

CHAPITRE 2 Le parasite : *Varroa destructor* (Anderson et Trueman, 2000)

Varroa destructor (Anderson et Trueman, 2000) est un acarien ectoparasite de l'abeille asiatique *Apis cerana* qui, au milieu du 20^{ème} siècle, est passé sur un hôte nouveau pour lui, l'abeille domestique *A. mellifera* (Oldroyd, 1999). La présence du parasite chez d'autres groupes d'insectes a été mentionnée. Elle semble cependant accidentelle, et ne participe pas à son cycle biologique (Kevan *et al.*, 1990). Cet acarien est l'agent de la varroose, un des grands fléaux de l'apiculture mondiale.

Nous allons voir dans cette partie, après une présentation historique et des notions de taxonomie, les particularités de la morphologie, de la biologie et de la reproduction du parasite qui ont permis la réussite de ce passage. Nous montrerons que la relation hôte-parasité n'est actuellement pas à son équilibre, si bien que sans intervention humaine, les colonies d'abeilles *A. mellifera* sont vouées à mourir en quelques années. Nous mettrons ensuite en évidence les limites actuelles des moyens de luttés disponibles et nous terminerons par une discussion du rôle tenu par ce parasite dans les surmortalités de colonies d'abeilles observées actuellement.

1. Historique

Un acarien parasite a été récolté pour la première fois par l'entomologiste Edward Jacobson sur des abeilles de l'île de Java de l'espèce *Apis cerana* (Figure 18). Le Dr. Oudemans, acarologue hollandais en a fait la première description en 1904 et lui a donné le nom de *Varroa jacobsoni* en hommage à son découvreur (Oudemans, 1904).

Varroa jacobsoni est le parasite de l'abeille *A. cerana* dont l'aire de répartition, principalement asiatique, était séparée de celle d'*A. mellifera* par les zones désertiques d'Iran et d'Afghanistan à l'ouest et les régions sibériennes froides au nord (Figure 19 et Figure 20). La relation hôte-parasite existante entre l'abeille *A. cerana* et l'acarien est actuellement dans un état d'équilibre, si bien que *V. jacobsoni* ne constitue pas aujourd'hui une menace pour *A. cerana* (Donzé, 1995).

Figure 18 : L'abeille *Apis cerana* (Contributeurs de Wikipédia, 2011a).



Figure 19 : Aire de répartition actuelle d'*Apis cerana* (Contributeurs de Wikipédia, 2011a).

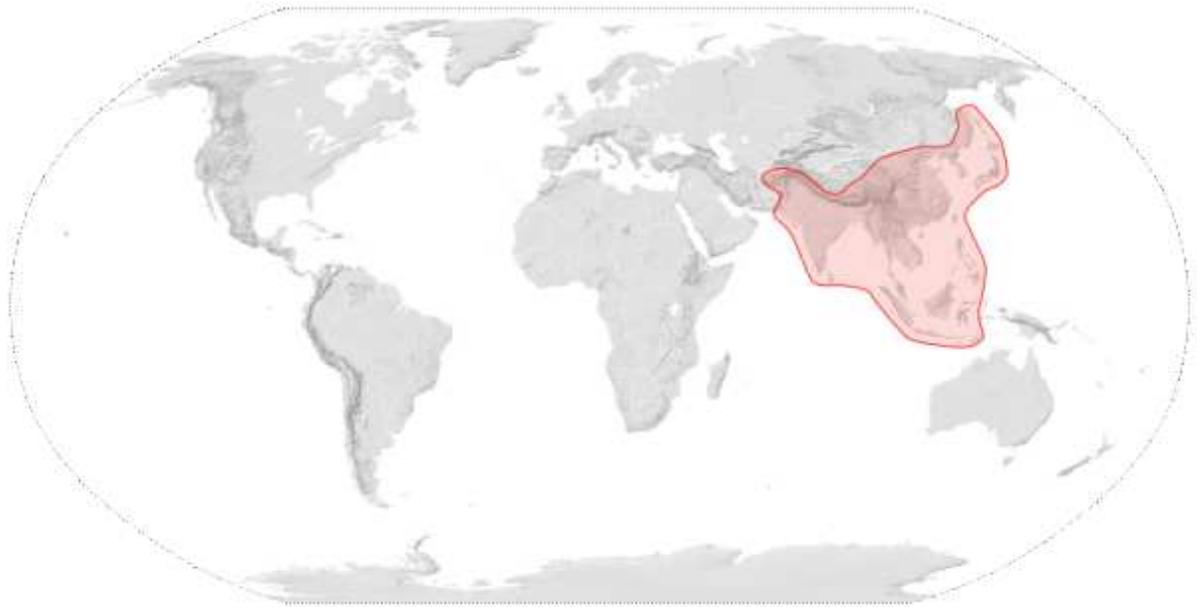
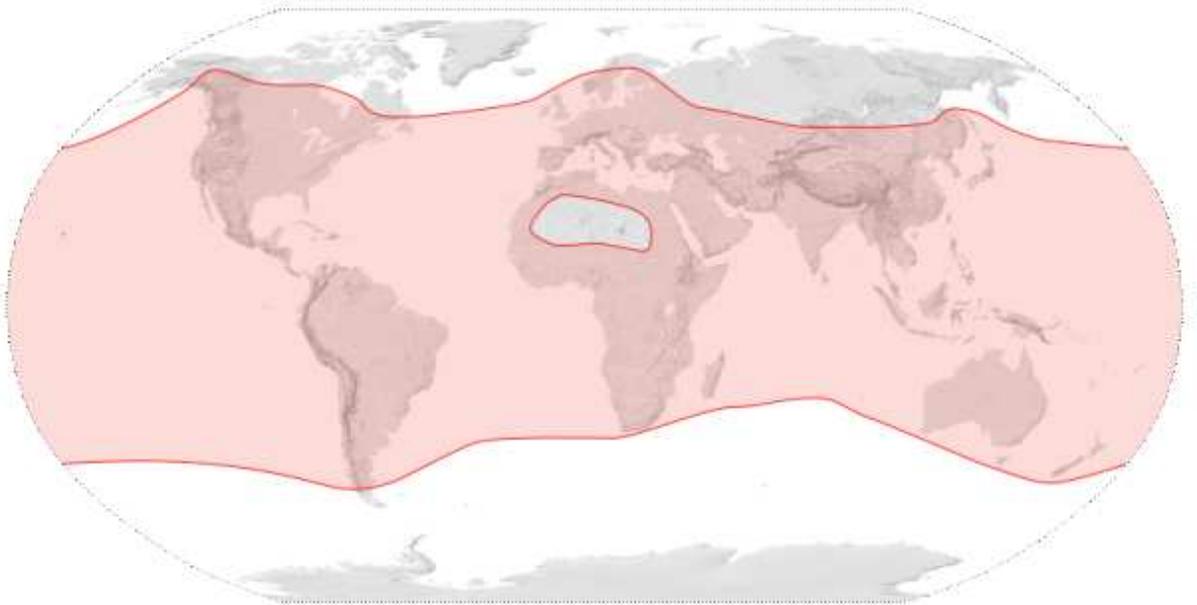


Figure 20 : Aire de répartition actuelle d'*Apis mellifera* (Contributeurs de Wikipédia, 2011b).



En 1918, Buttel-Reepen observe à Sumatra les stades d'évolution de l'acarien (Lux, 1987). En 1930, Toumanoff, décrit certaines espèces d'acariens parasites des abeilles, mais ce n'est qu'en 1939 qu'il mentionne la découverte inopinée de *V. jacobsoni* sur *A. cerana* par une apicultrice indochinoise sans accorder à ce fait un intérêt particulier (Toumanoff, 1939). Örosi-Pal, également en 1939, en fait mention dans un manuel traitant des ennemis des abeilles. Le parasite a été observé en 1951 à Singapour (Gunther, 1951), en 1953 en URSS (Breguetova, 1953).

Le passage de *Varroa* de son hôte originel *A. cerana* à son nouvel hôte *A. mellifera* a sans doute eu lieu au cours des années 1940 ou 1950 (Grobov, 1976). L'importation de colonies d'abeilles de l'espèce *A. mellifera* en Asie où elles n'étaient pas présentes, dans les années 1930, a donné l'occasion de passer sur cet hôte fraîchement arrivé (Donzé, 1995).

La première observation de *Varroa* dans le couvain d'*A. mellifera* aurait eu lieu en Corée dans les années 1950 (Topolska, 2001). Cette même observation a été réalisée en 1958 au Japon et en Chine (Ian Tsin-He, 1965 ; Topolska, 2001), en 1963 à Hong Kong et aux Philippines (Delfinado, 1963).

Ce n'est qu'en 1966 que l'on signale officiellement le danger et les dommages potentiels pour l'apiculture provoqués par l'extension du parasite.

La répartition du *Varroa* dans les ruches est dès lors devenue, au gré des échanges internationaux d'abeilles (colonies, reines), peu à peu mondiale.

En 1970, le parasite a été découvert dans des ruchers bulgares. Il s'agit probablement de la première description du parasite sur le continent européen (Grobov, 1976).

