

Biodiversité



Quelques phénomènes morphologiques, physiologiques ou comportementaux plus ou moins spécifiques à certaines espèces de méliponines (*Anthophila*, *Apidae*, *Meliponini*)

par **Isabelle AVISSE**, membre de l'Observatoire des Abeilles, www.oabeilles.net 2^e partie

Dans les pages qui suivent, nous pourrions, par petits sauts de puce, l'exploration, démarrée dans les numéros précédents de *La Santé de l'Abeille*, de certaines mœurs, encore assez méconnues, d'espèces d'abeilles appartenant à la vaste tribu des *Meliponini*. Dites « sans aiguillon », ces méliponines ou méliponides ou apiaires méliponides ou Méliponidés – comme on les appelle variablement – évoluent dans les régions tropicales et subtropicales de la planète, majoritairement dans les selves humides, et en grande partie sur le continent américain : une centaine d'espèces peuplent l'Amérique du Nord, quelque 300 espèces,

l'Amérique latine¹, un peu plus d'une centaine d'espèces, le Vieux Monde (l'Afrique, l'Australie et l'Asie).

**Une méliponine brésilienne,
Scaptotrigona depilis,
élève un champignon
indispensable à sa survie**

Nombre de micro-organismes² trouvent dans les nids d'insectes sociaux des micro-environnements stables adaptés à leurs besoins, en nourriture notamment

1 – Selon Roger Darchen, « *c'est probablement en Amérique du Sud, dans le bassin amazonien, que prirent naissance les Méliponides, mélipones et trigones. En effet, c'est dans cette zone que l'on trouve le plus grand nombre d'espèces, et les animaux à la fois les plus primitifs et les plus évolués. De ce creuset, ces abeilles sont parties à la conquête des autres continents. D'après Kerr W. et Maule V. et les études de fossiles, c'est à l'Éocène inférieur, il y a 65 millions d'années (Ma), les 2 Amériques étant largement reliées, que les abeilles auraient conquis une partie de l'Amérique du Nord en longeant la côte pacifique. 10 Ma plus tard, à l'Éocène supérieur, elles parvenaient en Alaska, où fleurissaient alors les palmiers. Après avoir traversé le détroit de Behring, elles s'installaient sur la partie orientale du continent asiatique. À l'Oligocène, 25 Ma plus tard, les trigones étaient près de la mer Baltique. Puis elles envahirent l'Inde et l'Afrique orientale. 15 Ma encore, et les abeilles conquéraient le bassin méditerranéen. Puis enfin, l'Afrique tropicale et équatoriale* » (voir le beau documentaire de Darchen R., *Abeilles forestières africaines*).

2 – **Micro-organisme** : « Être vivant microscopique tel que les bactéries, les virus, les champignons unicellulaires (levures), et les protistes^{*}. (Appelés autrefois microbes, les micro-organismes jouent un rôle essentiel dans les cycles écologiques, mais certaines espèces sont pathogènes.) » www.larousse.fr

^{*} Les protistes sont habituellement des protozoaires (ciliés, amibes et flagellés), des algues unicellulaires ou des fongiformes (moisissures visqueuses).

– par exemple, fourmis et termites vivent diverses symbioses avec des micro-organismes. En retour, ceux-ci offrent à leurs hôtes nutriments et protection contre les agents pathogènes par exemple. Que des insectes sociaux telles fourmis et termites cultivent des micro-organismes symbiotiques signale et détermine l'évolution de comportements complexes et de structures de nids associées. La culture de champignons à des fins alimentaires est connue des humains, des termites, des fourmis et des scolytes du bois (coléoptères) – les relations symbiotiques entre micro-organismes et abeilles sociales ayant été moins explorées que celles nouées par micro-organismes et fourmis ou termites par exemple. En 2015, une publication (Menezes *et al.*) étend cette liste de symbiotes³ à un nouvel exemple de fongiculture chez une méliponine eusociale du Brésil, *Scaptotrigona depilis*, qui noue une relation obligatoire avec un *Fungi*⁴ du genre *Monascus*⁵ (*Ascomycotina*) élevé dans ses ruches. Les larves de cette espèce d'abeille sans dard consomment les mycéliums⁶ fongiques qui se développent sur la nourriture que les nourrices engrangent dans les cellules avant que la reine y ponde. Contrairement aux

