

LA BIODIVERSITÉ CHEZ L'ABEILLE DOMESTIQUE

L'ABEILLE, CETTE MÉCONNUE ...

D'après la classification de LINNÉ, les abeilles appartiennent à l'ordre des Hyménoptères, à la superfamille des Apoïdés, la famille des Apidés, la sous-famille Apini, au genre *Apis* qui comprend quatre espèces : *Apis dorsata*, *A. florea*, *A. cerana* et *A. mellifera* (voir encart « Evolution des abeilles du genre *Apis* » avec la Fig. 1). Cette dernière famille, celle de l'abeille commune, comporte de nombreuses sous-espèces, dont les principales sont : *A. mellifera mellifera*, *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. caucasica* et *A. m. iberica*. Ces sous-espèces ont pris naissance au cours des périodes gla-

ciaires successives. Elles se sont développées ensuite pendant les périodes postglaciaires plus chaudes, la dernière étant l'ère que nous vivons actuellement, commencée il y a quelque 10 000 ans, mais prenant à l'heure actuelle, « grâce » à l'homme, des proportions qui deviennent dramatiques.

Les abeilles ont quitté leur berceau situé en Asie (Iran actuel) et ont commencé à se répandre dans le continent Europe-Afrique-Asie mineure. Lors des refroidissements, les zones viables se sont rétrécies progressivement. Les colonies survivantes purent cependant se perpétuer dans les espaces plus tempérés et arborés que l'on a appelés zones refuges. Au plus fort de la glaciation de

Würm, débutant vers -80 000 et jusqu'à -10 000 ans, une calotte glaciaire gigantesque s'est étendue jusqu'au sud de l'Angleterre actuelle (Londres). La Manche et d'autres détroits étaient largement à sec à cause de l'abaissement du niveau de la mer (jusqu'à 120 m sous le niveau actuel) : toute l'eau était retenue dans ces grands glaciers de plusieurs kilomètres d'épaisseur. Les terres contiguës à ces énormes murs de glace n'étaient pas du tout favorables aux abeilles, malgré une maigre végétation adaptée. Sur des centaines de kilomètres s'étendaient des steppes vertes couvertes de touffes d'herbes résistantes au gel et à la sécheresse, des arbrisseaux nains – sauges, armoises et bruyères – balayés par des vents hurlants, secs et glacés, desséchant tout sur leur passage. Plus au nord, c'était la toundra gelée (permafrost), ne dégelant l'été que superficiellement et où subsiste encore en permanence, çà et là, des langues de neige dans les coins ombragés ou les vallées abritées du soleil. Seuls des lichens s'y cramponnent, plus près de la pierre que de la plante. [Pour plus d'enseignements sur l'histoire de ces 100 derniers millénaires et un peu plus, voir la page web <http://trans-science.enfrance.org/fr/prehuma.htm> ; voir aussi les Fig. 2 et 3, tirées de ces pages]

DES ZONES REFUGES

Plus au sud, les abeilles ont pu survivre aux dépens d'un maigre été, après la fonte des abondantes neiges d'hiver, dans des espaces couverts, selon la période, de fo-

