

# Pourquoi les *Varroa* s'accouplent-ils si souvent ?

Gérard Donzé<sup>1</sup>, Peter Fluri<sup>2</sup> et Anton Imdorf<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut de zoologie, Université de Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, 2007 Neuchâtel, Suisse

<sup>2</sup> Centre Suisse de Recherches Apicoles  
Station de Recherche Laitières, Liebefeld, CH-3003 Berne, Suisse

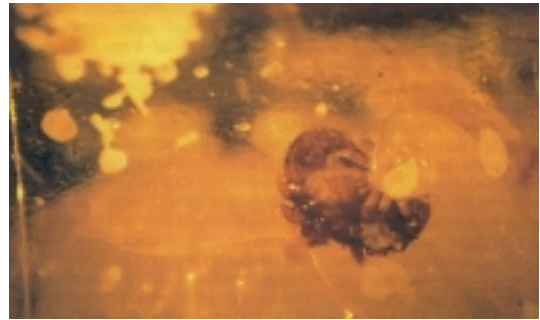
L'acarien *Varroa jacobsoni* se reproduit dans les alvéoles operculées du couvain de l'abeille mellifère. Seules les femelles *Varroa* infestent le couvain et peuvent effectuer plusieurs cycles de reproduction. Toutefois, chez l'abeille indienne qui se défend contre le parasite, chacun de ces cycles est vital pour *Varroa* qui doit produire un maximum de femelles fécondées. Tout parasite est soumis à un certain nombre de contraintes provenant de l'hôte qui les forcent à s'adapter pour survivre.

## Survol de la reproduction

La phase de reproduction de *Varroa* est caractérisée par la ponte et le développement de 5-6 descendants, dont le premier est toujours un unique mâle tandis que les suivants sont toutes des femelles. Le mâle deviendra adulte le premier, suivi environ toutes les 30 heures par une jeune femelle. En ne pondant qu'un mâle, les *Varroa* augmentent le nombre de femelles qui pourront se reproduire à la génération suivante. Mais, puisque les mâles *Varroa* ne survivent pas hors des alvéoles il faut que les femelles soient fécondées avant l'émergence de l'abeille par leur frère ou, dans les cellules infestées par plusieurs mères, par le mâle d'une autre famille. Si les femelles *Varroa* ne sont pas fécondées avant l'émergence de la jeune abeille elles resteront stériles. La contrainte principale qui limite le succès de la fertilisation est donc la durée limitée à disposition des parasites. Dans un précédent article (Donzé et al., 1998) nous avons décrit comment le parasite organise son temps et l'espace disponible dans le couvain operculé. Ici nous expliquons comment la dernière phase de sa reproduction, soit la fécondation des jeunes femelles se déroule.

*Varroa* utilise un lieu de rendez-vous préparé par la mère sur la paroi de l'alvéole et formé par l'accumulation de leurs fèces sur une faible surface. Tous les individus présents dans l'alvéole utilisent ce lieu de rassemblement si bien que des 287 accouplements que nous avons observés, 90% se sont déroulés sur ou aux bords des fèces. Par ce moyen, *Varroa* garantit que, rapidement après la mue imaginale, les femelles filles et le mâle se rencontrent pour copuler (figure 1).

**Figure 1:** Accouplement de *Varroa*. Le mâle (clair, vu de dos) prospecte la partie ventrale de la femelle (foncée) qui se tient à la paroi de l'alvéole. Il est rare d'observer aussi aisément les accouplements car la plupart se déroulent sur le paquet de fèces (au coin à gauche).

