

SUR LA BIOLOGIE DES REINES D'ABEILLES APIS MELLIFICA L.
(HYMENOPTERA, APOIDEA, APINAE)
INFLUENCE DE CERTAINS FACTEURS SUR LE POIDS DES REINES
A L'EMERGENCE

M. MOUATADID Sidi Mohamed *

I - INTRODUCTION

1-1 -- Cadre du travail

La production des reines représente une étape importante dans tout programme d'amélioration du cheptel apicole. Elle est née avec la commercialisation des nuclei*(ou essaims artificiels) appelés couramment « paquets d'abeilles ». L'élevage des reines s'est développé considérablement à partir de 1944. Dès cette année, plus d'un million de reines ont été vendues sur le marché intérieur américain (ROBERTS et STANGER, 1969).

En 1974, année où nous avons commencé ce travail au Canada, ce pays a importé environ 350.000 reines des Etats-Unis. A la suite de l'augmentation spectaculaire des prix des paquets d'abeilles et des reines-qui ont plus que triplés-il a été décidé d'entamer des recherches sur la production des reines sur place.

C'est dans le cadre général de ce programme que nous nous sommes intéressés à l'aspect concernant l'influence des facteurs du milieu sur le poids des reines à l'émergence, retenu comme critère de qualité .

En 1978-79, nous avons continué ce travail à la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux (I.N.R.A.) à Bures sur Yvette, en France.

1-2 — *Justification du travail*

Les premières recherches effectuées sur le comportement de la reine ont montré que celle-ci peut être considérée comme un « robot », une « machine à pondre » (BUETTE-REEPEN, 1907. PARK, 1952). Pour les apiculteurs, les éleveurs et les généticiens, la reine est la « pierre angulaire » de toute activité apicole rentable. Toute chose égale par ailleurs, les reines de grandes tailles sont plus prolifiques et sont, sur le plan de la production, meilleures (HOLZBERLEIN, 1952 ; ROBERTS, 1952 ; LAIDLAW et ECKERT, 1962). La production des reines de qualité matérialisée par la satisfaction matérielle et morale de l'apiculteur (LAIDLAW, 1962) passe par l'amélioration des conditions d'élevage. Mais cela ne pourrait se réaliser qu'après des années d'expériences et de recherches.

Les éleveurs professionnels de reines en France sont confrontés à deux problèmes majeurs (BORNECK : communication personnelle) :

- trouver une région favorable où l'élevage puisse s'effectuer sur une longue période de l'année.
- se mettre d'accord sur une race d'élevage qui fasse l'unanimité des apiculteurs.

Aussi, les apiculteurs s'ils n'entreprennent pas leur propre élevage font appel à l'importation des reines des Etats-Unis ou d'Italie.

Les éleveurs professionnels - californiens par exemple qui exportent plus de 500.000 reines par an (ROBERTS, 1969) - commencent les élevages dès février et continuent jusqu'au mois d'octobre. Dans certains états sud des Etats-Unis-gros producteurs de reines - l'évage se fait 11 mois sur 12 (de janvier à novembre).

La question qui se pose est comme suit : s'il est possible de produire des reines sur une longue période de l'année ; le poids de la reine, retenu comme critère de qualité, ne s'en trouve-t-il pas affecté ?

1-3 — *Objet du travail*

Il ne s'agit pas ici de proposer une méthode d'élevage des reines, mais de déterminer les facteurs internes et externes à la colonie qui influencent la qualité de la reine, particulièrement son poids à l'émergence. Le facteur externe retenu est : la période

d'élevage qui est la somme de tous les facteurs abiotiques (température, luminosité...) et biotiques (récolte du pollen et du nectar) ; autrement dit des facteurs ne dépendant pas de la densité. Parmi les facteurs internes considérés il y a : l'effet de la force de la colonie (densité de la population adulte) et l'effet du couvain (densité de la population des stades immatures) sur le poids des reines à la naissance. Pour l'aspect pratique de l'élevage des reines, on se reportera aux travaux de LAIDLAW (1962), JOHANSON (1973), HARP (1973) et NEWSWANDER (1977) qui décrivent les différentes méthodes d'élevage des reines.

* nuclei (singulier nucleus) : une petite colonie d'abeilles (1,5 kg d'abeilles : environ 12.000 à 15.000 abeilles pourvue d'une reine pondreuse.

CONCLUSION GENERALE

Le comportement général d'une colonie d'abeilles est le produit des interactions entre son patrimoine génétique - véhiculé par la reine - et les facteurs de l'environnement auxquels elle réagit comme un superorganisme. Fondamentalement, le cycle d'une colonie se divise en trois phases :

- 1) une phase de fondation : création d'une nouvelle colonie par une reine vierge et son essaim. Le point crucial de cette phase est la survie de la reine après son accouplement.
- 2) une phase ergonomique : Durant laquelle la colonie se comporte comme une « machine de croissance », dont le but est d'augmenter au maximum la population des ouvrières avant la production des reproducteurs.
- 3) une phase de reproduction : restreinte dans une large mesure à la production des reproducteurs, l'essaimage et l'accouplement.