cellules de couvain d'*Apis mellifera*, qui nourrit progressivement ses larves dans des cellules ouvertes, celles des méliponines reçoivent en une seule fois une quantité de nourriture semi-liquide régurgitée par les nourrices (une seule cellule recevant le contenu régurgité du jabot de plusieurs nurses). Après quoi, la reine dépose un œuf sur la manne nutritive emplissant la cellule, qui, scellée par les ouvrières, ne s'ouvrira qu'à l'émergence de l'imago (jeune adulte). Le mycète démarre sa prolifération lorsque l'œuf est sur le point d'éclore, environ trois jours après la ponte : sa croissance s'effectue à la surface de la bouillie larvaire, des bords de la cellule jusqu'à son centre. Sa prolifération s'intensifie jusqu'au troisième jour du développement larvaire, puis diminue : le mycélium n'est plus visible dans les cellules deux jours après.

Les scientifiques ont observé que les larves élevées *in vitro* avec de la nourriture larvaire stérilisée couplée à des mycéliums fongiques avaient un taux de survie beaucoup plus élevé (76 %) que les larves élevées dans des conditions identiques, mais sans cette fonge (8 % de survie). Les aliments larvaires prove-

4 – Le règne des *Fungi* (*Fungus*, au singulier), recouvre quelque 144 000 espèces d'organismes connus : levures, rouilles, charbons, mildious, moisissures et champignons. Aussi appelés *Mycota* ou mycètes ou fonge, les *Fungi* constituent un taxon regroupant des organismes eucaryotes plus communément appelés champignons. Parmi les Eucaryotes, les mycètes ne sont ni des plantes (puisque'ils n'effectuent pas de photosynthèse) ni des animaux (bien qu'ils partagent certaines caractéristiques avec eux), ni des bactéries : ils forment un règne à part entière. Comptant parmi les organismes les plus répandus sur la planète, les champignons (*Fungus*) sont partout présents en très grand nombre : dans le sol, l'air et les eaux, sur et dans les plantes et les animaux (donc aussi les humains), les vêtements, les aliments... Certains créent des relations parasites ou symbiotiques avec plantes ou animaux (humains compris) ; ils revêtent une grande importance environnementale et médicale. Les champignons se développent à partir des extrémités des filaments (hyphes) qui constituent le corps de leurs organismes (mycéliums). Ils digèrent la matière organique avant de l'absorber dans leurs mycéliums.

5 – *Monascus* est un genre de moisissure, un champignon (*Fungus*) qui se développe sous la forme de filaments multicellulaires appelés hyphes. Le réseau de ces hyphes ramifiés tubulaires, appelé mycélium, constitue un unique organisme.

6 – *Mycélium* : Ensemble de filaments plus ou moins ramifiés formant la partie végétative d'un champignon.

nant de cellules dépourvues de mycète sentaient mauvais et présentaient d'autres signes d'altération telle la viscosité. Dans ces cellules, les larves grossirent plus lentement ; après six jours, leurs intestins noircirent et elles moururent en grand nombre.