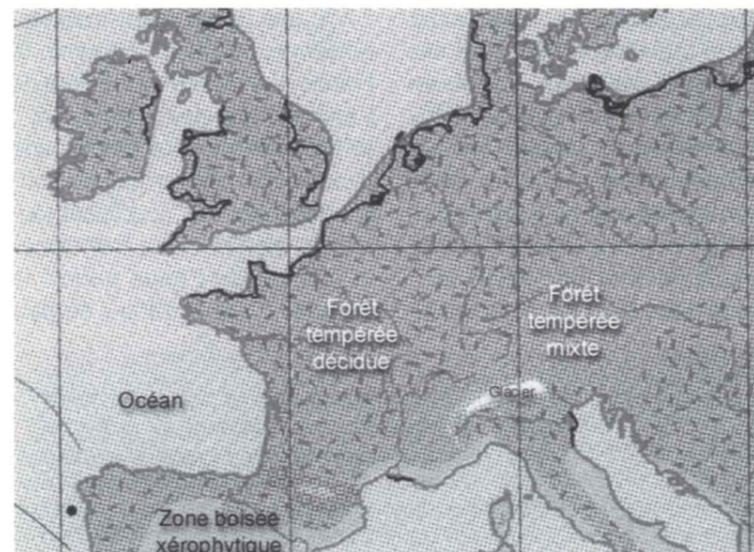


Fig. 3. L'Europe glaciaire au cours de l'optimum holocène (-8000 ans), d'après N. Petit-Maire, 1999. L'abeille a pu se répandre dans tout l'espace forestier disponible mais encore limité car le passage des Alpes et des Pyrénées était quasi impossible. Il en était de même pour les Carpathes et le Caucase.

rêts, de broussailles et de bruyères ou de prairies. Leurs territoires utilisables sont bloqués par la Méditerranée, mer infranchissable sauf par quelques passages asséchés : Gibraltar, la Corse, la Sicile et la Mésopotamie, ainsi que probablement quelques autres îles.

Chacune de ces zones refuges abrita donc une partie des abeilles d'Europe, isolée chacune de ses voisines par les énormes glaciers de montagne couverts de neige éternelle (par ex. les glaciers des Alpes ont atteint Lyon, ceux des Pyrénées s'étendaient en permanence jusqu'à Lourdes). Dans chaque zone, les abeilles ont ou bien développé par sélection naturelle les caractères suffisants pour leur survie, ou bien elles ont disparu. Bien entendu, d'autres caractères moins ou pas du tout indispensables ont pu également être sélectionnés au gré du hasard. Comme l'histoire de chacun des groupes devint indépendante des autres, les caractères s'individualisèrent. Il faut noter cependant que malgré cet isolement,

les sous-espèces ainsi développées sont restées interfécondes et peuvent donc toujours donner entre elles des croisements viables et pouvant se reproduire.

Lors du réchauffement progressif de la planète, les abeilles de chaque zone purent agrandir leur espace vital vers le nord. Cependant, malgré le recul des glaciers, les mers et les steppes sans arbres constituent encore pour l'abeille actuelle des barrières plus difficiles à franchir. Ces régions inhospitalières constituent les limites de propagation des races (ou sous-espèces, ou variétés). De temps en temps cependant, des essaims ou des mâles en rut ont pu remonter les cols, les franchir et provoquer ensuite des croisements naturels avec la sous-espèce voisine. Ce même phénomène se présente aussi dans la zone côtière. Ces croisements, appelés intromissions, sont bénéfiques pour l'espèce.

Les races actuelles découlent de cette histoire de « retraites ». La

Péninsule Ibérique et le Maroc auraient donné naissance à *Apis mellifera iberica*. L'*Apis mellifera mellifera* – l'abeille noire – apparue dans les régions du sud de la France, recolonisa toute l'Europe du Nord, y compris l'Angleterre dont elle fut séparée par l'inondation de la plaine de la Manche (la remontée des eaux de la mer est estimée à 1,50 m par siècle). Cet isolement nouveau fut préjudiciable à cette dernière, car il ne permit plus de croisements occasionnels avec ses cousines du continent. Le sud de l'Italie (au sud des Apennins) et la Sicile permirent l'extension de l'*Apis m. ligustica* ; la côte dalmate et les Balkans, l'*Apis m. carnica* ; la Grèce, *A. m. cecropia* ; le Caucase, *A. m. caucasica* et la Mésopotamie, *A. m. anatolica*.

BIODIVERSITÉ

Ces nombreuses sous-espèces ou races d'abeilles (*A. mellifera*...) diffèrent les unes des autres par une série de caractéristiques particulières. Ces caractéristiques sont multiples, aussi différentes que leur morphologie et leurs mensurations, leurs couleurs, leurs comportements dans diverses situations (agressivité, ardeur à récolter, fécondité, etc.), leur écologie, leur sensibilité aux maladies. Pour évaluer et décrire plus précisément cette diversité génétique, différentes méthodes ont été utilisées jusqu'à présent.

