

Un modèle pour expliquer la dynamique de population d'une colonie Un espoir pour comprendre le CCD ?

par **Naila EVEN** et **Andrew BARRON**, Département de Biologie, Université Macquarie, Sydney, Australie

Cet article est une version traduite et modifiée de : Khoury D. S. (School of Mathematics, Université de Sydney, Australie), Mayerscough M. R. (School of Mathematics, Université de Sydney, Australie), Barron A. B. (Département de Biologie, Université Macquarie, Sydney, Australie) (2011) **A quantitative Model of Honey Bee Colony Population Dynamics. Plos One, 6 (4) : e18491**

Copyright © [2011], copyright owner as specified in the journal.

Depuis 2006 le taux d'effondrement des colonies (CCD) a augmenté de façon significative. Afin d'apporter une contribution aux hypothèses à l'origine de ces effondrements, des chercheurs de Sydney ont développé un modèle de dynamique des populations. Ce modèle permet d'explorer l'impact de différents taux de mortalité de butineuses sur la croissance et le développement de la colonie. Le modèle prédit un seuil critique du taux de mortalité des butineuses, en dessous duquel la population de la colonie est régulée de façon stable. Si les taux de mortalité sont maintenus au-dessus de ce seuil, un déclin rapide et un effondrement de la colonie sont inévitables. De plus, le modèle prédit qu'un taux de mortalité anormalement élevé des butineuses conduit les ouvrières à devenir butineuses à un âge plus jeune que la normale, ce qui accélère l'effondrement de la colonie. Ce modèle suggère que le CCD peut être compris en termes de dynamique des populations d'abeilles basé sur des observations mathématiques. Ce modèle fournit une structure théorique pour une exploration future du problème à l'aide de colonies réelles.

Les causes de CCD ?

Depuis 2006 les apiculteurs du monde entier ont rapporté des taux élevés de pertes de colonies. L'impact du varroa est certainement un facteur majeur derrière l'augmentation globale du taux d'effondrement des colonies, mais tous les cas d'effondrements

sévères n'ont pu être reliés à des causes évidentes. Les cas extrêmes de mortalité mystérieuse et massive au sein de colonies, sont maintenant nommés « *colony collapse disorder* » ou CCD. Les diagnostics de ce syndrome sont des ruches vides contenant du couvain mort, des réserves de nourriture mais peu ou pas d'abeilles adultes, suggérant



une dépopulation très rapide et catastrophique. En cas de CCD, la caractéristique souvent notée est une ruche dépeuplée, c'est-à-dire sans aucun cadavre, sans abeilles adultes ni signe de maladie du couvain. Ceci suggère que la cause majeure du déclin de la population est une mortalité d'abeilles adultes loin de la colonie.

Les études de pathogènes associés avec l'effondrement des colonies ont identifié beaucoup d'organismes infectieux de natures très variées : parasites, bactéries, virus. Mais à présent aucun agent en particulier n'a été identifié comme étant la cause unique de CCD. L'opinion majoritaire actuelle est que le CCD ne serait pas le résultat d'un nouveau facteur unique. Le CCD a donc attiré l'attention sur le problème de perte de colonies et sur les nombreux

facteurs de stress ralentissant la croissance et la longévité des colonies. Parmi ces facteurs de stress nous retrouvons : les impacts du varroa, certains agents pathogènes et particulièrement *Nosema sp.*, les pratiques apicoles, les dérives de saisons dues aux changements climatiques et enfin l'exposition aux pesticides.

Particulièrement en France, un syndrome d'effondrement similaire, observé dès les années 1990, fut associé spontanément par les apiculteurs à certains pesticides et insecticides. En effet à cette période, l'imidaclopride et certains néonicotinoïdes étaient déjà utilisés en pleins champs. Maintenant les données expérimentales ont

montré leurs effets néfastes sur la santé et le comportement de l'abeille (Yang *et al.* 2008). Cette cause d'effon-

drement ne semble être reconnue qu'en Europe ou dans les pays utilisant des pesticides de même nature.