Les chercheurs ont découvert que *Monascus sp.* provient exclusivement du matériau (cérumen⁷) à partir duquel les cellules de couvain sont fabriquées ainsi que l'ensemble du nid, pots à pollen, à miel et involucre⁸ compris. Les abeilles recyclant et transportant ce matériau entre les nids, les champignons sont transférés aux cellules nouvellement construites ainsi qu'aux nids juste fondés. Les *Meliponini* ne réutilisent pas les cellules de couvain à la manière des *Apini*, mais recyclent le cérumen provenant de cellules d'élevage usagées afin d'en construire de nouvelles. Ainsi, les ouvrières propagent-elles activement les champignons dans toutes les cellules de la colonie. Chez les abeilles sans aiguillon, les nouveaux nids se fondent par essaimage : des centaines, voire des milliers d'ouvrières, ainsi qu'une ou quelques reines vierges, quittent la colonie-mère. Contrairement aux essaimages des abeilles mellifères, les leurs se déroulent progressivement, durant plusieurs semaines parfois. Les ouvrières prennent du matériau de construction (cérumen)

dans le nid-mère et commencent par bâtir les éléments structurants du nouveau nid : l'entrée, les jarres de nourriture et l'involucre. Ensuite, elles transportent de la nourriture du nid-mère au nid-fille. Ce dernier prêt, une ou plusieurs reines vierges envolées du nid-mère viennent l'habiter. Les méliponines véhiculant le cérumen dans les colonies-filles durant l'essaimage, elles propagent donc le champignon à la génération suivante.

Le comportement d'essaimage de ces abeilles voulant que les ouvrières transportent des matériaux de construction et des denrées stockées d'un nid à l'autre est unique chez les insectes sociaux. Cette stratégie de reproduction fournit aux micro-organismes bénéfiques et relations symbiotiques l'opportunité de se transmettre aux générations suivantes et de s'implanter durablement dans les populations de *S. depilis*. Probablement le champignon reste-t-il en vie dans le tube digestif des abeilles et se propage-t-il aussi par trophallaxie à d'autres individus comme à la nourriture fournie aux immatures. Parce que les transferts d'agents pathogènes d'un nid à l'autre sont également possibles, une défense puissante à leur rencontre s'avère nécessaire.

Le système mutualiste *S. depilis-Monascus sp.* recouvre des caractéristiques

7 – **Cérumen** : matériau constitué de cire d'abeille, résines végétales (propolis), terre, débris végétaux, excréments, etc. dont sont constituées les différentes parties et architectures des nids des *Meliponini* : tube d'entrée, batumen*, involucre, piliers reliant les différentes parties du nid entre elles (piliers grâce auxquels les abeilles circulent aisément des unes aux autres), chambres d'élevage et de stockage des réserves de nourriture (miel à base de nectar floral, extra-floral, miellat, jus de fruits, boissons sucrées... ; protéines issues de pollen floral, de chairs animales, sécrétions lacrymales, spores de champignons, etc.).

* Voir définition du batumen p. 170 du n° 290 de LSA.

8 – **Involucre** : couches de cérumen qui revêtent et protègent le nid à couvain des agressions mécaniques et thermiques.

susceptibles d'être comparées aux systèmes d'insectes éleveurs qui cultivent le mutualisme avec d'autres micro-organismes à des niveaux élevés :

① L'inoculation d'associés fongiques spécifiques à des substrats appropriés ; chez les méliponines, l'inoculation se pratique en recyclant le cérumen.

② Une culture visant à l'amélioration des conditions de croissance des micro-organismes ; dans le système champignon-abeille, les cellules de couvain fournissent aux mycètes des conditions de vie stables ; elles sont emplies d'un aliment pour larves semi-liquide essentiel au développement de cette fonge également présente dans d'autres structures du nid (involucre et pots de nourriture), mais ne se développant pas à ces endroits.

③ La récolte et la consommation des associés fongiques à des fins nutritionnelles ou autres : les larves de *S. depilis* se nourrissent du mycélium de *Monascus*.