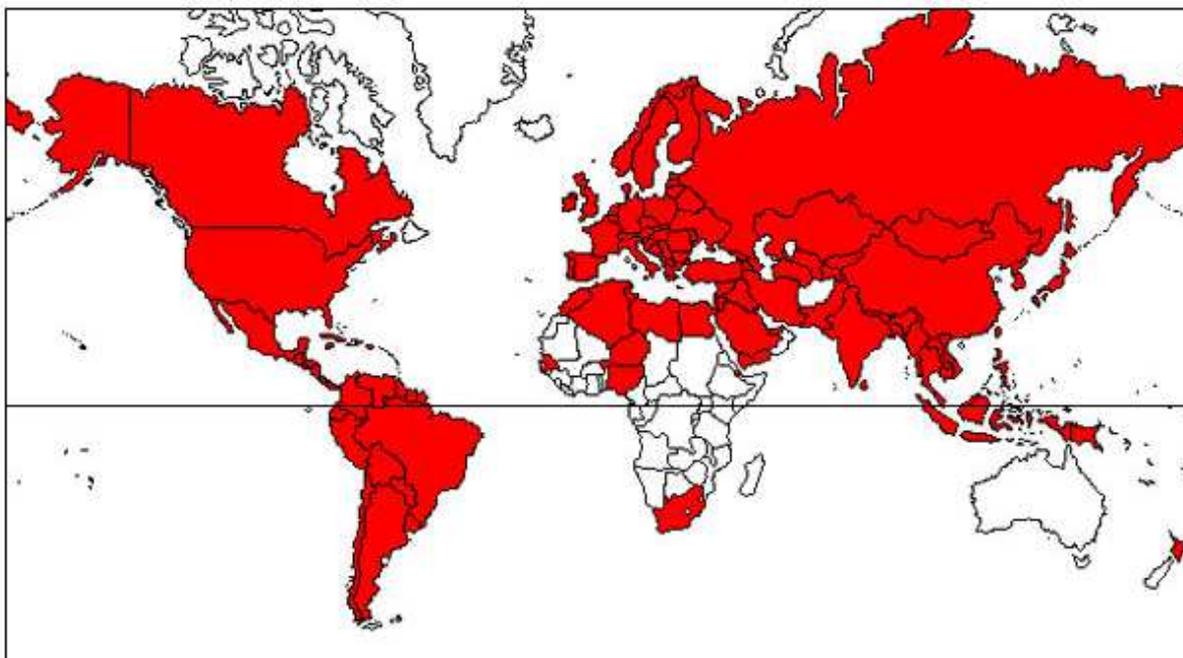
En France, la première observation de colonies d'abeilles infestées par *Varroa* a été faite en 1982 (Colin *et al.*, 1983).

Nous le verrons dans le chapitre suivant, en 2000, Anderson et Truemann, sépare l'espèce d'acarien initialement connue sous le nom de *V. jacobsoni* en 2 espèces distinctes. Le nom de l'espèce qui regroupe les acariens infestant l'abeille domestique *Apis mellifera* est désormais *Varroa destructor*.

Aujourd'hui, de part le monde, peu de territoires sont épargnés par l'infestation des colonies d'*Apis mellifera* par *Varroa* (Figure 21). L'Australie est un des seuls territoires déclaré indemne de l'infestation grâce à des protocoles de quarantaine en cas d'introduction de colonies d'abeilles (Australian Government. Australian Quarantine and Inspection Service, 2011).

Figure 21 : Répartition géographique actuelle de *Varroa destructor* (Ellis et Zettel Nalen, 2010).

Les zones colorées en rouge indiquent la présence de *V. destructor* sur le territoire.



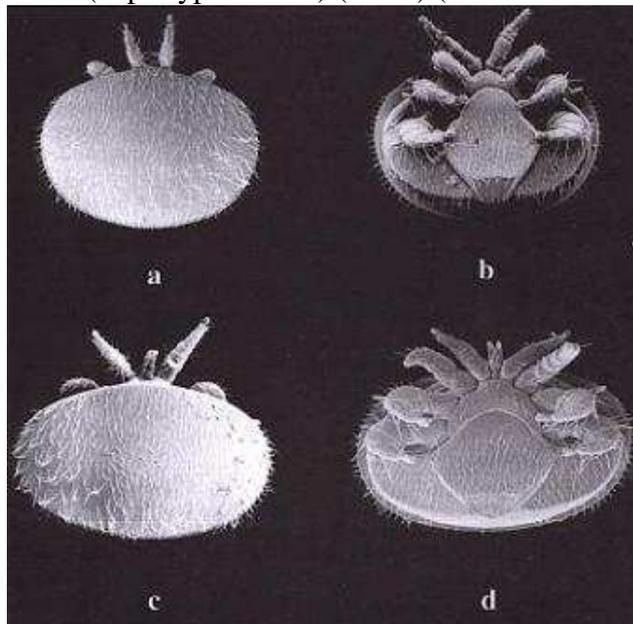
2. Taxonomie

En 2000, Anderson et Trueman ont réalisé une étude génotypique et phénotypique sur *V. jacobsoni*. Ils ont identifié 18 haplotypes (acariens possédant des séquences d'ADN mitochondrial différentes) qu'ils ont nommé par le lieu de leur première découverte. Ils ont proposé de classer ces haplotypes en deux espèces selon des caractéristiques communes (3 de ces haplotypes n'ont cependant pu être classés). Ils ont donné l'ancien nom *V. jacobsoni* à la première nouvelle espèce regroupant 9 haplotypes dont celui initialement décrit par Oudemans provenant de l'île de Java. Tous ces haplotypes infestent uniquement l'abeille *A. cerana*.

Un nouveau nom *Varroa destructor* est donné à l'autre nouvelle espèce de *Varroa* qui regroupe 6 haplotypes infestant *A. cerana*: les haplotypes japonais/thaïlandais, coréen, chinois, népalais, vietnamien et sri lankais (Anderson et Trueman, 2000). Deux nouveaux haplotypes de *V. destructor* ont été identifiés en 2004 en Chine sur *A. cerana*: les haplotypes chinois 1 et chinois 2 (Zhou *et al.*, 2004). Parmi ces haplotypes formant l'espèce *V. destructor*, deux d'entre eux infestent également *A. mellifera*: les haplotypes japonais/thaïlandais (J1-1) et coréens (K1-1). L'haplotype coréen a une répartition mondiale. C'est cet haplotype qui est présent majoritairement en Europe (Anderson et Trueman, 2000). Il n'existerait aucune variabilité génétique au sein de cette population considérée comme quasi clonale (Solignac *et al.*, 2005). L'haplotype japonais/thaïlandais a été isolé dans des colonies d'*Apis mellifera* au Japon, en Thaïlande, sur le continent américain (Anderson et Trueman, 2000) et récemment en Espagne (Munoz *et al.*, 2008). L'haplotype coréen (K1-1) se révèle plus pathogène pour l'abeille que l'haplotype japonais/thaïlandais (J1-1) (Strapazzon *et al.*, 2009). Une étude plus récente montre que 4 haplotypes de *V. destructor* présents chez *A. cerana* sont capables d'infester également *A. mellifera*. Ces haplotypes (coréen 1-2 (K1-2), coréen 1-4 (K1-4), japonais 1-5 (J1-5) et japonais 1-6 (J1-6)) sont identifiés pour l'instant uniquement en Asie (Navajas *et al.*, 2010).

On différencie les haplotypes appartenant à *V. jacobsoni* des haplotypes appartenant à *V. destructor* par la forme du corps plus large chez les représentants de *V. destructor*, ainsi que par les variations de la séquence des gènes d'ADN mitochondrial codant pour la cytochrome oxydase 1 (Figure 22) (Anderson et Trueman, 2000).

Figure 22 : Vues ventrales et dorsales de femelles adultes *V. jacobsoni* (haplotype javanais) (a & b) et *V. destructor* (haplotype coréen) (c et d) (Anderson et Trueman, 2000).



Le parasite responsable des signes cliniques de varroose chez *A. mellifera* est donc *V. destructor*. Il a été nommé jusqu'en 2000 *Varroa jacobsoni*. On peut considérer que la très grande partie des publications antérieures à cette date faisant référence à l'infestation de *A. mellifera* par *V. jacobsoni* avaient en fait comme sujet d'étude *V. destructor* (Anderson et Trueman, 2000).

Classification systématique de *V. destructor*

Règne : Animalia
Embranchement : Arthropoda
Sous-embranchement : Chelicerata
Classe : Arachnida
Sous-classe : Acari
Super ordre : Parasitiformes (ou Anactinotrichida)
Ordre : Mesostigmata (ou Gamasida)
Sous-ordre : Dermanyssina
Cohorte : Gamasina
Sous-cohorte : Dermanyssiae
Super-famille : Dermanyssoidea
Famille : Varroidae
Sous-famille : Varroinae
Genre : *Varroa*
Espèce : *destructor*

3. Formes matures et immatures chez *V. destructor* : description

Varroa destructor présente un dimorphisme sexuel facilement observable à l'âge adulte. Les stades immatures présents sont au nombre de 3 chez cette espèce: l'œuf, la protonympe et la deutonympe.

3.1. Les formes matures

3.1.1. La femelle adulte

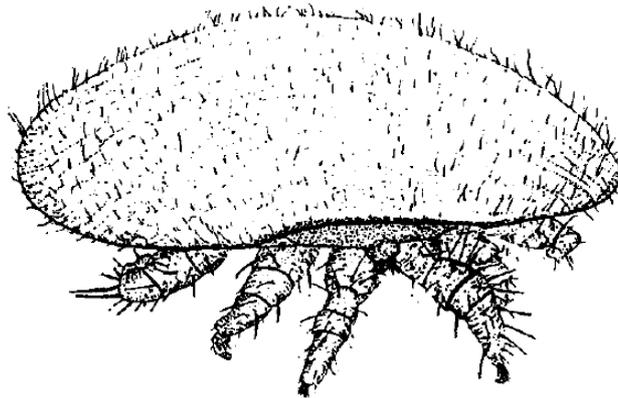
Les *V. destructor* observés sur les abeilles adultes (*V. destructor* phorétiques ; Cf. chapitre 4.1) sont exclusivement des femelles adultes.

