

Un si petit espace, une si grande organisation la reproduction de *Varroa* dans le couvain operculé de l'abeille.

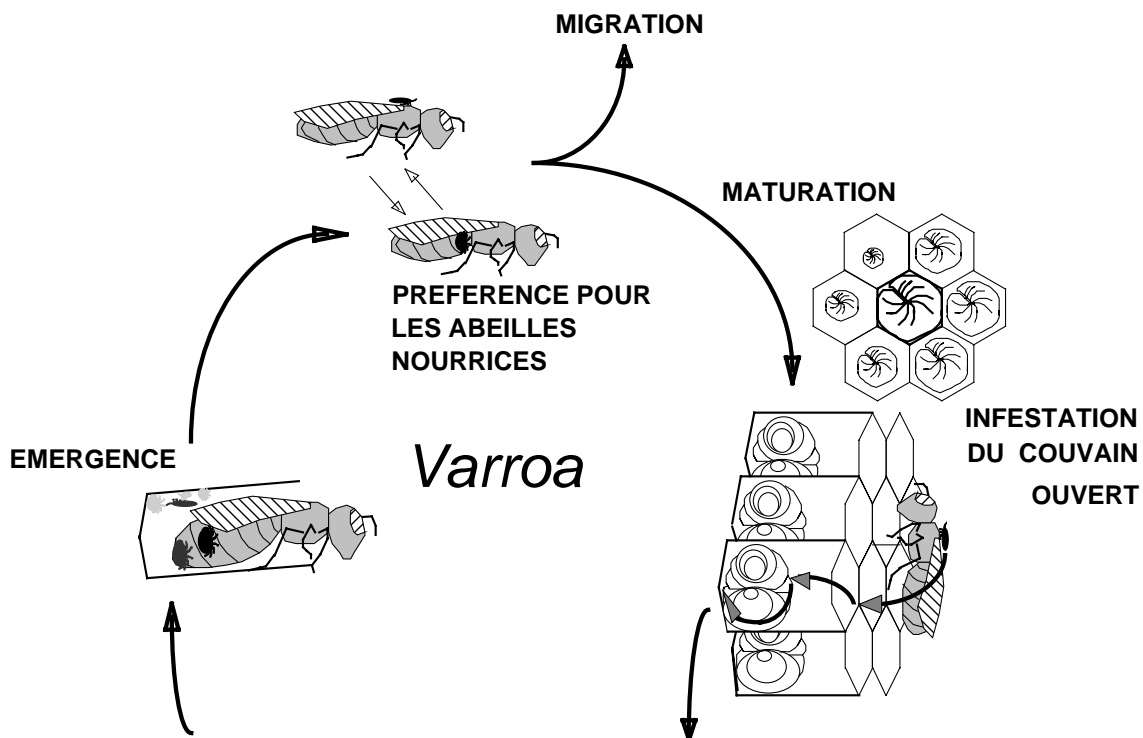
Gérard Donzé¹, Peter Fluri² et Anton Imdorf²

¹ Institut de zoologie, Université de Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel
Centre Suisse de Recherches Apicoles, Station de Recherche Laitières, Liebefeld, CH-3003
Berne

Depuis quelques années, lorsqu'un apiculteur ouvre du couvain operculé, c'est avec une certaine anxiété d'y trouver un grand nombre de *Varroas*. Voici quelques années, lorsque nous ouvrions des cellules de couvain, c'était avec l'esprit de découverte: le parasite *Varroa* allait peut-être nous dévoiler quelque peu son secret. Il le fit. Nous aimerions ici vous faire partager ce que nous avons eu la chance d'observer.