A chaque phase, la colonie est soumise à un ensemble de pressions de sélection au niveau de l'individu et au niveau de la population. L'activité de chaque individu est limitée par son stade de développement et par les conditions optimales du milieu. Ces dernières déterminent des cycles circadiens et saisonniers régis par le double contrôle ocellaire et hormonal dont le modèle a été proposé par HEINZELLER (1976).

Dans ce système, l'adaptation d'une colonie peut être mesurée par le nombre de reproducteurs qu'elle produit durant son cycle. Aussi longtemps que les disponibilités alimentaires (Nectar et Pollen) existent abondamment, ou que certains facteurs dépendants de la densité (compétition intra et interspécifique), la production nette d'une colonie croît plus que proportionnellement. Pour chaque unité énergétique investie par la colonie (butinage, construction...) la production de la colonie augmente rapidement. La colonie continue de se développer ; mais avant d'atteindre la capacité du milieu K (phase au cours de laquelle la croissance d'une colonie s'annule) l'élevage des reproducteurs - les mâles d'abord, les reines ensuite - apparaît dans la colonie 2 à 3 semaines avant le pic de la miellée : (rentrée de nectar). Le moment d'apparition des reproducteurs, dépend de la race d'abeilles, du milieu de l'étendue de la miellée et son abondances, de la latitude.

La courbe de variation des poids des reines à l'émergence, montre que le poids moyen maximum coïncide avec la phase de reproduction. Les élevages en dehors de cette période, donnent lieu à des reines dont le poids à la naissance, se rapproche de plus de celui des intercastes ou des ouvrières. Dans la discussion, les différents mécanismes de cette variation saisonnière des poids ont été élucidés. Une question se pose cependant . Comment se fait la répartition ou l'allocation des ressource entre l'élevage des ouvrières (= force de la colonie) et les reproducteurs (= capital génétique) pour porter au maximum l'adaptation d'une colonie "

Le maintien de la différence de taille entre reines et ouvrières durant la saison active d'élevage est un aspect important de l'évolution sociale. La sélection qui s'exerce au niveau de la colonie favorise les colonies qui adoptent cette stratégie optimale. Les insectes sociaux primitifs ont un contrôle de cette stratégie moins efficace qu'on l'observe chez les insectes sociaux très évolués tel *Apis mellifica*.

A chaque période d'élevage, la colonie consacre une fraction de son effort à la croissance ; le reste à la reproduction. En considérant cette dernière fraction comme l'effort de reproduction on peut la définir comme étant égale à :

$$(1) \text{ Effort de reproduction} = \frac{\text{nombre de reines à l'émergence}}{\text{nombre de larves mises en élevage}} \times \frac{\text{nombre d'ovarioles}}{x}$$

le nombre d'ovarioles est en corrélation positive avec le poids de la reine à l'émergence, l'indice approximatif de cet effort en remplaçant le nombre d'ovarioles de la formule (1) par le poids des reines est :

$$(2) \frac{\text{nombre de reines à l'émergence}}{\text{nombre de larves mises en élevage}} \times \text{poids moyen des reines}$$

c'est ainsi qu'on a les indices suivants pour les résultats de 1975 et 1979.

TABLEAU XXXXII : Indices de l'effort reproduction en fonction de la date du greffage.

Résultats de 1975. Québec. Canada		Résultats 1979 : Bures/Yvette France	
Date de greffage	Indice : Effort de reproduction	Date de greffage	Indice : Effort de reproduction
23 mai	10,65	20 mai	122,29
31 mai	24,33	4 juin	136,44
20 juin	130,81	20 juin	163,52
4 juillet	143,62	19 juillet	148,58
23 juillet	129,26	3 août	127,05
19 août	72,33	28 août	119,14
5 mai	73,46	17 septembre	104,78

La signification de ces indices est que la période d'élevage influence non seulement le poids des reines à l'émergence mais également leur taux intrinsèque de reproduction. Ces taux sont élevés (20 juin) au moment où la compétition intra et interspécifique pour le pollen, le nectar est faible. Dès que les disponibilités alimentaire diminuent, les colonies élèveuses produisent des reines à fécondité potentielle réduite (nombre d'ovarioles faible, réceptivité sexuelle retardée). Ces conditions concourent pour assurer une grande adaptation et un maximum de survie pour de nouvelles colonies que ces reines seront appelées à fonder. Dans la nature, cette adaptation maximum est atteinte par la stratégie de tout ou rien. Dans le but de produire le maximum de reines durant une saison de longueur T, une colonie divise ses efforts de reproduction en deux phases distinctes. Durant la première, la totalité de cet effort est orienté vers l'élevage intensif du couvain d'ouvrières (force de la colonie). Par la suite, une fraction de cet effort, est consacrée à la production des sexuées durant une période limitée et déterminée par des mécanismes endogènes et exogènes à la colonie. La figure 34 résume l'ensemble des facteurs qui interviennent dans le déterminisme des poids des reines à l'émergence.

