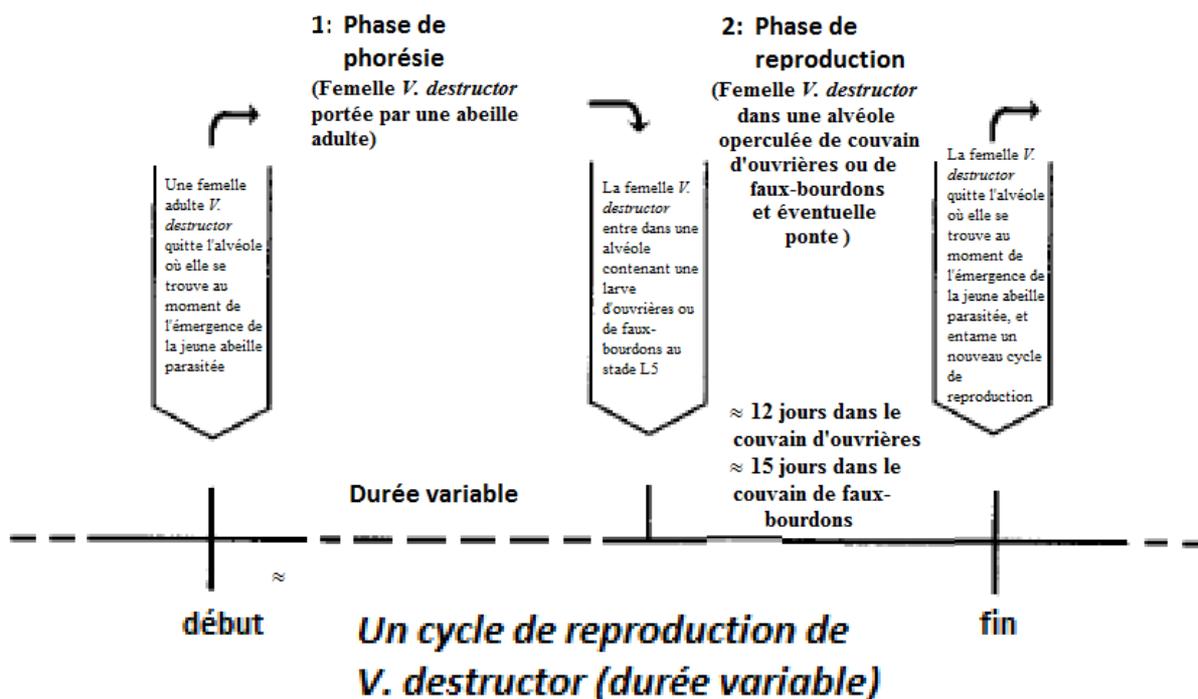


4. Le cycle de reproduction de *V. destructor*

Après avoir quitté l'alvéole où elle est née, la femelle adulte *V. destructor* réalise des cycles de reproduction successifs : elle est d'abord à l'extérieur du couvain fixée sur une abeille adulte : c'est la phase de phorésie ; puis elle cherche à rejoindre une alvéole de couvain contenant une larve d'abeille au stade L5 pour se reproduire : c'est la phase de reproduction (Figure 49).

Figure 49 : Un cycle de reproduction d'une femelle adulte *V. destructor* composé d'une phase de phorésie suivie d'une phase de reproduction (Modifié, d'après Harbo et Harris, 1999b).



4.1. La phase phorétique

La phorésie est le processus par lequel un animal recherche et s'attache à un autre animal pour une durée limitée, afin d'émigrer d'un site à un autre. La phorésie est qualifiée de sténoxène ou spécifique lorsque le phorétique n'utilise que les individus d'une même famille ou d'un même genre (Farish *et al.*, 1971).

Lors de la phase de phorésie, la femelle adulte *V. destructor* réalise régulièrement des ponctions d'hémolymphes sur l'hôte qu'elle parasite pour sa nutrition.

Lors du premier cycle de reproduction, la phase de phorésie est obligatoire pour permettre la maturation de l'appareil reproducteur de la jeune femelle (Al Ghzawi, 1993). Akimov *et al.* (1988) indiquent que suite à une période de phorésie, la première ponte débute 5 à 14 jours après la sortie de la jeune femelle de l'alvéole de couvain où elle est née. À partir du second cycle de reproduction, la phase de phorésie ne semble plus obligatoire (De Ruijter, 1987).

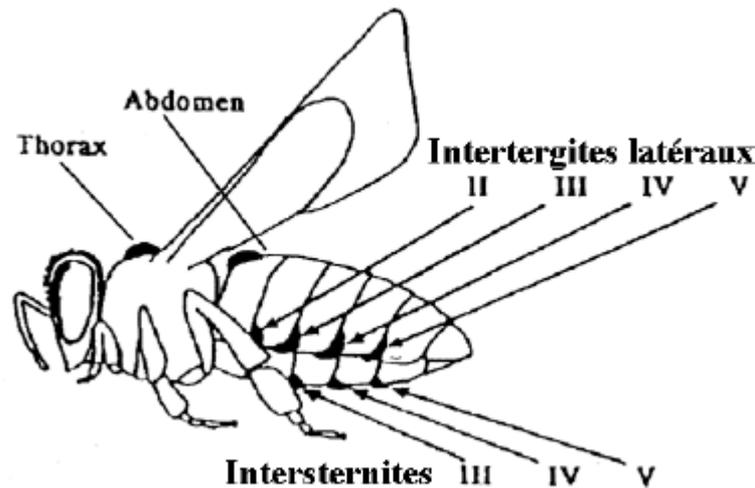
4.1.1. Au cours de la belle saison

Au cours de la belle saison, en présence de couvain d'abeilles, la durée moyenne de la période phorétique serait de 4 à 11 jours (Martin, 1998a). Ce temps dépendrait du nombre d'alvéoles de couvain disponible pour entamer la phase de reproduction (Boot *et al.*, 1995).

Pendant la phase de phorésie, *V. destructor* peut changer d'hôte au sein de la ruche. Ce changement d'hôte peut également s'effectuer entre colonies dans les situations de pillage (les pillardes s'infestent) et lors du phénomène de dérive des ouvrières (Sakofski, 1980 ; Sakofski et Koeniger, 1986).

On observe en condition expérimentale que les *V. destructor* parasitant une jeune ouvrière à l'intérieur du couvain operculé changent d'hôte après l'émergence de celle-ci et choisissent pour nouvel hôte des ouvrières plus âgées (< 14 jours) qui ont un rôle de nourrice au sein de la colonie d'abeilles. En proportion, moins de *V. destructor* phorétiques sont retrouvés sur les butineuses encore plus âgées que sur les abeilles nourrices (Kraus, 1994 ; Kraus *et al.*, 1986 ; Kuenen et Calderone, 1997). Des tests d'olfactométrie ont montré que les *V. destructor* sont fortement attirés par l'odeur des nourrices, alors qu'ils ne le sont pas par l'odeur des butineuses. Deux composants de la phéromone de Nasonov chez l'abeille, le géraniole et l'acide nérolique semblent intervenir dans le choix de l'hôte par *V. destructor* (Pernal *et al.*, 2005). Les abeilles présentes au sein de la ruche sur les cadres de couvain sont donc significativement plus parasitées par *V. destructor* que les abeilles présentes sur les cadres de provisions (Lee *et al.*, 2010).

Figure 50 : Emplacements préférentiels de *V. destructor* pour échapper au comportement de nettoyage de l'abeille lors de la phase de phorésie (Delfinado-Baker *et al.*, 1992).



L'infestation des butineuses par des *V. destructor* phorétiques semblerait plus importante au moment de leur départ de la ruche qu'à leur retour. Cela implique que, hors situations de pillage, les butineuses infestées perdent, se débarrassent ou échangent le parasite lors d'un contact avec une autre abeille (Kralj et Fuchs, 2006).

Des études indiquent que *V. destructor* serait capable de survivre en dehors de la ruche sans son hôte sur des fleurs pendant 4 jours d'après Gromyko (1982) (tests réalisés en condition expérimentale), pendant 6 jours pour Hartwig et Jedruszuk (1987).

4.1.2. Au cours de l'hiver

En climat tempéré, au cours des mois d'hiver, il y a des périodes où le couvain est absent à l'intérieur des ruches. Toutefois, bien que les butineuses ne sortent pas durant plusieurs mois, l'absence de couvain hivernal ne dépasse pas 1 à 2 mois (Colin, communication personnelle). En absence de couvain d'abeilles, la phase phorétique de *V. destructor* peut durer plusieurs mois (Boot *et al.*, 1995).

Au cours de l'hiver, la proportion d'abeilles parasitées ainsi que la fréquence des multi-infestations dans les cellules augmentent au sein de la colonie. Ce phénomène serait lié à une différence de taux de mortalité entre les abeilles et les acariens (Bowen-Walker *et al.*, 1997). Cependant, en comparant le taux d'acariens présents sur les abeilles mortes par rapport au taux d'acariens présent sur les abeilles vivantes en période hivernale, et ceci sur un plus grand nombre de colonies que l'étude précédente, aucune différence significative n'est observée. Ce dernier résultat va à l'encontre de l'hypothèse de concentration du parasite sur les abeilles vivantes (Fries et Perez-Escala, 2001).

En outre, *V. destructor* changerait d'hôte au sein de la colonie régulièrement en hiver (Bowen-Walker et Gunn, 1998).

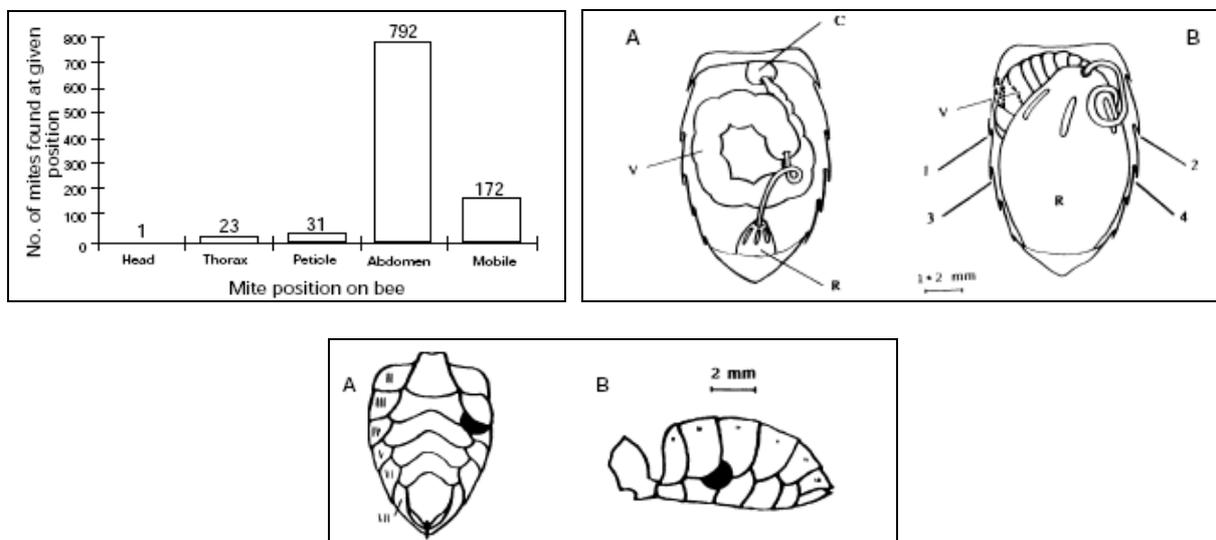
La majorité des *V. destructor* sont situés sur leur hôte pendant la période hivernale entre le 3^{ème} et le 4^{ème} tergite ventro-latéral du côté gauche de l'abdomen (Fernandez *et al.*, 1993). Cela place la cavité buccale de l'acarien à proximité de l'intestin moyen (ou ventricule) de l'abeille. Bowen-Walker *et al.* (1997) émettent l'hypothèse que le parasite se place à cet endroit pour profiter d'une plus grande concentration en nutriments de l'hémolymphe (Figure 51).

Figure 51 : Position privilégiée de *V. destructor* sur son hôte pendant la phase de phorésie en période hivernale (Bowen-Walker *et al.*, 1997).

En haut à gauche : Nombre de *V. destructor* (n = 1019) trouvé aux différentes localisations du corps d'*Apis mellifera* pendant la période hivernale.

En haut à droite : Vue dorsale d'une dissection d'abdomen d'*Apis mellifera* montrant la position des organes internes (A) en été, (B) en hiver. C = jabot, V = ventricule ou intestin moyen, R = rectum. 1, 2, 3 et 4 = Positions occupées par *V. destructor* (respectivement par ordre de préférence décroissante) sur les abeilles d'hiver (Adapté de Dade, 1962).

En bas : Abdomen d'*Apis mellifera* (A) vue ventrale, (B) vue latérale gauche ; montrant le site préférentiel d'attachement de *V. destructor* sur l'hôte en hiver entre le 3^{ème} et le 4^{ème} tergite gauche (Adapté de Snodgrass, 1956).



4.2. La phase de reproduction

La reproduction de *V. destructor* a lieu uniquement dans les alvéoles operculées de couvain de faux-bourçons chez *A. cerana* (Anderson et Sukarsih, 1996 ; Tewarson *et al.*, 1992), dans le couvain d'ouvrières et de faux-bourçons chez *A. mellifera* (Donzé *et al.*, 1996). L'infestation des cellules de reines d'*A. mellifera* par *V. destructor* est exceptionnelle. Quand ce cas de figure est observé, il est rare de constater la présence de descendants. De plus, les descendants, lorsqu'ils sont présents ne semblent pas capables d'atteindre l'âge adulte (Harizanis, 1991).

L'alvéole, une fois operculée apparaît être un environnement idéal pour l'ontogenèse et la reproduction du *V. destructor* : une température et une humidité stable, une source de nourriture accessible, l'absence de prédateur ou de compétiteur (Nazzi et Milani, 1994). Cependant, les nombreux changements de positions constatés lors du développement de l'abeille du cinquième stade larvaire au stade adulte, ainsi que le temps disponible au sein de l'alvéole operculée sont les contraintes auxquelles la fondatrice *V. destructor* doit faire face. En effet, l'ontogenèse du parasite ainsi que la fécondation de la femelle s'effectuent uniquement durant la période d'operculation du couvain, c'est-à-dire pendant une durée de 270 à 280 heures pour le couvain d'ouvrières, 330 à 360 heures pour le couvain de faux-bourçons (Donzé et Guérin, 1994 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b). La descendance des fondatrices *V. destructor* n'ayant pas réalisé la mue imaginale au moment où la jeune abeille émerge est condamnée à mourir quelques heures après cette sortie par déshydratation (Moritz et Jordan, 1992).

La température optimale de développement des acarïens durant la phase de reproduction est de 32,5 - 33,4°C. Cela correspond à la température du couvain d'*A. mellifera* (Le Conte *et al.*, 1990a).

Varroa destructor suit un système de reproduction haplo-diploïde caractérisé par des mâles haploïdes ($n = 7$), et des femelles diploïdes ($2n = 14$).

L'accouplement, dans le cas de l'infestation unique d'une alvéole operculée du couvain, se fait entre un frère et ses sœurs. Ce cas de figure, le plus fréquemment rencontré, a la particularité de faciliter la fixation de nouvelles mutations (Cornuet *et al.*, 2006).

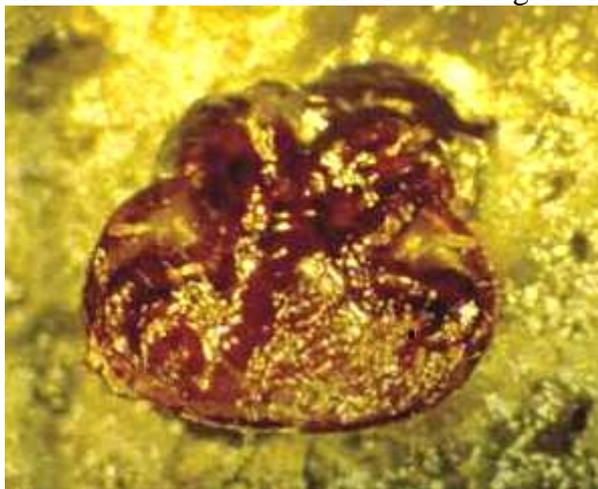
Dans le cas de pluri-infestations d'une alvéole de couvain, l'accouplement d'un mâle et d'une femelle de lignées différentes est possible.

4.2.1. La fondatrice *V. destructor* lors de la phase de reproduction

4.2.1.1. Les modalités de l'infestation

La future fondatrice *V. destructor* est transportée par une abeille adulte à proximité (quelques millimètres) d'une alvéole susceptible d'être infestée. Dans certains cas, l'acarïen quitte son hôte pour se placer sur le bord de l'alvéole, et se dirige rapidement vers le fond en se mouvant entre la larve et la paroi de l'alvéole (Beetsma *et al.*, 1999 ; Boot *et al.*, 1992 ; Ibrahim *et al.*, 2007 ; Ifantidis, 1988). L'acarïen se cache finalement sous la larve d'*A. mellifera* dans la nourriture destinée à l'alimentation du stade L5 operculé (Figure 52). La respiration du parasite s'effectuerait par l'intermédiaire des pérîtèmes (Figure 36), organes respiratoires tubulaires.

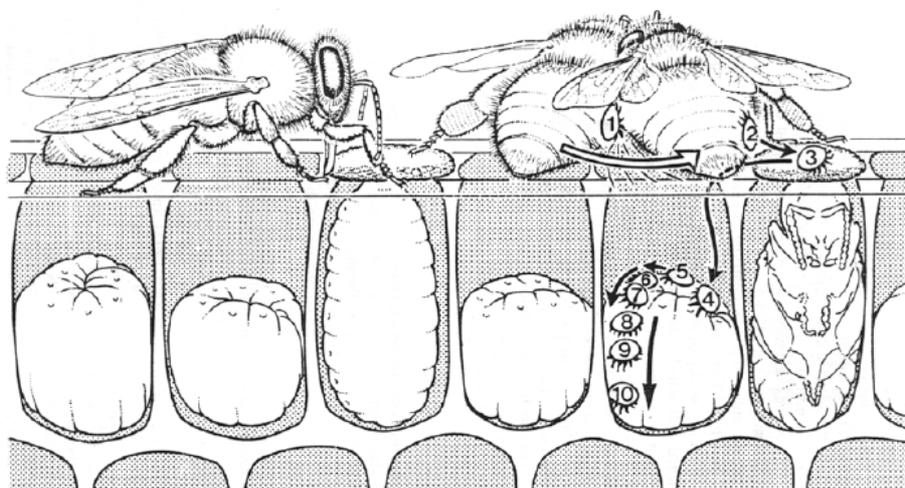
Figure 52 : Femelle fondatrice *V. destructor* enfouie dans la gelée larvaire (Layec, 2007).



Les futures *V. destructor* fondatrices ne sont pas observées se déplaçant sur le couvain dans la phase d'infestation. De plus, une fois qu'elles sont entrées dans une alvéole, elles ne quittent plus cette dernière (Ibrahim *et al.*, 2007).

Figure 53 : Processus d'entrée de la fondatrice *V. destructor* dans la cellule de couvain (Vandame, 1996).