3.1.1.1. Morphologie de la femelle adulte *V. destructor*

Le poids d'une femelle adulte *V. destructor* est de 325 µg (+/- 26 µg) en phase de phorésie et ce poids augmente en phase de reproduction (environ 480 µg deux jours après l'operculation de la cellule de couvain) (Garrido *et al.*, 2000).

Le corps de la femelle adulte *V. destructor* est ellipsoïdal, déprimé dorso-ventralement (Figure 23). Il a une longueur de 1167,3 µm (+/- 26,8 µm) et est large de 1708,9 µm (+/- 41,2 µm) (Anderson et Trueman, 2000).

Figure 23: Femelle adulte *V. destructor*. Vue cranio dorsale latérale droite (Vandame, 1996).



La femelle adulte *V. destructor* est de couleur brun clair après la dernière mue et évolue par la suite vers le brun foncé en l'espace de 24 à 48 heures (Donzé, 1995) (Figure 24 et Figure 43).

Figure 24 : Différence de couleur cuticulaire entre des femelles *V. destructor* de différents âges (Scott, 2003).

Après la dernière mue, la cuticule des jeunes femelles, initialement très claire (femelle de droite), se colore peu à peu pour prendre sa couleur définitive (femelle de gauche) en 24 à 48 heures (Donzé, 1995).



Le corps de l'acararien est divisé en deux parties : le gnathosoma et l'idiosoma (Figure 26).

3.1.1.2. Anatomie externe de la femelle adulte *V. destructor*

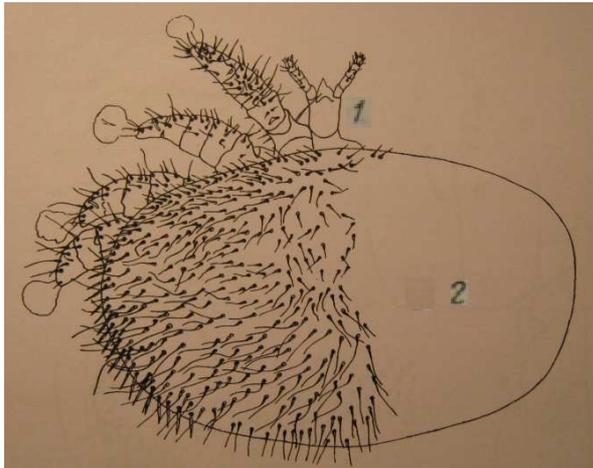
Le corps de la femelle adulte *V. destructor* est formé de plusieurs plaques rigides sclérotisées appelées scuta reliées entre elles par une fine membrane appelée membrane interscutellaire. La cuticule est tri-stratifiée, épaisse (0,04 à 0,21 μm) et dure. Sous la cuticule se trouve un hypoderme mince (Ionescu-Varo et Suci, 1979).

3.1.1.2.1. Région dorsale

La région dorsale est recouverte d'un seul scutum, le scutum dorsal dont le bord est incurvé vers le côté inférieur du corps (Figure 25). Toute sa surface est recouverte de soies fines (ou setae), ondulées et serrées, d'une longueur de 15 à 20 μm . Sur les bords du scutum, on trouve en ligne, des deux cotés du corps, 21 à 24 soies épaisses, faiblement incurvées en faucille, d'une longueur d'environ 9 μm . La bordure, incurvée vers le côté inférieur du corps n'a pas de soies (Haragsim et Samsinak, 1972).

Figure 25 : Vue dorsale d'une femelle adulte *V. destructor* (schéma de gauche : Haragsim et Samsinak, 1972 ; photographie de droite : Wild, 2011).

(1 = appareil buccal, 2 = scutum dorsal.)

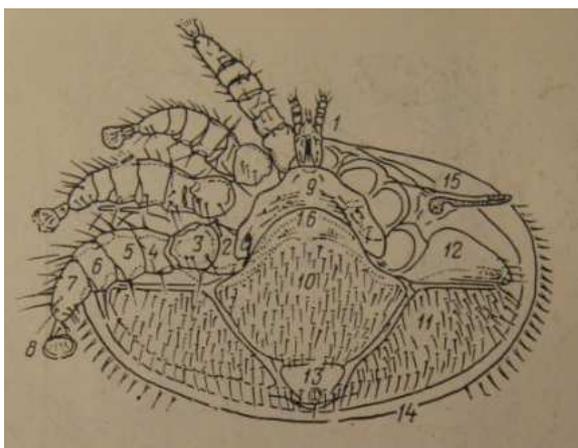


3.1.1.2.2. Région ventrale

L'observation de la région ventrale de la femelle *V. destructor* montre les deux grandes parties du corps : le gnathosoma et l'idiosoma (Figure 26). Le gnathosoma s'incère en région crâniale ventrale de l'idiosoma au niveau d'une cavité appelée camerostome.

Figure 26 : Vue ventrale d'une femelle adulte *V. destructor* (schéma de gauche : modifié, d'après Langhé *et al.*, 1976 ; photographie de droite : Pest and Diseases Image Library).

- **Gnathosoma** : 1 = appareil buccal
- **Idiosoma** : articles des pattes (2 = coxa, 3 = trochanter, 4 = fémur, 5 = gèneual, 6 = tibia, 7 = tarse, 8 = apotèle) ; 9 = scutum sternal, 10 = scutum génito-ventral, 11 = scutum métapodal postérieur, 12 = scutum pérित्रémal ou métapodal antérieur, 13 = scutum anal avec orifice anal, 14 = rebord du scutum dorsal incurvé vers la partie ventrale, 15 = stigmatite avec le tube pérित्रémal, 16 = orifice de ponte (ou orifice génital).

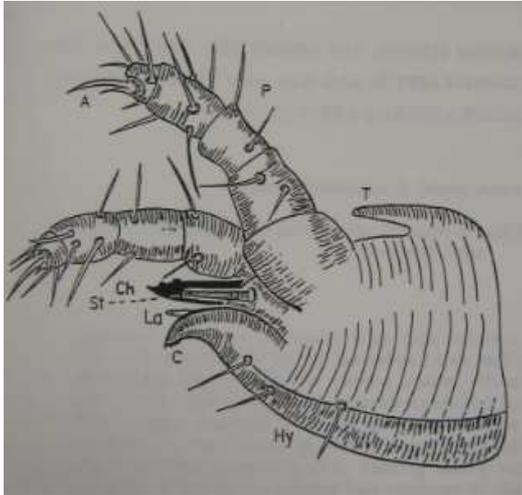


Le gnathosoma est une petite région située crânialement en face ventrale comprenant la cavité buccale s'ouvrant à la base de l'hypostome, une paire de chélicères et une paire de pédipalpes (Figure 27).

Figure 27 : Gnathosoma de femelle adulte *V. destructor*

Image de gauche : Vue latérale gauche. Les chélicères sont représentés rétractés (Strick et Madel, 1988). Photographie de droite : Vue ventrale (Pest and Diseases Image Library).

(A = Apotele, C = Corniculus, Ch = Chélicères, Hy = Hypostome, La = Labre, P = Pédipalpes, S = Styli, T = Tectum).

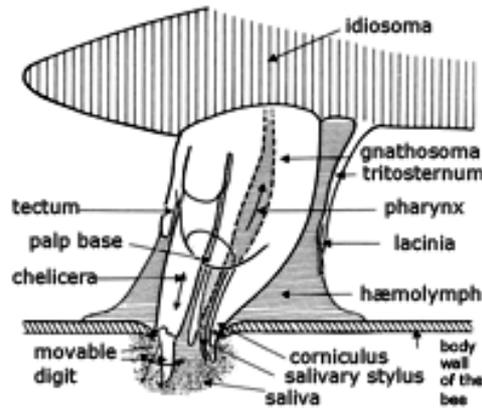


Les chélicères sont formés de trois segments. Le segment distal est mobile et possède deux dents formant une lame capable de percer ou déchirer le tégument de l'hôte lors de la nutrition du parasite (Figure 28 et Figure 29).

Figure 28 : Segment distal d'un chélicère de femelle adulte *V. destructor* (Fernandez et Coineau, 2006).



Figure 29 : Modalités de la nutrition d'une femelle adulte *V. destructor* (Fernandez et Coineau (2006), modifié d'après Akimov).

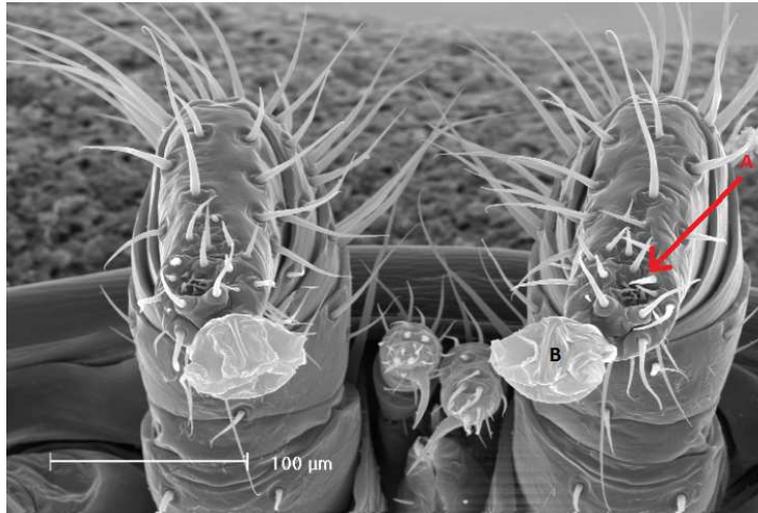


L'idiosoma correspond à la plus grande surface du corps de l'acarien où sont notamment fixées les pattes de l'acarien. Plusieurs structures sont visibles en face ventrale (Figure 26):