I - FACTEURS EXOGENES A LA COLONIE

Les variations saisonnières du poids des reines à l'émergence - et par conséquent celles de leur fécondité potentielle - résultent :

- 1 -- Non seulement des effets directs des facteurs de l'environnement qui agissent à la fois au niveau de la population adulte (rythmes circadiens d'activité) qu'à celui de la larve royale en développement (prise de nourriture, métabolisme).

- 2 — Mais aussi, des effets indirects qu'exercent ces facteurs sur la production quantitative et qualitative par la plante hôte du nectar et du pollen.

A — EFFETS DIRECTS DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT

1 - Photopériode et longueur de la journée.

La photopériode peut être à la fois un facteur stimulant (jours croissants) ou un facteur inhibiteur (jours décroissants). Le maximum du poids à l'émergence coïncide avec le solstice d'été (20-21 juin) dans les deux milieux écologiques (Québec, 1975 ; Essonne, 1979) où l'étude a eu lieu. Toute chose égale par ailleurs, la variation liée à la période d'élevage durant les photopériodes croissantes respectivement en 1975 (Québec) et en 1979 (Bures sur Yvette) 99,97 et 99,77 de la variation totale. Durant les photopériodes décroissantes ces pourcentages ne sont guère que 61,37 et 79,6 % et 79, % respectivement. Les compléments-représentant d'autres sources de variation - soient 38,77 et 20,4 % rassemblent d'autres facteurs, particulièrement celui de l'effet des températures. En effet les sommets des courbes des températures moyennes minimum et maximum, de celle de la somme des degrés-jours supérieurs à 10° C se trouvent au-delà de celui de la photopériode (fig 23). Il en résulte l'assymétrie de la courbe de variation des poids des reines.

2 - Températures

a - Il n'y a aucune corrélation significative entre le poids des reines à l'émergence et l'un des facteurs suivants : température moyenne, moyennes des températures maximale ou minimale.

b - De même que la corrélation entre le poids des reines à l'émergence et la somme des degrés-jours supérieurs à 10 °C n'est significative que durant la phase de croissance ($r = 0,871$; $P < 0,5$)

c - Cependant, il existe une très forte corrélation négative entre le poids des reines à l'émergence et la somme des carrés des écarts de température allant de 10 jours avant le greffage à 11 jours après ($r = - 0,879$; $P < 0,001$). Les écarts de température importants contraignent la colonie à dépenser plus d'énergie pour la thermo-régulation du couvain aux dépens de son effort de reproduction. En outre, du fait du renouvellement des abeilles environ de 30 jours dont la moitié est passée à l'extérieure de la colonie), une colonie est plus sensible aux variations quotidiennes de températures qu'aux variations d'une période à l'autre. Par ailleurs, une chute de température du nid de couvain de 33 °C à 25 °C allonge la durée d'incubation des œufs (99 heures au lieu de 72).

Les larves qui en éclosent sont petites, avec une musculature faible et un système nerveux moins développé (KHRARA, 1977). Ces larves se développeront en reines d'un poids faible à l'émergence (ESKOV, 1973). Cela explique que les reines obtenues au début et à la fin de la saison d'élevage accusent des poids à la naissance très faible.

3 - *L'insolation*

Il n'existe pas de corrélation significative entre le poids des reines à l'émergence et la durée de l'insolation.

4 - *Les précipitations*

Il existe une corrélation négative et significative entre la durée des précipitations et le poids des reines à l'émergence.

Tous ces facteurs, interviennent cependant dans les rythmes d'activité de la colonie, essentiellement dans ceux de la récolte au pollen et du nectar.

g - *La récolte du pollen.*

Il a été démontré une corrélation positive et significative entre la récolte du pollen et le poids des reines à l'émergence. Cette corrélation est d'autant plus forte qu'elle fait inclure la récolte du pollen alors que les nourrices étaient encore des larves ($r = -,967$; $P < 0,001$).