Lorsqu'une abeille portant une femelle *V. destructor* phorétique s'approche d'une cellule propre à être infestée, l'acarien quitte l'abeille pour descendre sur l'opercule d'une cellule voisine, entrer dans la cellule, marcher sur la larve durant quelques secondes, puis se glisser lentement entre la larve et la paroi de la cellule. Ce processus dure environ 65 secondes.



Les femelles *V. destructor* envahissent les alvéoles de couvain ouvertes, attirées par des substances volatiles provenant des larves L5 d'abeilles (Pernal *et al.*, 2005). La durée de la période attractive observée pour l'intrusion de la fondatrice *V. destructor* dans le couvain est de 14 à 20 heures pour le couvain d'ouvrières et de 36 à 50 heures pour le couvain de faux-bourçons. Au début de cette période attractive, les larves d'ouvrières pèsent plus de 100 mg, celles de faux-bourçons plus de 200 mg. Cette période s'achève par l'operculation de l'alvéole, la fondatrice s'y laissant enfermer (Boot *et al.*, 1992 ; Ifantidis, 1988 ; Wieting et Ferenz, 1991).

Concernant la répartition spatiale, les fondatrices *V. destructor* entrent dans les alvéoles éligibles de façon aléatoire (Martin, 1995a ; Salvy *et al.*, 1999).

L'attractivité du couvain augmente jusqu'à l'operculation de l'alvéole dans le couvain d'ouvrières. Ce phénomène est également observé dans le couvain de faux-bourçons avec toutefois une réduction de l'attractivité observée peu avant l'operculation. En effet, la construction d'un opercule bombé augmente la distance entre la larve et le sommet de l'alvéole. Ceci engendre une diminution de la perception des signaux à courte distance émis par la larve d'abeille et reconnus par le parasite lors de l'infestation (Boot *et al.*, 1992 ; Macedo *et al.*, 2002).

Varroa destructor préfère pour se reproduire les cellules de couvain de faux-bourçons à celles d'ouvrières (Calderone et Kuenen, 2001 ; Fuchs, 1990 ; Ifantidis, 1988).

En condition expérimentale, en proposant une quantité équivalente de couvain de faux-bourçons et de couvain d'ouvrières à des femelles fondatrices *V. destructor*, la préférence pour les alvéoles de faux-bourçons (rapport nombre d'alvéoles de faux-bourçons infestées / alvéoles d'ouvrières infestées) est de 8,3 en moyenne. La préférence apparaît plus marquée quand le rapport couvain de faux-bourçons / couvain d'ouvrières diminue. Lorsqu'il y a 5 à 15 % de cellules de couvain de faux-bourçons (proportions souvent observées en condition naturelle), la préférence pour ces dernières est 12,1 fois plus élevée (Fuchs, 1990). S'il n'y a plus de choix, c'est-à-dire qu'on propose exclusivement du couvain de faux-bourçons ou d'ouvrières, on constate que les *V. destructor* infestent 11,6 fois plus souvent les cellules de faux-bourçons que celles d'ouvrières (Boot *et al.*, 1995).

Plusieurs éléments peuvent expliquer cette différence :

- la période d'attractivité du couvain de faux-bourçons est 2,5 fois plus longue que pour le couvain d'ouvrières (Boot *et al.*, 1992 ; Ifantidis, 1988 ; Martin, 1998a) ;
- le poids au moment de l'operculation est en moyenne de 346 mg pour une larve de faux-bourçon, 140 mg pour une larve d'ouvrière. Ainsi, une larve de faux-bourçon est 2,5 fois plus visitée par les nourrices qu'une larve d'ouvrière (Martin, 1998a) ;
- une attractivité plus importante des larves de faux-bourçons par rapport aux larves d'ouvrières (Calderone et Kuenen, 2001 ; Le Conte *et al.*, 1989) ;
- une surface d'entrée de l'alvéole 1,7 fois plus grande pour le couvain de faux-bourçons comparée au couvain d'ouvrières (Boot *et al.*, 1992).

L'émission de substances attractives pour l'acarien par les larves L5 d'abeilles serait le signal d'entrée dans le couvain pour *V. destructor*. Plusieurs auteurs ont cherché à caractériser ces substances.

Des études ont mis en évidence un pouvoir attractif à longue distance de certaines substances sur l'acarien. En effet, des acariens placés dans un olfactomètre ont montré une attractivité pour trois esters : le méthyl palmitate, l'éthyl palmitate et le méthyl linoléate (Le Conte *et al.*, 1989). Ces substances seraient donc des kairomones (substances semiochimiques produites par un être vivant, libérées dans l'environnement, qui déclenchent une réponse comportementale chez une autre espèce dont l'effet est défavorable pour l'espèce émettrice). Le méthyl palmitate et le méthyl linoléate jouent également le rôle de phéromones sur les ouvrières qui vont operculer le couvain sous leurs effets (Le Conte *et al.*, 1990b). L'assimilation de ces substances à une kairomone n'a pas été confirmée par d'autres études (Zetlmeisl et Rosenkranz, 1994). La mesure de la quantité en esters attractifs a révélé un pic d'excrétion marqué dans les heures précédant l'operculation (Trouiller, 1991). En plaçant une fondatrice *V. destructor* sur une servosphère (sphère compensant les déplacements de l'acarien) soumis à un flux d'air odorant, l'acide palmitique se révèle plus attractif pour *V. destructor* que le méthyl palmitate (Rickli *et al.*, 1992). Des *V. destructor* placés dans une arène en verre munie de quatre puits contenant différentes substances à tester, sont attirés par la nourriture de larves de faux-bourçons. Un composé, l'acide hydroxy-2-hexanoïque présent dans cette nourriture serait responsable de propriétés attractives vis-à-vis de *V. destructor* (Nazzi *et al.*, 2003 ; Nazzi *et al.*, 2004).

Le pouvoir attractif est fortement dépendant de la distance parasite-cible. En effet, quand la longueur de l'alvéole contenant la larve d'abeille est augmentée artificiellement, la période attractive pour l'infestation de *V. destructor* diminue. En condition naturelle, plus le développement larvaire avance, moins la distance sommet de l'alvéole-larve est importante. Il y aurait une distance critique sommet de l'alvéole-larve à partir de laquelle le couvain deviendrait attractif pour *V. destructor* (Milani *et al.*, 2004). Les alvéoles de couvain sont plus fréquemment envahies par *V. destructor* quand la distance entre le sommet de l'alvéole et la larve d'abeille est courte (Macedo *et al.*, 2002).

Si on considère le comportement de recherche de l'hôte à faible distance, des extraits de cocons d'abeilles déposés sur une membrane en baudruche provoquent un effet sur *V. destructor* qualifié d'arrestant' par les auteurs de l'étude (Donzé *et al.*, 1998c). Ainsi, l'acarien se déplace mais sans quitter la zone où l'extrait a été déposé. Des extraits de cuticule de larves âgées de 8 jours montrent le même effet, contrairement au méthyl palmitate et à l'acide palmitique (Rickli *et al.*, 1994). L'analyse des extraits de cocons montre qu'ils sont riches en alcools C17 à C22 et aldéhydes C19 à C22 et que les extraits de cuticules sont riches en hydrocarbures C19 à C29. En outre, on a constaté que les alvéoles contenant de vieux cocons issus des cycles de couvain successifs sont plus infestées par *V. destructor* que les alvéoles plus récentes (Piccirillo et De Jong, 2004).

Lors de l'infestation, les fondatrices *V. destructor* ne semblent pas capables de reconnaître le couvain infecté par le virus du couvain sacciforme ou le champignon *Ascospaera apis* (Martin, 1995a).

En été, la proportion d'acariens présents dans le couvain operculé peut atteindre jusqu'à 90 % de la population parasitaire, les acariens restants étant phorétiques (Rosenkranz et Renz, 2003).

4.2.1.2. Les activités de la fondatrice *V. destructor* lors de la phase de reproduction

Dans la cellule operculée, les fondatrices *V. destructor* mettent en oeuvre des comportements spécialisés, privilégiant différents sites dans l'alvéole pour les réaliser.

Plus de 90 % des fondatrices *V. destructor* sont libérées de la nourriture larvaire où elles sont dissimulées dans les 6 heures qui suivent l'operculation. Une partie des fondatrices *V. destructor* serait capable de s'extraire seules de la nourriture larvaire, l'autre partie attendrait que la larve ait consommé sa nourriture (Martin, 1994 ; Martin, 1995b). La fondatrice *V. destructor* réussit à se nourrir presque immédiatement sur la larve d'abeille. Peu à peu, la fondatrice va prendre du poids (environ 150 µg soit une augmentation de poids de près de 50 % (Garrido *et al.*, 2000)) et sa morphologie va évoluer : la partie ventrale prend une forme convexe et les membranes inter-scutellaires sont désormais nettement visibles (Figure 54).

Figure 54 : Fondatrice *V. destructor* en phase de reproduction (Anonyme, 2011).

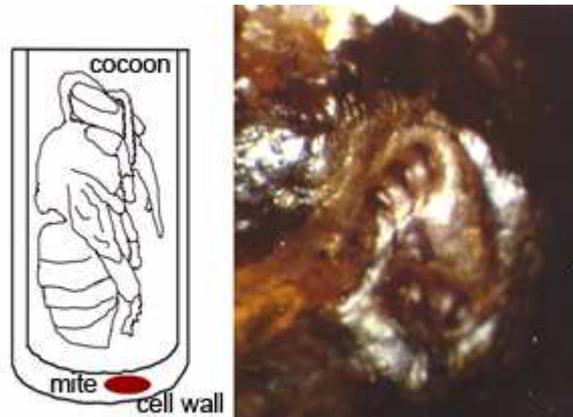
L'augmentation de pression interne liée au prélèvement d'hémolymphe engendre une convexité en partie ventrale. Les membranes inter-scutellaires sont désormais nettement visibles.



La fondatrice poursuit ses ponctions d'hémolymphe approximativement toutes les 1,6 heures malgré les mouvements incessants de la larve d'abeille qui tisse son cocon contre la paroi de l'alvéole. La fondatrice défèque pour la première fois 5 heures après l'operculation sans localisation particulière. Pendant cette période, la fondatrice reste essentiellement sur la larve d'abeille, ce qui lui permet d'éviter de se faire enfermer entre le cocon et la paroi de l'alvéole (Figure 55). Au bout de 33 à 36 heures post-operculation dans le couvain d'ouvrières et 48 à 52 heures dans le couvain de faux-bourçons, le tissage du cocon est achevé.

Figure 55 : Une fondatrice *V. destructor* piégée entre le cocon et la paroi de l'alvéole (Harris *et al.*, 2010).

Sur la photo de droite, on devine la fondatrice *V. destructor* qui laisse son empreinte à travers le cocon. Le schéma de gauche permet de visualiser cette configuration particulière (cocoon = cocon, mite = acarien, cell wall = paroi de l'alvéole).



Au début du stade prénympheal de l'abeille, la fondatrice montre une préférence pour déféquer sur la paroi du cocon, dans une zone située au fond de l'alvéole, à proximité de la zone anale de la prénymphe, correspondant à la future position du basitarse III de la nymphe d'abeille (Figure 58). Ce site unique est appelé site d'accumulation fécale (Figure 56). C'est à cet endroit que la fondatrice *V. destructor* va désormais passer la plus grande partie de son temps. Le choix de ce site serait lié à un comportement de géotaxisme négatif de la part du parasite lorsqu'il évacue ses fèces. L'acarien se nourrit au niveau de la zone abdominale de la prénymphe, mais aucun site de prélèvement n'est privilégié. La fondatrice se nourrit en moyenne 1,1 fois toutes les heures pendant de courtes périodes d'environ 161 secondes.

Figure 56 : Coupe longitudinale médiane d'une alvéole parasitée par une fondatrice *V. destructor* et sa descendance (photo personnelle).

La coupe est réalisée au stade jeune adulte de l'abeille avant son émergence. La moitié supérieure de l'alvéole est présentée. Le site d'accumulation fécale apparaît en blanc, ainsi ce paquet de fèces est bien visible lorsqu'on ouvre du couvain operculé, ce qui permet de reconnaître les alvéoles infestées. On observe aucune accumulation de fèces sur la seconde moitié de l'alvéole.



L'oviposition débute environ 60 à 70 heures après l'operculation, que ce soit dans le couvain d'ouvrières ou de faux-bourçons (Cf. chapitre suivant). Les pontes vont se succéder à un rythme de 1 oeuf toutes les 26-32 heures.

Durant le début du stade nymphal d'abeille, la fondatrice *V. destructor* se nourrit moins souvent que pendant le stade prénympgal : 0,34 fois par heure, mais pendant plus longtemps : 495 secondes en moyenne. Plus le stade nymphal d'abeille avance, moins la fréquence des prélèvements d'hémolymphe par la femelle *V. destructor* est élevée et plus la durée de chaque prélèvement est longue. Suite à la nymphose de l'abeille, la fondatrice établit un site unique de prélèvement d'hémolymphe appelé 'site de nourrissage' préférentiellement au niveau du 5^{ème} segment abdominal ventralement. Dans les cas moins fréquents où la 3^{ème} paire de patte de la nymphe gêne l'accès au 5^{ème} segment abdominal, la fondatrice établit ce site de nourrissage latéralement sur le 6, 7 ou 8^{ème} segment abdominal de la nymphe (Figure 58).

Ce site est également destiné aux formes immatures parasitaires incapables de perforer seules la cuticule de la nymphe d'abeille. Pour faciliter la nutrition des formes immatures, la plaie de nutrition reste ouverte sous l'effet des protéines salivaires de la fondatrice qui agissent en empêchant l'agrégation locale des hémocytes contenus dans l'hémolymphe de la nymphe (Richards *et al.*, 2011).

Deux sites d'alimentation sont observés dans 37 % des cas lors d'une infestation unique (Donzé, 1995 ; Donzé et Guérin, 1996). Après s'être nourris, les parasites adultes ou immatures retournent au niveau du site d'accumulation fécale. Cette localisation des activités des acariens permet aux femelles fondatrices de pondre leurs œufs au niveau des parties les moins occupées, et à sa descendance d'y réaliser les mues.

Après la mue imaginale, la jeune abeille présente dans l'alvéole devient très active. Cela a comme effet de désorganiser les activités des *V. destructor* jusqu'à l'émergence de la jeune abeille (Donzé, 1995 ; Donzé et Guérin, 1994).

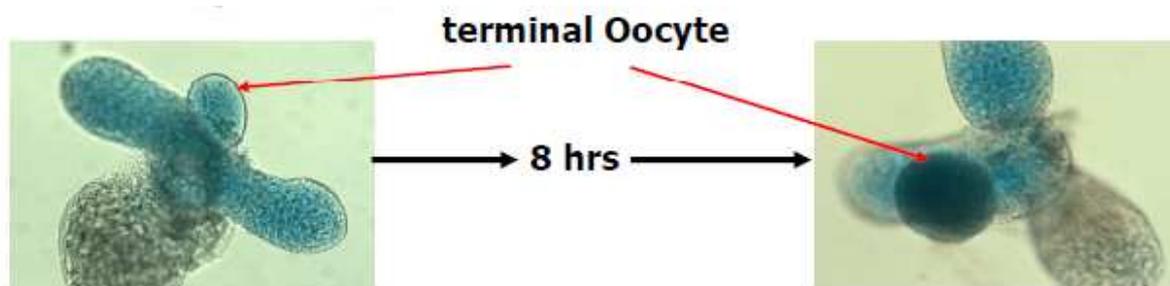
4.2.1.3. L'oviposition

La phase prévitellogénèse de l'ovogenèse débute dans les 6 heures qui suivent l'operculation (Garrido *et al.*, 2000). Comme la fondatrice est libérée de la nourriture larvaire 5 à 6 heures après l'operculation, il semble improbable que le signal induisant la mise en route de l'ovogénèse soit contenu dans l'hémolymphe de la larve. Garrido et Rosenkranz montrent que l'ovogénèse peut être induite en mettant des larves L5 ou des fractions volatiles extraites de la cuticule larvaire par le pentane en présence de la fondatrice. Au contraire, la cire ou la nourriture larvaire n'ont pas la propriété d'induire l'ovogénèse (Garrido et Rosenkranz, 2004). La molécule induisant l'ovogénèse n'est cependant pas connue à ce jour. Lorsqu'un œuf est pondu, le suivant a déjà entamé la phase de vitellogénèse (Akimov *et al.*, 1990).

L'embryogénèse débute 30 heures après l'operculation de l'alvéole, et seulement si l'acarien a été en contact avec une larve L5, 0 à 24 heures après l'operculation (Dittmann et Steiner, 1997 ; Trouiller et Milani, 1999).

La croissance de l'ovocyte chez les fondatrices *V. destructor* est liée à la consommation d'hémolymphe larvaire (Figure 57) (Garrido *et al.*, 2000).

Figure 57: Dissections du système génital de femelles fondatrices *V. destructor* à 8 heures d'intervalle montrant la croissance d'un ovocyte (Rosenkranz *et al.*, 2009).

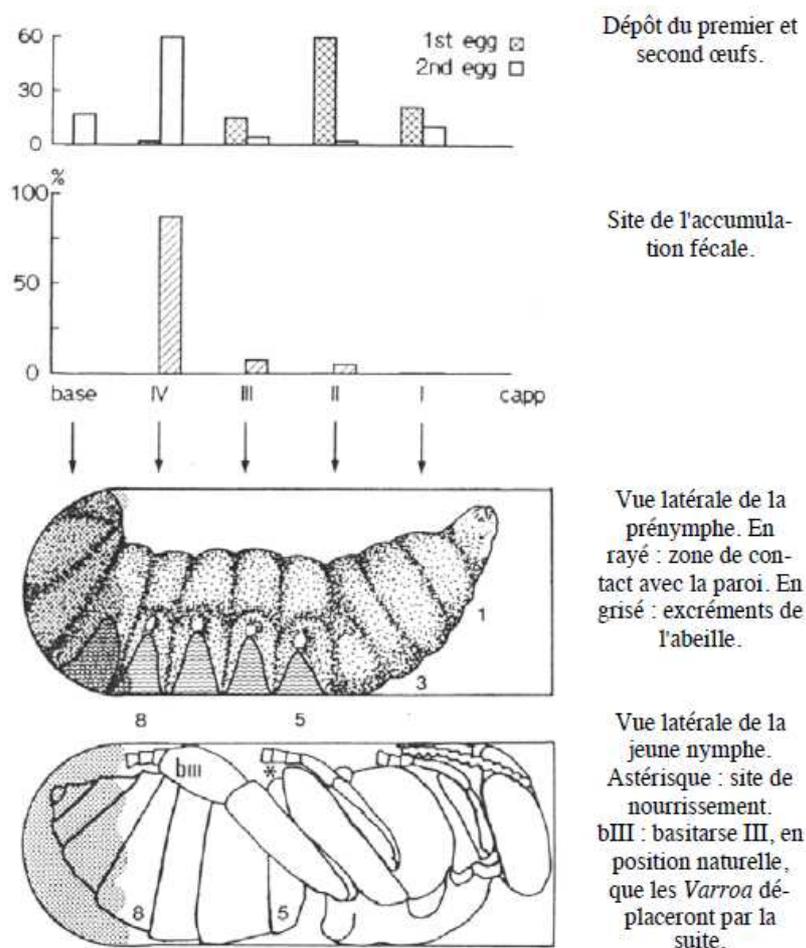


La femelle fondatrice débute l'oviposition 60 à 70 heures après être entrée dans une alvéole du couvain (Ifantidis, 1983 ; Ifantidis, 1988 ; Martin, 1994).

