

Ces bourdonneuses qui nous refont une reine

par **Janine KIEVITS**

Une colonie bourdonneuse n'a plus d'avenir. Elle ne peut plus élever que des mâles, soit parce que sa reine a perdu la capacité à féconder les œufs qu'elle pond, soit – et c'est le cas le plus fréquent – parce qu'il n'y a plus de reine du tout, et que des ouvrières pondeuses ont pris le relais. Et pourtant... de temps en temps, c'est rarissime mais cela arrive, un apiculteur a la surprise de découvrir un beau couvain en développement dans la ruche dont il s'apprêtait à secouer les cadres. Comment est-ce pensable ? Bien des hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette étrangeté. L'une d'elles a un support scientifique : c'est (accrochez-vous) la parthénogenèse thélytoque. Ciel ! Que peut bien recouvrir ce terme barbare ?

a parthénogenèse, nous en avons tous entendu plus ou moins parler dans les cours de biologie que dispensent les écoles d'apiculture et les ruchers-écoles. C'est que nos abeilles sont parthénogénétiques : si la reine pond bien des œufs fécondés, qui donnent des femelles (ouvrières ou futures reines), elle en pond aussi de non fécondés¹, ceux qui donnent naissance aux mâles. Quant aux ouvrières pondeuses, si elles disposent d'ovaires développés, elles ne sont pas capables de s'accoupler, et ne pondent donc que des œufs non fécondés et n'engendrent par conséquent que des mâles. Seulement

voilà : il arrive qu'au milieu de tous ces mâles, vienne se glisser une femelle ; qui peut donner une ouvrière, mais aussi une reine... car la parthénogenèse, ce n'est pas si simple ! Allons donc y voir de plus près.

La parthénogenèse, une reproduction sexuée

Voilà qui est étonnant. La parthénogenèse, n'est-ce pas justement un système simple pour se passer de la reproduction sexuée ? Non, ne confondons pas avec la reproduction de type vé-

1 – En langage scientifique, un œuf est fécondé par définition ; l'œuf non fécondé est en fait un ovule. En langage courant, tout ce qui est pondu est un œuf. Nous nous tiendrons dans ce texte au langage courant, afin de ne pas l'alourdir plus qu'il ne l'est déjà.

gétatif, où par exemple un individu bourgeoise pour donner naissance à un autre. Celle-ci s'observe chez les végétaux bien sûr, mais aussi chez les animaux, comme l'hydre d'eau douce, ou encore chez certains types de méduses. Ce type de reproduction s'opère sans l'intervention de cellules sexuelles spécialisées dans la reproduction.

Mais les végétaux et animaux qui pratiquent la parthénogenèse fabriquent bel et bien des cellules sexuelles, ce qu'on appelle, en biologie, des gamètes (voir l'encadré). Seulement, ces cellules vont donner naissance à un nouvel individu sans que soit nécessaire l'intervention d'un partenaire de l'autre sexe. Il s'agit donc d'une évolution particulière de la reproduction sexuée, et qui n'est pas plus simple que celle-ci, puisqu'il faut que les gamètes, destinés en principe à fusionner avec un autre gamète, se débrouillent pour réaliser tout seuls ce qu'ils auraient dû faire normalement avec un partenaire.

La méiose, on le sait (encadré) a pour effet de diviser en deux le nombre de chromosomes, produisant des gamètes haploïdes. Produire un mâle haploïde par parthénogenèse ne pose donc pas problème (un jeu de chromosomes suffit tout à fait au fonctionnement normal des cellules de l'organisme). Mais produire une femelle diploïde est un brin plus compliqué ! Il existe dans la nature plusieurs systèmes pour cela, nous n'en retiendrons qu'un, celui qui concerne l'abeille : l'ovule produit par la méiose fusionne avec un globule polaire (voir l'encadré), qui remplit le rôle que tient le spermatozoïde dans la reproduction

sexuée « normale » – il y a donc autofécondation.

Le second problème consiste à activer l'œuf produit pour qu'il entame son développement, ce que fait normalement la fécondation. Chez l'abeille, l'œuf non fécondé est activé mécaniquement, par l'oviducte commun qui le comprime au point de le déformer. L'œuf fécondé est aussi déformé puisqu'il passe par la même voie, mais s'il est fécondé artificiellement après avoir été prélevé avant son passage dans l'oviducte en question, il se développera tout aussi bien, la fécondation suffisant à déclencher le processus (Sasaki et Obara 2002).