- le scutum sternal s'étend jusqu'au milieu des hanches de la quatrième paire de pattes, il est fortement élargi vers l'arrière, son bord arrière étant nettement découpé jusqu'au milieu des hanches de la troisième paire de pattes. Le bord antérieur du scutum est faiblement convexe et ses coins légèrement étirés. Le bord latéral est découpé deux fois pour les racines des pattes de la seconde et la troisième paire. À la racine des pattes des premières, secondes, et troisièmes paires, on observe trois paires de soies sternales ;
- le scutum génito-ventral s'insère en avant dans l'échancrure du scutum sternal. Derrière la dernière paire de pattes, il est fortement et brusquement élargi, se rétrécissant ensuite presque en ligne droite à la largeur du scutum anal. L'orifice de ponte (ou orifice génital), est située derrière le scutum sternal et est légèrement recouverte du scutum génito-ventral ;
- le scutum anal à la forme d'un triangle dont les sommets sont arrondis. L'orifice anal se trouve dans l'angle postérieur du scutum et tout autour de ce dernier se dresse trois soies anales ;
- les scuta métapodaux sont particulièrement grands, placés l'un après l'autre de chaque côté du corps. Les scuta métapodaux postérieurs prennent la forme de triangles irréguliers. Les scuta métapodaux antérieurs sont moitié moins grands que les scuta postérieurs ;
- le scutum prépodal est situé en avant de la région ventrale du corps, son bord antérieur adhérent au bord du scutum dorsal. Dans ses découpures s'insère le gnathosoma et la première paire de pattes ;
- les pérित्रèmes, au nombre de 2 sont situés de part et d'autre du corps de l'acarien. Ce sont des structures tubulaires ayant une fonction respiratoire (Figure 36) ;
- les pattes sont courtes et fortes. Les soies supérieures des pattes sont rigides et longues, les soies inférieures étant courtes et rigides. Les pattes sont terminées par des structures spécialisées appelées apotèles ou ambulacrum participant à l'adhérence de l'acarien (Figure 30). Le parasite possède 4 paires de pattes. Seules les 3 paires de pattes postérieures participent à la locomotion, la paire de patte antérieure aurait une fonction sensorielle. En effet, un organe olfactif est observé au niveau d'une petite cavité située sur la partie supérieure des pattes antérieures (Dillier *et al.*, 2001) ;
- le tritosternum, un organe sensitif en forme de Y est situé caudalement au gnathosoma. Il a une longueur d'environ 20 à 25 μm chez la femelle adulte *V. destructor* (Figure 29) (Fernandez et Coineau, 2006 ; Haragsim et Samsinak, 1972 ; Sammataro *et al.*, 2000).

Figure 30 : Pattes avant d'une femelle adulte *V. destructor* terminées par un apotèle (ou ambulacrum) d'une femelle adulte *V. destructor* (Vlimant, dans Dillier *et al.*, 2001).

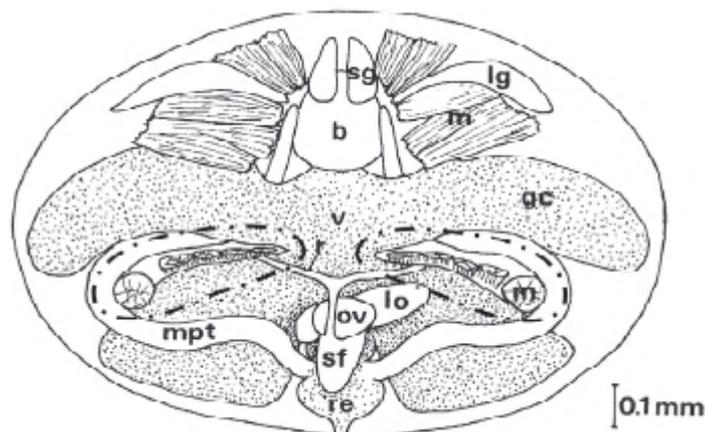
(A = Cavité sensorielle, B = Ambulacrum).



3.1.1.3. Anatomie interne de la femelle adulte *V. destructor*

Figure 31 : Anatomie interne d'une femelle *V. destructor* (Vue ventrale) (Charrière et Imdorf (2002), modifié d'après De Ruijter et Kaas (1983)).

(m = muscles, gc = lobes gastro-caecaux, Ig = glande latérale, b = cerveau, lo = organe lyriforme, mpt = tubules de Malpighi, ov = ovaire, r = ramus, re = rectum, sf = spermathèque, sg = glandes salivaires, v = ventricule).



3.1.1.3.1. L'appareil génital

Le système génital femelle (Figure 31 et Figure 32) est constitué de:

- une paire de solénostomes. Ces orifices constituent les organes copulateurs situés entre la base des coxae III et IV (Akimov *et al.*, 1988 ; Alberti et Hänel, 1986) ;
- une paire de canaux divisés en tubulus et ramus. Chaque solénostome est prolongé par un canal de plus grand diamètre nommé tubulus. Le tubulus est prolongé par le ramus. Tubulus et ramus sont séparés par une valve. La paire de rami se réunie pour former le canal spermatique (Alberti et Hänel, 1986) ;

- un canal spermatique. Le canal spermatique débouche au niveau de la spermathèque (Alberti et Hänel, 1986) ;
- une spermathèque (receptaculum seminis ou sacculus faeminaeus) (Figure 32 et Figure 33). La spermathèque est un organe sacculaire de 210 μm de diamètre. Sa paroi est constituée d'un fin syncytium. Le contenu de cet organe est composé d'un ensemble de cellules caractérisées par leur hétérogénéité : les cellules interdigitées et les cellules résiduelles. La spermathèque des femelles fécondées contient également des spermatozoïdes qui sont stockés jusqu'à ce qu'ils interviennent dans la fécondation des ovocytes. Les spermatozoïdes prennent une forme de rubans longs de 170 à 230 μm . Ces spermatozoïdes apparaissent immobiles (Figure 99) (Akimov *et al.*, 1988 ; Alberti et Hänel, 1986 ; Donzé *et al.*, 1996) ;
- un ovaire. La femelle *V. destructor* a un seul ovaire contenant des cellules germinales à différents stades de développement. L'ovaire prend une forme de banane et a chez la jeune femelle, un diamètre de 110 à 120 μm (Akimov *et al.*, 1988 ; Alberti et Hänel, 1986 ; Alberti et Zeck-Kapp, 1986 ; Ionescu-Varo et Suciu, 1979). La spermathèque est connectée à l'ovaire par une région appelée camera spermatis ;
- une camera spermatis. Il semble que ce ne soit pas un organe distinct, mais une région ayant divers rôles dans la fonction de reproduction. Elle est traversée par des cordons nutritifs provenant de l'organe lyriforme. Il semble également que ce soit dans cette région que la fécondation des ovocytes a lieu (Alberti et Hänel, 1986) ;
- une paire d'organes lyriformes (Figure 33). Les organes lyriformes font 84 μm de longueur (Akimov *et al.*, 1988). Ils ont une fonction nutritive : pendant l'ovogenèse, il existe un transfert de composés nutritifs entre les organes lyriformes et l'ovocyte permettant à l'ovocyte de croître de près de 25 fois en 12 heures (Alberti et Hänel, 1986 ; Alberti et Zeck-Kapp, 1986 ; Steiner *et al.*, 1995) ;
- un oviducte I (parfois appelé utérus). L'oviducte I connecte la camera spermatis avec l'oviducte II (Alberti et Hänel, 1986) ;
- un oviducte II (parfois appelé utérus ou vagin). Les œufs sont émis par l'orifice externe de ce canal appelé orifice génital (Figure 26) (Alberti et Hänel, 1986).

Figure 32 : Vue dorsale du système génital d'une femelle *V. destructor* (Alberti et Hänel, 1986).

Le système génital de la femelle *V. destructor* est composé d'une partie permettant l'entrée du sperme (SO = solenostome, TU = tubulus, RA = ramus, SPD = conduit spermatique, SPT = spermathèque), une autre partie est destinée au développement de l'œuf et à l'oviposition (OV = Ovaire, LO = Organe lyriforme, OVD I = Oviducte I, OVD II = Oviducte II). A gauche est représentée une portion du ramus dilaté après l'introduction de sperme post-insémination. La spermathèque est représentée remplie de spermatozoïdes ayant subi le processus de capacitation. CS I est la partie de la camera spermatis constituée de cellules cuboïdes où la pénétration des spermatozoïdes de la spermathèque dans l'ovaire se produirait. CS II est la partie de la camera spermatis traversée par de nombreux cordons nutritifs. I – III correspondent à des ovocytes à différents stades de développement. CX III est le Coxa III.