Des alvéoles transparentes pour lever le voile

Les femelles du parasite *Varroa* vivent sur les abeilles adultes où elles se nourrissent d'hémolymphe en perçant un trou entre les premières sternites de l'abdomen. La reproduction de l'acarien se déroule entièrement dans le couvain operculé de l'abeille c'est pourquoi, peu avant l'operculation des alvéoles, les femelles se glissent sous les larves âgées où elles s'immergent dans la gelée larvaire et attendent, hors de vue des abeilles adultes, que la cellule soit operculée (figure 1). Le développement de l'abeille et par conséquent, la reproduction de *Varroa* dans le couvain operculé dure 12 jours chez l'ouvrière et 14 jours chez le faux-bourdon. La reproduction s'interrompt lorsque l'abeille devient adulte et émerge de l'alvéole. Observer le parasite dans le couvain operculé est malaisé, c'est pourquoi nous avons décidé de développer une technique d'observation utilisant des alvéoles transparentes. Des tubes en polystyrol ont été coupés et assemblés dans un support plastique, puis recouverts de miel pour que les abeilles les préparent pour la ponte. Le paquet de cellules a ensuite été inséré dans un cadre de couvain (figure 2) et placé dans une colonie infestée par *Varroa*. A l'aide d'une grille, la reine de la colonie a été enfermée durant 12 heures sur ce cadre artificiel. Les larves d'abeille sont élevées par les ouvrières durant les 8 jours qui suivent et certaines sont infestées par des *Varroa*. Les alvéoles operculées ont été transférées dans un incubateur au laboratoire, simulant les conditions de température et d'humidité relative de la ruche. Dans l'incubateur se trouvait une loupe munie d'une caméra vidéo et d'un appareil photo permettant les observations directes, ainsi que l'enregistrement des comportements des acariens (figure 3a, b).



REPRODUCTION DANS LE COUVAIN OPERCULE

Figure 1 Cycle biologique de *Varroa*. Les abeilles adultes ne sont parasitées que par les femelles qui montrent une préférence pour les abeilles nourrices. Pour se reproduire les acariens vont infester une alvéole de couvain ouvert en se glissant sous la larve peu avant l’operculation. La reproduction du parasite se déroule dans le couvain operculé. Chaque femelle *Varroa* pond 5-6 oeufs dont seul le premier se développe en mâle. Dès que leur développement est terminé, les jeunes adultes s’accouplent. A l’émergence de l’abeille les femelles adultes survivront dans la colonie, les mâles mourront.

Figure 2 Sur une cire bâtie, des alvéoles artificielles contiennent des larves d'ouvrières et de faux-bourçons.



Figure 3a Les alvéoles infestées par *Varroa* sont observées dans un incubateur simulant les conditions de température et d'humidité de la ruche. Une alvéole est placée sous une loupe munie d'une camera vidéo.

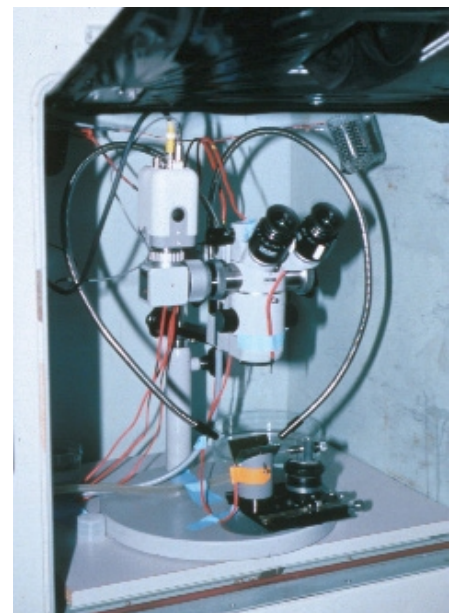


Figure 3b Les observations s'effectuent à l'aide des oculaires de la loupe qui émergent à travers la porte de l'incubateur ou sur le moniteur de la video.

Photo J. Hättenschwiler

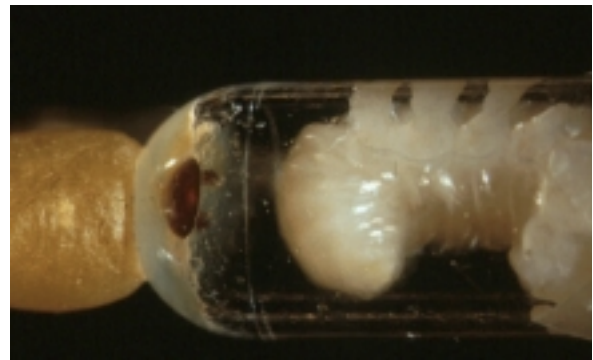


De l'operculation de l'alvéole à la pupation de l'abeille

Le cocon et les fèces

Peu après l'operculation de son alvéole, la larve d'abeille se déroule et consomme le reste de la gelée larvaire. L'acarien qui se trouve dans la gelée en profite pour s'agripper à la larve et se libérer de la gelée où il est englué (figure 4). La reproduction du parasite va pouvoir débuter. Durant environ 33 heures chez l'ouvrière et 48 heures chez le faux-bourdon, la larve d'abeille sécrète son cocon de ses glandes sericigènes (pièces buccales) et l'applique contre la paroi de l'alvéole en effectuant continuellement des rouler-boulers. A cause de ceux-ci, le parasite ne peut rien faire d'autre que de sucer régulièrement l'hémolymphe de son hôte, ce qui lui permet de commencer sans tarder le développement de ses oocytes afin de pondre le premier oeuf le plus vite possible. Ceci est important, car le temps à sa disposition pour sa reproduction est limité par la durée du couvain operculé.