Biométrie

La première qui est venue à l'esprit des entomologistes, c'est la morphologie : l'examen à la loupe et au microscope de l'insecte lui-même et de ses différents organes. Ces travaux furent commencés

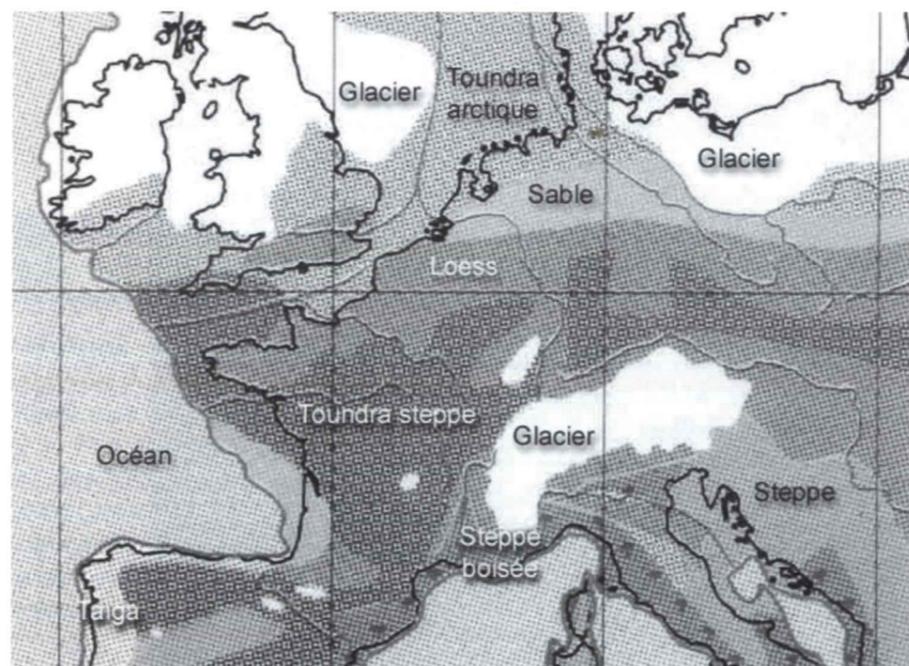


Fig. 2. L'Europe de l'Ouest au cours du dernier maximum glaciaire (-18 000 ans), d'après N. Petit-Maire, 1999. Les zones de steppes et de toundras paraissent inhospitalières aux abeilles qui se maintiennent le mieux dans les zones de forêts très réduites, le long de la Méditerranée.

au XIXe siècle mais furent magistralement rassemblés et complétés par le Professeur F. RUTTNER (†1999), élève de K. VON FRISCH. Il réalise une synthèse complète de toutes les races d'abeilles d'un point de vue biométrique. Ces résultats, examinés par ordinateur, permettent de visualiser la diversité de nos avettes (voir un

exemple en Fig. 4). L'ensemble de ces travaux de biométrie ont été publiés par le Prof. RUTTNER en 1988 (Biogeography and Taxonomy of Honeybees. Springer Verlag, Berlin Heidelberg). De ces résultats, il semblerait qu'il existe quatre lignées principales de l'espèce *Apis mellifera* : une lignée africaine que RUTTNER a baptisée

"A"; une lignée ouest-méditerranéenne, peuplant l'Espagne, la France, l'Angleterre et le nord de l'Europe, appelée lignée "M" (c'est l'abeille dite noire); une lignée nord-méditerranéenne, lignée appelée "C", occupant toutes les régions entre montagnes et mer, depuis l'Italie jusqu'à la Turquie, l'Irak et l'Iran, en pas-

