harmonie avec l'égalité de composition de la descendance des fondatrices *Varroa* des deux types de colonie, constatée antérieurement.

Nous n'avons pu mesurer la température d'incubation du couvain, faute de matériel adéquat. Il est néanmoins connu que la corrélation est très forte entre la température du couvain et la durée d'operculation, ce qui signifie que la température d'incubation est équivalente dans les différentes ruches. Il est donc clair que **la durée d'operculation du couvain, pas plus que sa température, n'ont d'importance pour expliquer la tolérance des africanisées au Mexique.**

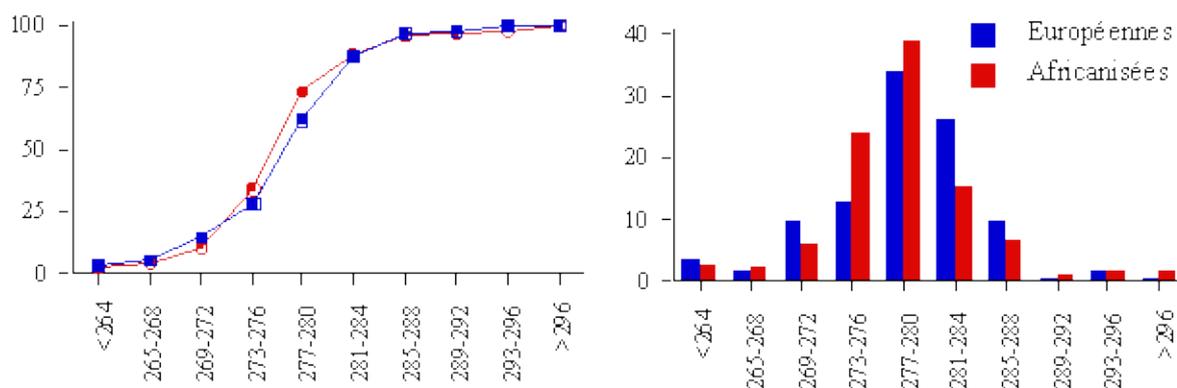


Figure 14 : courbes cumulées (à gauche) et histogramme (à droite) des fréquences des durées d'operculation (en heures) de 451 cellules d'abeilles européennes et 484 cellules d'abeilles africanisées

3. L'épouillage des abeilles :

Durant quelques années, le comportement de nettoyage des abeilles adultes d'*Apis cerana* a été soupçonné d'être le facteur déterminant de la tolérance d'*Apis cerana* à *Varroa*. Il a pourtant été récemment montré que ce comportement résultait principalement en un changement d'abeille par *Varroa*, et non comme il avait été suggéré initialement en une élimination des acariens par les abeilles. Dans notre cas, la situation de coexistence d'abeilles tolérantes et sensibles permet de quantifier l'importance de ce comportement.

a. Comportement des abeilles :

Les observations sont faites à l'aide de deux ruches vitrées monocadres, de volume intérieur 50 x 35 x 5 cm. Dans chaque ruche est introduit un cadre pourvu de couvain de tous âges (œufs, larves, nymphes, abeilles naissantes), d'environ 2 500 abeilles et une reine. L'un

provient d'une ruche européenne, l'autre d'une ruche africanisée. Ces deux ruches sont placées à l'intérieur du laboratoire, un tube transparent permettant aux abeilles de sortir librement pour butiner ; le côté du tube extérieur au laboratoire est entouré d'un papier de couleur, permettant aux abeilles de repérer facilement l'entrée. Une couverture maintient les ruches à l'obscurité, et n'est retirée que durant le temps des observations, sans perturbation notable.