Figure 4 Peu après l'operculation de l'alvéole on aperçoit une *Varroa* dans la gelée que la larve vient de quitter. L'acarien s'agrippera à l'abeille lorsque celle-ci mangera la gelée.

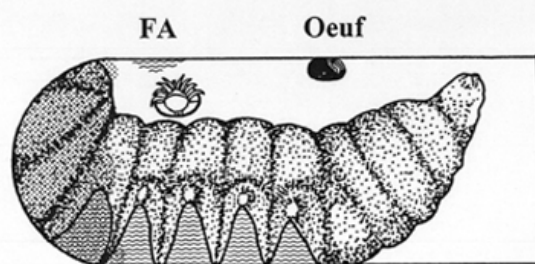


Lorsque son cocon est terminé, la larve d'abeille s'immobilise sur le dos, le thorax et la tête dirigés vers le haut (figure 5b). Cette prépupe, comme nous l'appellerons, n'occupe que deux tiers de l'alvéole, laissant au *Varroa* toute la partie supérieure et la zone antérieure, vers l'opercule. La femelle *Varroa* concentre ses fèces sur une petite zone de l'alvéole le plus souvent proche de la zone anale de la prépupe (figure 5a, b). De couleur blanche, ce paquet de fèces est bien visible lorsqu'on ouvre du couvain operculé, ce qui permet de reconnaître les alvéoles infestées.

Figure 5a Alvéole infestée par deux *Varroa*. L'abeille est au stade de prépupe (vue ventrale). La zone blanche dans la partie postérieure est le paquet de fèces tandis que deux oeufs ont été pondus en avant. Une *Varroa* est sur la paroi de l'alvéole et l'autre se déplace sur l'abeille.



Figure 5b Prépupe d'ouvrière en vue latérale et représentation des lieux préférés pour le paquet de fèces (FA) et la ponte du premier oeuf.



La stratégie du parasite: assurer la survie de l'hôte

Le comportement des femelles change progressivement depuis l'operculation de l'alvéole. Elles sont de moins en moins actives afin d'économiser leur énergie et sont de plus en plus souvent sur la paroi de l'alvéole, la tête en bas, où elles passent 90 % de leur temps sur les fèces. Elles ne descendent sur l'abeille que pour s'y nourrir et retournent rapidement sur le paquet de fèces après chaque repas. Il est intéressant de noter que jamais le parasite ne se nourrit sur les segments de la tête ou du thorax de la prépupe mais toujours sur les bourrelets latéraux des segments abdominaux. Nous pensons que ce comportement évite d'occasionner des dommages aux appendices (pièces buccales, antennes, ailes et pattes) de l'abeille en développement. Il ne faut pas oublier que si l'abeille meurt ou est difforme, le parasite sera prisonnier de l'alvéole car incapable d'ouvrir l'opercule.

Figure 6 Un oeuf sort de l'orifice de ponte et est appliqué contre la paroi de l'alvéole. La nymphe qu'il contient est toujours dirigée avec la face ventrale contre l'alvéole afin qu'elle puisse se déplacer à son éclosion.