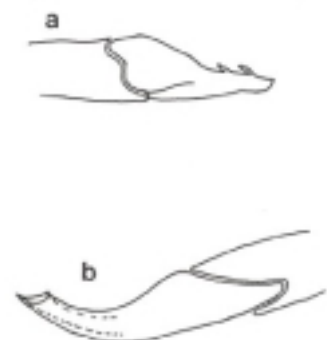


## Le rituel de l'accouplement

Les seuls préliminaires à l'accouplement sont le nettoyage par le mâle de ses chélicères et de ses pédipalpes (pièces buccales sensorielles). A la figure 2 nous voyons que les chélicères du mâle de *Varroa* sont en forme de tube dont il se sert pour transférer son sperme de son orifice génital à l'orifice copulateur de la femelle (solénostomes). Puis le mâle grimpe sur le dos d'une femelle et va vers ses pièces buccales, se tourne et longe vers l'arrière le bord du bouclier dorsal qui est bordé d'épines. Lorsqu'il atteint la zone anale qui n'est pas bordée d'épines, il bascule sous le ventre de la femelle qui lui facilite la tâche en se décollant de la paroi de l'alvéole. Sur la face ventrale (figure 1), le mâle tâte intensivement à l'aide de ses pédipalpes et de ses premières pattes tout en passant régulièrement d'un bord à l'autre de la femelle. Puis, s'il décide de rester, il s'immobilise au centre, dirige vers son orifice génital ses pièces buccales qui exécutent des mouvements d'aller-retour jusqu'à ce qu'une boule brillante (spermatophore) apparaisse. Alors, il va sur un côté et introduit du sperme dans un pore spécial situé entre la base des pattes III et IV de la femelle. Souvent il passe de l'autre côté où se trouve un autre pore avant de quitter la femelle. Les spermatozoïdes déposés dans les solénostomes migrent vers la spermathèque où ils seront stockés pour la reproduction future de la femelle.

### Figure 2

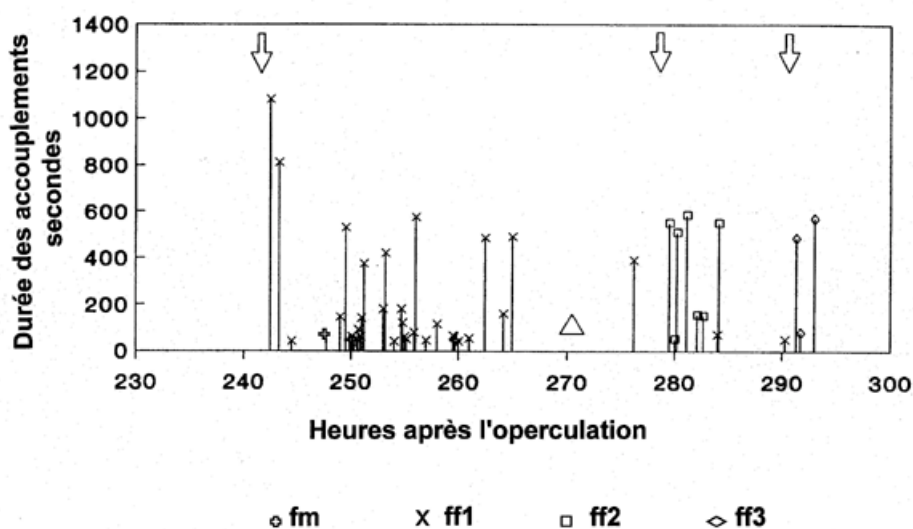
Les chélicères des femelles de *Varroa* (a) sont en forme de lame et servent à perforer la cuticule de l'abeille. Les chélicères du mâle sont en forme de tube (b) et servent au transfert du sperme qui est introduit dans des pores spéciaux à la base des pattes de la femelle.



Nous avons observé que 71% des accouplements durent moins de trois minutes car le mâle interrompt la séquence et qu'il ne transfère du sperme que dans les 26 % qui durent plus de six minutes. Les différentes étapes qui constituent l'accouplement permettent de garantir que la femelle est bel et bien une jeune *Varroa* et que le mâle est sain car apte à effectuer cette

séquence compliquée. Il ne fait pas de doute que le mâle reconnaisse les jeunes femelles puisque les accouplements avec la femelle mère sont avortés (figure 3). Dans cette figure nous voyons également que le premier accouplement a lieu peu de temps après l'arrivée de la première jeune femelle et qu'il s'accouplent régulièrement jusqu'à l'arrivée de la deuxième femelle. Dès ce moment les accouplements n'ont lieu qu'avec la deuxième femelle. Ce scénario qui se reproduit pour la troisième femelle assure que toutes les femelles soient fécondées.

