

Réflexions des chercheurs en apiculture sur la régulation de la durée de vie des ouvrières

Peter Fluri

Centre Suisse de Recherches Apicoles
Station de Recherche Laitières, Liebefeld, CH-3003 Berne

*En souvenir d'Anna Maurizio, décédée à Liebefeld le 24 juillet 1993, à l'âge de 92 ans. Chercheuse renommée - grâce entre autres à ses travaux dans le domaine de la méliisso-palynologie et de la physiologie de l'abeille - Anna Maurizio a travaillé de 1928 à 1965 à la Station fédérale de recherches laitières. **Morgenthaler** (1966) et **Louveaux** (1990) ont tous deux publié des oeuvres sur sa vie.*

RESUME ET COMMENTAIRE

Le phénomène de deux générations d'ouvrières, à savoir les abeilles d'été et d'hiver, dont les espérances de vie sont différentes, représente le point de départ des présentes réflexions. Sur la base des études effectuées, les chercheurs tentent de mettre à jour les mécanismes qui déterminent la longévité. Bien qu'ils aient découvert le rôle prépondérant joué par l'homme juvénile dans l'apparition des abeilles d'été et d'hiver, ils n'ont pas encore défini quels signaux déclenchaient ces évolutions dissemblables. A ce propos, il faut différencier entre des modèles innés de développement (hérédité) et la variation de longévité, provoquée par des conditions environnementales. Selon les experts, la variation de la durée de vie procède de 80% des influences environnementales et de 20% d'une détermination d'origine génétique. Ces valeurs ont été enregistrées tant pour la longévité des abeilles volant librement que des abeilles enfermées. Ajoutons que même si l'on n'a pas examiné de près le rôle joué par les facteurs héréditaires et environnementaux sur le développement des abeilles en abeilles d'été ou d'hiver, les observations laissent supposer que, là aussi, les facteurs environnementaux ont une influence prédominante. Certes, les chercheurs ont souligné l'importance de l'alimentation, de l'entretien du couvain, de la production de miel, de l'activité de vol et du climat dans la détermination de la durée de vie. Pourtant, ils n'ont pas encore apporté de réponse simple, expliquant l'apparition d'abeilles à vie brève et à vie prolongée. On peut conclure des résultats d'étude que les différents facteurs environnementaux (climat, miellée) encouragent, ou au contraire inhibent certaines activités sociales (activité du couvain, vols de butinage, inactivité), avec pour conséquence des effets sur la structure de la population (apparition de jeunes abeilles, pyramide des âges). Les abeilles perçoivent les conditions environnementales au moyen de leurs organes des sens qui envoient des signaux aux centres neuro-hormonaux et aux glandes sécrétant l'hormone juvénile, situées dans la tête. Finalement, l'hormone juvénile contrôle les modifications physiologiques et morphologiques dues à l'âge, de même que la durée de vie des ouvrières.

DIFFERENCES D'AGE PARMIS LES OUVRIERES

Depuis toujours, les chercheurs en apiculture se passionnent pour la durée de vie des ouvrières. Citons par exemple Dzierzon qui, en 1861, donna comme titre « Wie lange lebt die Arbeitsbiene? » (Combien de temps vit une ouvrière?)¹ à l'un des chapitres de son ouvrage en deux volumes, intitulé Dzierzon'sche Theorie und Praxis» (Théorie et pratique selon Dzierzon)². Dans ce chapitre, il expose ses constatations, à savoir une existence d'environ 6 semaines maximum pour les abeilles d'été. Quant aux abeilles en hivernage, il estime leur durée de vie à 9 mois.

Le tableau 1, basé sur les résultats d'études de différents chercheurs, donne un aperçu de la durée de vie des abeilles. Il ressort de ces expériences que les abeilles d'hiver vivent 5 fois plus

Ion-temps que les abeilles d'été. Dans le cas d'abeilles estivales, la longévité varie d'un facteur d'environ 3

Espérance de vie		
Abeilles d'été	15 - 48 jours	(M, domaine de valeur entier)
	20 - 35 jours	M, fréquence élevée)
	60 - 70 jours	(H)
Abeilles d'hiver	170 jours et plus	(M)
	jusqu'à 243 jours	(H)

Tableau 1. Durée de vie des ouvrières provenant de colonies d'Europe centrale, volant librement et possédant une reine. Résultats d'études de différents auteurs (tableau établi par Peter Fluri, 1990).