LE GÉNOME

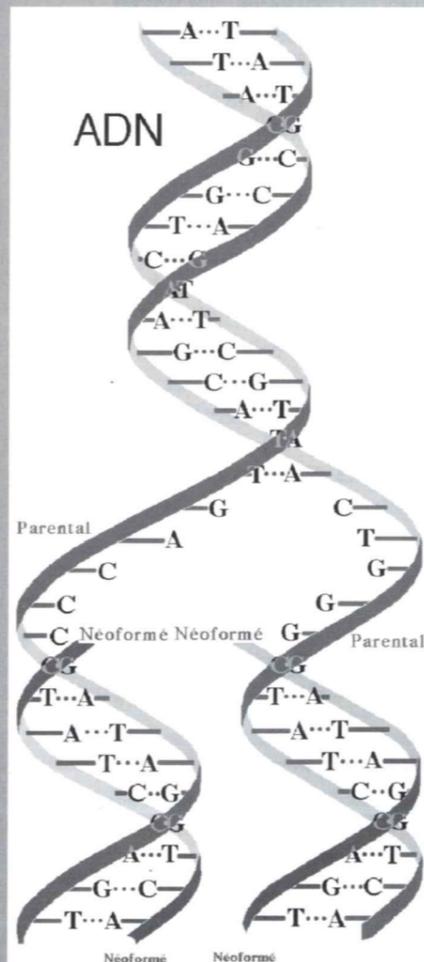


Figure montrant schématiquement la duplication de l'ADN. Les deux brins originaux se séparent et le système enzymatique de duplication reconstitue sur chaque brin le brin qui lui est complémentaire. Cela donne deux molécules identiques à la molécule initiale. D'après LEHNINGER.

On appelle génome l'ensemble des chromosomes, et par conséquent des gènes, d'une cellule ou d'un organisme. Au moment de la fécondation, c'est-à-dire l'union d'une cellule reproductrice (gamète) mâle avec une cellule reproductrice femelle, il y a formation d'une cellule unique, l'œuf, qui contient un nombre «normal» 2n de chromosomes. Le génome y est double. En se divisant, l'œuf devient l'embryon d'un nouvel organisme vivant. L'œuf contient aussi des mitochondries, héritées du seul gamète femelle : celles du gamète mâle soit restent à l'extérieur lors de la fusion en œuf, soit sont éliminées rapidement.

Le génome est donc simple, avec n chromosomes, dans les gamètes mâles ou femelles. Il est aussi simple chez le mâle d'abeille qui provient du développement en embryon d'une cellule reproductrice femelle sans fusion avec un gamète mâle (parthénogenèse). Il existe d'autres exemples de parthénogenèse naturelle : les mâles de *Varroa*, les générations d'été des daphnies et des pucerons.

Les chromosomes sont visibles lors de la division de la cellule. Ils contiennent chacun une molécule d'ADN et de nombreuses protéines. L'ADN est une molécule extrêmement longue dont la structure en deux fibres complémentaires, enroulées comme les torons d'une ficelle ou d'un brin de laine, est propice à la duplication : les deux brins peuvent se séparer et une mécanique moléculaire peut alors reconstituer, sur chacun des brins, le brin complémentaire. Après cette duplication, on est en présence de deux molécules d'ADN identiques. C'est ce qui se passe lors de la division cellulaire (voir figure ci-contre).

Chacun des deux brins de la molécule d'ADN est formé d'un chapelet de groupements enchaînés les uns aux autres. Il y a quatre groupements différents, complémentaires les uns des autres. On les appelle A-T et G-C. Chaque groupe complémentaire est appelé par les scientifiques une «paire de bases» (pb).

Une molécule d'ADN comporte des dizaines, voire des centaines de millions de paires de bases accrochées l'une à l'autre. Actuellement le génome de différents organismes est à l'étude, notamment celui de l'homme. Le génome humain (plus de 3 milliards de pb) est maintenant connu à 95 %. Celui de l'abeille n'en est qu'à 0,05 % (plus de 87 000 pb sur les quelque 185 millions à déterminer www.barc.usda.gov/psi/brl/beenome.html). Pour se faire une faible idée de la complexité de la tâche, disons simplement que pour transcrire sur papier les plusieurs milliards de paires de bases du génome humain, il faudrait remplir de lettres A, T, G et C, en petits caractères, pas moins de 200 annuaires téléphoniques. Pour l'abeille, on aura peut-être assez avec une petite vingtaine. Pour un ADN mitochondrial, contenu et transmis dans les mitochondries, quelques pages suffiraient.