Par ailleurs, un cadre de couvain fortement infesté est prélevé dans une tierce ruche, puis placé à l'étuve (32°C ; 70% HR), afin qu'émergent des abeilles porteuses de femelles adultes *Varroa*. Ces *Varroa* sont prélevés, marqués d'un point de peinture à reine, puis replacés sur les abeilles pour une durée d'au moins 24 heures, ce qui leur permet de perdre l'odeur de la peinture, susceptible de les rendre remarquables par les abeilles. Une femelle *Varroa* est prélevée à l'aide d'un pinceau fin humidifié, puis déposée par une petite ouverture sur une abeille de l'une des ruches vitrées. Le comportement des abeilles est observé durant les 8 minutes suivant le dépôt, temps divisé en six périodes : 30"-1' ; 1'-2' ; 2'-4' ; 4'-6' ; 6'-8'.

La manipulation est répétée dix fois consécutives, en un temps total approchant 1h40. Deux heures plus tard, les abeilles et le fond des ruches sont soigneusement observés, afin de compter les acariens. L'expérience est ainsi répétée cinq fois, englobant ainsi 50 *Varroa* pour chaque ruche. Les cadres sont replacés dans les ruches d'origine, et des cadres d'autres ruches sont prélevés. Le triplicat implique 150 *Varroa* pour chaque sous-espèce d'abeilles dans l'expérience d'observation.

Durant chaque période de l'observation, quatre événements sont recherchés :

1. un comportement d'auto-nettoyage (*auto-grooming behavior*), c'est à dire un brossage par l'abeille de sa tête, son thorax et son abdomen, à l'aide de ses première et troisième paires de pattes ;
2. un comportement d'allo-nettoyage (*allo-grooming behavior*), c'est à dire un nettoyage de l'abeille par ses congénères. Celles-ci recherchent activement l'acarien, en parcourant tout le corps de l'abeille infestée à l'aide de leurs antennes. Nos observations n'ont cependant jamais montré d'allo-nettoyage aussi intensif que dans le cas d'*Apis cerana*. Chez cette abeille, en effet, les abeilles montent sur l'abeille infestée, n'hésitent pas à lui écarter les ailes pour éventuellement attraper l'acarien dans leur mandibule. Dans nos expériences, les abeilles ont au mieux parcouru de leurs antennes le corps de l'abeille infestée, sans jamais attraper l'acarien déposé ;
3. le changement d'hôte. Sous l'effet du comportement des abeilles, la femelle *Varroa* déposée passe sur une autre abeille ;
4. la chute ! Toujours sous l'effet de ce comportement, la femelle *Varroa* peut tomber des abeilles, comportement efficace dans le seul cas où elle tombe jusqu'au fond de la ruche. Dans de nombreux cas, cependant, ce comportement même n'est pas efficace, car l'acarien tombé parvient à monter sur une abeille passant à sa portée.

L'examen des résultats (fig. 4) montre que 80% des abeilles africanisées ont une réaction d'auto-nettoyage dans les 30 secondes suivant le dépôt, contre seulement 58% des abeilles européennes. Cette réaction va décroissant au cours du temps, et n'est presque plus observable après 8 minutes chez les européennes, 10 minutes chez les africanisées.