À l'heure actuelle, le problème est donc considéré comme étant multifactoriel et reflète le résultat d'une accumulation de facteurs de stress envers les colonies d'abeilles (Neumann et Carreck 2010; Ratnieks et Carreck 2010).

Depuis 2006 la moyenne de pertes hivernales de colonies aux États-Unis a dépassé systématiquement 30 %. Des pertes élevées ont été rapportées en Europe au Moyen-Orient et au Japon.

Afin de participer à l'effort de recherche sur les pertes de colonies, cette étude développe un modèle simple de dynamique des populations au sein d'une colonie. Ce modèle permet d'explorer comment la variation du taux de mortalité de butineuses peut affecter le développement de la colonie. Plutôt que d'affirmer avoir élucidé la cause du CCD, cette recherche essaye d'expliquer pourquoi et comment, en terme de dynamique des populations, une colonie peut répondre aux stress cumulés. Pour répondre à cette question cette étude s'est focalisée sur les taux de mortalité.

Le modèle démographique

La construction du modèle se base sur l'hypothèse suivante: une colonie s'effondre lorsque le taux de mortalité de ses butineuses dépasse un seuil critique.

Cette étude propose que n'importe quel facteur causant une forte mortalité de butineuses, perturbe les systèmes de phéromones et la répartition des tâches au sein de la colonie. Les jeunes abeilles travaillent dans la ruche pour maintenir le couvain, puis à un âge plus élevé vont s'adonner à des tâches extérieures dont principalement le butinage. L'âge de transition pour butiner est influencé par le nombre de butineuses présentes dans la colonie. Ce processus flexible peut être régulé par « l'inhibition sociale »: les vieilles butineuses transmettent une phéromone (éthyl-oléate) par trophallaxie repoussant l'âge auquel les jeunes abeilles commencent à butiner (fig. 1). Donc, **un taux élevé de mortalité de ces butineuses** réduit cette inhibition sociale résultant à un début de **butinage précoce** chez les jeunes abeilles. Puisque le taux de mortalité est plus élevé chez les butineuses (prédations et accidents de la route à l'extérieur, épuisement lors du butinage) le butinage précoce **raccourcit l'espérance de vie** globale de l'abeille. Les butineuses précoces sont aussi moins efficaces et plus faibles que les butineuses qui ont fait la transition à un âge normal. Par conséquent **le taux de mortalité des butineuses augmente** d'autant plus que l'âge moyen diminue, ce qui accélère le déclin de la population. Ce butinage précoce réduit la population de jeunes abeilles à l'intérieur de la ruche pour s'occuper du couvain alors que la capacité à s'occuper du couvain diminue la population s'effondre.

Cette hypothèse a été formulée pour expliquer l'impact de *Nosema ceranae*, mais elle semble s'appliquer à **n'im-**

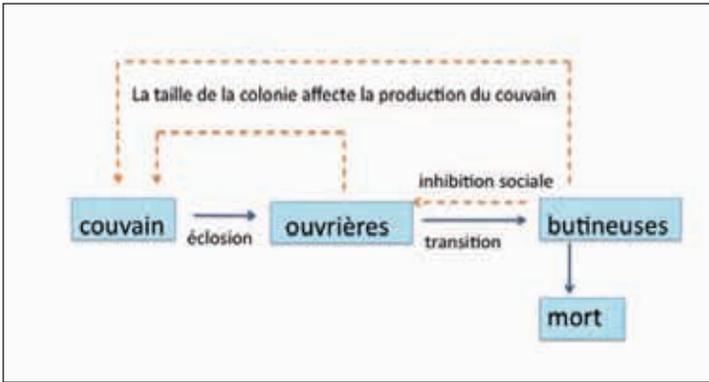


Fig. 1 : Dynamique de population au sein d'une colonie, le nombre de butineuses régule le recrutement de jeunes abeilles pour aller butiner.

porte quel facteur chronique touchant le taux de mortalité des butineuses. Cette hypothèse est donc explorée en utilisant un modèle mathématique.