Le lieu de ponte est soigneusement choisi

Soixante à septante heures après l'operculation, le paquet de fèces est le point de départ de la recherche du lieu de ponte du premier oeuf. Comme le paquet de fèces, les oeufs ne sont pas déposés au hasard. Après s'être avancé aux trois-quarts de l'alvéole, l'acarien zigzague d'un côté à l'autre de la cellule avant de s'immobiliser sur le lieu de ponte. Puis la femelle plie ses deux premières paires de pattes vers l'orifice de ponte situé au centre de sa face ventrale. Puisque l'oeuf est pondu au plafond de l'alvéole, ces quatre pattes le soutiendront à sa sortie et l'appuieront contre la paroi de l'alvéole. A cause de sa grande taille (figure 6), l'expulsion de l'oeuf n'a pas l'air aisée et on peut voir les pattes de la femelle vibrer sous l'effort. Après la sortie de l'oeuf, la femelle reste 20 à 30 minutes immobile et en soutenant l'oeuf de ses 4 pattes. Après cette période elle s'en va, sans avoir oublié de tester si l'oeuf colle au plafond de l'alvéole. Le

premier oeuf est situé dans la partie antérieure de l'alvéole et plus remarquable, presque toujours dans un des trois angles supérieurs de l'hexagone. Dans une ruche infestée, il est aisé d'observer la position de l'oeuf en retirant délicatement l'opercule de cellules contenant des prépupes et en s'aidant d'une bonne lumière.

Comme nous le voyons à la figure 5a, b, la plupart des cellules parasitées à la fin du stade de prépupe ont un seul paquet de fèces dans la partie postérieure et un oeuf (cellules d'ouvrières) ou deux oeufs (cellules de faux-bourçons) dans la partie antérieure. On peut se demander comment le parasite localise ces positions et dans quel but car jamais nous n'avons observé de fèces ni d'oeufs déposés sur la prépupe. Nous avons pu montrer qu'il différencie la composition chimique du cocon et de la cuticule de la prépupe. De plus, en utilisant des alvéoles tournées de 180° (ayant la prépupe pendue au plafond) il est apparu que la zone anale de l'abeille et la gravité sont des stimuli utilisés par *Varroa*.

Le premier oeuf doit être protégé

La position de l'oeuf et celle du paquet de fèces semblent indiquer qu'elles assurent une survie optimale de l'oeuf: le paquet de fèces est le lieu de prédilection des femelles qui rarement vont en avant de l'alvéole et donc ne risquent pas de bousculer leurs oeufs. Ceci est primordial, car à la ponte l'oeuf contient une protonymphe qui a toujours les pattes tournées en direction de la paroi de la cellule. Si l'oeuf est retourné, la protonymphe restera collée le dos contre la cellule, sera incapable de bouger et mourra.

De la pupation à l'émergence de l'abeille

Il existe un autre risque pour l'oeuf, celui d'être bousculé par les mouvements de la prépupe se transformant en pupa (figure 1). Durant cette transformation, les pièces buccales et les pattes émergent et il arrive qu'elles bousculent l'oeuf. La position de l'oeuf en avant et dans un angle de l'alvéole diminue ces risques.

Agrandir la place disponible et nourrir ses descendants

La pupation ne dure que 30-40 minutes, mais modifie radicalement l'environnement du parasite (figures 5b, 7b). Pourtant, même si durant cette transformation les femelles *Varroa* sont fréquemment poussées hors des fèces par les mouvements de l'abeille, elles y reviennent de suite.

Dès la fin de la pupation, les *Varroa* vont pousser très fréquemment les troisièmes pattes de la pupa afin d'agrandir l'espace disponible autour des fèces. (figures 7a, 7b, 8). La deuxième tâche de la femelle est de préparer un lieu de nutrition dans la nouvelle cuticule de la pupa. Les premières suctions sur la pupa durent jusqu'à deux heures, alors que celles sur la prépupe durent en moyenne 2.7 minutes. La femelle *Varroa* investit beaucoup d'énergie dans la

préparation du lieu de nutrition parce qu'il sera l'unique trou utilisé par tous les acariens présents dans l'alvéole. Nous avons pu montrer que les protonymphes sont incapables de se nourrir par leurs propres moyens, ce qui les oblige à rejoindre le lieu de nutrition et donc le groupe. Lorsqu'on ouvre des alvéoles âgées, on trouve tous les acariens qui ne sont pas en mue, agrégés, la tête en bas sur ou à proximité du paquet de fèces. Lorsqu'ils sont affamés, ils descendent sur la puppe, cherchent le lieu de nutrition où ils se nourrissent avant de remonter sur les fèces (figures 7a, 7b, 8). Ce comportement stéréotypé a des avantages pour les parasites. D'une part, les dommages à la puppe sont gardés à un bas niveau (un seul trou) ce qui réduit les risques d'hémorragie. D'autre part, lorsque le trou de nutrition n'est pas utilisé aucun acarien ne bloque son accès. De plus, les nymphes d'acariens muent dans des zones à part du lieu d'aggrégation ce qui leur assure de ne pas se faire bousculer par les autres parasites (figures 7b et 9).