M = Durée de vie moyenne de groupe d'abeilles. Age enregistré le jour où 50% des membres du groupe sont morts et 50 % sont en vie.

H = Durée de vie maximale. Age des abeilles survivant le plus longtemps au sein d'un groupe.

Quels sont les causes et mécanismes de régulation responsables de ces différences ? Les chercheurs ont essayé de répondre à ces questions et les magazines spécialisés décrivent les essais sur ce thème. Cet article, quant à lui, donne une vue d'ensemble de ce sujet, sans pour autant traiter les influences directes et indirectes des maladies sur la durée de vie des ouvrières.

MODELE DE REGULATION POUR LES ABEILLES D'ETE (VIE BREVE) ET LES ABEILLES D'HIVER (VIE PROLONGEE)

Chez les insectes, l'hormone juvénile joue un rôle prépondérant dans le développement et la reproduction. En 1967, des chercheurs américains identifièrent sa structure chimique. Peu de temps après, d'autres chercheurs examinèrent la présence et les effets de l'hormone juvénile chez l'abeille mellifère. Ici, on observa des conséquences d'un tout nouveau type: en effet, l'hormone déclenchait des phénomènes de répartition sociale du travail et influençait la durée de vie (Rutz et al. 1976 -, Fluri et al. 1982). Sur cette base, on mit au point des modèles régulant l'apparition d'abeilles à vie brève et prolongée (Bühler et al., 1983; Robinson, 1986; Robinson et al., 1991; Fluri, 1987), tel l'exemple donné par la figure 1.

HEREDITE ET ENVIRONNEMENT

Dans le modèle régulant la durée de vie, hérédité et environnement jouent un rôle prépondérant. Tous deux sont reliés par un réseau formé d'une multitude de relations de cause à effet. sur lequel nous ne possédons que peu de données concrètes. Les apiculteurs et surtout les éleveurs s'intéressent de près aux influences héréditaires et environnementales agissant sur la durée de vie des abeilles. En 1961, dans un ouvrage traitant du processus de vieillissement physiologique et des mécanismes de régulation des ouvrières, Anna Maurizio mit en évidence l'importance de l'alimentation et de l'entretien du couvain comme régulateur, eux-mêmes étroitement liés au changement de saison. Soulignons qu'elle accorde relativement peu d'importance aux facteurs génétiques.