B — EFFETS INDIRECTS

6 - Au fur et à mesure que la saison d'élevage se déroule, le spectre pollinique rapporté par les butineuses change continuellement selon la flore polinitère du moment et les besoins nutritionnels de la colonie. De surcroît, les variations saisonnières de température et de photopériode modifient la composition de certains facteurs nécessaires pour la nutrition des larves dans les pollens de plantes visitées. Ces modifications se manifestent au niveau de la teneur en protéines, en minéraux (CIRNU, 1969) en stéroïdes (BATTAGLINI et al., 1970). Certains pollens, peuvent contenir des substances inhibitrices de croissance des larves (HANNY et al., 1977). Ces modifications pourraient réguler le processus de développement d'une larve royale. Les pollens butinés par les abeilles n'ont pas la même valeur nutritive. A concentration égale en protéines, les pollens d'origines botaniques différentes n'ont pas les mêmes actions physiologiques au niveau des nourrices (développement des glandes hypopharyngiennes et mandibulaires, longévité) ou celui des larves (durée de développement et taux de survie à différents stades de la croissance). De même, qu'ils n'ont pas le même effet sur la fécondité des reines (STANDIFER, 1967 ; CAMPANA, 1977).

II - FACTEURS ENDOGENES A LA COLONIE

Le poids des reines à l'émergence peut varier de 95 à 273,3 mg. Plusieurs facteurs internes à la colonie peuvent intervenir.

7 - Variations saisonnières de la taille des ouvriers,

Le maximum du poids des ouvrières coïncident avec le pic de la rentrée du pollen. Or, plus la taille des ouvrières est grande, plus le volume des cellules royales qu'elles construisent, ou le poids des reines qu'elle élèvent, augmentent.

8 - Volume des cellules royales.

Le poids des reines à l'émergence et le volume des cellules royales sont liées par une équation de régression de type curviligne. Le volume optimum est 1,136 cm³.

9 - Compétition entre larves de reines.

A volume égal, les larves de même âge, de même origine génétique et élevées par la même colonie, donnent naissance à des reines de poids à l'émergence ayant une variation moyenne pouvant atteindre 18,42%. Cette variation est d'autant plus forte que l'évage est effectué au moment où il y a chevauchement entre :

- a - abeilles d'hiver, abeilles d'été.
- b - abeilles d'été, abeilles d'hiver.

10 - Age des nourrices.

Plus les nourrices sont âgées, plus le poids des reines qu'elles élèvent est faible.

11 - Force de la colonie éleveuse.

Plus la population d'une colonie éleveuse est forte, plus le poids des reines qu'elle produit est élevé. Il n'y a pas cependant, de relation proportionnelle entre les deux variables. Il existe un seuil en deçà duquel le poids des reines diminue significativement (36.000 abeilles).

12 - Présence du couvain.

a - aucun essai d'élevage en l'absence du couvain n'a été réussi.

b - les reines élevées en présence du couvain ouvert (œuf stades larvaires) ont un poids à l'émergence significativement

plus fort que celui des reines élevées en présence du couvain operculé (stades : prénymphe et nymphe).

13 *Action des cellules royales naturelles.*

a - La présence des cellules royales naturelles dans une colonie élèveuse a une action inhibitrice partielle sur l'acceptation et la finition de nouveaux élevages supplémentaires.

b - L'hypothèse de l'émission par des larves déjà en élevage d'une phéromone inhibitrice d'un élevage supplémentaire est avancée.

c - Cette inhibition est d'autant mieux perçue que la phéromone émane d'une larve royale sœur des nourrices.

14 *Gain de poids après accouplement.*

Il existe une forte corrélation positive entre le poids des reines à l'émergence et poids après accouplement ($r = 0,862$; $P < 0,001$). Le gain de poids est proportionnel au poids à l'émergence pour les différentes périodes d'élevage, sauf pour le dernier greffage de la saison. Ce gain correspondrait au nombre d'ovocytes en vitellogénèse dans les ovarioles de la reine.

En conclusion, le résultat majeur de ce travail est la mise en évidence d'un cycle saisonnier d'élevage des reines. Les différents aspects des mécanismes régulateurs de ce cycle ont été abordés. Des recherches supplémentaires pour la vérification de certaines hypothèses suggérées s'avèrent nécessaires. Sans vouloir entrer en surenchère dans la polémique qui oppose les tenants de la théorie d'une régulation hormonale de la différenciation de taille entre ouvrières et reines et leurs adversaires qui parlent d'une régulation trophique ; une approche du type écophysiologique pourrait aboutir sur un modèle plus pragmatique. Une colonie d'abeilles est par tendance une société pérenne. Sa stratégie dans la reproduction consiste non seulement à maximaliser le nombre de reproducteurs qu'elles peuvent élever durant une phase limitée de son cycle, mais à rendre optimum la survie des colonies nouvelles qui bourgeonnent à partir de la colonie mère. Dans une colonie d'abeilles tout concourt à élaborer une politique du futur mieux adaptée à l'environnement. Nous proposons comme sujet de recherches ultérieures : Effet de la période d'élevage des reines sur :

- a - leur fécondité
- b - la viabilité des œufs
- c - la productivité de leur descendance