J.-M. V.D.

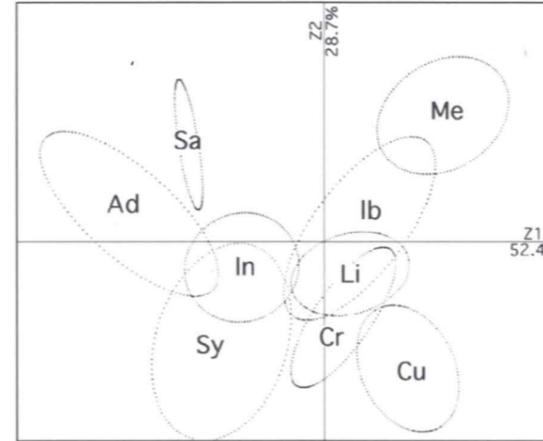


Fig. 4. Analyse factorielle discriminante de neuf sous-espèces de *Apis mellifera* basée sur cinq caractères morphologiques. Ad = *A.m. adansonii*, Cr = *A.m. carnica*, Cu = *A.m. caucasica*, Ib = *A.m. iberica*, In = *A.m. intermissa*, Li = *A.m. ligustica*, Me = *A.m. mellifera*, Sa = *A.m. sahariensis* et Sy = *A.m. syriaca*. D'après RUTTNER.

sant par les territoires de l'ex-Yougoslavie, l'Autriche, la Roumanie et la Bulgarie ainsi que la Grèce; et une lignée un peu différente des autres, appelée "O", peuplant le nord du Caucase.

Performances

La seconde méthode fut développée par un éleveur-praticien qui s'intéressait plus aux performances économiques des abeilles qu'à leurs mensurations. Le Frère ADAM (†1996), moine bénédictin de l'Abbaye de Buckfast, dans le sud de l'Angleterre, put appliquer dès le début de XXe siècle les théories de MENDEL, grâce aux enseignements du Professeur Ludwig ARMBRUSTER de Berlin. En effet, ce scientifique, visionnaire de l'apiculture, rédigea en 1919 un cours d'élevage qui suscita auprès du Frère ADAM une carrière d'observateur et de sélectionneur d'abeilles. Carrière peu banale qui dura plus de 70 ans.

Il utilisa tout d'abord, dans les années 1920, une station de fécondation parfaitement valable et qui fonctionne encore à ce jour. Travailleur acharné, il put en déduire les bases d'un élevage de

milieu propre, mais aussi dans son rucher du Devon (UK). Il put donc faire l'analyse détaillée de leurs caractères comportementaux en les comparant les unes aux autres, dans des conditions identiques.

Au cours de ces voyages ... «en quête des meilleures races d'abeilles», il rapporta au Prof. RUTTNER de nombreux spécimens qui lui permirent de compléter ses travaux de biométrie. Le professeur honora le moine en baptisant officiellement *Apis mellifera adamii* l'une de ces découvertes, l'abeille noire de Crète, à l'origine de toutes les races d'abeilles selon la mythologie classique. Les résultats des travaux du Frère ADAM ont été publiés plusieurs fois, dans ses articles et dans ses livres. [Certains articles originaux, traduits magistralement par Georges LEDENT, sont disponibles en français sur <http://www.fundp.ac.be/~jvandyck/homage/bibliof.html#pubfra>, à partir de la bibliographie du site qui rend hommage au Frère ADAM].