**Figure 3**



Durées et fréquence des accouplements entre l'unique mâle et les *Varroa* filles successives dans une alvéole artificielle infestée naturellement par une *Varroa* mère (fm). Le mâle a mué en adulte 222 heures après l'operculation. Les flèches indiquent la mue des femelles filles (ff1, ff2, ff3).  $\Delta$  représente une période sans observation.

## Estimer le succès des accouplements

Comme le mâle est seul dans la descendance d'une femelle on peut s'attendre à ce qu'il ménage ses forces et qu'après avoir fertilisé une femelle il réserve sa semence pour les femelles qui émergeront plus tard. Nos observations ont montré que la stratégie de *Varroa* est différente car le mâle et les jeunes femelles *Varroa* s'accouplent un grand nombre de fois (figure 3). Ces répétitions pourraient hypothéquer la capacité du mâle à féconder toutes les femelles futures car elles occasionnent une dépense d'énergie pour la formation du sperme. Toutefois nous nous sommes méfiés que ces accouplements à répétition profitent bel et bien aux individus qui les entreprennent en augmentant leur fécondité.

Deux arguments sont en faveur de cette hypothèse. Premièrement nous avons observé que le mâle profite du trou de nutrition préparé par la femelle infestante. Grâce à ce trou, et malgré ses chélicères transformés en spermadactyles, le mâle se nourrit fréquemment ce qui lui permet de s'accoupler souvent.

Deuxièmement nous avons testé l'hypothèse suivante: le nombre d'accouplements influence la quantité de spermatozoides emmagasinés dans la spermathèque des femelles. Étant donné que les femelles se reproduisent lors de plusieurs cycles, il était très difficile de déterminer le nombre d'oeufs produits par chaque femelle. C'est pourquoi nous avons utilisé le nombre de spermatozoides présents dans la spermathèque des femelles comme critère de fécondité potentielle. Cela nous était permis par les deux fait suivants: le nombre de spermatozoides stockés dans la spermathèque des femelles *Varroa* est très faible (moins de 40 selon Alberti & Hänel, 1986) et est très proche du nombre maximum d'oeufs produit par des femelles, soit 30 (de Rujter 1987).

Pour tester cette hypothèse, nous avons mené l'expérience suivante dans des alvéoles artificielles transparentes contenant des pupes d'ouvrières: deux jeunes femelles filles ayant mué durant la nuit en l'absence de mâle, sont pourvues de 2 mâles. Ceux-ci sont prélevés dans des cellules naturelles. Les accouplements sont observés dans un incubateur à 34°C et 60 % H.r.. Nous avons considéré comme accouplements les actes sexuels ayant duré plus de 6 minutes. Trois groupes tests ont été déterminés: (A) les femelles fécondées par un unique accouplement, (B) les femelles fécondées par deux accouplements et (C) les femelles restées 48 heures en présence de mâles. Des femelles mères retirées du couvain operculé ont été utilisées en guise de contrôles (groupe D). Trois jours après les accouplements, les spermatozoides ont migré dans la spermathèque et ont la forme de fuseau ou de poire, et plus tard ils prennent la forme d'une bande (figure 4). Les femelles sont disséquées dans une solution de Ringer et leur spermathèque est extraite, puis éclatée entre lame et lamelle et les spermatozoides sont comptés sous le microscope.