Le premier œuf pondu dans le couvain de faux-bourçons et d'ouvrières, ainsi que le second œuf pondu dans le couvain de faux-bourçons le sont au stade prénympe de l'abeille. Ils sont placés sur la paroi de l'alvéole au-dessus de la jonction thoraco-lombaire de la prénympe. Les œufs suivants sont pondus à un rythme de 1 œuf toutes les 30 heures pendant le stade nymphal de l'abeille dans une zone située au-dessus du site d'accumulation fécale (Figure 58 et Figure 69) (Donzé et Guérin, 1994; Martin, 1994).

Lors de la ponte, la femelle plie ses deux premières paires de pattes vers l'orifice de ponte situé au milieu de sa face ventrale (Figure 26). Les pattes de la femelle vibrent sous l'effort de l'expulsion de l'œuf. L'œuf est déposé de telle sorte que les membres de la protonympe qu'il contient soient placés du côté de la paroi. Si cela n'est pas le cas, l'éclosion risque d'être un échec. La femelle soutient alors l'œuf pendant 20 à 30 minutes à l'aide de ses pattes, très certainement le temps qu'il adhère suffisamment au plafond de l'alvéole (Donzé et Guérin, 1994 ; Donzé *et al.*, 1998a).

Figure 58 : Structuration de l'alvéole par la fondatrice *V. destructor* (Donzé et Guérin, 1994, commentaires traduits par Vandame, 1996).



4.2.2. Ontogénèse de *V. destructor*

4.2.2.1. Synchronisation des formes immatures *V. destructor* avec le cycle de développement de l'abeille

L'ontogénèse de *V. destructor* se déroule exclusivement dans une alvéole de couvain operculée (Ifantidis, 1997), ce qui laisse un temps limité à la descendance *V. destructor* pour atteindre l'âge adulte. En effet, la durée d'operculation est d'environ 270 à 280 heures dans le couvain d'ouvrières et 330 à 360 heures dans le couvain de faux-bourçons.

Nous l'avons vu plus haut, 60 à 70 heures après l'operculation, le premier œuf d'acarien est pondu. Les suivants sont pondus à des intervalles d'environ 30 heures. La durée du stade œuf pour le premier œuf pondu (œuf mâle) est de 28 à 30 heures. Cette même durée pour les œufs suivants (œufs femelles) est de 20 à 28 heures en moyenne suivant les études.

Il s'ensuit le stade protonymphal. La durée de ce stade est de 52 à 68 heures pour les acariens mâles, 26 à 40 heures pour les femelles. Enfin on observe le stade deutonymphal qui dure 54 à 72 heures chez le descendant mâle et 68 à 86 heures chez les descendants femelles (Donzé et Guérin, 1994 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b).

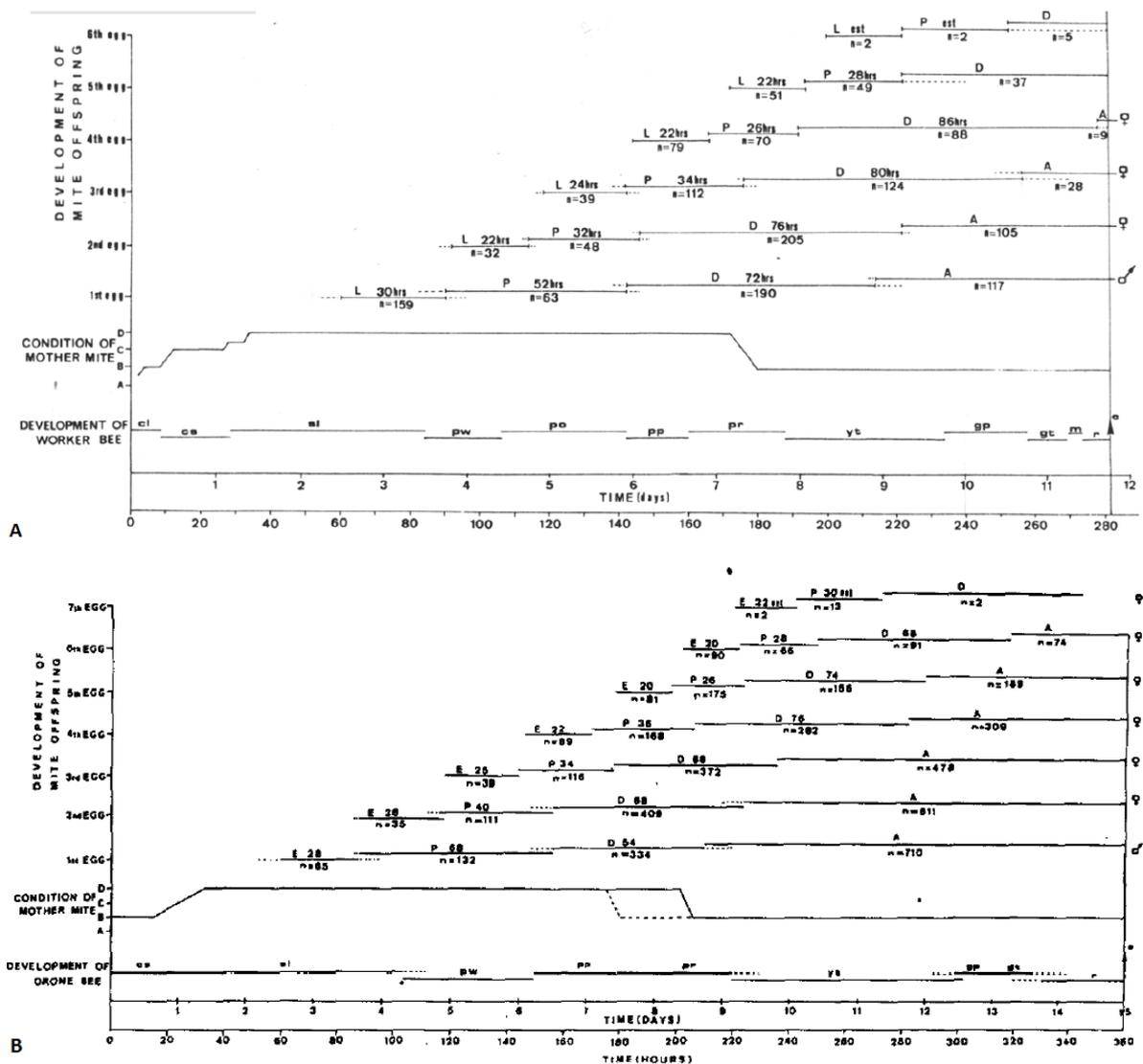
Ainsi, un mâle *V. destructor* mettra entre 144 et 155,6 heures en moyenne du moment où l'œuf est pondu pour atteindre l'âge adulte, la femelle mettra entre 116 et 142,7 heures en moyenne suivant les observations (Donzé et Guérin, 1994 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b).

La synchronisation des différents stades de développement de l'acarien avec les développements larvaire et nymphal de l'abeille est présentée dans les tableaux de Martin (Figure 59).

Nous rappelons que seuls les acariens mâles et femelles ayant atteint l'âge adulte pourront se reproduire et que seules les femelles ayant atteint l'âge adulte survivront à l'émergence de la jeune abeille.

Figure 59 : Chronologie et durée du développement de la descendance *V. destructor* en relation avec le développement de l'abeille ouvrière (A) (Martin, 1994) et de l'abeille mâle (B) (Martin, 1995b) dans les alvéoles de couvain operculé. Les modifications morphologiques de la fondatrice *V. destructor* au cours de la phase de reproduction sont également reportées.

(Development of mite offspring = Développement de la descendance de l'acarien ; Condition of mother mite = aspect du corps de la fondatrice, development of worker bee = développement de l'abeille ouvrière, Time (hours) = temps (heure). Acarien : L ou E = Oeuf, P = Protonympe, D = Deutonympe, A = Adulte, (est) = durée estimée, non mesurée. Abeilles : cl = cellule operculée, cs = cocon tissé, sl = prénymphe, pw = nymphe aux yeux blancs, po = yeux pâles, pp = yeux roses, pr = yeux pourpres, yt = thorax jaune, gp = ébauche alaire grise, gt = thorax gris, m = mue nymphale, r = jeune adulte avant émergence, e = émergence de la jeune abeille. Condition of mother mite : A = scutum de l'idiosoma concave, B = scutum de l'idiosoma plats avec un bord marqué au niveau du scutum dorsal, C = scuta de l'idiosoma convexes, membrane interscutellaire visible entre les scuta, D = scuta de l'idiosoma fortement convexes, membrane interscutellaire visible entre les scuta dorsaux et métapodaux (Figure 54).



4.2.2.2. Fécondation

La femelle *V. destructor* est fécondée une seule fois au cours de sa vie. Plusieurs accouplements seraient nécessaires pour obtenir une fécondation efficace (Donzé *et al.*, 1996).

Tous les accouplements se déroulent à l'intérieur des alvéoles operculées de couvain, les mâles *V. destructor* ne pouvant survivre à l'extérieur de l'alvéole (Donzé *et al.*, 1996).

Les descendants mâles et femelles atteignent la maturité sexuelle immédiatement après leur dernière mue. Le temps nécessaire pour qu'un *V. destructor* passe du stade œuf au stade adulte est d'environ 134 heures (5,6 jours) et 144 heures (6 jours) pour respectivement les femelles et les mâles. Compte tenu de l'intervalle de ponte entre les deux premiers œufs, le mâle atteint ainsi l'âge adulte une vingtaine d'heures avant la première femelle. Ce résultat reste cependant très approximatif, du fait de la variabilité des temps de développement observés (Donzé et Guérin, 1994, Martin, 1994 ; Rehm et Ritter, 1989). Le mâle doit donc attendre que la première femelle achève sa mue imaginale pour s'accoupler avec elle (Donzé *et al.*, 1996 ; Lobb et Martin, 1997). Le premier accouplement se déroule environ 230 heures post-operculation (Donzé *et al.*, 1996). Les accouplements se produisent le plus souvent au niveau du 'site d'accumulation fécale' créé par la fondatrice (90 % des accouplements) (Donzé et Guérin, 1994).

L'accouplement comporte plusieurs séquences remarquables. Tout d'abord, le mâle commence par réaliser un nettoyage de ses chélicères et de ses pédipalpes. Ensuite, il grimpe sur le dos de la femelle et se dirige vers ses pièces buccales. Il se retourne alors et longe le bord du scutum dorsal de la femelle comportant une rangée de soies épaisses. Lorsqu'il atteint la zone anale dépourvue de soies, il bascule en partie ventrale de la femelle qui lui facilite la tâche en se décollant de la paroi de l'alvéole. Le mâle tâte alors longuement la partie ventrale de la femelle avec ses pédipalpes et ses premières paires de pattes. Puis il s'immobilise, amène vers son orifice génital ses pièces buccales qui exécutent des mouvements d'aller-retour jusqu'à ce qu'une boule brillante, le spermatophore, apparaisse. Il se dirige dès lors vers l'un des côtés et introduit le spermatophore dans l'un des 2 pores génitaux de la femelle à l'aide de ses chélicères modifiés en spermadactyles (Donzé *et al.*, 1998b).

Ce comportement serait initié par une phéromone sexuelle volatile produite par la jeune femelle *V. destructor* adulte après la dernière mue (Figure 60) (Ziegelmann *et al.*, 2008). Un mâle accomplit environ 0,3 accouplements complets par heure (Donzé *et al.*, 1996). Une durée d'accouplement de type bimodale est observée: 70 % des accouplements durent moins de 3 minutes et 26 % durent plus de 6 minutes. Seuls les accouplements durant plus de 6 minutes comportent l'ensemble des séquences de reproduction et seraient efficaces pour la transmission des spermatophores. Quatre accouplements complets seraient nécessaires pour le transfert d'un nombre de spermatozoïdes adéquats. Le temps disponible pour réaliser l'ensemble des accouplements à partir de l'acquisition de la maturité sexuelle du mâle *V. destructor* jusqu'à l'émergence de l'abeille parasitée, est d'environ 50 heures dans le couvain d'ouvrières et 100 heures dans le couvain de faux-bourçons. Un mâle pourrait ainsi théoriquement féconder 3,75 femelles dans du couvain d'ouvrières et 7,5 femelles dans du couvain de faux-bourçons (Donzé *et al.*, 1996).

Les accouplements débutent 230 heures après l'operculation dans le couvain d'ouvrières comme dans celui de faux-bourçons. Ces accouplements se produisent jusqu'à l'émergence de la jeune abeille (Donzé *et al.*, 1996). Tant qu'il n'y a pas de nouvelles femelles matures au niveau du site d' 'accumulation fécale', des accouplements successifs se produisent entre la plus jeune femelle mature présente et le mâle (son frère dans le cas d'une infestation par une seule fondatrice). À l'arrivée d'une nouvelle femelle mature, le mâle délaisse la précédente et

4.2.2.3. Avant l'émergence de la jeune abeille

Après la mue imaginale de l'abeille, les femelles adultes *V. destructor* sont fréquemment observées positionnées entre les tergites gastriques de l'abeille en attendant que cette dernière émerge de l'alvéole. À l'émergence de la jeune abeille, les femelles adultes, parfois aussi les femelles immatures et le(s) mâle(s) adulte(s) quittent l'alvéole, seuls ou portés par l'abeille. Cependant, les femelles encore immatures au moment de l'émergence, ainsi que les mâles sont voués à mourir rapidement (Donzé, 1995 ; Martin, 1994).

5. Dynamique de la population parasitaire dans une colonie d'abeilles

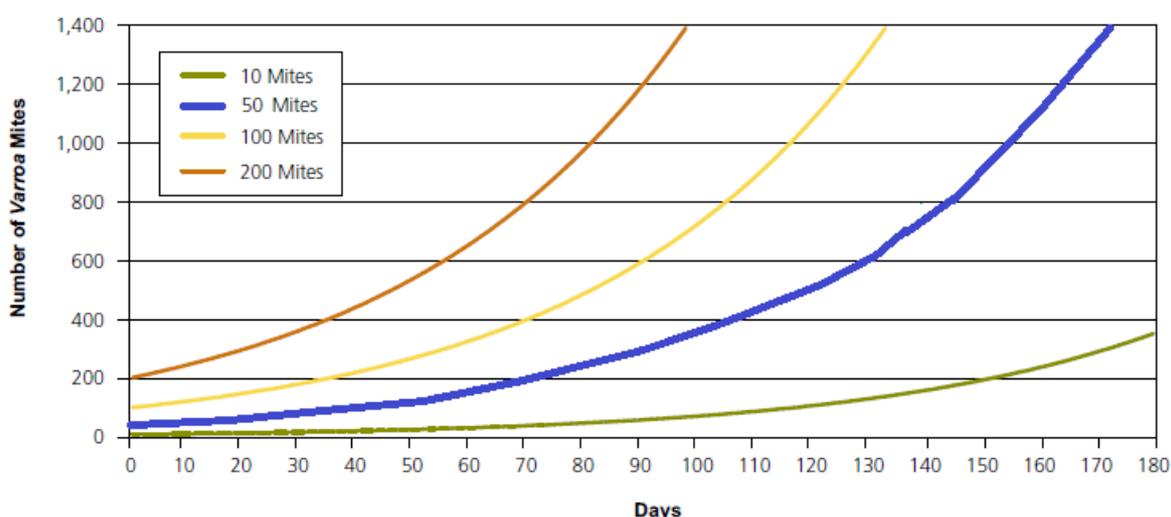
Plusieurs modèles mathématiques de dynamique de population ont été développés afin de connaître l'évolution de la population de *V. destructor* au sein de la colonie d'abeilles (Figure 62 et Figure 63).

Martin (1998a) propose une modélisation de la croissance annuelle de la population de *V. destructor* montrant une multiplication de la population annuelle par 12 dans une colonie possédant du couvain pendant 128 jours (soit une augmentation journalière de 2,1 %), par 800 quand le couvain est continuellement présent. Fries *et al.* (1994) indiquent que la population d'acariens pourrait doubler tous les 20 jours pendant la belle saison.

Figure 62 : Modélisation de l'évolution du nombre de *V. destructor* sur une période de 180 jours en présence de couvain pour différents niveaux d'infestation en début de saison sans phénomène d'invasion (complété, d'après The Food and Environment Research Agency, UK, 2010).

(Number of *Varroa* Mites = Nombre de *V. destructor* ; Days = Jours ; Mites = Acariens)

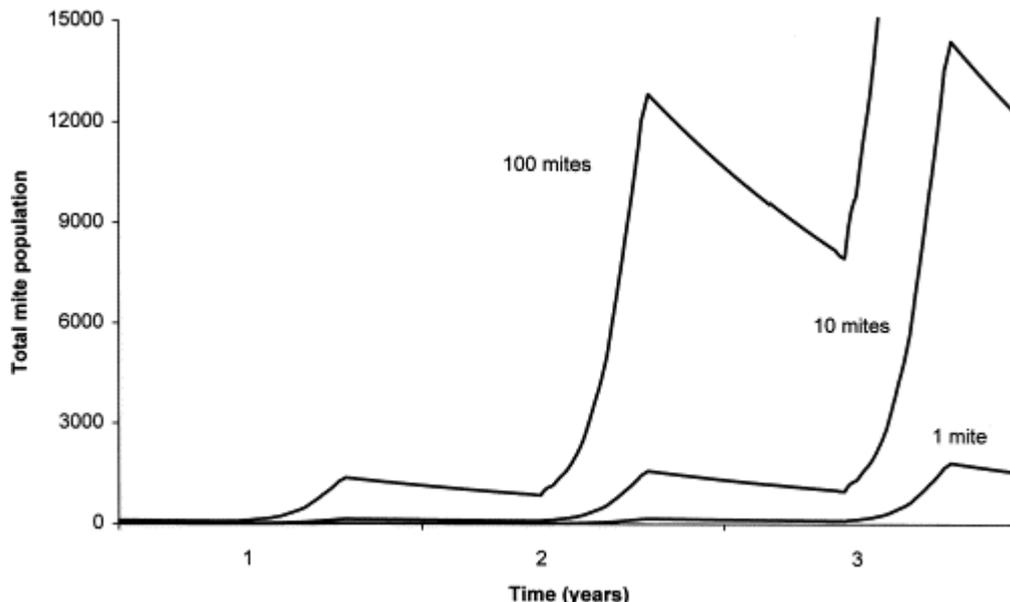
On constate qu'une différence de quelques dizaines d'acariens en début de saison peut avoir des conséquences importantes sur la population totale de parasites en fin de saison. Ainsi, si la population présente en début de saison dépasse 50 parasites dans une colonie, la population d'acariens a toutes les chances d'évoluer vers des niveaux critiques pour la colonie d'abeilles (seuil critique de 1000 à 3000 acariens).



Ces modèles sont utiles pour apprécier les relations complexes entre l'hôte, le parasite et les facteurs environnementaux. Ils sont également utilisés dans la mise en place de stratégies de contrôle de la population d'acariens (Martin, 1998a).

Figure 63 : Modélisation de l'évolution sur 3 ans de la population de *V. destructor* à partir d'une infestation de 1, 10 et 100 acariens (Martin, 1998a).