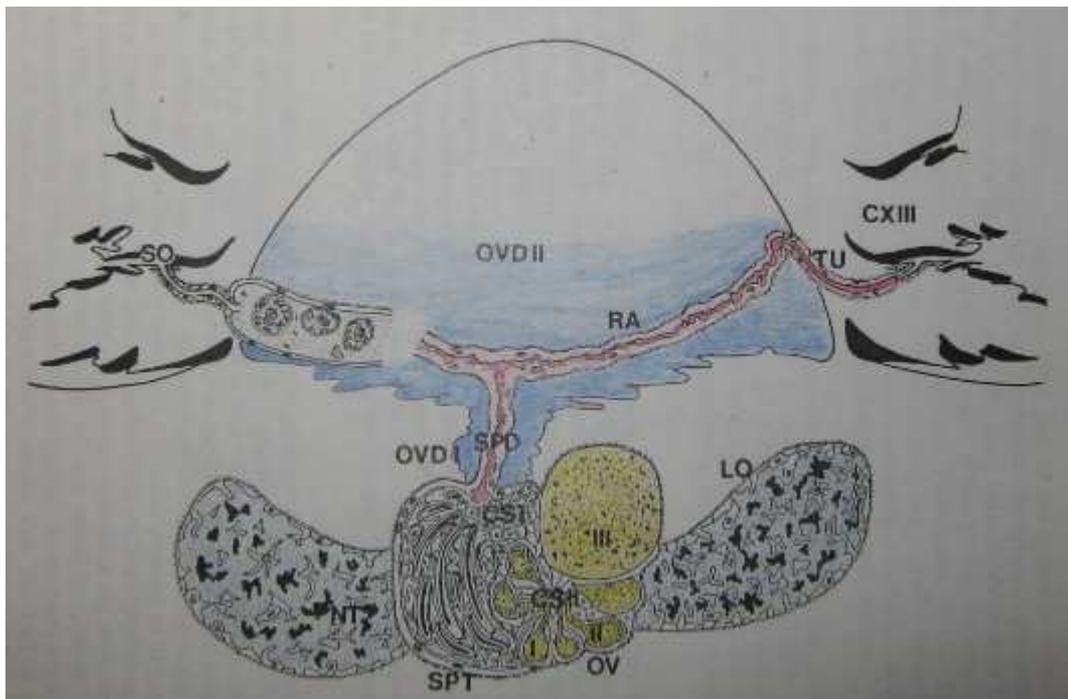
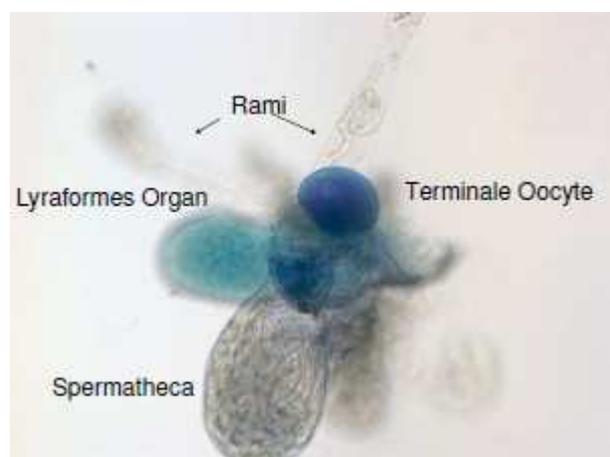


Figure 33 : Dissection du système génital d'une femelle *V. destructor* adulte (Rosenkranz *et al.*, 2009).

(Lyriformes Organ = Organes lyriforme, Spermatheca = Spermathèque, Terminale Oocyte = Ovocyte au stade terminal).



3.1.1.3.2.

L'appareil respiratoire

L'appareil respiratoire de *V. destructor* est caractéristique de l'ordre des Mesostigmata. Il est constitué de deux réseaux de trachées symétriques : un réseau droit et un réseau gauche (Figure 34). Chaque réseau émerge au niveau d'un stigmate ouvert vers l'extérieur (Figure 35). Le stigmate se prolonge par une structure tubulaire de 300 µm de long située entre les coxae des membres III et IV appelée pérित्रème (Figure 36). Le pérित्रème permettrait la respiration de l'acarien alors qu'il est dissimulé dans la nourriture larvaire lors de l'infestation du couvain (Cf. chapitre 4.2.1.1).

À partir du stigmate part vers l'intérieur une courte trachée principale qui se divise en deux réseaux trachéaux : le réseau antérieur et le réseau postérieur. La branche trachéale principale du réseau antérieur se divise en 5 trachées qui vont irriguer les régions antérieures et médianes du corps de l'acarien. La branche trachéale principale du réseau postérieur va se diviser en 4 trachées qui vont irriguer les régions postérieures du corps de l'acarien. Des anastomoses existent entre les réseaux trachéaux droit et gauche (Lhomme, 1990 ; Richard *et al.*, 1990).

Figure 34 : Organisation générale de l'appareil trachéal d'une femelle adulte *V. destructor* (Vue dorsal, le scutum dorsal a été retiré) (Richard *et al.*, 1990).

(A = Réseau trachéal antérieur, P = Réseau trachéal postérieur, Oe = Œsophage, R = Rectum, L = Organe lyriforme, Cg = Lobes gastro-caecaux, T = Atrium, Mt = Tubules de Malpighi)

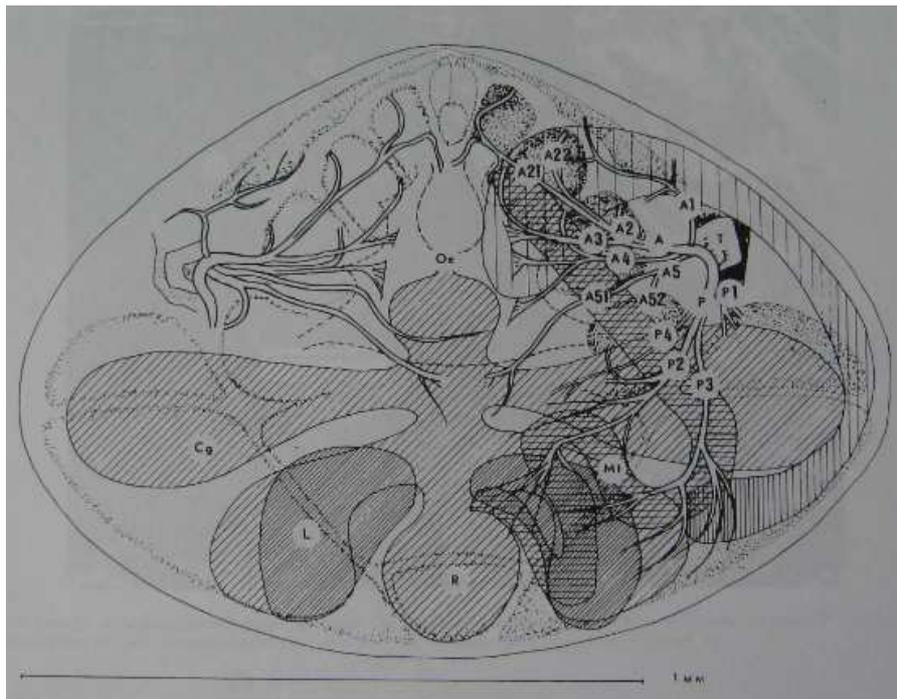


Figure 35 : Stigma situé sous le péritrème chez une femelle *V. destructor* (Colin, communication personnelle).



Figure 36 : Péritrème d'une femelle adulte *V. destructor* (Fernandez et Coineau, 2006).



3.1.1.3.3.

L'appareil digestif

L'appareil digestif de *V. destructor* est constitué d'un pharynx, d'un œsophage, d'un ventricule ou intestin moyen avec ses trois paires de cæcums, et de l'intestin postérieur (Figure 31).

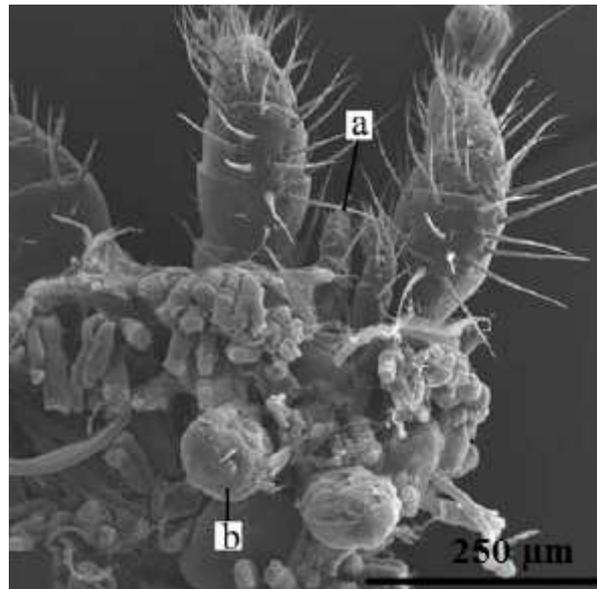
L'œsophage, après avoir traversé le cerveau, est prolongé par le ventricule et ses paires de cæcums. Les cæcums de la paire antérieure arrivent jusqu'à la région dorsale du cerveau dont ils dépassent parfois la limite antérieure. Les cæcums postérieurs, plus gros et plus longs que les premiers, occupent la partie postérieure du corps. Le ventricule est continué par l'intestin postérieur. La limite entre le tube rectal et le rectum est marquée par une valvule rectale.

Les organes excréteurs ou tubules de Malpighi sont fermés à leur extrémité crâniale et leur contenu (des granules de guanine réfringents et d'autres substances) se déverse à leur extrémité caudale dans le rectum (Ionescu-Varo et Suci, 1979).

Deux volumineuses glandes salivaires latérales débouchent dans les voies digestives au niveau du gnathosoma (Figure 31 et Figure 37) (Cicero et Sammataro, 2010).

Figure 37 : Vue dorsale d'une femelle adulte *V. destructor*, après retrait du scutum dorsal, faisant apparaître les glandes salivaires (Cicero et Sammataro, 2010).

a = pédipalpe gauche, b = glande salivaire gauche



3.1.1.3.4.

Le système nerveux

Le système nerveux de *V. destructor* est fortement concentré et consiste en une masse de tissu nerveux appelé cerveau ou synganglion située en partie cranio-dorsale de l'idiosoma (Figure 31). Il mesure 193 à 240 μm d'épaisseur et 204 à 295 μm de long. Une partie des cellules nerveuses constituant le cerveau possède une fonction neurosécrétoire. De ce cerveau se détachent des troncs nerveux ramifiés (Akimov *et al.*, 1985 ; Akimov *et al.*, 1986a ; Ionescu-Varo et Suci, 1979).