Enzymologie

Une vingtaine d'années plus tard, la biochimie ayant développé des méthodes nouvelles, dont les analyses enzymatiques, SHEPPARD et

l'abeille quasi scientifique. Dans les années 1950, il eut l'occasion, lors de plusieurs grands voyages qu'il organisa dans ce but, d'étudier chaque variété d'abeilles de l'Europe méditerranéenne, d'Asie mineure et de certaines régions d'Afrique. Il les observa dans leur

collaborateurs ainsi que d'autres chercheurs se sont aperçus, dans les années 1980, que certains enzymes des abeilles, selon l'origine de celles-ci, se comportaient différemment dans un champ électrique. On en trouva 6 au moins, qui possédaient cette propriété à des degrés divers. On fit donc des «électrophorèses» sur des échantillons de différentes variétés d'abeilles. Malgré la faible diversité trouvée par cette méthode, les variations sont toujours en bon accord avec les résultats que donnaient la biométrie et les hypothèses du Prof. RUTTNER.

ADN

La quatrième voie de l'étude de la biodiversité de l'abeille est tout à fait actuelle. C'est la voie qui utilise la biologie moléculaire, l'analyse de l'ADN. Réellement, elle ne fait que débiter. Elle ne sera vraiment efficace que lorsqu'on connaîtra l'entièreté du génome de l'abeille (voir encart: *Le génome*), ce qui prendra encore des dizaines d'années. Mais pour ses débuts, elle nous a déjà apporté de nombreux renseignements. Plusieurs chercheurs et leurs collaborateurs se sont penchés sur l'ADN de l'abeille : D. SMITH aux USA, J.-M. CORNUET et L. GARNERY au C.N.R.S. en France et R. MORITZ, élève du Prof. RUTTNER en Allemagne. Le Dr L. GARNERY étudia plus spécialement la biodiversité chez l'abeille en analysant les variations de l'ADN mitochondrial chez les diverses variétés d'abeilles.

L'ADN mitochondrial (ADNmt) est une toute petite molécule d'ADN circulaire de 16500 à 17000 pb (paires de bases: voir encart: *Le génome*). Cet ADNmt comporte

EVOLUTION DES ABEILLES DU GENRE APIS

Le haut de la figure 1 ci-contre donne une manière simplifiée de représenter le genre Apis. Le bas de cette figure montre un arbre phylogénétique réalisé pour les quatre espèces d'abeilles du genre Apis et une espèce de bourdon. Il permet de se représenter l'évolution des espèces de manière plus chronologique. La datation qui y figure a été déterminée par l'étude des modifications de certaines séquences de l'ADN de ces abeilles. L'analyse, basée sur une séquence de 869 pb de leur ADN mitochondrial, montre que A. mellifera et A. cerana se sont séparées après la divergence de A. florea - l'abeille naine - et A. dorsata - l'abeille géante. Mais la trifurcation (bifurcation triple) [cerana-mellifera]-

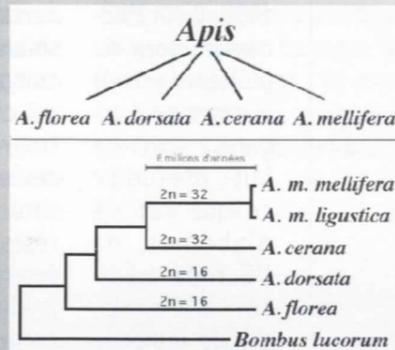


Fig. 1. Arbres phylogénétiques du genre Apis accompagnés par un Bombus. Il faut noter que les distances sont arbitraires et ne correspondent pas aux durées exactes des périodes écoulées.

dorsata-florea restait non résolue. Pour cela, une nouvelle analyse a été faite sur une autre séquence de 641 pb. Les résultats n'ont pu que partiellement résoudre le problème de la trifurcation. Ils ont confirmé que A. florea a divergé précocement des autres et que A. mellifera et A. cerana sont en relation étroite. Ce sont les espèces les plus évoluées des quatre. Et, si l'on suppose que le taux d'évolution de l'abeille au cours des derniers millions d'années est identique à celui de la mouche du vinaigre, soit 1 % par million d'années, A. cerana et A. mellifera auraient divergé il y a quelque six millions d'années.