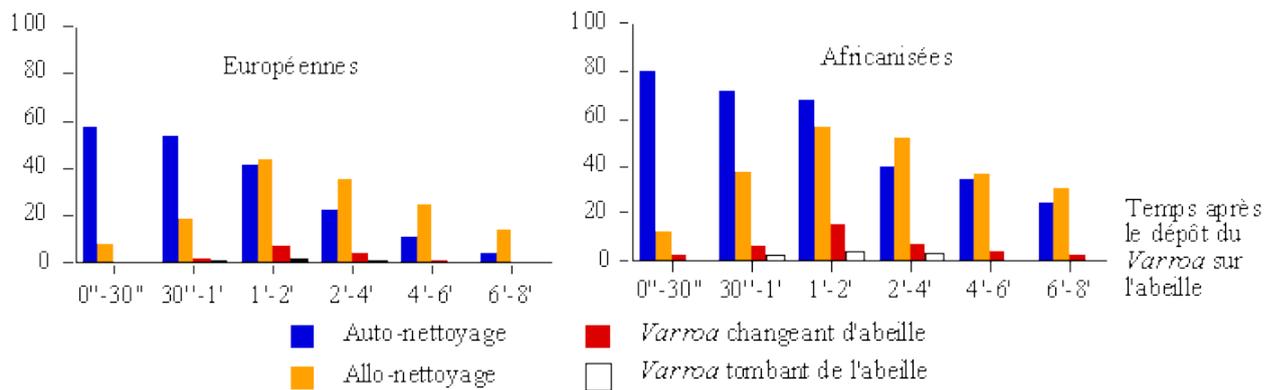


Figure 15 : comportement de 150 abeilles de chaque sous-espèce, durant 8 minutes suivant le dépôt d'une fondatrice *Varroa*, et résultat de ce comportement. En ordonnée est indiqué le pourcentage de cas où est observé chaque type de comportement

L'allo-nettoyage est relativement faible durant la première minute après le dépôt, c'est à dire pendant que l'abeille est occupée à se nettoyer elle-même. Puis, incapable d'atteindre son but, l'abeille stimule ses congénères lors de contacts antennaires ; celles-ci s'approchent alors, et parcourent son corps de leurs antennes. Durant la seconde minute d'observation, les africanisées ont recours à ce comportement dans 57% des cas, alors que les européennes n'y ont recours que dans 44% des cas. Comme pour le comportement précédent, l'allo-nettoyage va disparaissant au cours du temps, et il est peu de cas où l'on peut encore l'observer à la fin des 8 minutes.

Le résultat de ce comportement hygiénique sur *Varroa* peut s'apprécier en nombre d'acariens changeant d'abeille. Sur 150 *Varroa* déposés, 57 ont changé d'abeille hôte dans les colonies africanisées, contre seulement 25 dans les colonies européennes. La majeure partie de ces changements a lieu dans la seconde minute d'observation. Le nombre de *Varroa* tombant des abeilles au fond des ruches, sous l'effet du comportement des abeilles, n'est que de 15 des 150 *Varroa* chez les africanisées, contre seulement 9 chez les européennes. Cette proportion reste très faible chez les deux sous-espèces.

Deux heures après ces dépôts, il apparaît que dans les colonies européennes, 139 *Varroa* sont demeurés sur les abeilles, 9 gisent au fond des ruches, 2 restent introuvables. Dans les colonies africanisées, 134 *Varroa* sont demeurés sur les abeilles, 10 gisent au fond des ruches, 6 restent introuvables. Seuls 8% des *Varroa* sont définitivement nettoyés par les européennes, contre 11% par les africanisées. Cette somme de résultats nous montre que les africanisées ont une réaction immédiate au dépôt du parasite, ce qui se traduit par un comportement de nettoyage beaucoup plus marqué que les européennes. Malgré cela, l'efficacité dans l'élimination reste très faible, chez les deux sous-espèces d'abeilles.

b. Mutilation des acariens :

Afin de confirmer cette faible efficacité du comportement d'épouillage, 150 *Varroa* ont été récoltés dans des ruches de chaque sous-espèce, à 3 reprises, pour être observés à la loupe binoculaire. Toute mutilation éventuelle, due au comportement des abeilles, est recherchée. Trois types de mutilations ont été distingués : absence d'une des pattes de la première paire ; absence du prétarse de la première paire de pattes ; présence de marques de morsures sur l'idiosome.