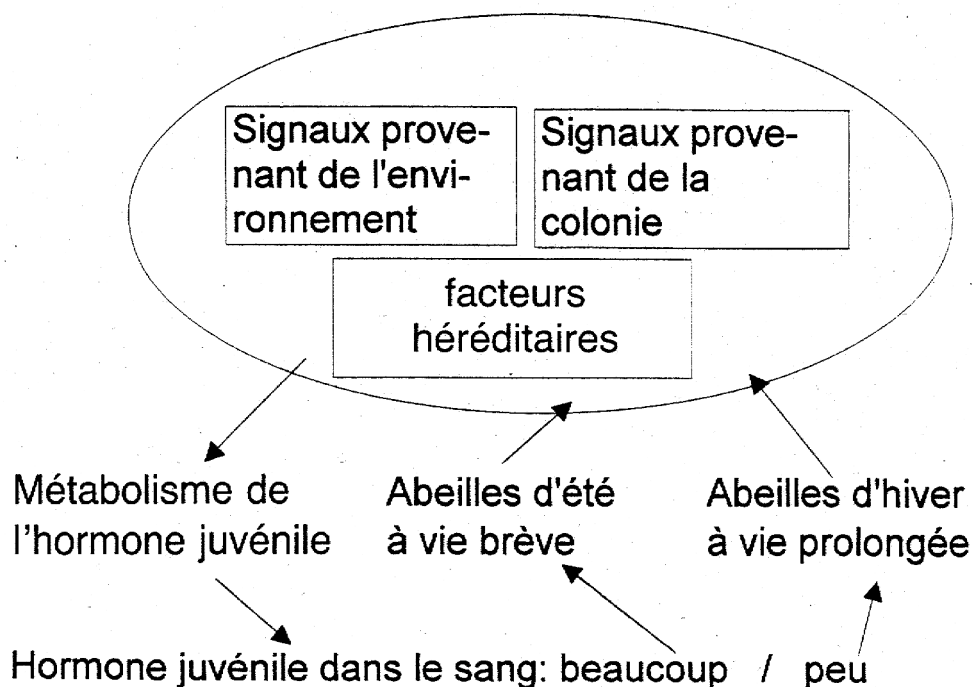


Fig. 1. Modèles régulant l'apparition d'abeilles d'hiver et d'été. La quantité d'hormone juvénile présente dans le sang d'une ouvrière détermine si celle-ci adoptera les caractéristiques physiologiques d'une abeille d'été ou d'hiver. La proportion des deux générations dans la colonie influence à la fois le couvain et l'évolution de la population. En effet, des conditions se créent au sein de la colonie, perçues par les ouvrières et exerçant, par le biais du système nerveux, une action sur le métabolisme de l'hormone juvénile (synthèse et décomposition). Toutefois celui-ci est soumis à d'autres signaux provenant de l'environnement interne ou externe à la colonie, de même que d'une détermination génétique. La quantité d'hormone juvénile dans le sang est le résultat de l'activité de synthèse des glandes sécrétant l'hormone juvénile, glandes situées dans la tête de l'abeille (*corpora allata*). C'est également le résultat du processus de décomposition des hormones dans le sang et les organes de l'abeille.

L'idée d'effets combinés (hérédité et environnement) se voit à nouveau étayée par des études récentes: sur la base de comparaisons entre la durée de vie d'abeilles d'origines différentes, dans des conditions de laboratoires sévèrement contrôlées, Rinderer et Sylvester (1978), de même que Milne (1980) concluent à une variabilité de la durée de vie, déterminée en partie génétiquement. Quant à Kepena (1980) et à Brückner (1980), tous deux démontrèrent une diminution de la durée de vie pour les abeilles provenant d'élevage aux liens de parenté étroits. Ils interprétèrent cet effet comme une dépression due à la consanguinité causant ou ayant pour conséquences des manques physiologiques. Winston et Katz (1981) travaillèrent avec des abeilles africanisées et européennes sur lesquelles des différences de longévité spécifiques à la race avaient été observées. Ils expliquèrent celles-ci entre autres en raison de la phase de butinage, dont le commencement est déterminé génétiquement, et pendant laquelle on enregistre une mortalité plus élevée que pendant la phase de stockage. El-Deeb (1952) compare les durées de vie de trois races d'abeilles différentes (italiennes, caucasiennes et carnioliennes). Il découvrit pendant le cycle de végétation des différences spécifiques à la race. En effet, les abeilles italiennes avaient la durée de vie la plus courte, les carnioliennes et la race italienne «Golden Bees» la plus longue. Wille (1985) signale également que les abeilles *Ligustica* du nord de l'Italie ont une durée de vie très courte.

En 1987, Lodesani examina la variation de la durée de vie moyenne dans les colonies volant librement. Lors de la période de développement, il ne constata aucune fluctuation significative au sein des abeilles provenant du même rucher. Il interpréta cette relative stabilité comme le signe d'une détermination génétique de la durée de vie et recommanda de l'appliquer comme critère de sélection dans l'élevage des abeilles. Partant de 43 colonies de la race italienne, Kulinčević et Rothenbuhler sélectionnèrent en 1982 une lignée à durée de vie prolongée, de même qu'une autre lignée à durée de vie courte. Après deux générations déjà, l'espérance de vie se différençia de façon marquante lors de tests en laboratoire. Il reste cependant à savoir si les différences observées en laboratoire apparaissent aussi au sein des colonies de production volant librement et avec quelles conséquences.