Le modèle mathématique

Le modèle mathématique permet d'explorer les effets des différents facteurs affectant la population de la colonie en utilisant cette approche quantitative. Un tel modèle a le potentiel de faire des prédictions pour obtenir des résultats de manipulations variées, et permettre une exploration préliminaire du problème avant d'entreprendre les expériences avec des populations réelles.

Discussion des résultats

Ce modèle clarifie comment le taux de mortalité des butineuses influence la population de la colonie et suggère qu'un déclin très rapide de la colonie peut résulter d'un fort taux de mortalité répétitif. Le modèle insiste sur le rôle

des mécanismes de rétro-action sociale dans la perte de colonie. Cela suggère que le CCD peut être exploré sous un angle sociobiologique aussi bien que épidémiologique.

Le modèle propose un seuil critique du taux de mortalité. Lorsque le taux de mortalité reste en dessous de ce seuil, la population de la colonie atteint un équilibre (déterminé par les paramètres du modèle mathématique). Mais quand le taux de mortalité des butineuses dépasse ce seuil, la population de la colonie décline jusqu'à zéro et la colonie meurt. Ce seuil représente le point au-delà duquel la colonie ne peut maintenir une production de couvain à un taux suffisant pour remplacer les pertes de butineuses mortes à l'extérieur (fig. 2).

Lorsque le taux de mortalité des butineuses est fort, les jeunes ouvrières commencent à butiner de façon précoce. Alors que cela restaure la proportion de butineuses dans la population

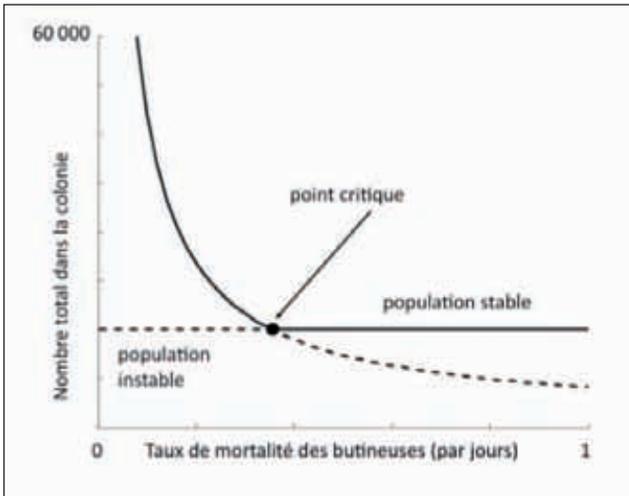


Fig. 2 : D'après le modèle, il existe un seuil critique au-dessus duquel la colonie meurt (en théorie la population est zéro).

globale, cela raccourcit cependant l'espérance de vie des adultes et réduit le temps que chaque abeille aurait normalement consacré à la croissance et à la production du couvain. Ceci réduit donc la capacité de soin du couvain. Puisque les butineuses précoces sont moins efficaces et résistantes que des butineuses normales, le taux de mortalité des butineuses augmente encore. La pression sur la colonie est aggravée et le déclin de la colonie augmente (fig. 3 voir page suivante).

Les simulations du modèle donnent un point critique ($m = 0,355$) correspondant à une moyenne de la durée de vie de butinage de 2,8 jours. Dans cette situation, si le stress envers la population est maintenu, la probabilité d'effondrement de la colonie est probable. Dans les colonies en bonne santé, les abeilles butinent pendant 6,5 jours en

moyenne. Ainsi le modèle prédit que les stress chroniques réduisent d'environ deux tiers la durée de vie des butineuses et met la colonie en danger. Ce modèle suggère qu'un fort taux de mortalité seul ne causerait pas la perte de la colonie. Plutôt, il semble que c'est l'association du fort taux de mortalité et des conséquences sociales engendrées (diminution des soins portés au couvain) qui entraîne le déclin de la colonie et sa perte.