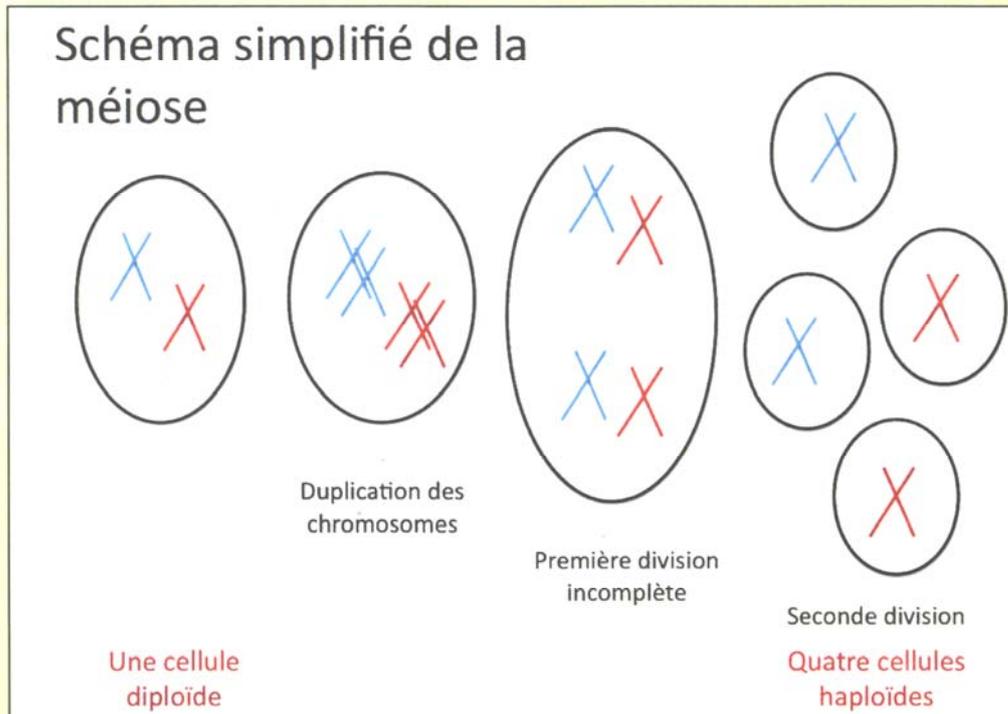
La parthénogenèse, un mode de reproduction très courant

Les abeilles ne sont pas les seules, tant s'en faut, à pouvoir donner naissance à de nouveaux individus par parthénogenèse. Ce mode de reproduction se rencontre aussi chez les vertébrés, où il est pratiqué par des amphibiens, reptiles et poissons. Parmi ceux-ci il s'en trouve même qui sont devenus, au fil de l'évolution, strictement parthénogénétiques : environ 80 espèces de lézards (les fouette-queues notamment), poissons et amphibiens ne comportent plus que des individus femelles, et se passent allègrement de mâles pour la reproduction (Booth *et al.* 2012). Chez d'autres (le dragon de Komodo par exemple, ou certains requins), la parthénogenèse est accidentelle, la règle restant la reproduction sexuée.

Mitose, méiose, petit rappel de biologie

Les cellules sexuelles, qu'en biologie on appelle gamètes, sont issues d'une division cellulaire un peu particulière.

La plupart des individus possèdent deux jeux complets de chromosomes (et donc de gènes) : ils sont diploïdes. Lorsque leurs cellules se multiplient, elles commencent par reproduire les deux jeux de chromosomes puis les séparent de façon égale avant de se diviser en deux. Une cellule diploïde donne ainsi naissance à deux cellules également diploïdes. Cette division « ordinaire » est appelée la mitose.



Mais les cellules sexuelles sont destinées à fusionner avec une autre cellule, et le nombre ne peut être multiplié par deux à chaque génération ! Les cellules sexuelles n'ont donc qu'un seul jeu de chromosomes, elles sont haploïdes. Elles sont issues d'une division spéciale, la méiose, qui est en fait une double division : la cellule-souche commence par reproduire ses deux jeux de chromosomes, puis les sépare, mais avant d'achever la division cellulaire, une seconde division a lieu, qui re-sépare les chromosomes, laissant un seul jeu de chromosomes dans chacune des cellules formées. La double division forme en principe quatre nouvelles cellules, mais attention, si les spermatozoïdes sont bien quatre à sortir d'une cellule-souche, les cellules-souches femelles ne produisent qu'un seul ovule à la fois – celui-ci a bien besoin de toute la matière cellulaire ! – et les trois jeux de chromosomes excédentaires sont évacués dans de petits globules, dits globules polaires.