3.1.1.4.

Adaptations de la femelle *V. destructor* au parasitisme

Les caractéristiques morphologiques du corps de la femelle *V. destructor*, c'est-à-dire un corps déprimé dorso-ventralement, la présence de huit pattes terminées par une ventouse positionnées latéralement font que cette femelle est adaptée à la fois au parasitisme et à la phorésie (Alberti et Hänel, 1986).

La composition en hydrocarbures de la cuticule de *V. destructor* est très similaire à celle de l'abeille et suit les variations de composition observées aux différents stades de développement de l'abeille. Cette similitude est plus importante aux stades larvaire et nymphal. Ce résultat laisse supposer, soit que les hydrocarbures de l'abeille passent sur l'acarien, ou bien que l'acarien mimétise l'odeur de l'abeille. Il est probable que ces imperfections de similitudes soient utilisées par l'abeille pour détecter *V. destructor* (Martin *et al.*, 2001b ; Nation *et al.*, 1992).

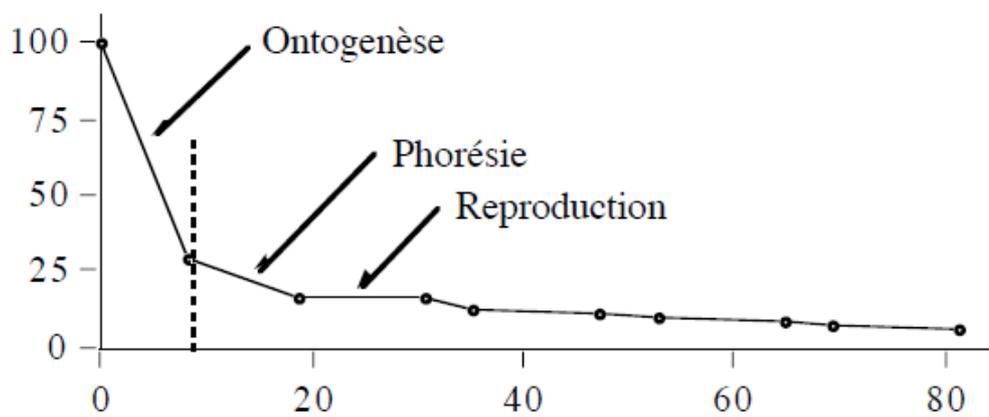
Deux faits suggèrent l'importance de la charge électrique dans la rencontre entre l'abeille et son parasite: l'un est que les abeilles sont électriquement chargées, l'autre que les *V. destructor* sont sensibles aux charges électriques en laboratoire (Colin *et al.*, 1990 ; Colin *et al.*, 1992).

3.1.1.5. Espérance de vie d'une femelle adulte *V. destructor*

Les femelles adultes *V. destructor* ont une espérance de vie de 2,5 à 3,5 mois pendant l'été (Figure 38) (Calatayud et Verdu, 1994 ; De Ruijter, 1987).

Figure 38 : Courbe de survie d'une cohorte de *V. destructor* (Vandame (1996) d'après les valeurs de Fries *et al.* (1994)).

En ordonnée : le pourcentage de survivants. En abscisse : âge de la cohorte (en jours).



3.1.2. Le mâle adulte

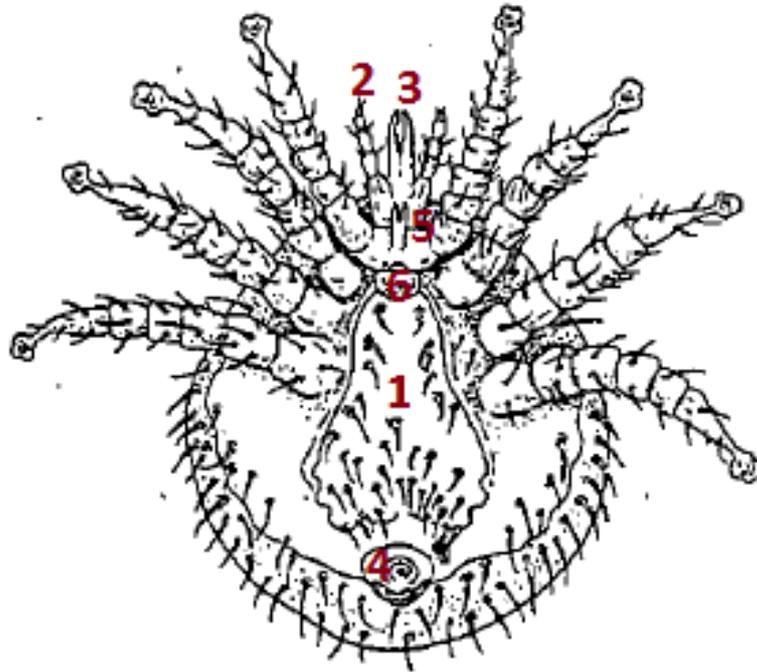
3.1.2.1. Morphologie et anatomie

3.1.2.1.1. Description générale

Le corps du mâle *V. destructor* est jaune-verdâtre, presque sphérique (Figure 43). Il mesure environ 750 à 980 μm de long et 700 à 880 μm de large (Ellis et Zettel Nalen, 2010). Les membres sont longs et fins (Figure 39). Son corps est peu sclérotisé, excepté au niveau des membres. Le bouclier dorsal est finement couvert de soies (setae), très dense dans la partie postérieure. Aucune différenciation n'existe, contrairement à la femelle, entre les setae périphériques et centraux (Colin *et al.*, 1999).

Figure 39 : Vue ventrale d'un mâle adulte *V. destructor* (Donzé, 1995).

1 = Scutum sterno-génital ; 2 = Pédipalpe droit ; 3 = Chélicères ; 4 = Scutum anal ; 5 = tritosternum ; 6 = Orifice génital).



3.1.2.1.2.

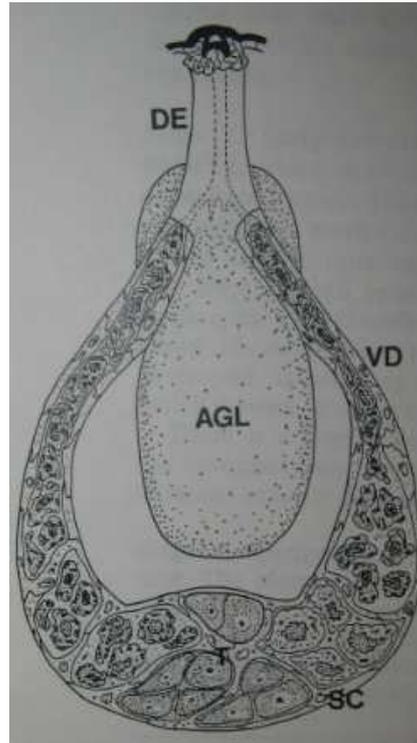
L'appareil génital

Le système génital mâle (Figure 40) est composé d'un testicule unique localisé dans la partie postérieure du corps. Il est prolongé d'une paire de canaux déférents qui convergent en partie antérieure du corps pour former un conduit unique, le ductus ejaculatorius. Le ductus ejaculatorius débouche en avant du scutum sterno-génital (Figure 39).

Une glande génitale accessoire délivre sa production dans la partie proximale du ductus ejaculatorius.

Figure 40 : Système génital du mâle *V. destructor* (Alberti et Hänel, 1986).

T = testicule, VD = canal déférent, AGL = glande accessoire, DE = ductus ejaculatorius, SC = cellules somatiques représentées à différents stades du processus de spermatogénèse.



La partie mobile des chélicères est transformée en une structure tubulaire appelée spermadactyle, avec laquelle le mâle introduit le sperme dans les voies génitales femelles au niveau des solénostomes (Figure 41) (Alberti et Hänel, 1986). Ce mode de fécondation est appelé podospermie (Athias-Henriot, 1969 ; Witalinski, 1999).

Figure 41: Vue latérale de la partie mobile d'un chélicère (ou spermadactyle) d'un mâle adulte *V. destructor* (Donzé, 1995).



1.1.1.1.1. La spermatogénèse

Le processus de spermatogénèse débute dans les voies génitales mâles et s'achève dans les voies génitales femelles. Alberti et Hänel (1986) décrivent 8 stades de développement pour les spermatozoïdes. Les 6 premiers stades se déroulent dans les voies génitales mâles, les deux derniers dans les voies génitales femelles :

- le premier stade est caractérisé par la présence de spermatides contenant un gros noyau rond renfermant un nucléole ;
- le second stade est caractérisé par une modification de la surface de la cellule, par la présence de dictyosomes, mitochondries, ribosomes en grand nombre dans le cytoplasme. La taille du noyau et du nucléole est également augmentée ;

- au troisième stade, une enveloppe spongieuse contenant de petites vésicules plates entoure les spermatides. Les contours des noyaux deviennent irréguliers ;
- au quatrième stade, la formation des vésicules périphériques est complète. Aucune modification n'est observée au niveau du cytoplasme et du noyau ;
- au cinquième stade, la première enveloppe entourant les spermatides dégénère et une seconde apparaît ;
- le sixième stade se déroule à l'intérieur des canaux déférents du mâle ;
- les septième et huitième stades se déroulent dans les voies génitales femelles. Les pro-spermatozoïdes, de forme ovoïde (diamètre d'environ 40 µm) transférés dans les voies génitales femelles migrent à travers elles pour atteindre la spermathèque deux jours après l'accouplement. Un jour plus tard, ils prennent une forme fusiforme, puis progressivement leur forme définitive en 'ruban' de 170 à 230 µm de long (Akimov *et al.*, 1988 ; Alberti et Hänel, 1986; Donzé *et al.*, 1996).