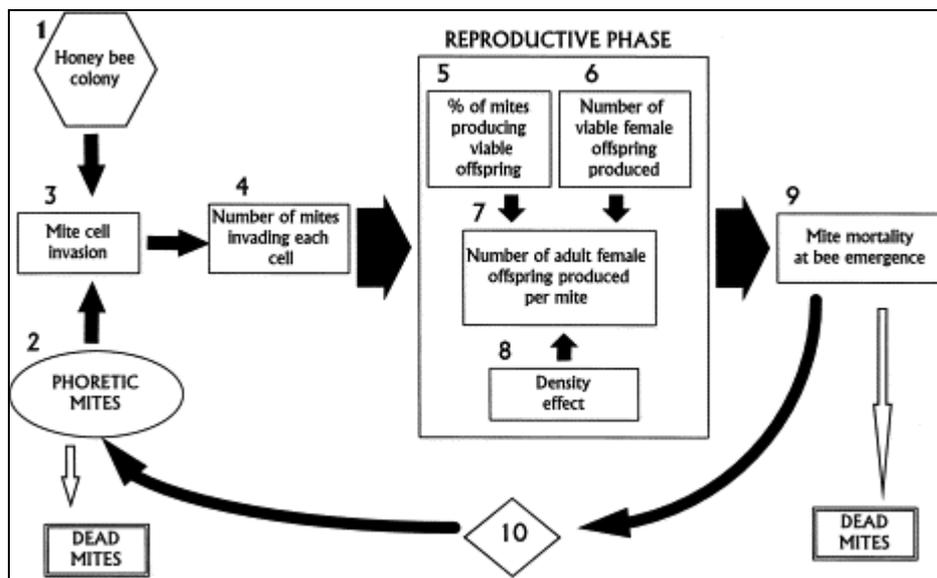
(Total mite population = Population d'acariens totale, Time (years) = Temps (en années), x mites = x acariens).



Comme l'indique le modèle de Martin, il existe certains points critiques du cycle de reproduction de *V. destructor* qui influencent la croissance de la population d'acariens au sein des colonies d'abeilles (Figure 64).

Figure 64 : Points critiques du cycle de reproduction de *V. destructor* – Modèle de Martin (Martin, 1998a).

(Honey bee colony = Colonie d'abeilles ; Phoretic mites = acariens phorétiques, Mite cell invasion = invasion d'une alvéole par l'acarien, Number of mites invading each cell = Nombre d'acariens entrant dans chaque alvéole, % of mites producing viable offspring = % d'acariens engendrant une descendance viable, Number of viable female offspring produced = Nombre de descendants femelles viables produits, Number of adult female offspring produced per mite = Nombre de descendants femelles adultes produits par fondatrice, Density effect = influence de la densité, Mite mortality at bee emergence = Mortalité des acariens au moment de l'émergence, Dead mite = Acariens morts).

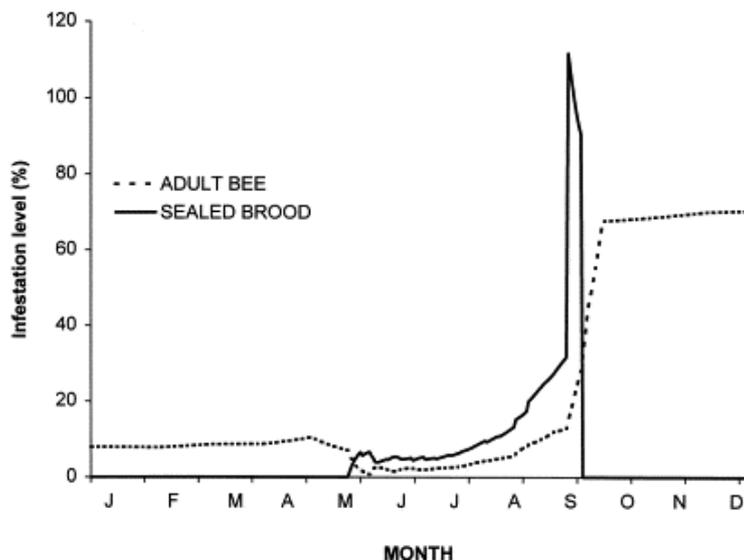


5.1. Répartition de la population de *V. destructor* entre phase de reproduction et phase de phorésie

La population parasitaire totale augmente au cours de l'année dès qu'il y a présence de couvain dans la ruche, et donc possibilité pour les fondatrices *V. destructor* de se reproduire (Figure 65).

Figure 65 : Modélisation du niveau d'infestation par l'acarien *V. destructor* des abeilles adultes et du couvain au cours d'une année (Martin, 1998a).

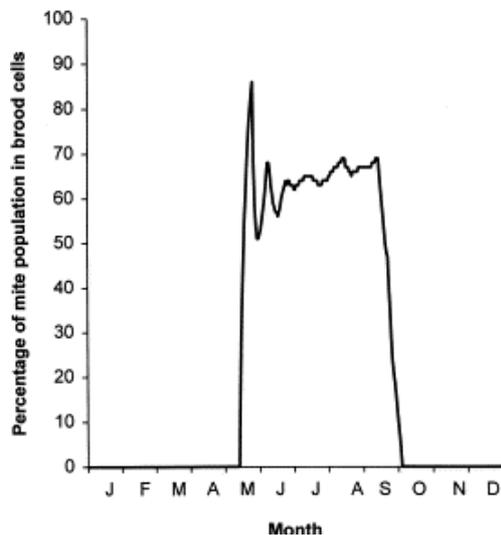
(Infestation level = niveau d'infestation, adult bee = abeille adulte, sealed brood = couvain operculé, month = mois)



Une étude menée en climat britannique montre que pendant la période de présence de couvain, 60 à 70 % de la population totale d'acariens est présente dans le couvain operculé (Figure 66) (Martin, 1998a).

Figure 66 : Modélisation du pourcentage de *V. destructor* présents à l'intérieur du couvain au cours d'une année en climat britannique (Martin, 1998a).

(Percentage of mite population in brood cells = Pourcentage de la population d'acariens totale dans le couvain, month = mois).



Le rapport entre la quantité de nymphes et la quantité d'abeilles adultes au sein d'une colonie influence la répartition des *V. destructor*: les colonies avec relativement plus de nymphes ont plus de parasites dans le couvain en phase de reproduction, les colonies avec relativement plus d'abeilles adultes ont plus de parasites en phase de phorésie (Boot *et al.*, 1995 ; Lee *et al.*, 2010).

5.2. Mortalités de *V. destructor*

5.2.1. Mortalités des femelles adultes *V. destructor*

Les femelles adultes *V. destructor*, retrouvées mortes sur le fond des ruches en période de présence de couvain, sont principalement des acariens morts dans les alvéoles operculées ou dans les 3 jours suivant la sortie de la jeune abeille adulte. La mortalité des femelles adultes émergentes touche environ 22 % d'après Boot *et al.* (1995), 30 % d'après Martin et Kemps (1997) des femelles adultes présentes auparavant dans le couvain operculé. Parmi ces femelles, 50 % sont encore vivantes au moment de leur chute. Après 3 jours de phorésie, la mortalité des parasites est faible et constante. À partir de cette période, la mortalité journalière des *V. destructor* phorétiques est estimée selon les études à 0,6 % par jour (Boot *et al.*, 1992 ; Martin, 1998a) et 0,45 % par jour (Martin et Kemp, 1997). Elle serait essentiellement liée au comportement de toilettage de l'abeille (Boot *et al.*, 1995).

En climat tempéré, pendant la période hivernale, en absence de couvain, bien que la mortalité journalière de *V. destructor* soit faible, au bout de plusieurs mois, le total cumulé des mortalités peut être significatif (Boot *et al.*, 1995). Ce taux de mortalité hivernal journalier en absence de couvain est estimé selon les études à 0,41 % (Korpela *et al.*, 1992), à 0,12 % (Moosbeckhofer, 1991) et à 0,2 % (Martin, 1998a) de la population totale d'acariens. Ainsi, la mortalité naturelle hivernale cumulée peut toucher la moitié de la population d'acariens présente en début d'hiver (Korpela *et al.*, 1992). Pendant cette période, le taux de mortalité de *V. destructor* peut être considéré comme similaire au taux de mortalité d'*A. mellifera* (Fries et Perez-Escala, 2001).

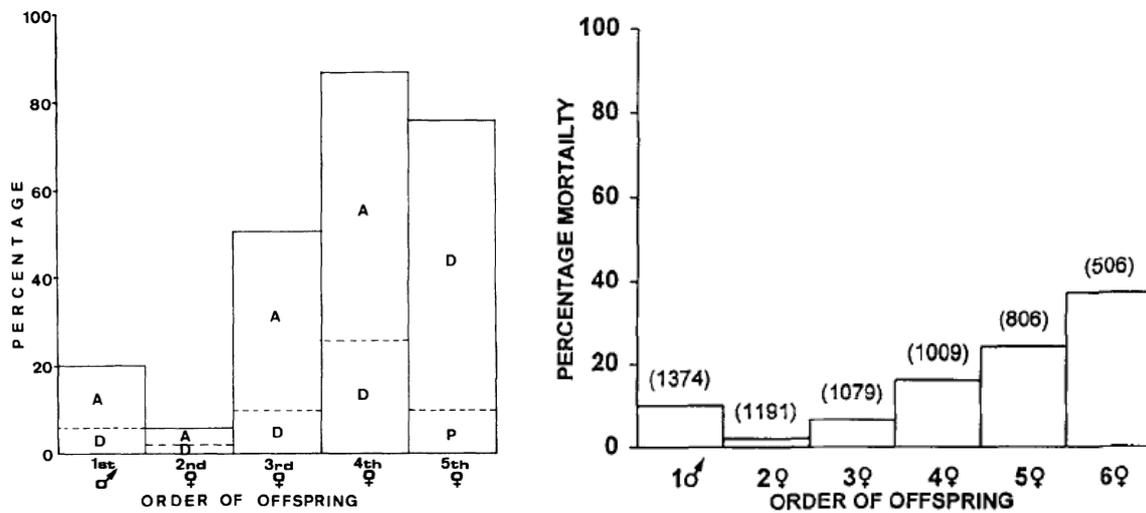
5.2.2. Mortalités de la descendance femelle immature de *V. destructor*

De nombreux parasites immatures sont retrouvés sur le fond des ruches (Boot *et al.*, 1995). Une partie des mortalités observées est liée au fait qu'au moment de l'émergence de la jeune abeille, une part des descendants *V. destructor* n'ont pas eu le temps d'atteindre l'âge adulte (Figure 59) et ne sont assez développés pour survivre. Les mâles meurent également rapidement à ce moment, n'étant pas adaptés à un mode de vie phorétique.

L'autre partie des *V. destructor* immatures retrouvés au sol sont des acariens morts pendant leur développement au sein des alvéoles operculées (Figure 67) (Ifantidis *et al.*, 1999). Ainsi, à l'émergence de la jeune abeille, les cadavres tombent au sol ou sont évacués par les ouvrières nettoyeuses. Les mortalités de la descendance parasitaire dans les alvéoles de couvain sont en partie expliquées par une compétition pour l'accès à l'alimentation. Au fil des jours, le nombre de descendants augmente, l'occupation de la zone d'alimentation également. Les derniers descendants, en particulier les protonymphes sont alors en compétition avec les deutonymphes ou les adultes pour l'accès à la nourriture. Ceci est d'autant plus vrai lors de multi-infestations, en particulier lorsque le niveau d'infestation dépasse 3 fondatrices par alvéole (Martin, 1995a).

Figure 67 : Pourcentages de mortalité touchant chaque descendant suivant son rang de naissance dans du couvain d'ouvrières (graphique de gauche) (Martin, 1994) et dans du couvain de faux-bourçons (graphique de droite) (Martin, 1995b).

(P = Protonympe, D = Deutonympe, A = Adulte, Percentage mortality = pourcentage de mortalité, order of offspring = ordre de naissance de la descendance)



5.3. Conditions nécessaires à la reproduction

5.3.1. Facteurs abiotiques

Au-dessus d'une température de 36,5°C, la reproduction des femelles *V. destructor* est réduite. Au-dessus de 38°C, la fondatrice ne se reproduit plus, et cette dernière, alors affaiblie, peut mourir (Le Conte *et al.*, 1990a).

Le taux de reproduction de *V. destructor* est plus important à 70 % d'humidité relative qu'à 40 % d'humidité relative. Mais cette dernière arrête de se reproduire quand l'humidité au niveau du couvain dépasse 80 % (Kraus et Velthuis, 1997).

Le taux de reproduction serait marqué par une variation saisonnière. Ce dernier augmenterait de janvier à juin-juillet et diminuerait d'août à novembre (Otten, 1991).

5.3.2. Facteurs biotiques

Une concentration en hormone juvénile III dans l'hémolymphe de la larve d'abeille inférieure à 4 ng/ml a pendant un temps été suspectée d'inhiber la reproduction du parasite (Hänel et Koeniger, 1986). Cette hypothèse a cependant été contredite plus tard (Rosenkranz *et al.*, 1993).

La durée de la phase phorétique ne semble pas influencer sur le succès de la phase de reproduction (Boot *et al.*, 1995). Toutefois, les fondatrices semblent pondre moins d'œufs après une longue période sans couvain dans la colonie d'abeilles (Rosenkranz et Bartalszky, 1996). En outre, la phase phorétique ne semble pas indispensable pour le succès de la phase de reproduction du parasite. En effet, les mêmes femelles successivement introduites dans des cellules fraîchement operculées (jusqu'à 7 fois) sans passage sur des abeilles adultes ont produit le même nombre d'œufs au cours des cycles successifs (De Ruijter, 1987).

La fertilité des femelles n'est pas altérée par une carence en pollen pour l'hôte (Janmaat et Winston, 2000).

Enfin, il est intéressant de signaler que la reproduction du parasite chez son hôte initial *A. cerana* se fait exclusivement dans le couvain de faux-bourçons pour une raison qui reste inconnue à ce jour (Rosenkranz *et al.*, 2010).

En utilisant des alvéoles artificielles, une réduction de 48 % du nombre de descendants par femelle est observée lorsque l'infestation succédait immédiatement à une autre dans la même alvéole. Les auteurs pensent qu'il existe un signal présent au niveau de la cellule infestée capable d'inhiber la reproduction. Les explorations menées montrent que les fèces de *V. destructor* n'ont pas d'influence sur la reproduction. Par contre des extraits d'alvéoles précédemment infestées auraient un effet inhibiteur sur la reproduction de *V. destructor* (Nazzi et Milani, 1996). Un hydrocarbure non saturé, le (Z)-8-Heptadécène est identifié comme étant un composé ayant la capacité de réduire la reproduction de *V. destructor* (Milani *et al.*, 2004 ; Nazzi *et al.*, 2002).

En situation de stress (ex : multi-infestation), les ovocytes de la fondatrice peuvent devenir atrétiques et une oosorption peut intervenir pouvant expliquer certains cas d'infertilité observés chez les fondatrices (Steiner *et al.*, 1995).

La recherche de facteurs réduisant ou inhibant la reproduction de *V. destructor* mériterait d'être poursuivie dans le cadre du contrôle du parasitisme. En effet, une réduction de la reproduction de *V. destructor* aboutirait à une croissance plus faible de la population de *V. destructor* au sein des colonies d'abeilles.

5.4. Fécondité des femelles *V. destructor*

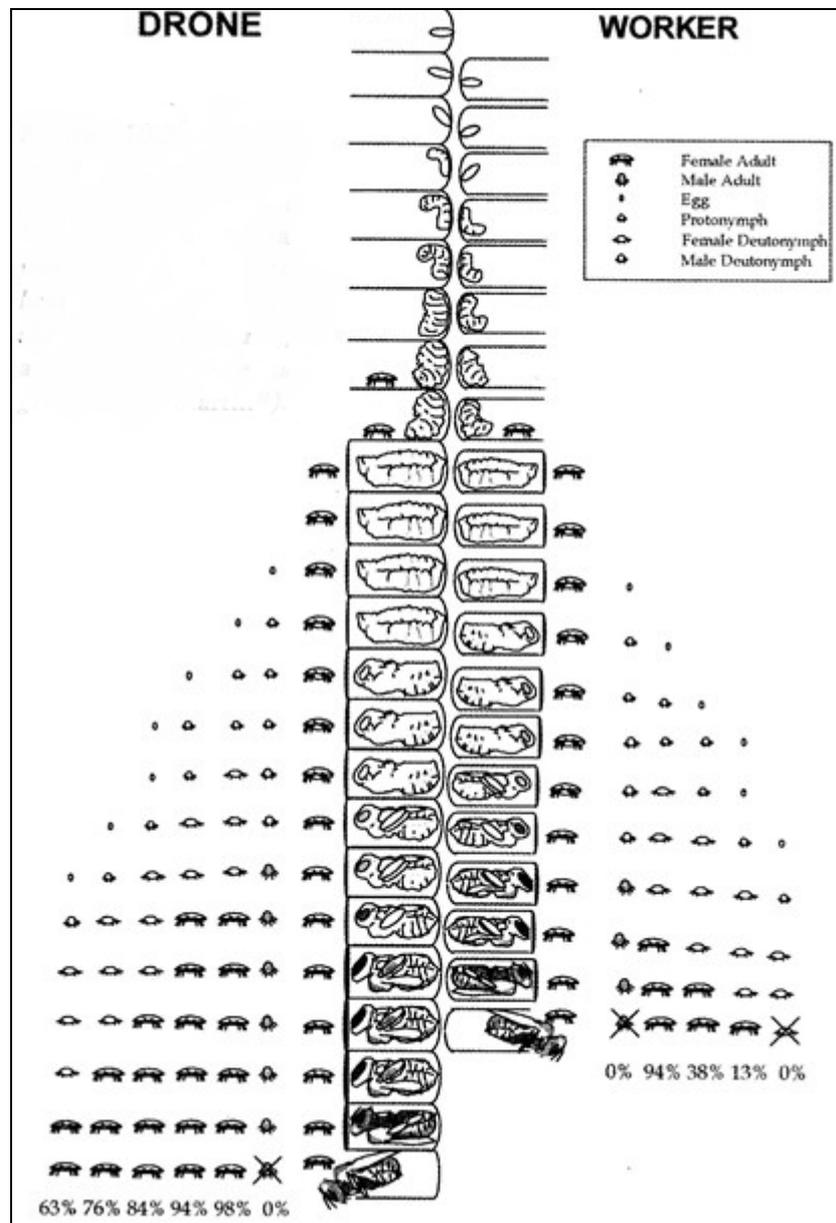
Plusieurs définitions de 'fécondité' appliquées à la reproduction de *V. destructor* ont été proposées (Fries *et al.*, 1994 ; Harris et Harbo, 1999 ; Rosenkranz *et al.*, 2009 ; Rosenkranz *et al.*, 2010). Nous utiliserons dans cet exposé la définition proposée par Rosenkranz *et al.* (2010), à laquelle nous apporterons des précisions. Ainsi la fécondité est définie comme étant le nombre de descendants femelles adultes engendrés par une fondatrice *V. destructor* lors d'un cycle de reproduction. La fécondité d'une fondatrice *V. destructor* dépend du nombre d'œufs pondus, du temps disponible pour chaque descendant femelle pour atteindre l'âge adulte, de la mortalité des descendants femelles lors de leur développement (Figure 68).