Sur la base de telles études, les chercheurs en apiculture ont calculé de manière approximative les parts des mécanismes héréditaires et environnementaux régissant la variation de la durée de vie (tableau 2). Les valeurs montrent que les influences environnementales participent plus fortement à la variation de la durée de vie que les héréditaires. Sur la base des connaissances actuelles, l'influence des différents facteurs environnementaux sera discutée plus en détail dans les chapitres suivantes.

Héritabilité	
13%	(Kulinčević et Rothenbuhler, 1982)
32%	(Rinderer et al., 1983)
20%	(Milne, 1985)

Tableau 2. Héritabilité de la durée de vie chez les abeilles. Les valeurs indiquent la part à l'ensemble de la variation (V_{TOT}) de la fluctuation (V_G), déterminée génétiquement. La part restante est la variation dépendant de l'environnement (V_E). On part de la réflexion mathématique suivante:
 $V_{TOT} = V_G + V_E$

DUREE DE VIE DEPENDANTE DU REGIME ALIMENTAIRE

Au cours des premiers jours suivant l'éclosion, les jeunes abeilles se nourrissent en abondance de pollen. Parallèlement, la teneur en azote augmente sensiblement dans leur corps, à savoir en moyenne de 64% au cours des 5 premiers jours (Haydak, 1934). Les jeunes abeilles ont besoin des composants protéiques du pollen afin de développer les organes de leur corps, tels les glandes nourricières et les corps adipeux, essentiels pour l'exercice des activités sociales au sein de la communauté (Soudek, 1927; Kratky, 1931; Maurizio, 1950). La durée de vie de l'abeille dépend aussi de l'absorption de pollen. Lorsque l'on prive les jeunes abeilles de pollen, leur espérance de vie en est diminuée (Maurizio, 1946). Des essais effectués avec des abeilles en captivité démontrent que la variabilité de la durée de vie peut être expliquée statistiquement à 56% en considérant le degré de développement des corps adipeux, dépendants de la consommation de pollen des jeunes abeilles (Maurizio, 1961).

Dans le cas d'abeilles plus âgées, la consommation de pollen ne semble influencer que légèrement la durée de vie: Wille et al. (1985) enregistrèrent entre 1980 et 1984 la récolte de pollen de même que l'évolution de colonies de production. L'évaluation statistique n'indiqua aucun lien certain entre l'espérance de vie et la quantité moyenne de pollen à disposition de chaque abeille (fig. 2). Ces résultats peuvent être expliqués par le fait que les colonies volant librement disposent déjà de suffisamment de pollen pour permettre aux jeunes abeilles une ingestion suffisante de protéines.

ACTIVITE D'ENTRETIEN DU COUVAIN ET DUREE DE VIE

En 1861 déjà, Dzierzon observait qu'une colonie orpheline, privée de couvain, ne dépérissait pas en l'espace de quelques semaines, mais survivait quelques mois. Citons ses constatations: «Les abeilles d'une colonie orpheline vieillissent moins en été, car leur activité est moins importante et elles peuvent ainsi vivre plus d'une année. »

De même, les abeilles d'une colonie en possession d'une reine, mais privée de couvain en été (par exemple essaim ou colonie avec une reine encagée) vivent sensiblement plus longtemps et possèdent les caractéristiques physiologiques typiques des abeilles d'hiver à longue durée de vie (Maurizio, 1954; Fluri, 1982). Aussi, ces observations laissent supposer que l'entretien du couvain réduit la durée de vie (Maurizio, 1954; Fukuda, 1966; El-Deeb, 1952).

Cette hypothèse semble être étayée par des études au cours desquelles on a observé une corrélation négative entre l'activité d'entretien du couvain (nombre de cellules de couvain par abeille) et l'espérance de vie des ouvrières (Eischen et al., 1983; Wille et al., 1985; Bühlmann et al., 1987).