Curieusement, l'ovule n'achève pas son développement, qui reste bloqué en pleine méiose ; c'est la fécondation qui, classiquement, donne le signal de l'achèvement du processus, et le dernier globule polaire n'est expulsé qu'au moment de la fusion avec le spermatozoïde, qui fera de l'ovule un œuf. Ceci est vrai chez l'abeille comme chez l'homme.

Mais c'est le monde des invertébrés qui en offre le plus d'exemples.

Si les pucerons, par exemple, se multiplient avec une telle rapidité, c'est qu'ils ne s'embarrassent pas de vains ébats. Les femelles, au printemps, donnent naissance directement à de petites femelles produites par parthénogenèse. Ce n'est qu'en automne que naîtront des mâles en plus des femelles, et qu'aura lieu une reproduction sexuée, fournissant les œufs qui éclore au printemps suivant pour donner de nouvelles femelles fondatrices. Plusieurs espèces de phasmes font de même : les femelles vierges produisent des femelles qui leur sont identiques, tout en pouvant se repro-

duire de façon sexuée s'il y a assez de mâles pour cela. Quant aux Hyménoptères, guêpes, fourmis et abeilles, ils pratiquent comme notre abeille mellifère : les œufs non fécondés donnant des mâles et les fécondés des femelles.

Il y a donc différents types de parthénogenèse : celle qui ne donne que des mâles, et est dite arrhénotoque ; celle qui ne donne que des femelles, et est dite thélytoque (nous y voilà !) ; et celle qui peut donner naissance aux deux sexes, la parthénogenèse deuthérotoque.

Nos abeilles pratiquent, en principe, la parthénogenèse arrhénotoque. Mais il y a aussi des abeilles qui pratiquent thé-

Auteur : Discott, source : Wikimedia Commons.



L'abeille du Cap, cousine proche de notre abeille, pratique couramment la parthénogenèse thélytoque.

lytoquie, et une sous-espèce d'*Apis mellifera*, la *capensis*, l'abeille du Cap donc, en use même tout à fait couramment.

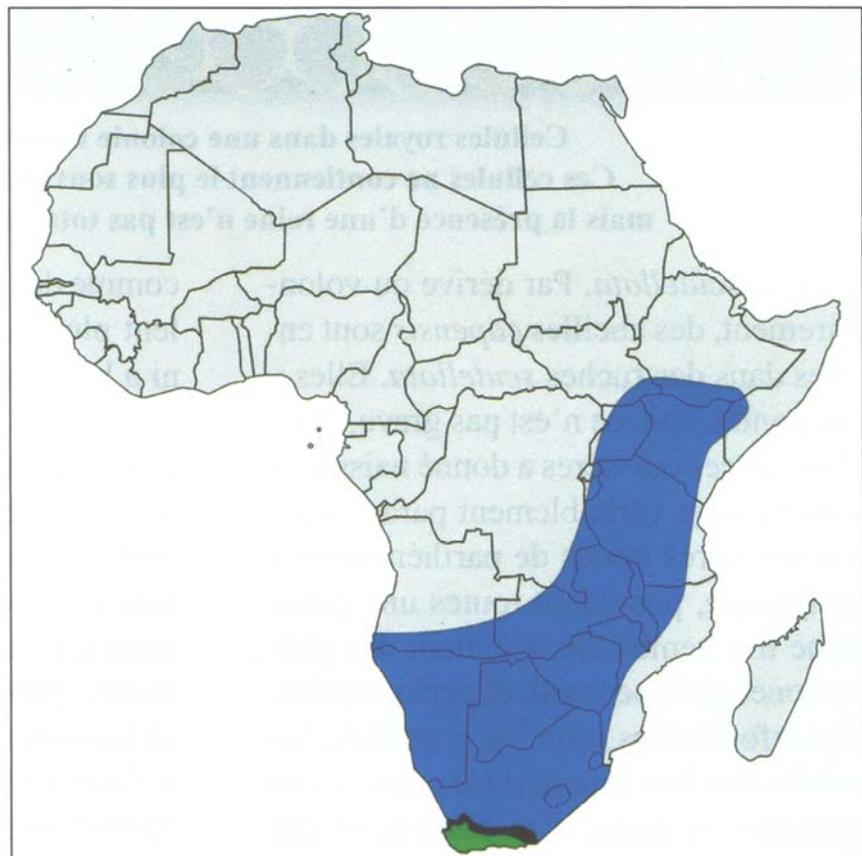
L'abeille du Cap, une curiosité qui a plutôt mal tourné