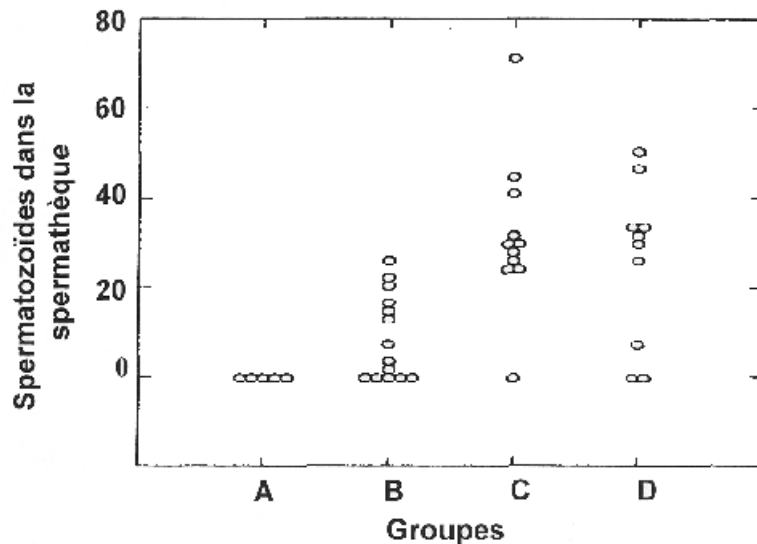
**Figure 4:** Spermatozoides de *Varroa* dans la spermathèque éclatée d'une femelle. La plupart n'ont pas encore terminé leur maturation et ont une forme vacuolée à une des extrémités. 30 Spermatozoides sont visibles.



## Accouplements nombreux: gage de fertilité

Aucune des cinq femelles qui avaient été accouplées une seule fois n'avait de spermatozoides dans la spermathèque tandis que chez les quatorze femelles accouplées deux fois, le nombre de spermatozoides variait de 0 (5 individus) à 26 spermatozoides (figure 5). A l'exception d'une, les onze femelles restées 48 heures en présence des mâles avaient plus de 24 spermatozoides (figure 2). Ces résultats montrent que les accouplements à répétitions observés entre les descendants adultes augmentent le nombre de spermatozoides stockés par une femelle. Ils indiquent également l'importance du facteur temps pour le parasite. Ainsi, dans l'exemple de la

figure 3 les deux premières filles sont vraisemblablement mieux fécondées que la troisième puisqu'elles se sont accouplées respectivement plus de huit fois et quatre fois. La troisième femelle quant à elle n'a pu être accouplée que deux fois par manque de temps étant donné que l'abeille s'est métamorphosée en adulte.



**Figure 5:** Nombre de spermatozoides dénombrés dans la spermathèque des femelles *Varroa*. Les groupes représentent des jeunes femelles qui se sont accouplées une fois (A), deux fois (B), ou *ad libitum* durant 48 heures (C). Les *Varroa* mères (D) sont issues de cellules de couvain et peuvent s'être reproduites auparavant.

## En conclusion

Il apparaît de nos observations que le parasite *Varroa* est pressé par le temps et que pour assurer la fertilisation de ses descendants les individus utilisent un lieu de rendez-vous qui sert de lieu d'accouplement. Afin que toutes les femelles soient fécondées, les femelles fraîchement muées sont préférées aux plus âgées. Tant qu'aucune femelle additionnelle n'a mué les plus âgées s'accouplent aussi souvent que possible ce qui augmente leur fertilité potentielle.

Chez son hôte d'origine, l'abeille indienne, *Varroa* ne se reproduit presque uniquement dans le couvain de faux-bourçons qui est moins protégé par les abeilles. Chez l'abeille européenne la défense des abeilles contre *Varroa* est faible et l'efficacité de ce parasite à se reproduire est bien visible.

D'après Donzé G., Fluri P, Imdorf A. (1998) Pourquoi les varroas s'accouplent-ils si souvent? La santé de l'abeille 165 (5-6) 141-146.

## Bibliographie

Les résultats complets ont été publiés dans les articles scientifiques suivants:

- Donzé G., Guerin P.M. (1994) Behavioral attributes and parental care of *Varroa* mites parasitizing honeybee brood. *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 34: 305-319
- Donzé G., Herrmann M., Bachofen B., Guerin P.M. (1996) The rate of infestation of brood cells and mating frequency affects the reproductive success of the honeybee parasite *Varroa jacobsoni*. *Ecol. Entomol.* 21: 17-26
- Donzé G. (1997) Time-activity budgets and space structuring by the different life stages of *Varroa jacobsoni* in capped brood of the honeybee, *Apis mellifera*. *J. Insect Behav.* 10: 371-393.
- Donzé G., Fluri P., Imdorf A. (1998) Un si petit espace, une si grande organisation: la reproduction de *Varroa* dans le couvain operculé de l'abeille. *Revue Suisse d'apiculture* (1-2) 11-18.