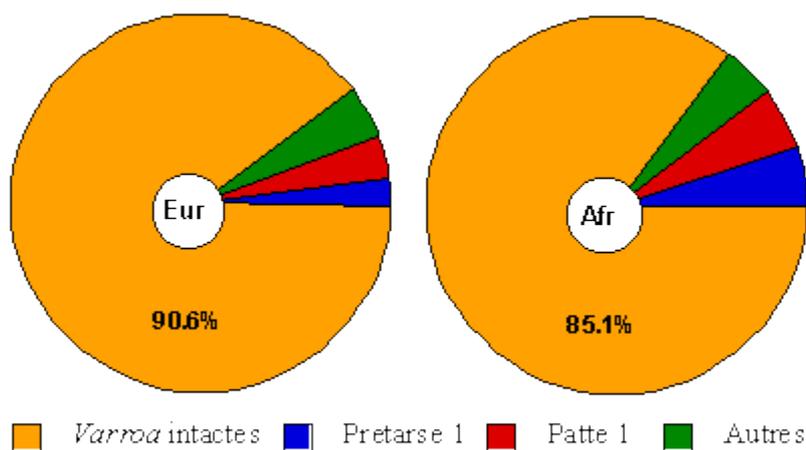


Figure 16 : proportion de *Varroa* mortes présentant un corps intact, ou des mutilations du prétarse de la première paire de pattes, de la première paire de pattes, ou du corps

L'examen des données montre que les mutilations sont détectées en proportions similaires sur le prétarse 1, la patte 1 et le corps. Il montre surtout que la grande majorité des fondatrices présentent un corps intact, tant chez les européennes (90.6%) que chez les africanisées (85.1%). Ces pourcentages, bien que significativement différents, restent très inférieurs aux 30% rapportés sur *Apis mellifera* et *Apis cerana* en Chine.

Malgré un comportement de nettoyage plus marqué chez les abeilles africanisées que chez les européennes, il est **très peu probable que ce comportement d'épouillage des abeilles adultes interfère avec la dynamique des populations de *Varroa*.**

4. Le nettoyage du couvain :

L'implication du comportement de nettoyage du couvain infesté dans la tolérance à *Bacillus larvae* et à *Ascosphaera apis* est connue depuis fort longtemps, et il apparaîtrait peu surprenant de retrouver également un certain niveau d'implication dans la tolérance à *Varroa*. Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons recouru à l'observation du devenir du couvain operculé, dans des conditions de forte infestation. La manipulation a été réalisée en novembre, c'est à dire à la période d'infestation maximale du couvain. Dans six colonies de force comparable (3 européennes et 3 africanisées), une zone de couvain de 140 cm², bien pourvue en larves âgées, est repérée et marquée par des repères colorés. L'observation quotidienne de ces zones de couvain permet de marquer avec une précision de 12 heures la date d'operculation de chaque cellule.

D'après les expériences précédentes, nous savons que la durée d'operculation moyenne est de 11.6 jours. Durant les 10 jours suivant l'operculation, les cellules repérées sont examinées chaque jour. Pour celles qui ne sont plus operculées, c'est à dire qui ont été ouvertes par les abeilles, nous déterminons : 1) l'état vital de la larve ou la nymphe : celle-ci est évidemment morte si elle est absente de la cellule, ou présente mais avec des signes évidents de nécrose (aspect translucide, couleur grise ou noire) ou des signes de début de nettoyage par les abeilles (tête ou thorax manquants) ; 2) l'état d'infestation de la cellule : celle-ci est évidemment infestée si des *Varroa* de n'importe quel sexe et stade de développement sont présents sur la larve ou les parois ; ou si des accumulations fécales, de couleur blanc vif, sont visibles sur les parois de la cellule. Onze jours après l'operculation, toutes les cellules sont

ouvertes, afin de déterminer si elles étaient infestées ou non. Au total 1 706 cellules de couvain d'européennes et 2 367 cellules de couvain d'africanisées ont ainsi été observées.

L'examen des résultats (fig. 6) fait apparaître une mortalité importante du couvain d'européennes : 7% du couvain est mort et nettoyé par les abeilles, contre seulement 1.5% chez les africanisées. Ceci doit probablement être rapproché du fait que *Varroa* est un important vecteur de bactéries et virus du couvain, et que la principale conséquence d'un taux d'infestation élevé est avant tout une forte mortalité du couvain.