Chez l'abeille du Cap, cousine très proche de nos abeilles puisqu'il s'agit de la même espèce, toutes les ouvrières sont aptes à pondre et à produire de nouvelles femelles, y compris de nouvelles reines. Elles pondent d'ailleurs de préférence aux endroits où les cellules ont le plus de chance de devenir royales. Ceci se passe lorsque la ruche est orpheline bien sûr, mais tout aussi bien lorsque la ruche a une mère en ponte, et on estime que 40 à 60 % des jeunes reines produites lors de l'essaimage sont des filles d'ouvrières (finie la lutte des classes!). Ces reines vont se faire féconder tout aussi bien que les autres. Les ouvrières *capensis* ont des ovaires plus développés que ceux des ouvrières pondeuses des autres abeilles mellifères, et elles possèdent souvent une spermathèque (Goudie et Oldroyd 2014).

Ces caractéristiques donnent à l'abeille du Cap un avantage compétitif remarquable, et ef-

frayant, sur les autres sous-espèces d'abeilles mellifères. Les ouvrières *capensis* peuvent en effet parasiter les ruches des autres abeilles, et elles le font effectivement avec une autre sous-espèce africaine, *Apis mellifera scutellata*.

Voici l'histoire. *Capensis* et *scutellata* ont des territoires séparés; la première est propre à l'extrême sud de l'Afrique du Sud, la seconde occupe une bonne partie du restant du territoire africain, et les deux coexistent dans une zone d'hybridation stable qui sépare ces deux territoires. Un jour, un apiculteur professionnel sud-africain a eu la fausse bonne idée de transporter 200 colonies de *capensis* plus au nord, à travers la zone d'hybridation, jusque dans le terri-



Carte de l'Afrique montrant les zones d'habitat de *Apis mellifera capensis* (en vert), *A. m. scutellata* (en bleu) et la zone d'hybridation (en noir) où les deux sous-espèces coexistent naturellement.

Auteur : Discott, source : Wikimedia Commons.



**Cellules royales dans une colonie bourdonneuse.
Ces cellules ne contiennent le plus souvent qu'un roi...
mais la présence d'une reine n'est pas totalement à exclure !**

toire de *scutellata*. Par dérive ou volontairement, des abeilles *capensis* sont entrées dans des ruches *scutellata*. Elles y ont pondu, soit, ce n'est pas grave. Mais l'une de ces ouvrières a donné naissance à un lignage véritablement parasitique : ces ouvrières issues de parthénogenèse thélytoque, possédant toutes une génétique très semblable, émettent des phéromones de type royal, et performantes. Si performantes, que les *scutellata* les préfèrent à leur propre reine ; celle-ci est négligée, sa ponte s'en ressent, et elle finit par dépérir. Les *capensis* de cette lignée se comportent d'ailleurs en tout

comme des quasi-reines : elles ne travaillent plus guère, ni à soigner le couvain ni à butiner, et ne font plus que pondre. Leurs œufs sont abondants (à la fin du processus ils sont parfois douze par cellule !), et les *scutellata* les soignent de préférence aux leurs. En conséquence de tout cela, la colonie perd progressivement ses ouvrières *scutellata*, et finit par mourir puisque les *capensis* qui restent ne travaillent pas (Kryger 2001 ; Goudie et Oldroyd 2014). On estime que plus de 30 000 colonies de *scutellata* ont été infectées à ce jour². Pour les apiculteurs d'Afrique du Sud le problème est d'une

2 – Source : article sur l'abeille du Cap, sur le site de l'Université de Floride : http://entnemdept.ufl.edu/creatures/misc/bees/cape_honey_bee.htm, consultation le 18 août 2017.

importance économique considérable, pire que la varroose, et l'on pourrait bien avoir là une nouvelle plaie apicole d'envergure mondiale si *capensis* parvenait à s'exporter plus loin !