Toutefois, il ressort d'études moins récentes que les abeilles d'été vivent exceptionnellement longtemps, malgré un entretien intensif du couvain, lorsque l'on retire le couvain operculé avant son éclosion, empêchant ainsi l'apparition de jeunes abeilles. (Kratky, 1931; Milojevic, 1939; Jordan, 1963). Nos chercheurs à Liebefeld ont voulu contrôler cette contradiction par de nouveaux examens. Les résultats seront prochainement présentés dans un article spécial avec pour titre: «Influence de l'éclosion de jeunes abeilles sur la durée de vie des ouvrières. »

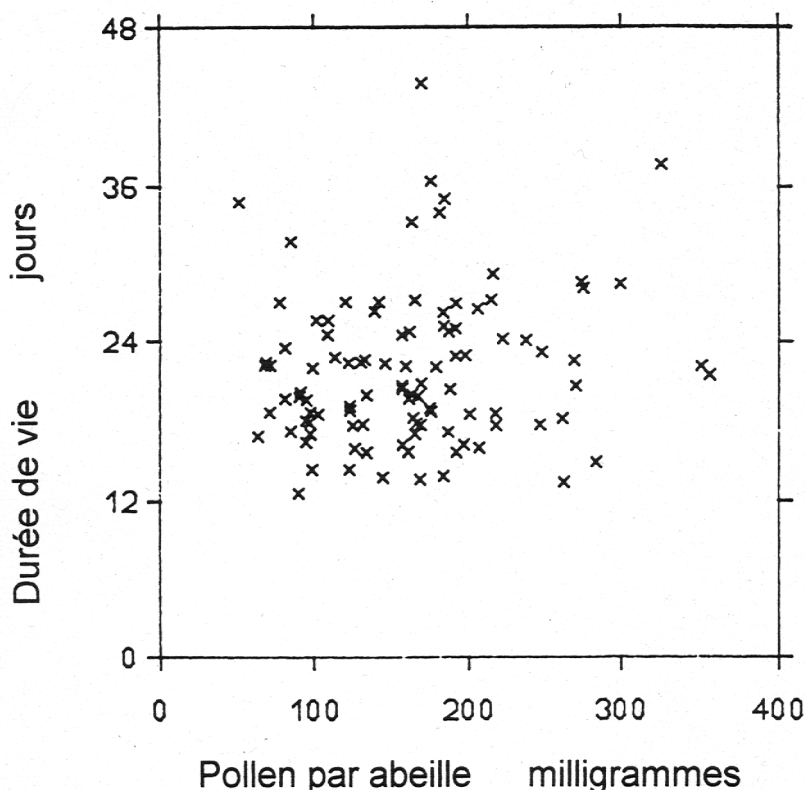


Fig. 2. Lien entre l'espérance de vie des ouvrières et la quantité de pollen à disposition de chaque abeille (selon Wille et al., 1985). Entre 1980 et 1984, l'évolution de la population et la production de pollen ont été enregistrées dans 102 colonies provenant de différents ruchers de Suisse. On n'observa aucun lien marquant entre les valeurs de mesure.

INFLUENCE D'AUTRES ACTIVITES

Certains auteurs examinèrent le lien entre l'activité de butinage et la durée de vie. Mauermayer (1954) ne constata aucune différence significative entre la durée de vie des colonies ne sortant qu'une demi-journée pour butiner (activité de butinage réduite) et celle des abeilles butinant toute la journée (activité de butinage intensive).

En 1984, Woyke décrit une corrélation légèrement négative entre la production de miel et la durée de vie dans une colonie volant librement. On fit la même constatation dans des conditions de laboratoire: aucun lien certain entre l'activité de butinage et la durée de vie n'a pu être prouvé (Rinderer et Sylvester, 1978; Milne, 1981).

En 1982, Neukirch plaide pour un mécanisme régulant la durée de la phase de butinage: les butineuses sont en mesure de réaliser un vol de quelque 800 km, réparti sur plusieurs jours. Au terme de celui-ci, elles meurent.