Le pourcentage de fondatrices *V. destructor* produisant une descendance femelle viable est de 69,8 % dans le couvain femelle, et 74,7 % dans le couvain de faux-bourçons (Martin, 1998a).

Dans le cas d'une mono-infestation, la descendance femelle est d'en moyenne, selon les auteurs, de 1,1 (Donzé *et al.*, 1996), 1,4 (Fuchs et Langenbach, 1989), 1,01 (Correa-Marques *et al.*, 2003 ; Martin, 1998a) filles matures dans le couvain d'ouvrières (1 ou 2 filles auront le temps d'atteindre le stade adulte) ; et de 1,6 (Donzé *et al.*, 1996), 2,76 (Fuchs et Langenbach, 1989), 2-2,2 (Martin, 1995b), 2,91 (Martin, 1998a) filles matures dans le couvain de faux-bourçons. En tenant compte des fortes mortalités de *V. destructor* observées lors et peu après l'émergence du couvain, la descendance effective est évaluée à 0,8-0,9 et 1,9-2,1 *V. destructor* filles par cycle de reproduction respectivement dans le couvain d'ouvrières et le couvain de faux-bourçons (Lobb et Martin, 1997). Donzé *et al.* (1996) estiment, dans le cas de mono-infestation à 0,83 et 1,11 le nombre de descendants femelles effectivement fécondés respectivement dans du couvain d'ouvrières et de faux-bourçons.

Figure 68 : Développement journalier de la descendance de *V. destructor* dans les alvéoles de couvain d'ouvrières (worker) et de faux-bourçons (drone). Le pourcentage de survie de chaque descendant au moment de l'émergence de la jeune abeille est indiqué (Martin, 1997).

(Female adult = Femelle adulte, Male adult = Mâle adulte, egg = œuf, Protonymph = Protonymph, Female deutonymph = Femelle deutonymph, Male deutonymph = Mâle deutonymph).



5.5. Fertilité des femelles *V. destructor*

La fertilité est définie comme la capacité d'une femelle à se reproduire (Rosenkranz *et al.*, 2010).

Cinq à 20 % des femelles *V. destructor* restent infertiles après être entrées dans une alvéole d'ouvrières ou de faux-bourçons (Rosenkranz *et al.*, 2010). Certains auteurs expliquent les cas d'infertilité par la présence, au sein de la cohorte de femelles adultes, d'individus non fécondés (Harris et Harbo, 1999). D'autres auteurs pensent que les femelles infertiles ont perdu leur capacité de reproduction, par exemple par épuisement de leur stock d'ovocytes ou de spermatozoïdes (Akimov *et al.*, 1988 ; Fuchs, 1994 ; Martin, 1998a). Cependant, l'étude du contenu en spermatozoïdes de la spermathèque de femelles *V. destructor* phorétiques

infertiles montre que toutes ces dernières contiennent des spermatozoïdes (Garrido et Rosenkranz, 2003 ; Rosenkranz *et al.*, 2009). En outre, 85 % des femelles adultes supposées infertiles, redeviennent capables de se reproduire si on les introduit dans des cellules fraîchement operculées (Rosenkranz *et al.*, 2009).

Ces résultats suggèrent que les femelles adultes non fécondées disparaissent de la population des phorétiques et donc que l'absence de fécondation n'est pas l'origine de l'infertilité constatée (Harris et Harbo, 1999 ; Martin *et al.*, 1997).

Trois hypothèses sont proposées pour expliquer ces cas d'infertilité transitoire. Tout d'abord, l'infertilité transitoire pourrait s'expliquer par un défaut d'activation de l'ovogenèse après l'entrée de la fondatrice dans l'alvéole de couvain (Garrido et Rosenkranz, 2003). C'est l'hôte qui pourrait induire une part de ces cas d'infertilité (Fuchs, 1994 ; Rosenkranz *et al.*, 2009).

Certains auteurs pensent que l'infertilité globale pourrait être en partie expliquée par l'entrée de femelles nullipares dans les alvéoles avant d'être physiologiquement prêtes pour la reproduction (Fries et Rosenkranz, 1996). D'autres auteurs pensent que l'infertilité transitoire observée est en partie liée au caractère hygiénique des colonies d'abeilles. Le retrait des larves ou nymphes d'abeilles infestées entraîne l'arrêt de la reproduction du parasite et dans la majorité des cas la libération de la fondatrice qui devient alors phorétique. Il a ainsi été montré que lorsque la libération des fondatrices avait lieu au moment ou après le stade pré-nymphal du couvain d'abeilles, si les fondatrices réinfestaient peu après le couvain, ces dernières ne se reproduisaient que très rarement, le développement de l'abeille et de la fondatrice n'étant plus synchronisé (Kirrane *et al.*, 2011).

Le taux d'infertilité n'est influencé ni par la taille de l'alvéole (Message et Goncalves, 1995), ni par la température de la colonie (Rosenkranz et Engels, 1994), ni par le climat, et ni par le niveau d'infestation (Fuchs et Langenbach, 1989). Par contre, la fertilité des femelles évoluerait au cours de la saison. Sous climat argentin, le nombre d'acariens fertiles est plus élevé au printemps qu'à l'automne (Marcangeli *et al.*, 1992).

5.6. Nombre de cycles de reproduction réalisés par une fondatrice *V. destructor*

En condition 'naturelle', la moyenne des cycles de reproduction par fondatrice est estimée suivant les études entre 1,5 et 2 pour Fries et Rosenkranz (1996) et entre 2 et 3 pour Martin et Kemp (1997).

5.7. Causes d'échec de la reproduction du parasite

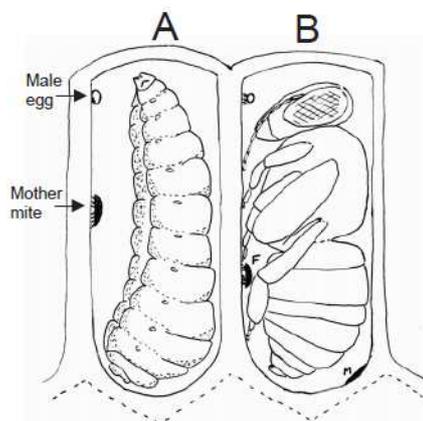
Les femelles *V. destructor* n'engendrant aucun descendant capable de se reproduire lors d'un cycle de reproduction sont définies comme des femelles entrant dans une alvéole de couvain pour se reproduire mais (Harbo et Harris, 1999b) :

- elles n'ont pas de progéniture (femelles infertiles) ;
- elles n'ont pas de descendance femelle, mais uniquement un mâle (dans 9 +/- 8 % des cas) (Martin *et al.*, 1997) ;
- elles produisent une progéniture, mais trop tardivement pour que cette dernière atteigne l'âge adulte avant la libération de la jeune abeille ;
- elles meurent dans l'alvéole avant de pouvoir se reproduire (1,5 à 2 % dans le couvain d'ouvrières (Martin, 1994), 7,7 % dans le couvain de faux-bourdons (Martin, 1995b). Dans ce cas, les fondatrices *V. destructor* sont soit observées mortes à côté de la nymphe d'abeille (5,5 % des fondatrices présentes dans les alvéoles de couvain de

- faux-bourçons), soit prises en sandwich entre la paroi de la cellule et le cocon (2,5 % des fondatrices présentes dans les alvéoles de couvain de faux-bourçons) (Figure 66) (Martin, 1995a). Il est à noter que dans ce dernier cas, les acariens piégés ne sont pas éliminés par les abeilles nettoyeuses (Harris et Harbo, 2000) ;
- il y a une descendance femelle sans descendant mâle (absent ou mort). Cette configuration est observée dans 17 % et 23,5 % des alvéoles de couvain mono-infesté respectivement d'ouvrières et de faux-bourçons (Donzé *et al.*, 1996). Les mortalités de mâles *V. destructor* sont dues principalement dans le couvain de faux-bourçons à un déficit alimentaire durant le temps où ce dernier doit attendre la transformation de l'abeille prénymphe en nymphe. Il peut également se faire écraser pendant cette phase. Il arrive également qu'il reste accroché à l'exuvie de l'abeille prénymphe. Dans le couvain d'ouvrières, le mâle *V. destructor* est encore au stade oeuf lorsque l'abeille prénymphe se transforme en nymphe (Figure 69). La protonymphe *V. destructor* éclot dans la partie antérieure de la cellule et doit rejoindre la partie postérieure de la cellule pour se nourrir. Il arrive que le mâle ne trouve pas le passage situé au niveau du tarse II et meurt. Une mortalité inhabituelle des mâles *V. destructor* par ce phénomène a été mise en évidence dans les alvéoles d'une abeille africaine *A. mellifera scutellata* occupée par des pseudo-clones d'ouvrières de l'abeille africaine *A. mellifera capensis* (Martin et Kryger, 2002). En outre, comme le mâle est haploïde, il arrive qu'il se produise des mutations génétiques létales (Donzé *et al.*, 1996).

Figure 69 : Changements dans l'espace disponible avant et après la nymphose de l'abeille (Martin et Kryger (2002) adapté de Donzé et Guérin (1997)).

(F = site d'alimentation ; M = site de mue ; Male egg = lieu de ponte de l'œuf mâle ; Mother mite = fondatrice *V. destructor*).



Ces quatre derniers points représentent 16 % (Martin, 1994), 48 % (Medina et Martin, 1999) des fondatrices *V. destructor* infestant le couvain d'ouvrières respectivement dans des colonies d'abeilles européennes en Angleterre, et dans des colonies d'abeilles africanisées au Mexique.

On estime à environ 30 % les *V. destructor* n'ayant pas de descendant viable lors d'un cycle de reproduction (Martin, 1998a).

5.8. Cas des alvéoles multi-infestées

Un maximum d'une vingtaine de fondatrices peuvent infester une alvéole operculée de faux-bourçons ou d'ouvrières (Duay *et al.*, 2003 ; Martin, 1995b).

Dans le cas d'une alvéole multi-infestée, l'initiation de la reproduction ne semble pas modifiée par rapport à une alvéole infestée par une seule fondatrice. Cependant le nombre de descendants produits par fondatrice est réduit dans le premier cas (Eguaras *et al.*, 1994). La production de mâles, les premiers à être engendrés durant le cycle de reproduction, ne semble pas altérée. On constate par contre des effets néfastes sur la descendance femelle (Fuchs, 1994 ; Fuchs *et al.*, 1989). En effet, le nombre moyen de descendants femelles par fondatrice *V. destructor* dans des cellules artificiellement infestées par 3 parasites est significativement plus faible que pour une cellule mono-infestée (réduction de 25 %) (Nazzi et Milani, 1996). Il est intéressant de signaler qu'aucun comportement agressif entre fondatrices n'est observé lors de multi-infestations (Donzé *et al.*, 1996).

On peut tout de même relever quelques bénéfices de la multi-infestation pour la reproduction de *V. destructor*. Tout d'abord, la multi-infestation permet d'augmenter le taux d'alvéoles contenant au moins un mâle en âge de s'accoupler, et donc d'augmenter la probabilité d'obtenir des filles fécondées par rapport aux situations de mono-infestations. Ensuite, les cellules multi-infestées permettent des situations de polyandries favorisées par le fait que la femelle accepte plusieurs accouplements (Donzé *et al.*, 1996).

5.9. Reproduction de *V. destructor* en période hivernale

En région tempérée, durant la saison hivernale (novembre à mars), le couvain d'abeilles est très réduit ; des périodes sans couvain sont également observées. La présence de couvain, même en très faible quantité, permet la reproduction de *V. destructor*. Rappelons qu'il n'y a pas de couvain de faux-bourçons produit en période hivernale (Figure 17) (Martin, 2001b).

La reproduction du parasite est toutefois largement affectée pendant cette période. Seulement 34 % des fondatrices *V. destructor* observées dans le couvain operculé engendrent des femelles adultes fécondées contre 68 % en été (Martin, 2001b). De plus, le nombre de filles fécondées engendrées par une fondatrice durant un cycle de reproduction est deux fois plus faible qu'en été (0,5 en hiver et 1,0 en été dans du couvain d'ouvrières). Ceci est lié à une mortalité significativement plus importante des mâles *V. destructor* en hiver (42 % en hiver contre 18 % en été). Enfin, on observe une augmentation des fondatrices sans descendance dans des alvéoles operculées (20 % en hiver contre 8 % en été) (Martin, 2001b).

Cette réduction du taux de reproduction parasitaire lorsqu'il y a du couvain pendant la période hivernale ne semble pas influencée par le comportement particulier des abeilles hivernantes, puisque le nombre d'œufs produits par fondatrice *V. destructor* en hiver est équivalent à celui observé en été (4,7 œufs en hiver et 4,9 œufs en été). De plus, la mortalité de la première femelle produite est également équivalente en hiver et en été (7 % en hiver et 6 % en été) (Martin, 2001b).

6. Dynamique des populations dans un rucher ou un secteur

La transmission du parasite entre colonies se fait sous deux modes (Fries et Camazine, 2001) :

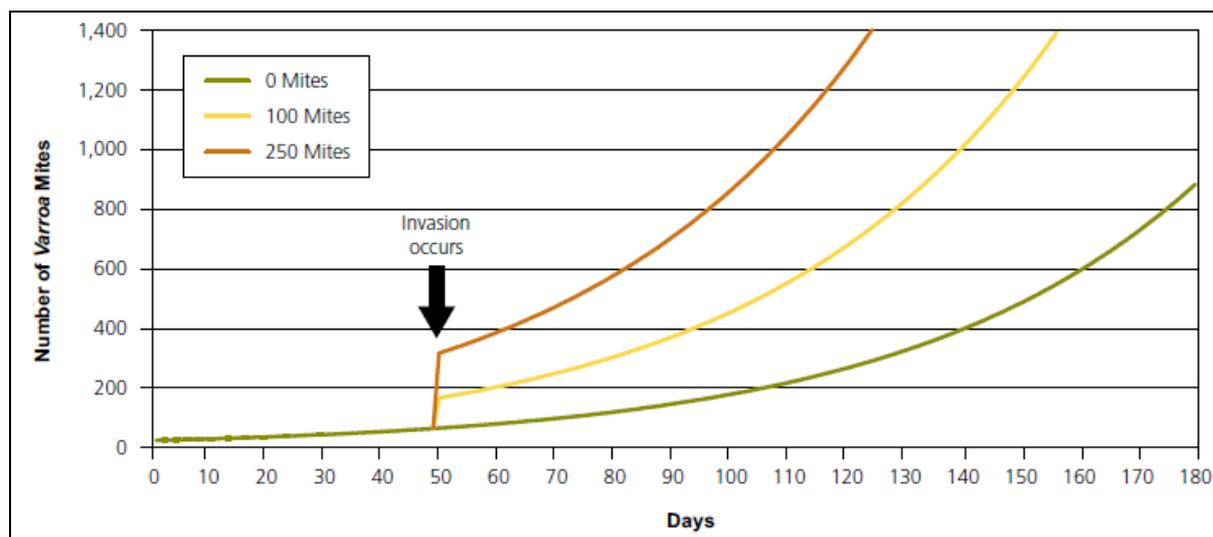
- une transmission horizontale qui se produit essentiellement lors du pillage, du phénomène de dérive des ouvrières, par la visite de faux-bourçons étrangers à la ruche ;

- une transmission verticale lors de l'essaimage.

Figure 70 : Modélisation de l'évolution du nombre de *V. destructor* au sein d'une colonie d'abeilles suite à l'invasion de nouveaux parasites (The Food and Environment Research Agency, UK, 2010).

(Number of *Varroa* Mites = Nombre de *V. destructor* ; Days = Jours ; Mites = Acariens ; Invasion occurs = Invasion).

L'apport de nouveaux acariens dans une colonie d'abeilles, bien que cette dernière soit initialement peu parasitée, peut aboutir en fin de saison à un niveau d'infestation qui devienne problématique pour la survie de cette colonie (seuil critique de 1000 à 3000 acariens).



Une étude menée en Allemagne montre que la transmission horizontale des parasites entre colonies est faible au printemps, augmente en été pour atteindre un pic fin d'été, puis régresse en automne. De plus, le nombre de *V. destructor* transféré est fortement corrélé avec le taux d'infestation des colonies voisines (Sakofski *et al.*, 1990). Le pillage des colonies d'abeilles faibles et infestées par des colonies plus fortes semble être la voie majeure de réinfestation (Goodwin *et al.*, 2006). Le niveau de réinfestation est toutefois variable d'une année à l'autre. Une étude mesurant la réinfestation annuelle de colonies d'abeilles menée sur 5 ans signale une réinfestation variant de moins de 200 à plus de 4000 acariens au cours de l'année (Imdorf *et al.*, 2003).

Divers auteurs ont cherché à évaluer la part du phénomène de dérive des ouvrières dans la réinfestation par *V. destructor* des colonies d'abeilles. Ces derniers ont soumis des ruches saines à un traitement acaricide permanent, puis ont compté la mortalité des acariens jour après jour. En Allemagne, l'invasion des ruches varie de 2 parasites par semaine au printemps à plus de 20 en été (Sakofski *et al.*, 1990). En Italie, cette invasion s'est révélée nettement plus élevée, variant de 5 acariens par jour au printemps à 70 en été (Greatti *et al.*, 1992). Toutefois, le lien entre réinfestation et le phénomène de dérive des ouvrières est relativisé par d'autres études (Goodwin *et al.*, 2006 ; Neumann *et al.*, 2000).

En condition naturelle, si la densité des colonies est faible, la transmission du parasite sous un mode vertical est favorisée. Ce mode de transmission est plus en faveur de la survie de l'hôte car l'essaimage entraîne une réduction de l'infestation dans la nouvelle colonie. Au contraire de fortes densités de population d'abeilles favorisent les transmissions horizontales du parasite (Fries et Camazine, 2001).

En climat nordique, où les colonies d'abeilles parasitées par *V. destructor* meurent principalement au cours de l'hiver avec leurs acariens, le transfert horizontal par le pillage

joue un rôle moindre que celui qui a été mis en évidence dans les zones climatiques plus chaudes (Fries *et al.*, 2003).

7. Émergence de colonies d'abeilles tolérantes à *V. destructor*

7.1. Définitions

La tolérance est définie comme étant la capacité d'une colonie d'abeille à coexister avec *V. destructor* en l'absence de traitement (Rosenkranz, 1999).

La résistance d'une colonie face à *V. destructor* est définie comme la capacité d'une colonie d'abeilles à s'opposer à la croissance de la population de *V. destructor* (Harbo et Harris, 1999b).

7.2. Des cas décrits de colonies d'abeilles tolérantes à *V. destructor*

Certaines souches d'*A. mellifera* sont moins sensibles que d'autres au parasitisme de *V. destructor* (De Guzman *et al.*, 1996). Dans de telles colonies, le taux d'infestation semble contrôlé, la mortalité liée au parasitisme réduite.