Quand nos abeilles s'y mettent aussi

La parenté de nos abeilles avec celles du Cap est telle, qu'on ne s'étonnera pas trop d'apprendre que nos abeilles peuvent aussi, même si c'est dans une mesure bien moindre, pratiquer la parthénogenèse thélytoque.

Un chercheur états-unien, Mackensen, a tenté en 1943 d'évaluer le nombre d'œufs femelles pondus par des reines vierges. Il a doublement narcosé au CO₂, pour les amener à pondre, un bon nombre de reines appartenant à trois lignées, deux italiennes et une caucasienne. Cinquante de ces reines ont produit assez de couvain pour faire des comptages. Il ressort de ces comptages que si des femelles ont bien été produites, la proportion de celles-ci n'a jamais dépassé le pour-cent, et varie fortement d'une reine à l'autre. Ces œufs femelles peuvent parfaitement être élevés en reines, et Mackensen l'a fait pour une série d'entre eux (Mackensen 1943).

Nos abeilles ont donc bien une capacité latente à remérer leur colonie devenue bourdonneuse, et cette capacité semble pouvoir être développée dans certaines conditions. En Arizona, un couple d'apiculteurs, les Lusby, en a fait involontairement le constat. Ils ont développé un programme d'élevage visant

à sélectionner des abeilles capables, sous le climat de cet État, de produire des reines et des mâles toute l'année. À cette fin, ils ont constitué en fin de saison des nuclei orphelins dans lesquels ils ont introduit des reines vierges. Dans bon nombre de ces colonies – et ils s'y attendaient –, la reine n'a pas réussi la fécondation et les colonies sont devenues bourdonneuses. Mais dans une lignée, baptisée LUS, certaines de ces colonies bourdonneuses ont réussi à produire, outre du couvain d'ouvrières, de nouvelles reines. Une étude (DeGrandi-Hoffman *et al.*, 1991) a alors été conduite pour évaluer scientifiquement la proportion de ces colonies pratiquant la parthénogenèse thélytoque, en les comparant avec d'autres colonies de contrôle. Des nuclei orphelins ont donc été constitués, mais sans introduction de reine cette fois. Sur les 9 colonies de contrôle, aucune n'a réussi un élevage royal ; mais sur les 18 colonies de la lignée LUS, 9 reines ont été élevées avec succès. L'une d'entre elles a pu se faire féconder, et a développé par la suite un couvain tout à fait normal.

Un avantage sélectif ?

On peut légitimement se demander pourquoi nos abeilles ne pratiquent pas plus souvent ce type de parthénogenèse. En effet, elles restent tout à fait dépendantes de la bonne issue de leur élevage royal, et des vols de fécondation de l'unique reine vierge restée à leur tête après celui-ci. Selon DeGrandi-Hoffman et collègues, la raison en est peut-être dans les pratiques apicoles qui visent à supprimer les bourdonneuses dès que

possible, soit en les secouant, soit en les remérant.