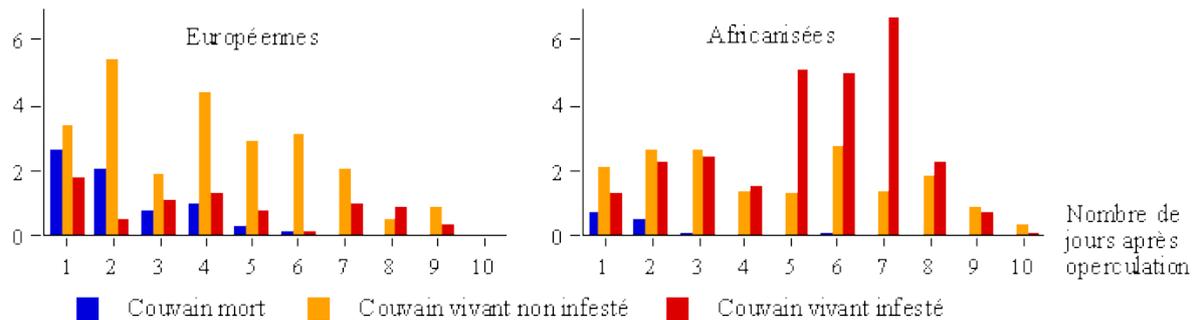


Figure 17 : proportion de couvain nettoyé par les abeilles, durant les 10 jours suivant l'operculation : couvain mort et couvain vivant non infesté par rapport au couvain total ; couvain vivant infesté par rapport au couvain infesté

Il apparaît ensuite un taux élevé de couvain apparemment sain et apparemment non infesté nettoyé par les abeilles : au total, 24% chez les africanisées et 17% chez les européennes. Trois hypothèses pourraient expliquer ce qui peut apparaître comme un gaspillage : 1) malgré l'absence de signes évidents de maladies, le couvain concerné est détecté et nettoyé pendant la période d'incubation virale ou bactérienne ; 2) toujours malgré l'absence de signes évidents, le couvain a été infesté avant l'observation, donc nettoyé par les abeilles, mais les fondatrices *Varroa* sont déjà sorties au moment de l'observation. Cette hypothèse, pourtant, ne pourrait expliquer l'excès de nettoyage que durant les trois premiers jours, car après, les accumulations fécales ne peuvent laisser de doute ; 3) les abeilles détectent l'infestation dans une certaine zone du couvain, mais avec insuffisamment de précision, et n'ouvrent pas exactement les cellules infestées.

Enfin, il apparaît que les européennes nettoient environ 8% du couvain infesté, c'est à dire quatre fois moins que les africanisées, qui nettoient 32% du couvain infesté. Si l'on ajoute que le taux d'infestation moyen était deux fois moindre chez les abeilles africanisées que chez les européennes, ce qui signifie que le couvain infesté était près de deux fois plus difficile à trouver, alors apparaît toute l'efficacité du comportement de nettoyage du couvain. Il pourrait être objecté que le couvain est ouvert "au hasard", comme suggéré plus haut, mais ceci se traduirait par une quantité trois fois plus importante de couvain ouvert "par erreur" que de couvain ouvert à bon escient. L'on peut d'ores et déjà conclure que **les abeilles africanisées détectent et nettoient un tiers du couvain infesté, quand les abeilles européennes n'en nettoient pas un dixième.**

Des expériences complémentaires sont indispensables afin de préciser si l'ouverture excessive de couvain sain par les européennes résulte d'erreurs des abeilles. Le recours à la technique

d'infestation artificielle du couvain par un nombre précis de fondatrices *Varroa* permettra de contrôler que le couvain nettoyé coïncide bien avec le couvain infesté.

5. Conclusions :

Dix-huit mois d'études au Mexique nous ont permis de tirer moult conclusions quant aux phénomènes de tolérance naturelle des abeilles à *Varroa*. Malgré l'éloignement du lieu de travail, ces études ne sont en rien déconnectées de la réalité de terrain de l'apiculture française, puisqu'elles visent à une parfaite connaissance des relations abeilles-*Varroa*, et ainsi mettre au point une technique de lutte efficace, durable, et respectueuse des abeilles et de leurs produits.

Nous savons maintenant que les abeilles africanisées du Mexique sont tolérantes à *Varroa* ; cette tolérance ne s'applique pas tout au long de l'année, puisqu'un développement non négligeable des populations de *Varroa* est suivi d'une diminution de ces populations. Contrairement à tous les autres cas de tolérance connus, la fertilité des fondatrices *Varroa* ne peut en rien expliquer notre cas de tolérance.