N. T.

quelques gènes codant pour des protéines et d'autres éléments nécessaires à la mitochondrie (petit élément de la cellule), entre-coupés de zones dont on ne connaît pas encore la fonction, qui est peut-être secondaire. Au cours du temps, la duplication de l'ADN, en général rigoureusement correcte, peut comporter des erreurs. Trois possibilités se présentent :

- l'erreur est dans une zone codant pour une protéine ou un élément in-

dispensable à la vie et la transforme radicalement ;

- l'erreur est encore dans une zone codant pour une protéine, mais ne la transforme pas, ou ne lui enlève pas trop de ses propriétés ;
- l'erreur est dans une zone quelconque et qui semble ne pas avoir de fonction, si ce n'est secondaire. Dans le premier cas, c'est fini, l'organisme avorte et meurt. Dans les deux autres, l'organisme modifié transmettra fidèlement la modification à ses descendants. Dans ces conditions et avec un peu de réflexion, il est possible de placer chaque abeille analysée dans l'arbre généalogique du genre (appelé ici arbre phylogénétique). En effet, comme il est pratiquement impossible qu'une modification s'inverse, et comme chaque modification est transmise aux descendants, si deux abeilles portent la même modification, sans plus, elles sont de la même lignée, au même niveau. Si l'une d'elles porte une ou plusieurs modifications de plus, c'est qu'elle se trouve en aval dans la lignée. Si l'une des deux ne possède pas cette modification, c'est qu'elle

se trouve en amont dans la lignée, ou dans une tout autre lignée ayant divergé précédemment. Grâce à ce raisonnement, L. GARNERY et ses collaborateurs purent établir des arbres phylogénétiques tels que celui de la Fig. 5. Ces résultats montrent avec plus de poids encore que l'abeille actuelle provient bien d'une répartition et d'un développement en quatre lignées principales telles qu'elles furent décrites par les autres chercheurs.

Ces travaux ne cessent de se poursuivre et bien d'autres différences se sont révélées et se révéleront les prochaines années, jusqu'au jour où les différences de biométrie étudiées par le Prof. RUTTNER et les différences de comportement trouvées par le Frère ADAM pourront être associées à des différences de l'ADN trouvées par les chercheurs en biologie moléculaire. Peut-être pas demain... mais après-demain.

PAR NICOLAS THIRY ET JEAN-MARIE VAN DYCK, NAMUR (BELGIQUE)
COURRIEL: <JEANMARIE.VANDYCK@FUNDP.AC.BE>

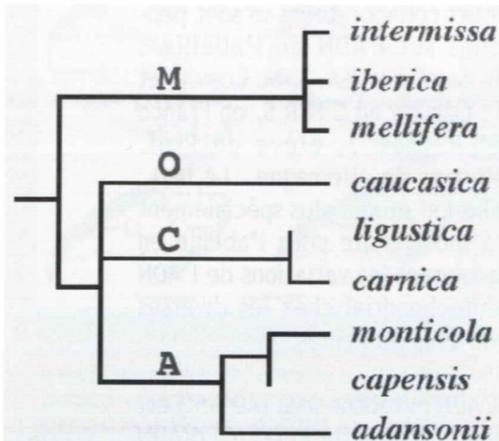


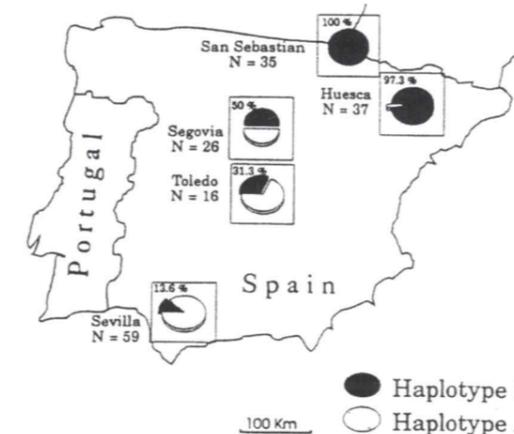
Fig. 5. Phénogramme de l'espèce Apis mellifera, d'après les résultats des analyses des modifications de leur ADN mitochondrial. D'après GARNERY.