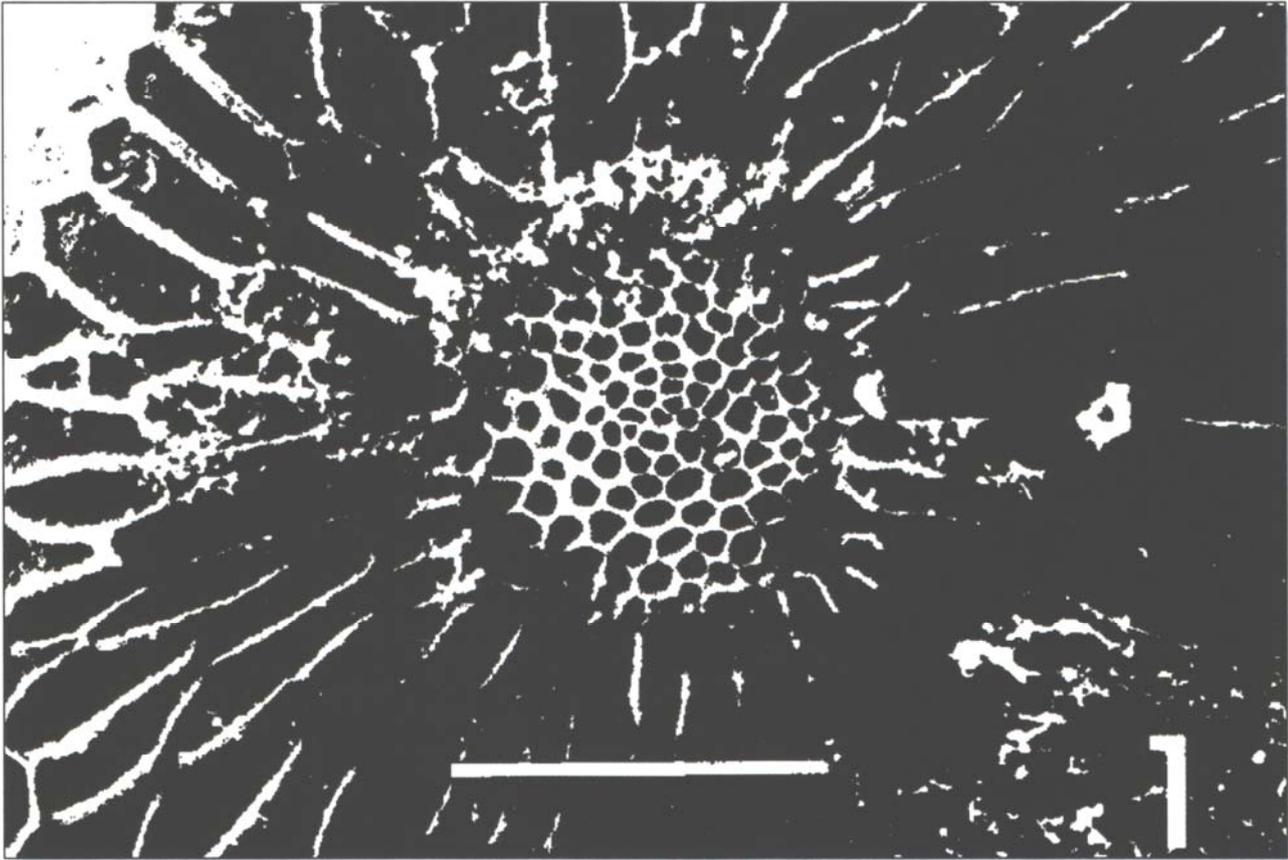
Il faut toutefois savoir que la parthénogenèse thélytoque n'a pas que des avantages. Il est clair qu'elle accroît le succès reproductif de l'espèce, que ce soit en permettant de « rattrapages » comme dans le cas de notre abeille, ou en épargnant le coût énergétique que représentent l'élevage de mâles et la copulation, comme dans le cas des pucerons. Toutefois elle n'est pas sans danger. La fonction biologique de la reproduction sexuée est de favoriser le mélange de génétiques d'origines différentes, ce qui dynamise l'évolution de l'espèce et sa capacité d'adaptation au milieu. La parthénogenèse thélytoque n'a pas cet avantage ; lorsqu'elle prend le pas sur la reproduction sexuée « normale » au point d'évincer celle-ci, ce qui est le cas de l'abeille parasite du Cap, mais aussi, on l'a vu, de certains poissons, amphibiens et reptiles, la capacité adaptative de l'espèce se trouve réduite, et celle-ci peut s'enfermer dans un cul-de-sac évolutif.

Revenant plus précisément à notre abeille – et ceci est une réflexion personnelle – *Apis mellifera* trouve peut-être aussi avantage à ce qu'un certain nombre de ses colonies deviennent bourdonneuses. Les colonies bourdonneuses ne tuent pas leurs mâles en fin de saison, et ces mâles sont tout à fait aptes à se reproduire ; ils peuvent donc assurer un avenir à une colonie qui, pour une raison ou une autre, aurait entrepris un élevage tardif. Par ailleurs, les bourdonneuses finissent pillées, et on peut imaginer que dans la nature ce miel était parfois bien-

venu pour les voisines... Il en va de même, d'ailleurs, en apiculture, et les bourdonneuses de fin de saison, pourvu que leur nombre reste restreint, peuvent aussi constituer une opportunité, que ce soit pour féconder des reines nées tardivement, ou pour répartir des ressources en miel et pollen avant l'hivernage. Mais ne nous faisons pas d'illusions ! Si les bourdonneuses construisent volontiers des cellules royales, celles-ci ne renferment, dans l'immense majorité, qu'un... roi (déjà condamné) et non la jeune reine que nous aimerions y voir !

La thélytoque, une explication ?