L'étude des facteurs de tolérance nous permet de conclure que le couvain d'abeilles africanisées est deux fois moins attractif pour *Varroa* que le couvain d'abeilles européennes ; ceci constitue une première voie de recherche majeure. Par contre, l'égalité de la durée d'operculation dans toutes les colonies observées semble confirmer combien la sélection de colonies présentant une courte durée d'operculation est vaine. De même, le comportement d'épouillage des abeilles africanisées, malgré son intensité est peu fructueux, et prédit un faible succès pour les recherches visant à sélectionner des abeilles présentant un comportement d'épouillage marqué. Enfin, le comportement de nettoyage du couvain infesté semble être de réelle efficacité chez les abeilles africanisées ; il constitue une seconde voie de recherche majeure.

6. Perspectives.

A l'heure actuelle, nous démarrons un nouveau programme de recherches, toujours au Mexique, dont la base continue d'être une comparaison entre abeilles européennes sensibles, et abeilles africanisées tolérantes. D'une durée de deux années, les objectifs de ce nouveau travail sont : 1) chercher les bases chimiques de l'attractivité du couvain ; 2) chercher les bases chimiques et comportementales du nettoyage du couvain infesté ; 3) prélever des échantillons d'abeilles tout au long du Mexique, afin de confirmer l'hypothèse (non développée ici) de couplage hybridation des abeilles / tolérance à *Varroa* ; 4) chercher les bases génétiques des facteurs de tolérance à *Varroa*. Ce dernier objectif, d'importance majeure, porte une envergure considérable, et dépassera clairement le cadre des deux années de notre programme actuel. Pourtant, il constitue très probablement l'avenir de la lutte contre *Varroa jacobsoni* et de la sauvegarde de nos abeilles.

Principales références bibliographiques :

Boot WJ, Beetsma J & Calis JNM (1994) Behaviour of *Varroa* mites invading honey bee brood cells. *Exp Appl Acarol* **18** : 371-379.

Daly HV & Balling SS (1978) Identification of Africanized honeybees in the western hemisphere by discriminant analysis. *J Kansas Entomological Soc* **51** : 857-869

Donzé G & Guérin PM (1994) Behavioral attributes and parental care of *Varroa* mites parasitizing honey bee brood. *Behav Ecol Sociobiol* **34** : 305-319.

Fries I, Camazine S & Sneyd J (1994) Population dynamics of *Varroa jacobsoni* : a model and a review. *Bee World* **75** : 5-28.

Fries I, Huazhen W, Wei S & Jin CS (1996) Grooming behavior and damaged mites (*Varroa jacobsoni*) in *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. *Apidologie* **27** : 3-11

Ifantidis MD (1984) Parameters of the population dynamics of the *Varroa* mite on honeybees. *J Apicultural Res* **23** : 227-233

Le Conte Y, Arnold G, Trouiller J, Masson C, Chappe B & Ourisson G (1989) Attraction of the parasitic mite *Varroa* to the drone larvae of honeybees by simple aliphatic esters. *Science* **245** : 638-639

Martin SJ (1995) Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud, in drone brood of the honeybee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Exp Appl Acarol* **19** : 199-210

Martin SJ (1994) Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* in worker brood of the honey bee *Apis mellifera* under natural conditions. *Exp Appl Acarol* **18** : 87-100

Peng YSC, Fang Y, Xu S & Ge L (1987a) The resistance mechanism in the asian honeybee *Apis cerana* Fabr. to an ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. *J Invert Pathol* **49** : 54-60

Ritter W & de Jong D (1984) Reproduction of *Varroa jacobsoni* Oud. in Europe, the middle east and tropical South America. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **98** : 55-57

Rosenkranz P & Engels W (1994) Infertility of *Varroa jacobsoni* females after invasion into *Apis mellifera* worker brood as a tolerance factor against Varroaosis. *Apidologie* **25** : 402-411