Le modèle est-il utile pour expliquer le CCD ?

Le but de ce modèle est simplement de fournir une compréhension théorique de la dynamique d'une colonie dans un état idéal. Certaines variations comme le climat et les saisons n'ont pas été considérées sur le

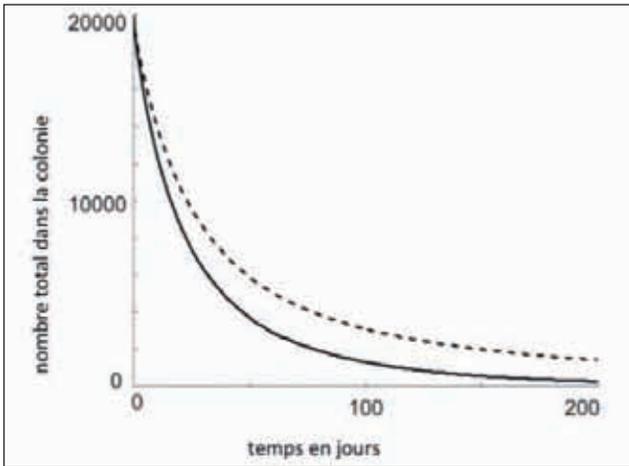


Fig. 3 : Taux de mortalité au sein d'une ruche contenant des butineuses précoces moins performantes (trait plein) ou contenant des butineuses précoces performantes (pointillés). Le modèle suggère que, si un fort taux de mortalité est maintenu, le déclin de la population de la colonie peut être très rapide du fait de l'accélération du phénomène.

taux de ponte de la reine et sur le taux de mortalité des butineuses, mais ces éléments pourraient être incorporés par la suite en développant le modèle de base.

Le modèle représente la performance des colonies naturelles

Sous certains angles, ces simulations reflètent les observations expérimentales. Lorsque des colonies sont artificiellement dégarnies de butineuses, elles restaurent rapidement le ratio d'ouvrières et de butineuses mais la taille de la colonie entière s'ajuste plus lentement.

Quelle que soit la population de départ d'ouvrières et de butineuses, le modèle prédit un équilibre vers lequel

va tendre la colonie. En effet le modèle précise comment la population va croître et se développer en fonction du nombre d'abeilles initial (que la colonie soit grosse ou petite).

Le modèle présenté ici est simple et ne reprend pas tous les symptômes des cas de CCD

En cas de CCD, le couvain abandonné suggère une chute rapide de la population en quelques semaines. Ce modèle prédit de même un déclin initial rapide, **sans pourtant représenter de façon effective l'abandon absolu de la colonie**, ce qui est aussi un diagnostic de CCD. Aussi cette simulation atteint **une population proche de zéro en 200 jours**, néanmoins le modèle actuel ne

DÉFINITIONS

Dynamique des populations

Étude du développement numérique de populations d'êtres vivants. Ces études ont pour but de prévoir les accroissements ou diminutions des populations, afin de comprendre les influences environnementales sur les effectifs des populations. Cette méthode est utilisée pour le management des zones protégées, le contrôle des nuisibles ou le suivi de populations diverses.

Trophallaxie

Échange de nourriture et de produits variés entre deux ou plusieurs abeilles. Ce transfert est aussi assimilé à des fonctions de communication et de transfert de produits immunitaires (antibactériens, antifongiques).



considère pas certains facteurs qui pourraient accélérer le déclin terminal d'une colonie une fois que la colonie devient petite.