Figure 7a Vue latérale d'une puppe avec le paquet de fèces, deux femelles *Varroa* et un oeuf sur la cellule. Les troisièmes pattes de la puppe ont été écartées l'une de l'autre et une protonympe cherche le lieu de succion sur l'abdomen de la puppe.



Figure 7b Puppe d'ouvrière en vue latérale et représentation des lieux préférés pour le paquet de fèces (FA) et les mues.

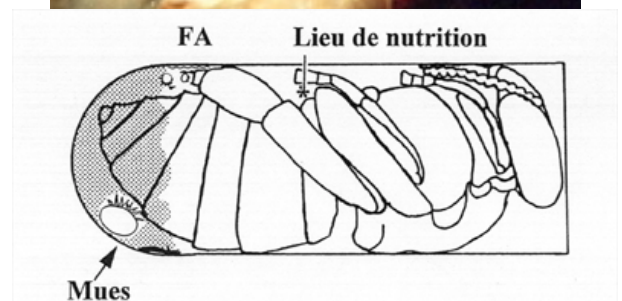
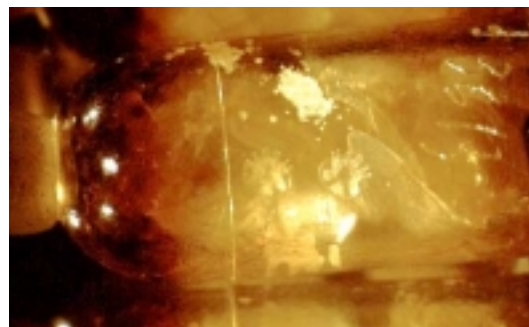


Figure 8 Prise de vue au microscope électronique à balayage. Une femelle *Varroa* adulte est en train de se nourrir sur le 5ème segment de la puppe. La troisième paire de pattes a été écartée par la femelle infestante afin de libérer l'accès à la face ventrale de la puppe.



Figure 9 Alvéole de faux-bourdon infestée par *Varroa*. Deux deutonymphes se sont retirées sur le côté de l'alvéole dans une zone tranquille pour muer en adulte. La couleur jaune-brune de la pupe indique son âge supérieur à celle de la figure 7.



En point de mire: s'accoupler

L'aggrégation des jeunes adultes sur le paquet de fèces peut être vu comme le but final des adaptations spatiales du parasite dans l'alvéole: elle permet à l'unique mâle de chaque famille de se trouver au même endroit que les femelles pour les féconder. Cela peut paraître surprenant dans un si petit espace, mais ne l'est pas si on sait que l'alvéole est coupée en deux parties par les deuxièmes pattes de la pupe et si l'on sait que les mâles ne survivent pas hors des alvéoles. Si une femelle n'est pas fécondée dans le couvain operculé, elle restera stérile et ne contribuera pas à la survie de l'espèce.

Puisque le premier oeuf est pondu 70 heures après l'operculation de l'alvéole et que les oeufs suivants sont pondus environ toutes les 30 heures, les descendants atteignent l'âge adulte successivement en commençant par le mâle. Celui-ci est sexuellement mature lorsque la première femelle devient adulte et va s'accoupler plusieurs fois avec elle jusqu'à ce que la deuxième femelle-fille arrive. Chaque femelle-fille sera accouplée aussi souvent que possible jusqu'à ce qu'une autre arrive ou que l'abeille quitte l'alvéole. La reproduction de *Varroa* est ainsi limitée par la durée du couvain operculé, soit environ 12 jours chez l'ouvrière et 14 jours chez le faux-bourdon. Pour cette raison, le couvain de faux-bourdons est fortement préféré par les *Varroa* qui ont le temps de produire plus de femelles-filles que dans le couvain d'ouvrières.

Beaucoup d'apiculteurs sont fascinés par la biologie unique de l'abeille, la prochaine fois que vous ouvrirez du couvain d'abeilles, prenez deux minutes pour observer (une loupe est utile). Avec un peu de chance vous aurez un regard dans la magie d'une espèce merveilleusement adaptée au couvain de vos protégées. Malheureusement, cette magie là nous cause beaucoup de soucis.

D'après:

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.

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.