Par exemple, l'étude de la souche d'abeilles provenant de la région de Primorsky, région de Russie située aux frontières de la Chine et de la Corée du Nord où ont été relevées les premières infestations par *V. destructor* au début des années 1960, montre que cette souche possède des caractères de résistance comme une moindre attractivité du couvain, un comportement d'épouillage plus efficace (Rinderer *et al.*, 2001). La tolérance à *V. destructor* d'abeilles européennes en Uruguay a été décrite en 1984 (Ruttner et Marx, 1984). Les colonies d'abeilles africanisées (descendants d'une abeille africaine (*Apis mellifera scutellata*) et de races européennes d'abeilles) présentes en Amérique du Sud, survivent à l'infestation (Guzman-Novoa *et al.*, 1996 ; Harris *et al.*, 2003 ; Rosenkranz, 1999 ; Vandame, 1996). La même observation est faite sur des colonies d'*Apis mellifera intermissa* en Tunisie (Boecking et Ritter, 1993). Des colonies d'abeilles infestées importées d'Italie 12 ans plus tôt dans une île située à 345 km des côtes brésiliennes se sont développées sans utilisation d'acaricides et en dépit de la présence du parasite (De Jong et Soares, 1997).

Au Nord-Est des Etats-Unis, des colonies sauvages persistent malgré l'infestation par *V. destructor* (Seeley, 2007). En France, des colonies sauvages ou abandonnées ont survécu plus de 11 ans sans traitement. Ces colonies tolérantes à *V. destructor* ont été suivies pendant 7 ans conjointement à des colonies témoins traitées annuellement à l'amitraz (APIVAR ND). Pendant les sept années de suivi, il n'y a pas de différence statistique observée entre les deux lots concernant la mortalité annuelle des colonies d'abeilles, ainsi que pour le taux d'essaimage. La production en miel du lot traité est néanmoins significativement plus importante : 1,7 fois plus de miel sur la période étudiée. Le nombre de parasites collectés au fond des ruches est significativement plus faible dans le lot des colonies tolérantes par rapport au lot témoin (3 fois moins) (Le Conte *et al.*, 2007). En climat nordique, des colonies d'abeilles (n = 150) non traitées sont suivies pendant 7 ans. Au bout de 5 ans, moins de 10 % des colonies avaient survécu à l'infestation par *V. destructor*. Cependant, au fil des années, la proportion des colonies mourant durant l'hiver a diminué, l'incidence de l'essaimage s'est accrue, le taux d'infestation des abeilles adultes a diminué. Il y a ainsi eu un processus d'adaptation de l'hôte, du parasite ou des deux permettant aux deux parties de survivre (Fries *et al.*, 2006).

Certains auteurs précisent toutefois que les caractères de résistance observés en un lieu peuvent ne plus s'exprimer dans un environnement différent (Corrêa-Marques *et al.*, 2002 ; Le Conte *et al.*, 2010).

7.3. Hypothèses concernant la tolérance d'*A. mellifera* pour *V. destructor*

Il s'agit désormais de voir si les cas de tolérance observés sont liés à des caractères de l'hôte ou à la moindre virulence du parasite.

7.3.1. Développement d'une tolérance comportementale ou physiologique de l'hôte face au parasitisme

7.3.1.1. Comportements mis en jeu dans la tolérance d'*A. mellifera* pour *V. destructor*

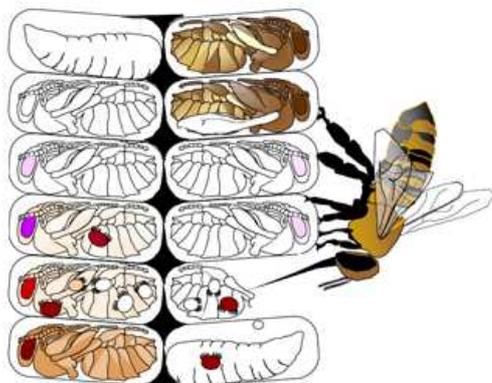
Des études ont montré que les colonies d'*A. mellifera* éliminaient du couvain les larves et nymphes d'abeilles infestées par *V. destructor* (comportement hygiénique) et débarrassaient les abeilles adultes des acariens (comportement d'épouillage), mais ceci dans une moindre mesure que chez l'hôte d'origine *A. cerana* (Boecking et Spivak, 1999 ; Peng *et al.*, 1987).

7.3.1.1.1. Comportement hygiénique

Les abeilles appartenant à des colonies hygiéniques détectent et extraient des alvéoles, quelles soient operculées ou non, les larves et nymphes d'abeilles malades ou infestées par *V. destructor* (Figure 71) (Spivak et Reuter, 2001 ; Vandame, 1996).

Figure 71 : Processus de retrait des larves infestées (comportement hygiénique) (Harris *et al.*, 2010).

La ou les abeilles détectent une alvéole contenant une nymphe parasitée. Elles retirent l'opercule et en extraient la nymphe. La fondatrice *V. destructor* peut ainsi s'échapper et devenir phorétique, ou moins fréquemment être tuée par les abeilles. Sa descendance sera vouée à mourir.



Vandame (1996), dans son travail de thèse a décrit et quantifié pour la première fois l'importance du comportement hygiénique dans la tolérance des colonies d'abeilles face à l'infestation parasitaire. Cet auteur a mené ses expérimentations au Mexique et a cherché à comprendre la tolérance des colonies d'abeilles africanisées en comparant le comportement

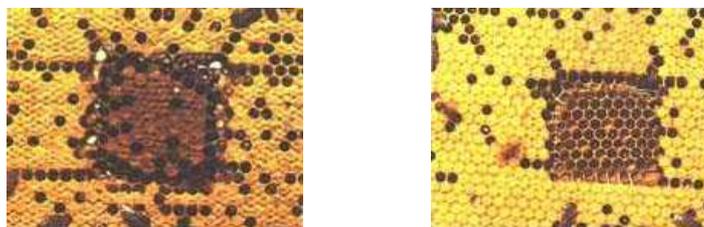
hygiénique de ces dernières avec celui de colonies d'abeilles de souches européennes plus sensibles au parasite. Les colonies d'abeilles africanisées se sont avérées beaucoup plus 'nettoyeuses' que les colonies européennes. En effet, les premières ont détecté et retiré un tiers du couvain infesté, alors que les secondes n'en ont retiré qu'un dixième (Vandame, 1996).

D'autres études comportementales ont suivi. En Allemagne, des colonies d'*A. mellifera carnica* (n = 76), non sélectionnées pour le comportement hygiénique, ont éliminé en moyenne 23,5 % (\pm 18,2 %) du couvain infesté expérimentalement avec un acarien par cellule (Boecking et Drescher, 1998). Aux États-Unis, des colonies d'*A. mellifera ligustica* sélectionnées pour leur comportement hygiénique (n = 28) ont éliminé en moyenne 52,1 % (\pm 25,6 %) des nymphes infestées expérimentalement contre 17,4 % (\pm 14,7 %) chez des colonies non sélectionnées (n = 19) (Spivak, 1996 ; Spivak et Gilliam, 1998).

Le comportement hygiénique non spécifique d'une colonie peut être testé en plaçant un morceau de couvain préalablement congelé ou tué à l'aiguille au sein de la ruche (Figure 72). Plus l'évacuation des larves mortes est rapide, plus la colonie est considérée comme étant pourvue du caractère hygiénique (Aumeier et Rosenkranz, 2001 ; Spivak, 1996). Le test du couvain tué à l'aiguille est réalisé sur du couvain operculé contenant des nymphes aux yeux blancs ou des nymphes aux yeux roses (Taynor, 2008). Ce test est plus facile à mettre en place, mais semble moins sensible pour la discrimination du caractère hygiénique d'une colonie que le test du couvain congelé (Espinosa-Montano *et al.*, 2008).

Figure 72 : Test du couvain congelé (photo de gauche : lors de l'introduction du couvain congelé dans la ruche, photo de droite : après l'introduction du couvain dans la ruche) (Mary, 2000).

Un morceau de couvain congelé (au centre des photos) est intégré dans un cadre de couvain. Les larves et nymphes mortes seront alors évacuées par les ouvrières nettoyeuses de la colonie. Le temps mis par la colonie pour retirer ces larves et nymphes permettra de déterminer son caractère hygiénique.

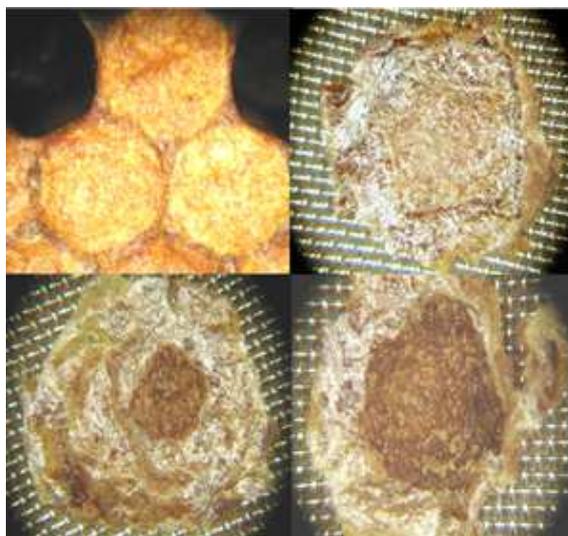


Bien que les mécanismes mis en jeu chez l'abeille ne soient pas tout à fait les mêmes, une corrélation positive a été établie entre le retrait par la colonie d'abeilles du couvain congelé et le retrait du couvain infesté par *V. destructor* (Boecking et Drescher, 1992).

Certaines ouvrières de la colonie sont capables de détecter, de désoperculer les alvéoles et d'évacuer le couvain parasité. Une étude menée sur du couvain congelé montre que ces ouvrières sont âgées en moyenne de 15 à 16 jours (Spivak, non publié cité dans Boecking et Spivak (1999)). Cependant, après la désoperculation d'une alvéole, l'extraction de la larve parasitée n'est pas systématique. Il arrive que d'autres ouvrières réoperculent l'alvéole sans autre intervention (Boecking, 1994). Suite à la désoperculation, réoperculation, une modification de la structure interne de l'opercule est observée (Figure 73) (Boecking et Drescher, 1994). L'observation d'alvéoles infestées artificiellement par l'acarien a montré que près de 11 % de ces alvéoles avaient été ouvertes et refermées au moins une fois pendant les dix jours de l'observation. Néanmoins, seulement 4 % des *V. destructor* étaient manquant dans ces cellules ouvertes puis refermées (Boecking et Drescher, 1998).

Figure 73 : Effet de la désoperculation - réoperculation sur la structure interne de ces opercules (Harris *et al.*, 2010).

Sur l'image du haut à droite et sur les deux images du bas, les opercules ont été retirées, puis retournées. En haut à droite, l'opercule n'a jamais subi le processus de désoperculation/réoperculation, contrairement aux deux opercules du bas.



Le mécanisme permettant à ces ouvrières de repérer et d'éliminer le couvain mort, malade ou infesté n'est pas connu. Des stimuli mécaniques, acoustiques ou chimiques pourraient intervenir (Boecking et Spivak, 1999). Une injection de Z-(6)-pentadécène, un composé chimique volatil qui serait libéré lors d'infestation, dans des alvéoles de couvain, a significativement augmenté le taux d'alvéoles vidées par les abeilles (Nazzi *et al.*, 2004). Après l'infestation du couvain par un ou deux *V. destructor*, le retrait du couvain infesté est observé majoritairement entre le jour 3 et 5 post-operculation (Martin *et al.*, 2001b ; Thakur *et al.*, 1997). Le fait que la désoperculation puisse intervenir plus de 4 jours après l'infestation suggère que la détection de *V. destructor* dépend de signaux émis par la nymphe blessée par le nourrissage du parasite (Martin *et al.*, 2001b). Le comportement hygiénique reste le même, que les alvéoles infestées artificiellement le soient par des *V. destructor* vivants ou morts. Ce résultat suggère que le stimulus initiant le comportement hygiénique n'est pas le mouvement de l'acarien à l'intérieur de l'alvéole (Aumeier et Rosenkranz, 2001). L'étude des colonies VSH (Varroa Sensitive Hygiene) montrant une forme particulière de comportement hygiénique caractérisé par un arrêt de la reproduction du parasite lors du retrait des acariens des alvéoles qu'il infeste, suggère que le stimulus initiant le retrait des *V. destructor* infestant est l'oviposition ou un élément associé à l'oviposition de l'acarien (Lee *et al.*, 2010).

L'expression du comportement hygiénique est largement influencée par des facteurs environnementaux. Par exemple, une carence en pollen ou en nectar réduit l'expression de ce comportement (Janmaat et Winston, 2000 ; Spivak et Reuter, 1998).

Des expériences utilisant des *V. destructor* marqués montrent que suite à l'ouverture et au retrait de la larve ou nymphe infestée, 61 % des *V. destructor* envahissent une nouvelle alvéole, 15 % deviennent phorétiques sur des abeilles adultes, 25 % sont retrouvés sur le fond de la ruche, 11 % de ces derniers sont tués par les abeilles (Boecking, 1994 ; Boecking et Drescher, 1991).

Les colonies sélectionnées pour leur comportement hygiénique se défendent activement contre le parasite quand le niveau d'infestation est bas (< 15 % d'infestation du couvain et < 15 % d'infestation des abeilles adultes). Au-dessus de ce seuil, le comportement hygiénique

perd de son efficacité et ces colonies nécessitent un traitement pour ne pas mourir (Spivak et Reuter, 2001).

Les suites du comportement hygiénique de la colonie pourraient aboutir à la diminution de la population de *V. destructor* de trois façons (Boecking et Spivak, 1999 ; Spivak et Reuter, 1998) :

- les *V. destructor* immatures meurent lors du retrait des nymphes infestées, ce qui réduit le nombre de descendants moyens par femelle *V. destructor* ;
- la période phorétique des acariens femelles adultes qui survivent au retrait du couvain infesté est allongé au détriment de la période de reproduction ;
- la mortalité des femelles adultes *V. destructor* est augmentée parce que ces dernières se retrouvent exposées aux comportements de défense de l'abeille.

7.3.1.1.2. Comportement d'épouillage

Apis mellifera est capable de mettre en œuvre un comportement d'auto-épouillage et d'allo-épouillage, qui nous le verrons, est toutefois peu efficace pour réduire le niveau d'infestation de *V. destructor* au sein des colonies.

Les abeilles infestées par un *V. destructor* phorétique commencent tout d'abord par un auto-épouillage. Si ces dernières n'arrivent pas à se débarrasser elle-même de l'acarien, elles entreprennent alors une danse. Des mouvements latéraux de l'abdomen sont réalisés vigoureusement pour attirer les épouilleuses (allo-épouillage). Les épouilleuses sont au maximum deux. Ces dernières recherchent l'acarien. Le plus souvent, elles le délogent. Le *V. destructor* peut alors rester sur la même abeille ou alors changer d'hôte. Le retrait direct de l'acarien par les épouilleuses est rarement observé (Thakur *et al.*, 1997).

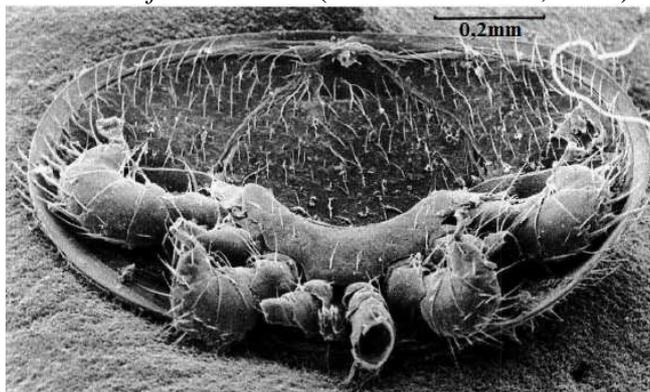
Parmi les *V. destructor* retrouvés vivants ou morts au fond des ruches, 45 % présentent des blessures (Rosenkranz *et al.*, 1997). On suppose que les ouvrières sont capables d'infliger aux *V. destructor* des blessures létales par l'utilisation de leurs mandibules et de leurs pattes avant (Rosenkranz *et al.*, 1997 ; Ruttner et Hänel, 1992 ; Thakur *et al.*, 1997). La plupart des mutilations observées sur *V. destructor* concernent les pattes (Corrêa-Marques *et al.*, 2002 ; Rosenkranz *et al.*, 1997 ; Ruttner et Hänel, 1992 ; Stanimirovic *et al.*, 2005). Ce type de blessure serait ainsi le reflet de l'existence d'une défense active de l'abeille face à l'infestation par *V. destructor* (Ruttner et Hänel, 1992).

Le nombre de *V. destructor* retrouvés blessés au fond de la ruche est d'ailleurs corrélé positivement avec le nombre d'abeilles ouvrières présentes dans la ruche (Zaitoun et Al-Ghzawi, 2009).

Comme le montrent des tests utilisant la technique d'électroanténographie (des antennes amputées d'abeilles sont placées entre deux électrodes), les abeilles reconnaissent olfactivement le parasite. Lorsque l'on place ce montage dans un flux d'air comportant la molécule à tester, une réponse électrique importante est enregistrée pour les extraits de méthanol, alors qu'elle est absente pour les extraits d'acétone ou d'hexane. Ces résultats suggèrent que des molécules polaires agissent au niveau des chémorécepteurs de l'abeille et participent à la reconnaissance des acariens par l'abeille (Martin *et al.*, 2001a).

Le comportement d'épouillage est plus intense à des températures élevées (25-34°C) comparé à des températures plus basses (10°C) (Tahmasbi, 2009). Il est également plus ou moins intense suivant la race d'abeilles observée (Aumeier, 2001 ; Stanimirovic, 2005).

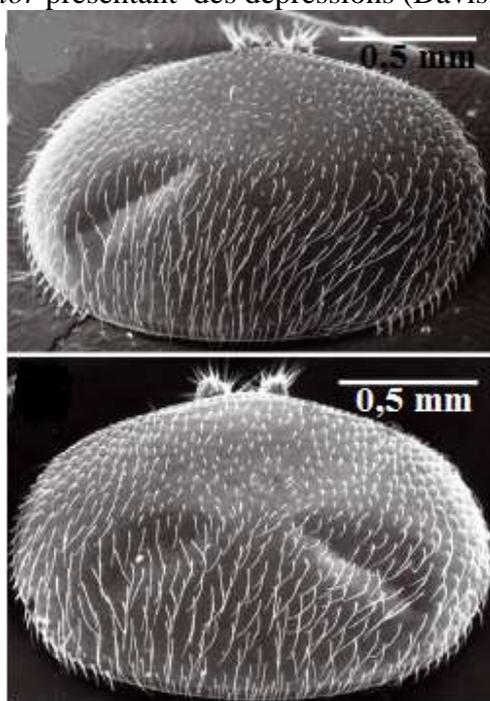
Figure 74 : *Varroa destructor* mort collecté sur le fond d'une ruche contenant une colonie d'*A. mellifera carnica* (Ruttner et Hänel, 1992).



Certains *V. destructor* présentent des dépressions sur l'idiosoma (Figure 75). Près de 10 % des *V. destructor* présenteraient ce type d'anomalies. Huit pour cent ont une dépression et 2,5 % ont deux dépressions situées symétriquement sur l'idiosoma dorsal. Cette déformation ne serait pas liée au comportement de toilette de *V. destructor*, puisqu'on l'observe sur des jeunes femelles adultes avant leur sortie. Il s'agirait probablement d'une anomalie apparaissant lors de l'ontogenèse de l'acarien. Ainsi, les *V. destructor* trouvés 'abîmés' au fond d'une ruche ne proviennent pas tous d'un comportement d'épouillage qui aurait blessé ces acariens (Davis, 2009).