3.1.2.2. Espérance de vie d'un mâle adulte *V. destructor*

Les mâles adultes *V. destructor* sont incapables d'accéder à une source de nourriture par leurs propres moyens. Ils sont par ailleurs très sensibles à la déshydratation. De ce fait, ils meurent peu de temps après l'émergence de la jeune abeille adulte parasitée (Moritz et Jordan, 1992).

3.2. Les formes immatures

3.2.1. Description

3.2.1.1. Le stade œuf

Le premier œuf de *V. destructor* est pondu environ 60 à 70 heures après l'operculation de l'alvéole, que ce soit dans le couvain d'ouvrières ou de faux-bourdons (Donzé et Guérin, 1994 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b). Ce premier œuf et uniquement lui donnera un mâle *V. destructor*.

L'œuf est blanc. Il présente une consistance élastique et une forme ovoïde. Il mesure environ 300 µm de long et 230 µm de large.

L'existence d'un stade larvaire hexapode se développant à l'intérieur de l'œuf est discutée par de nombreux auteurs (Fernandez et Coineau, 2006). Nous adopterons ici le point de vue de Steiner relevant son absence dans une étude assez complète sur le sujet présentée en 1992.

Au moment de la ponte, l'enveloppe de l'œuf contient une protonymphe immobile (Steiner, 1992 ; Steiner, 1993). À ce stade, la protonymphe présente un gnathosoma différencié et des membres rudimentaires non segmentés (Figure 42).

Les œufs ne peuvent pas être confondus avec les fèces d'acariens qui sont des filaments blancs, lisses, et allongés (Lux, 1987).

Figure 42 : Protonympe de *V. destructor* présente dans un œuf (Steiner, 1992).

(L1, L2, L3, L4 = Les 4 membres en cours de différenciation, An = Région anale)



Varroa destructor est arrhénotoque, c'est-à-dire que les œufs non fécondés produisent des mâles haploïdes ($n=7$), les œufs fécondés produisent des femelles diploïdes ($2n=14$) (Akimov *et al.*, 1986b). Le fait que les mâles proviennent d'œufs non fécondés est toutefois discuté par Akimov *et al.* (1988) et Martin *et al.* (1997). En effet, les auteurs constatent que les femelles non fécondées n'engendrent jamais de descendance mâle. Ils en déduisent que la femelle *V. destructor* doit être fertilisée avant de pouvoir engendrer un mâle. Ils font l'analogie avec une forme de reproduction rencontrée chez les *Dermanyssidae* où les descendants mâles haploïdes sont produits uniquement à partir d'œufs fécondés dans lesquels la part des chromosomes mâles sont éliminés par la suite. Un mode de reproduction de ce type est qualifié de pseudo-arrhénotoque, mais cela reste une hypothèse chez *V. destructor*.

La majorité des premiers œufs pondus sont haploïdes (89 % d'après Akimov *et al.* (1986b)). À partir du deuxième œuf pondus, ceux-ci sont majoritairement diploïdes (Akimov *et al.*, 1986b ; Rehm et Ritter, 1989). Martin (1994) observe qu'aucune femelle fondatrice *V. destructor* (femelle initiant une phase de reproduction et engendrant une descendance lors de celle-ci) ne produit plus d'un descendant mâle lors d'un cycle de reproduction.

L'intervalle de temps entre les pontes est constant entre chaque œuf. Cependant, sa durée est dépendante de la température : en moyenne de 35,25 heures à 32,5°C ; 33,64 heures à 33,5-34°C ; 27,03 heures à 35-35,5°C (Akimov et Piletskaya, 1985), 26-32 heures environ dans des conditions de température naturelle du couvain (34-35°C) (Ifantidis, 1983 ; Martin, 1994).

La durée du stade œuf est de 20 à 28 heures pour les femelles, 26 à 30 heures pour les œufs mâles (Donzé et Guérin, 1994 ; Ifantidis, 1983 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b).

Le nombre d'œufs pondus est de 5 (1 mâle et 4 femelles), très rarement 6 dans le couvain d'ouvrières, tandis que dans le couvain de faux-bourçons, ce nombre est de 6 œufs (1 mâle et 5 femelles), très rarement 7 (2,9 % des cas) (Martin, 1995b ; Martin, 1998a). Une population où le sex-ratio est fortement déséquilibré en faveur de la prépondérance des femelles correspond à un caractère de spanandrie (Martin *et al.*, 1997).

Une femelle *V. destructor* aurait un potentiel de ponte de 18 à 30 œufs au cours de sa vie (Akimov et Yastrebtsov, 1984 ; Alberti et Hänel, 1986 ; De Ruijter, 1987).

Hors de l'intervalle de température 31°C-37°C au niveau du couvain, le développement de l'œuf est arrêté. Le développement du couvain d'abeille est également fortement altéré. La fondatrice *V. destructor* survit généralement et peut ainsi continuer son cycle de reproduction (Akimov et Piletskaya, 1985).

Des œufs incomplètement développés ou pas assez matures sont pondus par les fondatrices *V. destructor*. Ces œufs s'avèrent non viables (Akimov *et al.*, 1988). Ils représentent plus de 10 % des œufs pondus (Akimov *et al.*, 1986b). La majorité des œufs non-viables pondus s'avèrent être haploïdes (Akimov *et al.*, 1990).

La détermination du sexe de la descendance proviendrait plus de l'hôte que du parasite selon Garrido et Rosenkranz (2003). Dans une première expérience, les auteurs transfèrent des femelles *V. destructor* ayant débuté la ponte d'alvéoles contenant des nymphes d'abeilles aux yeux blancs dans des alvéoles venant d'être operculées contenant des larves d'abeilles au stade L5 (Figure 14). Soixante-dix sept pour cent des *V. destructor* introduits semblent avoir débuté un nouveau cycle de reproduction en pondant comme premier œuf un mâle. Dans une deuxième expérience, le même transfert a été réalisé en plaçant cette fois-ci les *V. destructor* dans des alvéoles contenant de jeunes nymphes d'abeilles. Seulement 6 % ont produit une descendance mâle. Ceci indiquerait qu'un signal émis par l'hôte présent dans les alvéoles fraîchement operculées serait responsable de la production d'un mâle. La nature de ce signal n'est pas définie à ce jour.

Il n'est pas possible de sexer les protonymphes présentes à l'intérieur de la membrane de l'œuf par observation de caractéristiques externes (Steiner, 1988).

La protonympe est libérée à l'éclosion de l'œuf et est désormais mobile.

Figure 43 : Composition normale d'une famille *V. destructor* observée dans une alvéole de couvain d'ouvrières approximativement 11 jours après l'operculation (Rosenkranz *et al.*, 2010).

En haut de gauche à droite : une protonympe femelle, une deutonympe mobile femelle, une deutonympe immobile femelle. En bas de gauche à droite : une jeune femelle venant de muer, la fondatrice *V. destructor*, un mâle adulte.



3.2.1.2. La protonympe

Le stade protonymphal est le premier stade mobile. On observe la présence de quatre paires de pattes. Le corps est clair, sphérique et non sclérotisé. Bien qu'il soit difficile de faire une distinction de sexe, le corps du mâle est très souvent plus petit que celui de la femelle. Le mâle a plutôt une forme ovoïde dont les dimensions sont de 500 à 590 μm (Figure 45). La femelle est sphérique et mesure entre 530 et 750 μm (Figure 43 et Figure 44). La cuticule dorsale possède de nombreux petits setae, la plupart étant concentrés en partie postérieure

chez le mâle, alors que ces setae sont plus uniformément répartis chez la femelle. En face ventrale au niveau de la région intercoxale, on observe 3 paires de setae chez le mâle et 4 paires de setae chez la femelle. Quelques setae sont concentrés en partie ventrale autour de la région anale. Les stigmates sont présents, les pérित्रèmes ne sont pas développés (Figure 44) (Colin *et al.*, 1999 ; Fernandez et Coineau, 2006).

La durée du stade protonymphal est pour le descendant mâle de 52 à 68 heures, pour le descendant femelle de 26 à 40 heures (Donzé et Guérin, 1994 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b). Une phase 'mobile' suivie d'une phase 'immobile' est observées à ce stade. En phase 'immobile', les membres sont étendus en avant et de part et d'autre du corps (Ifantidis, 1983).

Figure 44 : Vue ventrale d'une protonympe femelle *V. destructor* (D'après Emmanuel *et al.*, 1983 cité par Colin *et al.*, 1999).