Facteurs qui pourraient accélérer le déclin

Les colonies avec de petites populations ne sont pas capables de **réguler correctement leur température**, ce qui affaiblit ou tue le couvain en développement. Par ailleurs les colonies stressées peuvent **cannibaliser les larves** en développement ce qui réduit d'autant la production du couvain et accélérera la perte de la colonie. Aussi certaines colonies stressées **essaient**. Il est donc fort probable que le déclin de la population accélère une fois que la population

de la colonie devient petite. Cependant il est important de noter que ce processus n'a pas encore été bien étudié expérimentalement.

Hypothèses expliquant l'abandon du couvain observé dans les cas de CCD

Un des mystérieux aspects du CCD est l'abandon du couvain par les adultes. Ce modèle suggère que cela apparaît car les ouvrières deviennent butineuses lorsque la population décroît. Il n'est pas connu que cette extrême faille de la division des tâches se produirait dans des colonies naturelles, mais des études ont montré qu'en réponse à divers stress envers la colonie, les abeilles délaissent le soin

au couvain pour aller de façon préférentielle butiner. Cela suggère que lorsque les abeilles sont affamées, malades ou font face à d'autres facteurs qui raccourcissent leur espérance de vie individuelle, la motivation de butiner est plus importante que celle de s'occuper du couvain. Dans les cas de CCD, la quantité de couvain abandonné suggérerait que cet effondrement total de la division du travail doit se passer assez vite. Des expériences rigoureuses d'observations expérimentales de ce processus sont urgentes et nécessaires pour comprendre comment le CCD pourrait être comparé aux pertes de colonies moins dramatiques.

L'affaiblissement du couvain et facteurs de risques

En réponse à une forte mortalité chronique de butineuses, le modèle décrit certaines conséquences sociales dont celles affaiblissant les soins portés au couvain. Si le taux d'éclosion est faible pour supporter un niveau de perte de butineuses prolongé, la colonie ne se maintiendra pas. En effet, les facteurs qui affectent à la fois la survie du couvain et celle des adultes peuvent rendre les colonies particulièrement vulnérables à l'effondrement. Des exemples de tels facteurs sont le parasite *Varroa destructor*, qui affecte le couvain et la survie des butineuses et les infections de nosémoses (*Nosema*), ces deux facteurs étant connus pour être à l'origine de pertes de colonies.

Stratégies de traitements ?

Le modèle amène à penser que les

stratégies de traitements pour restaurer des colonies faibles devraient se focaliser sur la prévention de l'apparition de butineuses précoces, c'est-à-dire essayer d'allonger l'espérance de vie des abeilles adultes dans la colonie en renforçant la production du couvain. Cela restaurerait alors la colonie à un point où le recrutement de population serait suffisant pour maintenir les pertes en cours de butineuses.

Traiter le CCD semble être un challenge, car le déclin de la colonie apparaît tellement rapidement que les apiculteurs n'ont pas de signes préliminaires d'affaiblissement. Cependant à partir de ce modèle, un déclin dans l'âge de la population de butineuses semble être un indicateur de stress de la colonie. Ce critère pourrait être adapté à un test sur le terrain pour identifier les hauts taux de mortalité de butineuses, ce qui permettrait de définir les colonies à risques de CCD et des nouvelles pratiques apicoles adaptées. Pour cela des tests expérimentaux sur colonies réelles sont nécessaires afin de confirmer les prédictions de ce modèle et permettre une meilleure compréhension de ces pertes catastrophiques. Cela est indispensable pour nous permettre de mieux affronter et résoudre le problème.

Références

- Neumann P., Carreck N. L. (2010) Honey bee colony losses. *Journal of Apicultural Research* 49 : 1–6.
- Ratnieks F. L. W., Carreck N. L. (2010) Clarity on honey bee collapse? *Science* 327: 152–153.
- Yang E. C., Chuang Y. C., Chen Y. L. and

Chang L. H. (2008) Abnormal Foraging Behavior Induced by Sublethal Dosage of Imidacloprid in the Honey Bee (Hymenoptera : Apidae). *Journal of Economic Entomology*. Vol. 101, Issue 6, pp 1743–1748. ■