④ La dépendance nutritionnelle obligatoire à l'endroit du mycète élevé : les larves de *S. depilis* doivent consommer ces champignons pour vivre ; des recherches supplémentaires sont nécessaires afin de déterminer l'exacte fonction (nutritive, protectrice...) des

micro-organismes dans ce mutualisme. Dans le cas de *S. depilis*, une différence essentielle d'avec les insectes cultivateurs de champignons connus réside dans le fait que cette espèce d'abeille ne cultive pas activement ce champignon nécessaire à sa vie, un matériau incessamment recyclé (venant du passé) lui fournissant un substrat d'élevage adéquat⁹. Le système ici décrit par les scientifiques s'apparente donc à ceux qui impliquent des animaux dits « proto-éleveurs », car ne soignant pas directement leurs cultures de symbiotes – ainsi de certains coléoptères, d'un escargot marin, des cécidomyies (sortes de moucheron) ou d'un poisson-demoiselle éleveur d'algues.

Une hypothèse visant à expliciter l'intérêt de cette symbiose pour les abeilles est que leurs larves bénéficient d'éléments nutritifs particuliers apportés par le champignon filamenteux ; les chercheurs doutent néanmoins qu'il s'agisse de la fonction principale de ce dernier. En effet, riche source de nutriments, la nourriture larvaire devrait suffire aux besoins des abeilles. La possibilité que *Monascus sp.* produise un nutriment spécifique essentiel au développement des immatures pose la question de savoir comment d'autres espèces d'abeilles survivent sans ce micro-organisme mutualiste.

9 – En Amérique du Sud et centrale, les fourmis coupeuses de feuilles (*Attini*) récoltent des feuilles sur lesquelles elles cultivent, dans leurs nids, des espèces fongiques qu'elles consomment et dont elles alimentent leurs larves. Les attines cultivent réellement ces champignons qu'elles plantent sur des feuilles fraîchement mastiquées ; elles utilisent en outre des bactéries productrices d'antibiotiques afin d'éloigner d'autres compétiteurs fongiques moins nutritifs. Lorsque les jeunes reines quittent leur nid pour fonder de nouvelles colonies, elles emportent à la fois le champignon d'élevage et la bactérie antibiotique. Témoignage d'évolution convergente, un groupe de termites du Vieux Monde, la sous-famille des *Macrotermitinae*, cultive aussi des *Fungi*. « Ces élevages par termites et fourmis permettent le développement de colonies massives comprenant des millions d'ouvrières présentant une spécialisation morphologique prononcée », avancent Oldroyd *et al.*

Une hypothèse alternative est que le champignon assure une fonction protectrice des aliments, comme d'autres symbioses en témoignent. Deux faits suggèrent que *Monascus sp.* produit une variété de métabolites secondaires¹⁰, lesquels protègent la nourriture larvaire des contaminants microbiens. Dans l'expérience d'élevage *in vitro*, la nourriture larvaire privée de champignon sentait mauvais et montrait d'autres signes d'altération. Plus qu'à un avantage nutritionnel majeur, peut-être la survie plus élevée des larves consommatrices de mycéliums est-elle liée aux métabolites secondaires de ces derniers, lesquels maintiennent les aliments larvaires exempts de contaminations pathogènes. Depuis plus de mille ans, les produits fermentés au *Monascus* sont valorisés comme colorants alimentaires naturels et conservateurs pour viandes et poissons en Asie du Sud-Est en raison de leurs puissantes propriétés antibactériennes et antifongiques. Leurs métabolites secondaires ont également été utilisés en médecine humaine traditionnelle. Cela suggère que *S. depilis* pourrait utiliser *Monascus sp.* afin de protéger la nourriture des immatures de micro-organismes indésirables. Un test biologique sur *Escherichia coli* et *Staphylococcus aureus* a été effectué par les chercheurs afin d'évaluer l'effet du my-