LES APICULTEURS BASQUES DÉFENDENT AUSSI LEUR ABEILLE NOIRE !

Les apiculteurs intéressés par l'abeille noire connaissent aujourd'hui les travaux de PEDERSEN en Scandinavie ou de GARNERY en France. Ces chercheurs se sont intéressés à la diversité biologique de l'abeille mellifère en Europe. GARNERY, notamment, a étudié un grand nombre de populations différentes, dont celle du Sud-Hainaut en Belgique ; il a pu confirmer et préciser les travaux de RUTTNER relatifs à l'évolution de l'abeille.

Concrètement, GARNERY reconnaît trois lignées évolutives au sein de l'abeille mellifère. La lignée A est constituée des races africaines et la lignée C comprend notamment les races carnica ou ligustica ; quant à la lignée M, elle est constituée des races iberica et mellifera, autrement dit l'abeille noire européenne.

Dans toutes ces recherches, le cas de l'Espagne est spécialement intéressant. On trouve dans le nord du pays l'abeille noire Apis mellifera mellifera, tandis que le reste de l'Espagne est peuplé par A. m. iberica. Ces deux races forment ensemble ce qu'on appelle l'abeille noire. Mais l'abeille iberica est une race spéciale : il s'agit en fait d'un mélange des populations du nord (lignée M) et des races africaines (lignée A). Ce "mélange" n'est pas du tout aléatoire, mais organisé selon un gradient nord-sud. La carte indique clairement la présence de plus en plus importante de la lignée A au fur et à mesure que l'on descend vers le sud, donc vers l'Afrique. Cette variation au niveau génétique se retrouve aussi sur le plan biométrique. Les abeilles du sud ressemblent plus à la race intermissa, alors que celles du nord ressemblent à mellifera.



Fréquence relative des lignées A et M dans différentes populations espagnoles, d'après GARNERY, L. et al (1995) Mitochondrial DNA variation in Moroccan and Spanish honey bee populations. Molecular Ecology 4, 465-471.

Les lignées A et M sont donc entrées en contact ; il reste à savoir comment ! Aujourd'hui, aucune hypothèse ne fait l'unanimité pour expliquer ces observations ; il semble cependant probable que cela soit simplement dû à des importations répétées de reines de la lignée A. C'est dans ce contexte passionnant que l'association des apiculteurs de la GIPUZKOA au Pays Basque (San Sebastian est une des villes bien connues de cette région de l'Espagne) s'intéresse à la population locale d'abeilles. Cette association regroupe environ 500 apiculteurs possédant au total 5000 colonies. Pour l'instant, l'association reçoit une subvention substantielle du gouvernement basque.

Joyeba ARREGUI, Mikel SARAJOLA et Irati MIGUEL, tous trois membres de cette association, viennent de faire un court séjour en Belgique auprès du Groupe Mellifica afin de discuter des modalités de conservation sur le terrain, mais aussi des techniques relatives à l'étude éco-éthologique de l'abeille. Cette étude a déjà été menée à bien en France par LOUVEAUX et MESQUIDA ; elle a aussi été réalisée par le Groupe Mellifica pour l'abeille noire du Sud-Hainaut.

Au Pays Basque, le climat est très humide, notamment au printemps. Dans les zones montagneuses (500-700 m), il peut pleuvoir plus de 1600 mm/an ! La température moyenne annuelle est de l'ordre de 10°C (comme chez nous). La flore importante pour les abeilles est semblable à la nôtre ! Les apiculteurs apprécient beaucoup le noisetier, le saule, le prunellier, l'aubépine, le trèfle blanc, la ronce ou encore le châtaignier. Il faut ajouter qu'en fin de saison, ils peuvent