En outre, il est possible qu'un certain nombre de *V. destructor* mutilés le soit par les commensaux de la ruche présents au sol.

Figure 75 : Vues au microscope électronique à balayage de l'idiosoma de femelles adultes *V. destructor* présentant des dépressions (Davis, 2009).



Quand un *V. destructor* se retrouve au fond de la ruche vivant et sans séquelle, ce dernier ne semble pas capable de regagner l'essaim sans aide. L'acarien reste sur une abeille morte et s'y nourrit. L'abeille morte constitue également une plate-forme pour l'acarien. Ce dernier se place en un point proéminent dans l'attente d'un transfert sur une abeille vivante (Bowen-Walker et Gunn, 1998). En restant au niveau de l'abeille morte au sein de la ruche, *V.*

destructor augmente ses chances de retrouver une abeille chargée d'évacuer les cadavres pour nouvel hôte (Visscher, 1983). Après 48 heures d'attente infructueuse, *V. destructor* quitte l'abeille morte sur laquelle il était fixé et se met à la recherche active d'un nouvel hôte (Bowen-Walker et Gunn, 1998). Une étude montre que *V. destructor* a une moyenne de survie de 71 heures en présence d'abeilles mortes, de 21 heures sans substrat (De Guzman *et al.*, 1993).

L'activité d'épouillage, même si cette dernière est intense, semble néanmoins avoir un faible impact sur la population totale de *V. destructor* (Aumeier, 2001 ; Fries *et al.*, 1996 ; Vandame, 1996).

7.3.1.1.3. L'essaimage

Quand une colonie d'abeilles essaime, approximativement la moitié de la population d'abeilles quitte la ruche en emmenant les parasites phorétiques fixés sur ces abeilles. Le premier essaim part de la ruche en emmenant la vieille reine. Une nouvelle reine non fécondée occupera la place dans la ruche ayant essaimé. En période d'essaimage, près de 65 % des femelles adultes *V. destructor* sont présentes dans le couvain. On estime alors qu'environ 15 à 20 % de la population parasitaire quitte la ruche avec le nouvel essaim formé (Fries *et al.*, 2003 ; Villa *et al.*, 2008).

Au sein de la colonie ayant essaimé, il n'y a pas de production de couvain pendant 2 à 3 semaines le temps que la jeune reine soit apte à pondre. Durant cette période, il n'y a donc pas de reproduction de *V. destructor* (Seeley, 2007).

À l'issue de l'année où s'est produit l'essaimage, le nombre d'acariens par abeille adulte de la colonie essaimeuse et du nouvel essaim n'apparaît pas significativement différent (Fries *et al.*, 2003).

7.3.1.2. Acquisition par *A. mellifera* d'une résistance aux virus dont l'expression est liée à la présence de *V. destructor*

Certains auteurs émettent l'hypothèse que la survie des colonies d'abeilles infestées par *V. destructor* serait liée à une plus grande tolérance de l'abeille face aux virus qui accompagnent cette infestation. Des études ont montré que les colonies d'abeilles tolérantes sont moins infectées par les virus que les colonies sensibles. Cependant, il est possible que ce résultat soit simplement expliqué par un nombre plus faible de parasites vecteurs de virus dans ces colonies (Büchler, 2010).

7.3.1.3. Attractivité du couvain.

Le couvain femelle des colonies d'abeilles africanisées tolérantes est deux fois moins attractif pour *V. destructor* que le couvain d'abeilles européennes (Guzman-Novoa *et al.*, 1996 ; Vandame, 1996). L'origine de cette différence n'est pas connue. Il semble qu'elle ne soit liée ni à un différentiel d'attraction spécifiquement larvaire, ni à une variation de durée d'attractivité du couvain (Aumeier *et al.*, 2002).

7.3.1.4. Gènes de l'abeille impliqués dans sa tolérance vis-à-vis du parasitisme

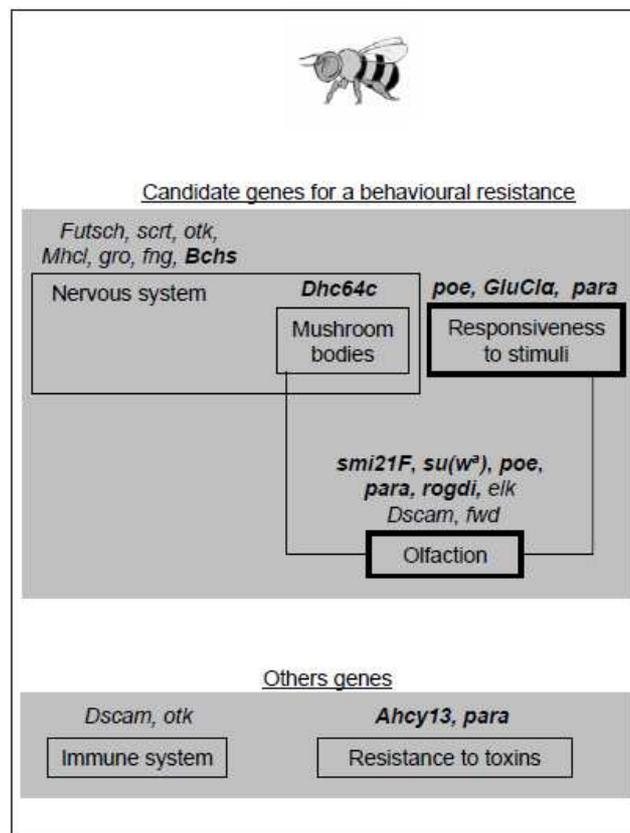
La comparaison de l'expression de gènes d'abeilles appartenant à des colonies tolérantes et sensibles au parasitisme de *V. destructor* a permis d'identifier 116 gènes susceptibles d'être

impliqués dans cette tolérance. Les gènes identifiés sont des gènes régulant le développement neuronal, les fonctions sensorielles et en particulier l'olfaction. Le fait que l'expression des gènes participant à l'olfaction soit modifiée pourrait expliquer l'augmentation des comportements de nettoyage et d'épouillage, comportements participant à la tolérance de l'abeille face à l'infestation de *V. destructor* (Navajas *et al.*, 2008).

Figure 76 : Gènes de l'abeille susceptibles de participer à la tolérance au parasitisme de *V. destructor* (Navajas *et al.*, 2008).

(Les gènes en gras sont up-régulés).

(Candidate genes for a behavioural resistance = gènes candidats pour participer au comportement de résistance, nervous system = système nerveux, Mushroom bodies = neurones et cellules gliales, responsiveness to stimuli = sensibilité aux stimuli, Others genes = autres gènes, Immune system = système immunitaire, Resistance to toxins = résistance aux toxines).



7.3.2. Baisse de la virulence du parasite

7.3.2.1. Baisse liée à la génétique du parasite

En étudiant des colonies sauvages tolérantes à l'infestation, Seeley (2007) émet l'hypothèse que la relation de stabilité hôte-parasite observée est liée à la moindre virulence des acariens. Il a été démontré que les différents haplotypes de *V. destructor* n'avaient pas la même virulence pour *A. mellifera* : l'haplotype coréen se montre plus virulent que l'haplotype japonais (Anderson et Trueman, 2000 ; De Guzman *et al.*, 1999).

En Europe, la population de *V. destructor* appartient quasi exclusivement à l'haplotype coréen et présente probablement très peu de variations génétiques entre individus (Le Conte *et al.*, 2007 ; Solognac *et al.*, 2005). Le Conte *et al.* (2007) concluent qu'il semble improbable que l'acquisition de la tolérance des colonies d'abeilles envers *V. destructor* soit liée à la sélection

de caractères de moindre virulence du parasite envers son hôte. Si toutefois c'était le cas, un nombre de gènes très limité serait impliqué (Büchler *et al.*, 2010).

Des *V. destructor* de différentes origines introduits expérimentalement dans des colonies d'abeilles n'ont pas modifié la tolérance de ces colonies vis-à-vis de *V. destructor*. Ce résultat suggère que dans le cas présent, la tolérance est principalement liée à l'hôte (Fries et Bommarco, 2007).

7.3.2.2. Baisse liée à la non-reproduction du parasite

Dans le couvain de faux-bourçons de colonies d'abeilles africanisées, les fondatrices *V. destructor* se révèlent improductives quand plus de deux fondatrices envahissent la même alvéole (Mondragon *et al.*, 2006).

Des études menées sur des colonies avec le caractère SMR (Suppressed Mite Reproduction), c'est-à-dire avec un fort taux de *V. destructor* ne se reproduisant pas dans le couvain (80 %) montre que ces colonies ont la capacité d'extraire un grand nombre de parasites du couvain infesté (comportement hygiénique). Cependant, il semble que ces colonies ne retirent pas les femelles qui n'initient pas de ponte, ce qui expliquerait le fort taux de non-reproduction des *V. destructor* observés dans ces colonies (Harbo et Harris, 2005).

7.3.2.3. Baisse liée à la mortalité de la descendance de *V. destructor*

Une mortalité plus importante du premier descendant (mâle) et du troisième descendant (femelle) est constatée dans le couvain infesté de colonies d'abeilles africanisées tolérantes à *V. destructor* comparé à des colonies de souches européennes non tolérantes (Mondragon *et al.*, 2006).

8. La varroose

La varroose est une maladie causée par l'acarien *V. destructor* qui touche les larves, nymphes et abeilles adultes (Grobov, 1976).

La varroose est une maladie à déclaration obligatoire en France (Décret n° 2006-179 du 17 février 2006 portant création d'une liste de maladies à déclaration obligatoire et modifiant le code rural) (Légifrance.gouv.fr, 2011).

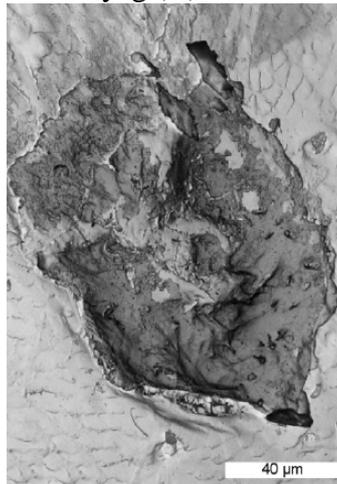
8.1. Expression de la varroose

8.1.1. Au niveau de l'individu

8.1.1.1. Spoliation d'hémolymphe lors de la nutrition

Les femelles adultes, pour accéder à leur source de nourriture, l'hémolymphe de larves, nymphes et abeilles adultes, doivent percer la cuticule de leur hôte (Figure 77). Cependant les blessures engendrées, qui peuvent être répétées, n'ont pas d'effet létal immédiat sur l'abeille ou sa descendance. Le prélèvement quotidien d'hémolymphe lors d'un parasitisme par une femelle adulte est estimé à 0,25 µl par Moritz (1981) ; à 0,67 µl par Bowen-Walker et Gunn (2001). Ainsi le volume d'hémolymphe de nymphes de faux-bourçons et d'ouvrières au stade 'yeux pourpres' est significativement réduit lors de parasitisme par *V. destructor* comparé à des nymphes non parasitées (Weinberg et Madel, 1985).

Figure 77 : Blessure réalisée par une femelle adulte *V. destructor* sur le sternite du 2nd segment abdominal d'une nymphe de faux-bourdon (Photo réalisée au microscope électronique à balayage) (Herrmann *et al.*, 2005).



La nutrition du parasite entraîne une spoliation de protéines dans l'hémolymphe chez son hôte (Amdam *et al.*, 2004). Une baisse de la quantité globale de protéines contenues dans l'hémolymphe est observée. Elle est estimée chez les nymphes d'ouvrières à 27 % lors d'une infestation unique, à 50 % lors d'une infestation double. Chez les nymphes mâles, cette baisse est moindre : environ 12 % et resterait stable lors de multi-infestations (Weinberg et Madel, 1985).

8.1.1.2. Effet de l'infestation sur le poids des abeilles parasitées

L'infestation entraîne une perte de poids chez les abeilles adultes issues d'une nymphe parasitée, perte de poids qui augmente lors de multi-infestations. Une étude montre que la perte de poids moyen des abeilles naissantes infestées est significative dès l'infestation par une seule fondatrice et sa descendance. Cette perte est estimée à 10,33 % et 11,09 % en moyenne pour une infestation de 1 à 3 femelles fondatrices respectivement chez les jeunes faux-bourçons et ouvrières à l'émergence. Elle est estimée à 18,26 % et 17,53 % en moyenne pour une infestation de 3 à 5 acariens respectivement chez les faux-bourçons et les ouvrières (Kotwal et Abrol, 2009). Cette perte de poids intervient principalement vers la fin de la phase nymphale. Elle devient significative dès le stade nymphal aux yeux pourpres (Figure 14). Les abeilles ouvrières, lorsqu'elles ont été infestées lors de leur développement, ne sont pas capables de compenser les pertes de poids à l'âge adulte (Schneider et Drescher, 1987).

Les imagos faux-bourçons arrivent à émerger d'alvéoles renfermant 15 à 20 femelles fondatrices et leurs descendances, mais il s'agit de faux-bourçons de petites tailles qui ne pèsent que la moitié du poids de mâles non parasités. Contrairement aux faux-bourçons, une infestation de 4 à 6 femelles fondatrices dans le couvain d'ouvrières suffit à empêcher l'émergence de ces jeunes abeilles (Duay *et al.*, 2003).

8.1.1.3. Déformations morphologiques externes

Bowen-Walker et Gunn (2001) constatent que 8,5 % des ouvrières parasitées à des degrés divers émergent avec des déformations morphologiques externes comme des ailes atrophiées, un raccourcissement du corps (seules 1,8 % des ouvrières non parasitées présentes des déformations morphologiques externes). Les auteurs observent également une corrélation positive entre le niveau de parasitisme lors du stade nymphal et la fréquence des déformations à l'émergence des jeunes abeilles.

8.1.1.4. Réduction de l'espérance de vie

La durée de vie des abeilles diminue lorsque le taux d'infestation augmente (Ellis et Delaplane, 2009 ; Kovac et Crailsheim, 1988 ; Ritter *et al.*, 1984). En Allemagne, une étude a montré un effet évident du niveau d'infestation sur la longévité des abeilles adultes. Ainsi la durée de vie moyenne calculée des ouvrières est de respectivement 15,6 ; 9,1 ; 8,3 jours pour des colonies faiblement, moyennement et fortement infestées pour la période d'étude de mai à septembre (Ritter *et al.*, 1984).

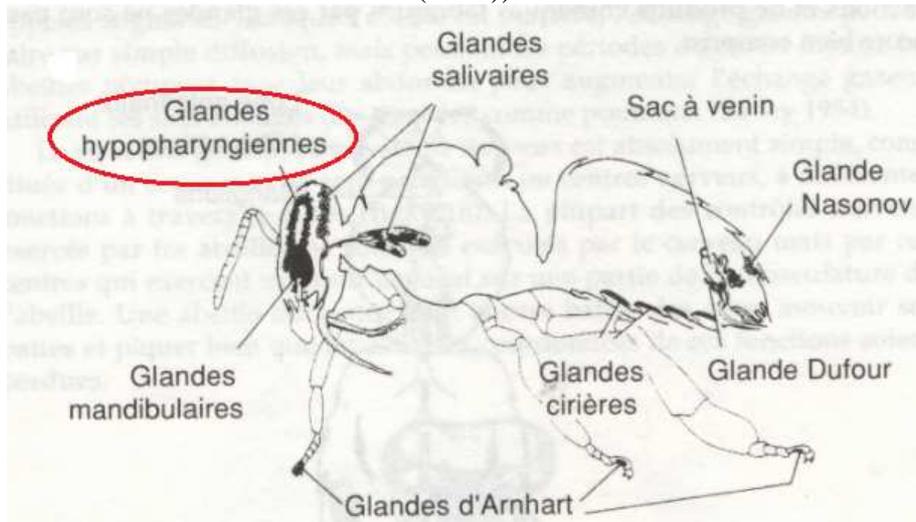
Une étude a montré que la longévité des ouvrières adultes est réduite lorsque ces dernières ont été infestées pendant leur développement nymphal (Schneider et Drescher, 1987). Concernant les mâles, seuls 59,7 % des jeunes faux-bourçons issus de colonies infestées étaient vivants 24 heures après leur émergence contre 97,5 % dans des colonies témoins (Rinderer *et al.*, 1999).

Cette réduction de l'espérance de vie est particulièrement problématique en hiver. En effet avant l'hiver, les abeilles adultes parasitées ou ayant été parasitées lors de leur développement ont une espérance de vie réduite. Ces abeilles ne possédant pas toutes les caractéristiques physiologiques des abeilles d'hiver, ne pourront pas passer la période froide avec succès et ainsi contribuer à la croissance de la colonie au printemps (Amdam *et al.*, 2004). Une étude a permis de montrer que seul 4 à 18 % des abeilles infestées par *V. destructor* durant leur développement et qui émergent au mois de septembre survivent jusqu'au mois de mars (Kovac et Crailsheim, 1988).

8.1.1.5. Réduction de la taille des glandes hypopharyngiennes

Les glandes hypopharyngiennes sont situées en position antérieure dans la tête de l'ouvrière (Figure 78). Elles sont constituées de nombreux *acini* qui déversent leurs sécrétions dans un conduit principal débouchant dans la partie proximale du pharynx. Ces glandes synthétisent et sécrètent, à partir de la digestion partielle du pollen et du miel, la partie protéique de la gelée royale qui va servir à nourrir les larves et la reine. Ces glandes synthétisent aussi une enzyme, l'invertase, qui hydrolyse le saccharose en glucose et fructose. Ces glandes sont relativement bien développées chez la jeune ouvrière produisant la nourriture pour le couvain. Elles se résorbent lorsque les tâches de nourrice s'achèvent et peuvent à nouveau se développer si la colonie nécessite un nombre plus important de nourrices (Winston, 1993).

Figure 78 : Système glandulaire de l'ouvrière (Winston (1993) redessiné d'après Michener (1974)).



L'infestation de nymphes d'abeilles engendre une réduction de la taille des glandes hypopharyngiennes de 14,6 % en moyenne. La même observation est faite lors d'une infestation au stade adulte (Schneider et Drescher, 1987).

8.1.1.6. Altération des fonctions cérébrales de l'abeille

Les butineuses parasitées présentent une baisse de leur capacité d'apprentissage. Cela aurait comme effet d'influer sur le comportement de vol, l'orientation, ainsi que le succès de retour à la ruche des butineuses (Kralj *et al.*, 2006).

Les butineuses infestées mettent plus de temps à revenir, ou ne reviennent pas du tout à la ruche. La perte des butineuses lors des sorties à l'extérieur est plus importante dans les colonies fortement infestées comparée aux colonies plus faiblement infestées. L'observation de ruches fortement infestées montre une perte rapide des butineuses jusqu'à ce qu'il ne reste plus que la reine accompagnée de quelques ouvrières. Le fait que les abeilles infestées aient tendance à ne pas revenir à la ruche est interprété par Kralj et Fuchs (2006) comme un comportement adaptatif permettant d'éliminer le parasite de la colonie.

Mais les ouvrières ne revenant pas dans leur ruche d'origine, ne meurent pas toutes à l'extérieur et se trompent de ruche participant au phénomène de dérive des ouvrières. L'étude du comportement de retour à la ruche d'ouvrières provenant de colonies fortement infestées et de colonies non infestées par *V. destructor* a mis en évidence que le phénomène de dérive des ouvrières était effectivement plus important dans les colonies fortement infestées (Sakofski, 1990).