Plusieurs explications circulent à propos de ces « bourdonneuses qui redémarrent ». Selon certains, la reine ne pondrait que des œufs fécondés, et les ouvrières nettoieraient les œufs pondus dans les cellules de mâles. On n'aperçoit pas quels sont les faits qui ont pu jeter les bases d'une telle hypothèse. La littérature non seulement n'appuie pas celle-ci, mais n'en évoque même jamais la possibilité. Elle semble même l'exclure : dans une recherche déjà ancienne, un chercheur américain a examiné plus de 700 œufs d'abeille, dont une partie fraîchement pondue, pour examiner la modification du micropyle (l'ensemble de petits trous par où pénètre le spermatozoïde) dans les heures suivant la ponte ; il n'a jamais rencontré aucune trace de sperme sur un œuf pondu, et pense que la pénétration du sperme est complète dès avant la ponte (Williams 1986). En outre Sasaki et Obara (2002) ont fécondé artificiellement des œufs dans les



Micropyle d'un œuf d'abeille.

30 secondes après activation, or une reine met en moyenne de 10 à 28 secondes à positionner un œuf fertilisé (*ibid.*); les ouvrières n'auraient donc pas le temps de nettoyer l'œuf avant que le sperme l'ait pénétré – sans compter que même avec des yeux et des antennes d'abeilles, nettoyer un œuf de manière à n'y laisser aucun spermatozoïde relève-rait de la prouesse, d'autant plus que la structure du micropyle est complexe.

Les abeilles déplacent-elles leurs œufs? Voilà bien une question que tout le monde se pose, Outre-Atlantique comme ici³. Qu'elles soient capables de les transporter est plus que vraisemblable; la question est de savoir si elles sont

capables de le « recoller » dans la cellule, et surtout, si le transport des œufs fait bien partie de leur arsenal comportemental. Si vous connaissez un chercheur en biologie intéressé par un sujet « abeille », soumettez-le lui donc... je n'ai jamais trouvé réponse à cette question. Une remarque toutefois: les abeilles construisent toujours des cellules royales complètes lorsque la reine est dans la ruche (essaimage ou supersédure) et peut aller y déposer l'œuf; pourquoi alors, lorsqu'elles élèvent en sauveté, construisent-elles les cellules royales encastrées dans le rayon si ce n'est parce qu'elles ne sont pas capables de déplacer les œufs?

3 – Voir le site Honey Bee Suite: <https://honeybeesuite.com/do-honey-bees-move-eggs-from-cell-to-cell/>.

En tout état de cause, la parthénogenèse thélytoque est la seule explication aux phénomènes de pontes femelles inattendues, qui soit accréditée par la recherche scientifique. Mais la science ne connaît pas tout... et les apiculteurs ont une pratique large qui leur offre parfois des informations que les scientifiques ne possèdent pas. Le débat reste donc ouvert, et prêterait certainement à d'autres réflexions !

Sources et Bibliographie

Sur la parthénogenèse: articles de Wikipedia (français et anglais) sur la parthénogenèse et la thélytoque.

L'article "Cape honey bee", sur Wikipedia (langue anglaise).

Le site Passion-entomologie:
<http://passion-entomologie.fr/parthenogenese/>.

Booth W., Smith C. F., Eskridge P. H. *et al.*, 2012 : Facultative parthenogenesis discovered in wild vertebrates, *Biol. Lett.* 8(6): 983–985.

DeGrandi-Hoffman G., Erickson E. H. Jr, Lusby D. et Lusby E., 1991 : Thelytoky in a Strain of U.S. Honey Bees (*Apis Mellifera* L.), *Bee Sci.* 1: 166–171.

Goudie F. et Oldroyd B., 2014 : Thelytoky in the honey bee, *Apidologie* 45 (3): 306–326.

Kryger P., 2001 : The pseudo-clone of *Apis mellifera Capensis*, an obligate social parasite in honey bee, article publié sur le site d'Apimondia : <https://www.apimondia.com/congresses/2001/Papers/424.pdf>.

Mackensen O., 1943 : The occurrence of parthenogenetic females in some strains of honey-bees, *J. Econ. Entomol.* 36: 465–467.

Sasaki K. et Obara Y., 2002 : Egg activation and timing of sperm acceptance by an egg in honeybees (*Apis mellifera* L.), *Insectes soc.* 49: 234–240.

Williams J. L., 1986 : Metamorphosis of the micropylar chorion of the honey bee (*Hymenoptera: Apidae*) egg, *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 971–974.