En automne, Merz et al. (1979) a comparé le comportement des abeilles à vie prolongée et à vie brève dans des colonies expérimentales, volant librement. A cette époque de l'année, les deux types d'abeilles cohabitent. L'observation d'ouvrières marquées démontra que les futures abeilles d'hiver, à vie prolongée, ont tendance à rester tranquilles sur le rayon, alors que leurs compagnes du même âge, à vie brève, se déplacent et volent davantage.

En résumé, on peut conclure que les expériences citées ne donnent aucune représentation uniforme d'une interdépendance entre comportement et durée de vie. La tendance suivante peut toutefois être déduite: les abeilles avec un rythme d'activité plus lent vivent plus longtemps que leurs soeurs plus actives au sein de la colonie. Quant à savoir ce qui déclenche ces différences de comportement, le mystère plane toujours.

INFLUENCES CLIMATIQUES

Dans le cas de nombreuses plantes et d'animaux, la durée jour-nuit agit comme un signal de l'environnement et déclenche des phénomènes d'évolution. Ainsi, à peine les jours diminuent, certaines espèces d'insectes interrompent leur développement et leur reproduction pour adopter un rythme hivernal (par exemple le doryphore ou encore le ver des pommes et des poires). Aussi, on peut supposer que la réduction de la lumière du jour déclenche l'apparition d'abeilles d'hiver. Lors d'essais à l'Université de Leningrad (aujourd'hui St-Pétersbourg, 60' latitude nord), il résulta d'une diminution artificielle de la lumière du jour en été un recul du couvain dans les colonies volant librement et une métamorphose des caractéristiques physiologiques des ouvrières vers une morphologie typique pour les abeilles d'hiver (Cherednikov, 1967). Une répétition de ces essais à Liebfeld-Berne (47' latitude nord) n'a eu aucun effet semblable. La durée de vie des abeilles est restée courte et la quantité de couvain n'a pas changé. Seuls les corps adipeux prirent une forme typique des abeilles d'hiver (Fluri et Bogdanov, 1987). On peut en conclure que la longueur des jours peut agir différemment sur l'apparition des abeilles d'hiver et d'été selon les latitudes.

En condition de chambre de vol, Kefuss découvrit en 1978 une augmentation de l'activité du couvain liée à un accroissement de la durée -avec luminosité et vice versa. Une durée de luminosité critique, responsable d'un arrêt du couvain, voire d'un commencement de couvain, ne fut pourtant pas constatée.

Selon Wille (1967) et Gerig (1975) la température environnementale n'a aucun lien avec l'activité de ponte et le développement des colonies. Au contraire, il semble que le microclimat dans la ruche joue un rôle lors de l'apparition des abeilles hivernales et estivales. Bühler et al. (1983) examina les effets de la concentration de CO₂ et de la température: lors de conditions climatiques caractéristiques pour un nid à couvain (1,5 % CO₂ et 35°C), les ouvrières développèrent une physiologie qui correspond à celle des abeilles d'été à vie brève. Lors d'une température plus basse de 27' et avec la même concentration de CO₂ (1,5 %), les caractéristiques physiologiques se modifièrent et devinrent semblables à celles des abeilles d'hiver.

En conclusion, les conditions produites artificiellement par des journées écourtées peuvent certes déclencher certaines caractéristiques typiques des abeilles en hivernage; l'effet ne se produit cependant pas selon le principe du «tout ou rien». On observe plutôt des transitions progressives. Visiblement, un grand nombre de facteurs (externes et internes à la colonie) sont responsables de l'apparition d'abeilles à brève et à longue vie.

Traduction: E. Fasnacht

1 + 2 Ouvrage non traduit en français. Traduction libre par la traductrice de l'article.

D'après: Fluri P. (1994) Réflexions des chercheurs en apiculture sur la régulation de la durée de vie des ouvrières. J. Suisse d'Apicult. 91 (1-2) 19-27.