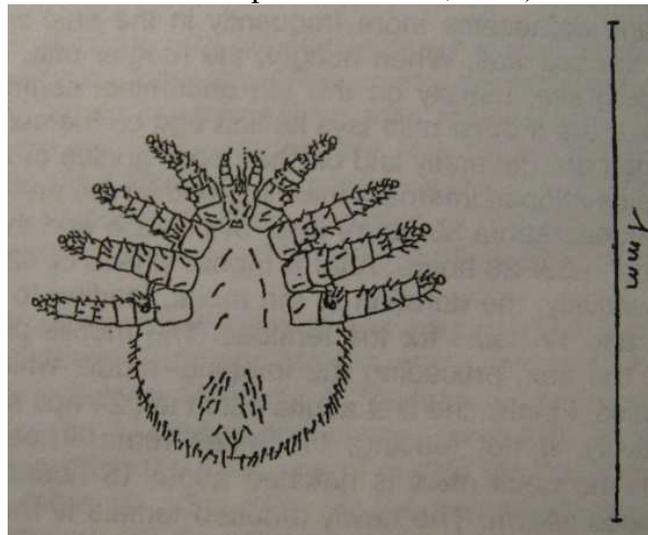
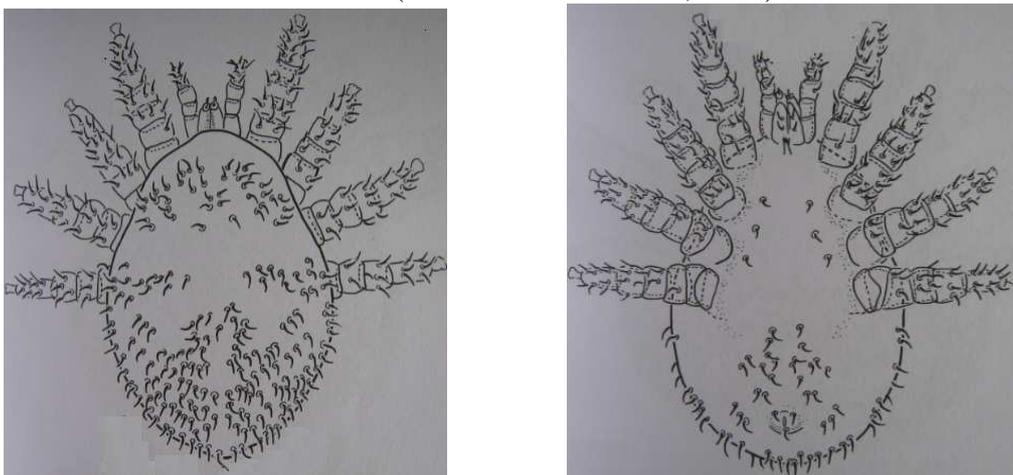


Figure 45 : Vue dorsale (à gauche) et vue ventrale (à droite) d'une protonympe mâle *V. destructor* (Fernandez et Coineau, 2006).



3.2.1.3. La deutonymphe

La deutonymphe possède quatre paires de pattes. Le gnathosoma est identique à celui trouvé chez l'adulte. Au début du stade deutonymphal, la forme du corps de la femelle évolue vers une forme ovoïde, puis progressivement transversalement elliptique. La taille d'une deutonymphe femelle *V. destructor* varie entre 750 et 1000 μm de long et 800 et 1600 μm de large. Le corps est clair, non sclérotisé (Figure 46) (Colin *et al.*, 1999 ; Ifantidis, 1983). Cinq

à 6 paires de setae sternaux sont observées chez la femelle à ce stade, ainsi que 3 setae sur le scutum anal. De nombreux setae recouvrent la région ventrale caudale.

Le mâle deutonymphe est le plus souvent plus petit que la femelle. Son corps à une forme de poire. Sa taille est de 750 à 770 μm de long et 750 à 800 μm de large (Figure 47). Chez le mâle, la couverture globale en setae à ce stade est moindre que celle observée chez la femelle au même stade.

Mâles et femelles immatures peuvent être différenciés des adultes par l'absence d'orifice génital dans la région intercoxale (Colin *et al.*, 1999).

À ce stade, *V. destructor* présente un dimorphisme sexuel marqué. On différencie mâle et femelle par l'observation de la forme du corps, et la disposition des setae sternaux (Martin, 1994).

La durée du stade deutonymphal est pour le descendant mâle de 54 à 72 heures, pour le descendant femelle de 68 à 86 heures (Donzé et Guérin, 1994 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b). Une phase 'mobile' suivie d'une phase 'immobile' est également observée à ce stade (Ifantidis, 1983).

Figure 46 : Vue dorsale (à gauche) et vue ventrale (à droite) d'une deutonymphe femelle *V. destructor* (Fernandez et Coineau, 2006).

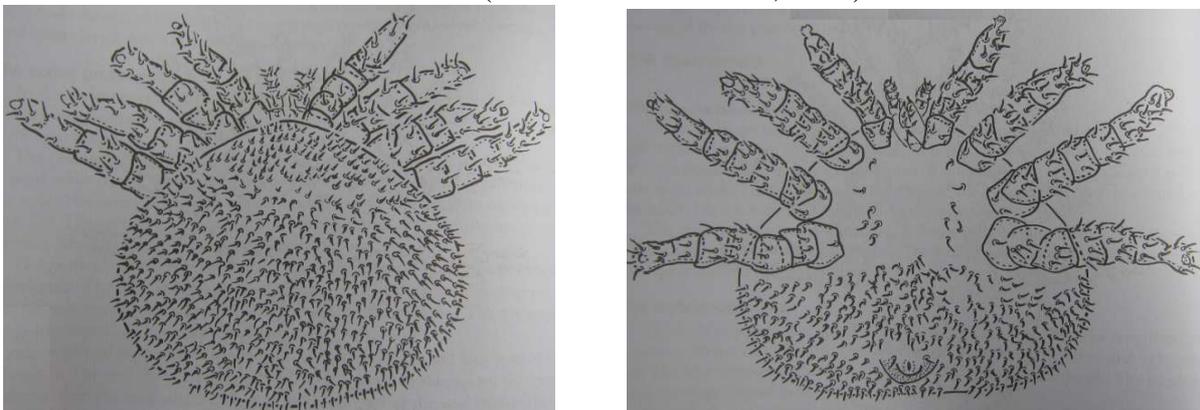
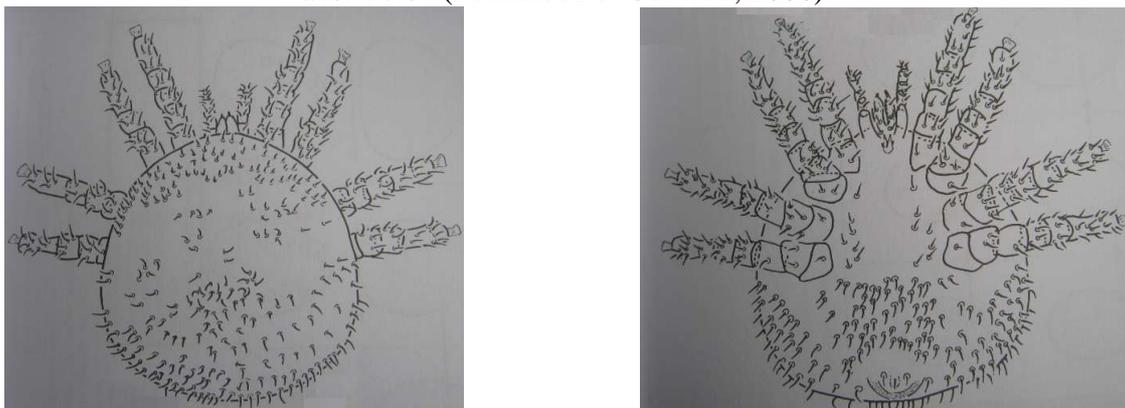
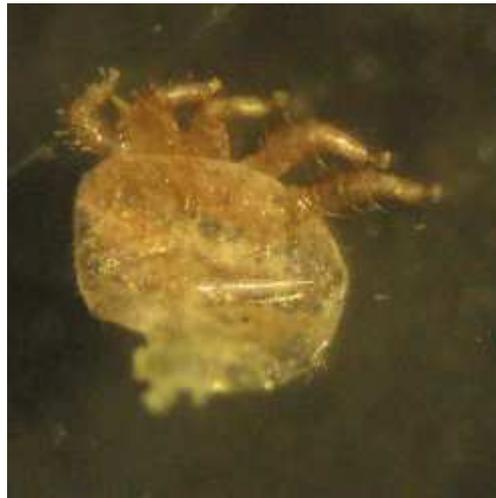


Figure 47 : Vue dorsale (à gauche) et vue ventrale (à droite) d'une deutonymphe mâle *V. destructor* (Fernandez et Coineau, 2006).



Les phases immobiles protonymphales et deutonymphales s'achèvent par une mue qui se matérialise par le rejet d'une exuvie. Ces exuvies visibles lors de l'ouverture des alvéoles peuvent être utilisées pour le calcul du nombre de descendants (Figure 48) (Donzé, 1995 ; Ifantidis, 1984).

Figure 48 : Une exuvie de *V. destructor* retrouvée au fond d'une alvéole parasitée (G x 50)
(photo personnelle).



3.2.2. Critères de différenciation

3.2.2.1. Différencier une protonymphe d'une deutonymphe

Il est possible de différencier une protonymphe d'une deutonymphe grâce aux éléments morphologiques présentés ci-dessus.

Une méthode complémentaire pour différencier une protonymphe d'une deutonymphe est de compter sous microscope (X 100) le nombre de setae situés sur le sternum. Trois ou 4 paires de setae sternaux sont observées sur la protonymphe, plus de 5 paires de setae sternaux sont observées sur la deutonymphe (Fernandez et Coineau, 2006 ; Martin, 1994).

3.2.2.2. Différencier une protonymphe femelle en phase immobile et une deutonymphe mâle en phase immobile

Les corps d'une protonymphe femelle en phase immobile et d'une deutonymphe mâle en phase immobile ont sensiblement la même taille. Outre les différences morphologiques décrites précédemment, il est possible de les différencier par observation de la forme du corps : la femelle a un corps de forme ovoïde, le mâle un corps plus triangulaire. De plus, les membres du mâle ont presque atteint leur taille définitive et sont plus longs que ceux observés chez la femelle protonymphe (Ifantidis, 1983).

3.2.2.3. Différencier une protonymphe femelle en phase mobile et une deutonymphe mâle en phase mobile

L'observation sous loupe binoculaire des deux stades : protonymphe femelle en phase mobile et deutonymphe mâle en phase mobile peut prêter à confusion. Les éléments morphologiques décrits ci-dessus sont essentiels pour aboutir à la détermination de ces deux stades. La très grande mobilité du mâle à ce stade peut être une aide complémentaire à la distinction (Ifantidis, 1983).