8.1.1.7. Modifications comportementales

Les ouvrières parasitées durant leur développement ont un stade 'nourrice' raccourci et commencent à butiner plus tôt que les ouvrières témoins (Janmaat et Winston, 2000).

Dans le cadre du travail apicole, il a été montré qu'une forte infestation augmentait le phénomène de supersédure (remplacement de la reine introduite par une nouvelle reine élevée par la colonie) lors de l'introduction d'une nouvelle reine fécondée (Cargel et Rinderer, 2009).

8.1.1.8. Diminution du potentiel reproducteur des faux-bourçons

La baisse du potentiel reproducteur des faux-bourçons sous l'influence du parasitisme s'expliquerait à la fois par une baisse de la capacité de vol ainsi qu'une baisse de la production de spermatozoïdes. En effet, les faux-bourçons infestés durant leur développement par une ou deux femelles adultes produisent respectivement 24 % et 45 % moins de spermatozoïdes que les témoins (Duay *et al.*, 2002). Le parasitisme a également comme effet de réduire la qualité du sperme des faux-bourçons en altérant notamment l'expression des glycoprotéines des spermatozoïdes (Del Cacho *et al.*, 1996).

Toutefois, Collins et Pettis (2001), en comparant des faux-bourçons parasités et non parasités, observent que le volume de sperme produit est identique chez les deux populations. La même observation est faite pour la concentration du sperme en spermatozoïdes, ainsi que pour la viabilité des spermatozoïdes. Rinderer *et al.* (1999) montrent également que le parasitisme par *V. destructor* n'a qu'un effet mineur sur le poids des glandes à mucus et des glandes séminales, ainsi que sur le nombre de spermatozoïdes produits par les faux-bourçons.

En réalité, les faux-bourçons parasités durant leur développement ne participeraient que très peu à la reproduction chez l'abeille, ne possédant pas la force physique suffisante pour féconder en vol les reines vierges (Duay *et al.*, 2002).

8.1.1.9. Induction d'une immunosuppression chez l'abeille

Varroa destructor induirait la réduction de la transcription de gènes codant pour des peptides antimicrobiens et des enzymes de l'immunité, aboutissant à la dépression de la réponse immunitaire humorale et cellulaire (Cf. chapitre 8.1.1.10).

De plus, la concentration dans l'hémolymphe d'hémocytes participant à l'immunité de l'abeille, apparaît réduite chez des jeunes abeilles parasitées au stade nymphal comparé à celle d'abeilles témoins (Amdam *et al.*, 2004). La même observation a été réalisée lors de l'étude de la concentration en hémocytes de l'hémolymphe d'ouvrières nourrices appartenant à des colonies fortement infestées comparée à des témoins issus de colonies saines (Belaïd et Doumandji, 2010).

Ainsi, la sensibilité des colonies d'abeilles à différents pathogènes augmenterait lors de parasitisme (Yang et Cox-Foster, 2005).

8.1.1.10. Modifications d'expression de certains gènes de l'abeille lors de parasitisme

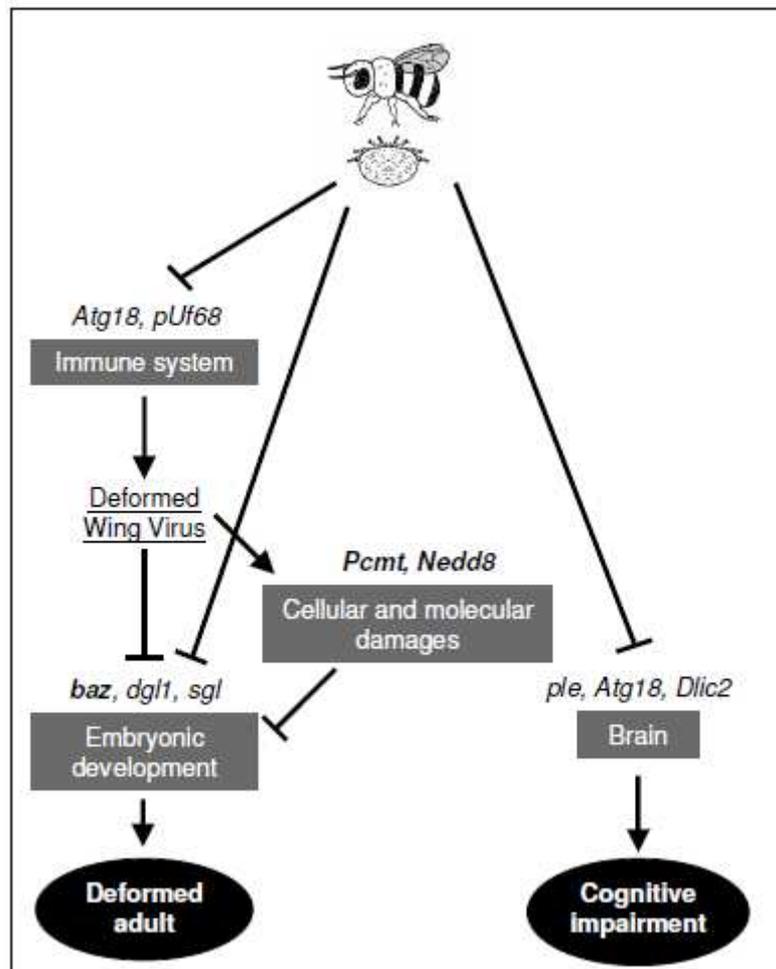
Un changement d'expression des gènes de l'abeille est observé après parasitisme au niveau des gènes relatifs au développement embryonnaire, au métabolisme cellulaire, ainsi qu'à l'immunité.

Un scénario imaginant les conséquences de la modification de l'expression de ces gènes est proposé (Figure 79). Ainsi, ce parasitisme induirait la baisse de la protection immunitaire, ce qui permettrait la prolifération du DWV (Deformed Wing Virus) chez l'abeille. L'augmentation de la multiplication du DWV pourrait causer des dommages cellulaires et moléculaires, induisant la production de protéines de 'réparation' (Pcmt). Un certain nombre de gènes impliqués dans le développement embryonnaire (baz, dgl1, sgl) pourrait également être affecté par la réplication du DWV. Le parasite serait aussi à l'origine d'une baisse de la production de dopamine (ple) et d'une inhibition des gènes connus pour prévenir la dégénérescence neurologique chez les abeilles adultes. Cela pourrait expliquer les troubles cérébraux observés chez ces abeilles parasitées (Navajas *et al.*, 2008).

Figure 79 : Modifications génétiques de l'abeille observées lors de parasitisme par *V. destructor* et leurs conséquences hypothétiques (Navajas *et al.*, 2008).

(Les traits terminés par des flèches ou des tirets indiquent respectivement une régulation positive et négative. Les gènes en gras sont up-régulés).

(Immune system = système immunitaire ; Deformed Wing Virus = Virus des Ailes Déformées ; Embryonic development = développement embryonnaire ; deformed adult = adulte difforme ; Cellular and molecular damages = dommages cellulaires et moléculaires ; Brain = Cerveau ; Cognitive impairment = troubles cognitifs)



8.1.1.11. *Varroa destructor* : un vecteur d'agents infectieux pour l'abeille

8.1.1.11.1. Un vecteur de virus

La mortalité des colonies d'abeilles sévèrement infestées par *V. destructor* est souvent attribuée à l'action délétère concomitante de virus (Genersch et Aubert, 2010 ; Martin *et al.*, 1998 ; Sumpter, 2004 ; Tentcheva *et al.*, 2004). L'entité pathologique ainsi formée a été décrite sous le nom de 'Bee Parasitic Mite Syndrome' (Shimanuki *et al.*, 1994).

Les virus ABPV (Acute Bee Paralysis Virus – Virus de la paralysie aiguë), CBPV (Chronic Bee Paralysis Virus – Virus de la paralysie chronique), SPV (Slow Paralysis Virus – Virus de la paralysie lente), BQCV (Black Queen Cell Virus – Virus de la cellule royale noire), CWV (Cloudy Wing Virus - Virus des ailes opaques), SBV (Sacbrood Bee Virus – Maladie du couvain sacciforme), KBV (Kashmir Bee Virus - Virus de l'abeille du Cachemire), IAPV (Israeli Acute Paralysis Virus - Virus de la paralysie aigu israélienne) et DWV (Deformed Wing Virus – Virus des ailes déformées) (Figure 80) sont retrouvés chez l'abeille de façon

concomitante à l'infestation parasitaire (Carreck *et al.*, 2002 ; Chen et Siede, 2007 ; Martin *et al.*, 1998 ; Ritter *et al.*, 1984 ; Shen *et al.*, 2005 ; Tentcheva *et al.*, 2004).

Figure 80 : Abeille adulte atteinte du DWV (Un *V. destructor* phorétique est fixé sur le thorax de l'abeille) (Zioni *et al.*, 2011).



La détection de plusieurs virus de l'abeille chez *V. destructor* (DWV, SBV, ABPV, KBV) indique son possible rôle de vecteur dans la transmission de virus entre abeilles (Tentcheva *et al.*, 2004 ; Shen *et al.*, 2005). *V. destructor* injecterait directement les particules virales dans l'hémolymphe lors de son nourrissage (Chen et Siede, 2007). Des particules virales sont notamment présentes dans les glandes salivaires de l'acarien (Cicero et Sammataro, 2010). Ce phénomène a été démontré pour le DWV (Bowen-Walker *et al.*, 1999) et le KVB (Chen *et al.*, 2004), l'IAPV (Di Prisco *et al.*, 2011) et serait fortement soupçonné pour d'autres virus comme le SBV (Tentcheva *et al.*, 2004), l'ABPV (Tentcheva *et al.*, 2004), le BQCV (Chen et Siede, 2007).

Plusieurs virus peuvent être détectés sur un même parasite (Chantawannakul *et al.*, 2006).

L'observation d'une corrélation positive entre le niveau d'infestation par *V. destructor* et le niveau de concentration virale chez les abeilles infestées suggèrerait que *V. destructor* joue, outre son rôle de vecteur, un rôle activateur de la réplication virale chez l'abeille. Le parasitisme engendrerait une baisse de l'immunité de l'abeille, ce qui favoriserait la réplication virale (Shen *et al.*, 2005). Bien que la composition biochimique de la salive de *V. destructor* ne soit pas connue, le nourrissage du parasite sur son hôte réduit à la fois l'immunité humorale et cellulaire de l'abeille (Yang et Cox-Foster; 2005). Cependant, beaucoup d'éléments de la relation hôte-parasite au niveau moléculaire sont encore à préciser.

Une présentation plus précise de chacun des virus de l'abeille portés par *V. destructor*, accompagnée d'une discussion sur leur rôle respectif dans l'expression de la varroose, est placée en annexe (annexe 2).

8.1.1.11.2.

Un vecteur de champignons

Des champignons ou des spores de champignons sont retrouvés à la surface de *V. destructor* (*Aspergillus flavus*, *Penicillium multicolor*, *Penicillium simplicissimum*, *Mucor ramosissimus*, *Mucor indicus*, *Mucor hiemalis*, *Ascospaera apis*) (Benoit *et al.*, 2004 ; Hrabak, 2003). Parmi eux, certains sont connus pour être pathogènes pour l'abeille (*Aspergillus flavus*, *Ascospaera apis*).

La surface du corps de *V. destructor* peut être contaminée par des spores d'*Ascophaera apis* responsable de la maladie du couvain plâtré ou ascosphérose. Cependant, il semble que la quantité de spores transportées par le parasite ne soit pas suffisante pour induire une contamination de la gelée larvaire susceptible d'induire la mycose. L'inoculation éventuelle de spores lors de la ponction d'hémolymphe ne permettrait pas non plus d'induire la maladie chez la larve ou la nymphe parasitée (Ball, 1997).

L'utilisation de substances chimiques pour la maîtrise de la population de *V. destructor* réduirait la résistance de la colonie d'abeilles face aux infections fongiques. Cependant toutes les études menées ne montrent pas de différence significative quant à la prévalence des maladies fongiques suite à la réalisation de traitements (Ball, 1997).

8.1.1.11.3. Un vecteur de bactéries

Varroa destructor est capable de transporter des spores de *Paenibacillus larvae* (agent de la loque américaine) à la surface de son corps (Alippi *et al.*, 1995). Le parasite pourrait ainsi participer à la propagation de la loque américaine (De Rycke *et al.*, 2002). Cependant, ce rôle est controversé (Alippi *et al.*, 1995).

8.1.2. Au niveau de la colonie

Au sein d'une colonie coexistent des abeilles indemnes du parasitisme et des abeilles possédant des séquelles de parasitisme. Il existe donc un seuil pour le rapport 'Abeilles parasitées' / 'Abeilles saines' à ne pas franchir sous peine d'engendrer un risque élevé de maladie (Colin, communication personnelle).

Quand l'infestation de la colonie d'abeilles par *V. destructor* est faible, aucun symptôme clinique n'est visible et le parasitisme passe le plus souvent inaperçu.

Lorsque l'infestation est modérée, la croissance de la population d'abeilles peut être affectée, ainsi que le niveau de production en miel. Une étude menée au Canada montre qu'un taux d'infestation de 2 acariens pour 100 abeilles suffirait pour réduire de façon significative la production en miel de la colonie (Currie et Gatién, 2006). Cependant les symptômes cliniques à ce stade restent frustrés.

Lorsque le niveau de parasitisme est modéré, il est facile de passer à des niveaux d'infestations qui entraînent des dommages irréversibles pour la colonie d'abeilles. Ceci se produit principalement à la fin de l'été et en automne quand la population d'acariens est à son maximum et que les surfaces de couvain se réduisent (Figure 16). Parfois, la phase de décroissance de la population d'abeilles est anticipée de quelques semaines, voir quelques mois lors de très forte infestation (Ritter *et al.*, 1984). Ainsi, le taux d'infestation des abeilles adultes et du couvain augmente considérablement à cette période. Un plus grand nombre d'abeilles affaiblies au cours de leur vie par le parasitisme seront présentes au sein de la colonie. Ces dernières ne pourront pas participer à la vie de la colonie de façon optimale. Elles seront plus sensibles aux sur-infections de types virales ou bactériennes et auront une espérance de vie plus courte. L'expression clinique la plus caractéristique est la présence d'abeilles traînantes au sol, certaines ont les ailes écartées, déformées ou asymétriques, le corps peut être noir dépourvu de poils. Le couvain est en mosaïque et paraît négligé (Figure 81).

Une réduction brutale du nombre d'abeilles peut alors apparaître. Avant cet affaiblissement, peu de signes avant-coureurs sont relevés (Ritter *et al.*, 1984). À ce stade, il est fréquent d'observer une population réduite à moins de 200 ouvrières accompagnées de la reine (Martin

et al., 1998). Les réserves en miel et en pollen apparaissent disproportionnées par rapport à la force de la colonie. Les colonies sont alors plus sensibles aux surinfections (teignes, loques,...). Un phénomène de supersédure de la colonie d'abeilles peut intervenir. Les colonies symptomatiques évoluent vers la mort, le plus souvent durant la période hivernale en région tempérée (Rosenkranz *et al.*, 2010).

Figure 81 : Couvain d'ouvrières parasité par *V. destructor* (The Food and Environment Research Agency, UK, 2010).

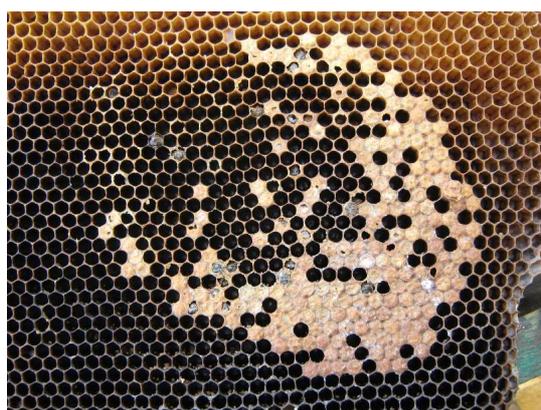
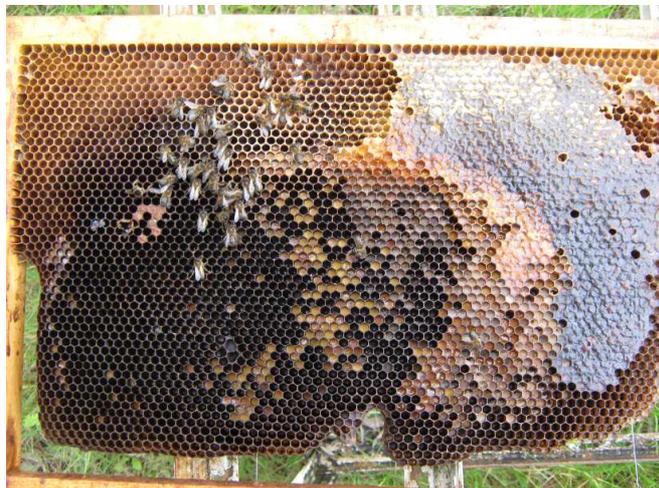
On observe un couvain en mosaïque, des alvéoles de nymphes ouvertes, ainsi que des alvéoles vides pouvant signer la présence du parasite. D'autres étiologies sont susceptibles d'engendrer un couvain en mosaïque.



Après la mort des colonies, pas ou peu d'abeilles mortes sont retrouvées à l'intérieur des ruches. On notera la présence de nourriture. Des *V. destructor* morts peuvent être découverts à la fois à l'intérieur des alvéoles contenant du couvain operculé, au niveau des abeilles adultes mortes présentes sur les rayons et sur le fond des ruches (Figure 82) (Martin *et al.*, 1998).

Figure 82 : Observation du contenu d'une ruche dont la colonie d'abeilles est morte durant l'hiver de varroose (Observation réalisée au mois de mars 2011 au rucher d'étude de l'Unité de Pathologies de l'Abeille de Montpellier SupAgro) (Photos personnelles).

On notera la présence de nourriture (miel et pollen) (photo du haut à gauche). Les abeilles mortes apparaissent figées (photo du haut à droite). On observe la présence de couvain operculé et non operculé mort, ce qui dénote une ponte récente de la reine (photo du bas). La recherche de *V. destructor* sur les abeilles mortes, ainsi que dans les alvéoles de couvain operculé permet de découvrir des acariens morts.



Il est intéressant de signaler que le nombre moyen d'abeilles, la quantité de couvain operculé, la production en miel durant l'année précédant l'extinction des colonies semble comparable aux colonies passant l'hiver (Martin *et al.*, 1998). Contrairement au couvain malade, les larves ou les nymphes infestées par *V. destructor* meurent rarement. Dans le cas du parasitisme, les mortalités sont observées le plus souvent dans le cas de multi-infestation, sans toutefois être systématiques (Boecking et Spivak, 1999).

Le fort pourcentage d'abeilles adultes infestées et de cellules infestées (> 20 %) pendant la phase ultime précédant la mort de la colonie signe l'étiologie (Colin, communication personnelle).

8.2. Moyens de lutte contre *V. destructor*

Une mortalité annuelle de 5 à 10 % des colonies d'abeilles est considérée comme acceptable en France (Le Conte *et al.*, 2007).