cète sur d'autres micro-organismes. Le résultat n'a rejeté ni soutenu l'hypothèse d'un effet antimicrobien de *Monascus sp.* : l'effet de celui-ci ne s'exerce peut-être que sur des agents pathogènes spécifiques des abeilles susceptibles de se développer sur la bouillie larvaire. La nourriture fraîche des larves sans champignon fournit probablement un environnement hostile au développement de *S. aureus* et de *E. coli*, ce qui suggère l'existence d'un système antimicrobien capable de contrôler la croissance de micro-organismes indésirables au cours des premiers stades du développement des immatures, avant l'éclosion des œufs. Cet effet protecteur peut aussi être provoqué par d'autres micro-organismes connus pour leur présence dans la nourriture larvaire ou être lié à des substances apiaires antimicrobiennes tels miel, résines végétales, cire ou sécrétions d'abeilles. Le vieillissement de la nourriture des larves entraîne des modifications de l'activité de ses enzymes qui pourraient à leur tour diminuer son activité antimicrobienne, ce qui contrôle peut-être le développement de *Monascus sp.*, puisqu'avant l'éclosion des larves, le développement fongique est plutôt lent – une prolifération extrême serait probablement dommageable à l'œuf.

10 – Un métabolite est un composé stable issu de la transformation biochimique d'une molécule initiale – transformation effectuée par tout métabolisme (les métabolites sont des déchets organiques issus de la matière vivante, des résidus métaboliques). Les métabolites secondaires ne sont pas directement impliqués dans les processus vitaux de la cellule; néanmoins, comme les antibiotiques et les pigments par exemple, ils assurent des fonctions importantes. Les quatre espèces de champignon filamenteux du genre *Monascus* sont une source de métabolites secondaires diversifiés de structure polykétide*. Parmi ce groupe de composés, certains sont des additifs alimentaires (pigments rouges) ou des substances pharmaceutiques (mevinoline).

* Les polykétides sont des métabolites secondaires de bactéries, champignons, végétaux et animaux, une famille très diverse de produits naturels possédant une large gamme d'activités biologiques et de propriétés pharmacologiques; ainsi sont-ils commercialisés en tant qu'antibiotiques, antimycotiques, hypocholestérolémiants, antiparasitaires, insecticides naturels, etc.

Comme d'autres abeilles sociales, *S. depilis* accumule de précieuses réserves alimentaires ; et ses stades de développement la rendent vulnérable aux agents pathogènes et parasites. Aussi bénéficie-t-elle de micro-organismes qui préservent les aliments qu'elle stocke et les protègent de microbes pathogènes. Ces colonies d'abeilles abritent des symbiotes bénéfiques (symbiose obligatoire), auxquels elles offrent des micro-environnements appropriés dans lesquels ils vivent et se reproduisent ; associés à leurs hôtes, ils se transmettent d'une génération d'abeilles à l'autre.

Outre les colonies saines de *S. depilis*, *Monascus sp.* se rencontre chez d'autres espèces d'abeilles sans aiguillon brésiliennes telles *Tetragona clavipes* et *Melipona flavolineata*. **De l'avis des scientifiques, ces découvertes revêtent de l'importance eut égard à l'impératif de préservation des abeilles, car s'il se peut que certains pesticides tels bactéricides et fongicides n'aient pas d'impact direct sur elles, probablement en ont-ils en revanche sur leurs symbiotes, les rendant par ce biais très vulnérables aux maladies.**

© Cristiano Menezes



Ouvrière *Scaptotrigona depilis* (5 mm env.) à l'entrée du long tube de cérium conduisant à sa ruche. L'entrée en forme de tuyau des nids de cette espèce brésilienne est à l'origine de ses noms populaires : *Abelha camudo* (« Abeille tuyau ») ou *Camudo torce cabelos*, (« Tuyau tord-cheveux »). Également nommée *Mandaguari*, cette méliponine agressive que l'on trouve également en Bolivie et en Argentine forme de grandes colonies (jusqu'à 50 000 individus) ; élevée en méliponiculture, elle produit quelque 3 litres de miel par an.

Le genre *Scaptotrigona* se compose d'une vingtaine d'espèces d'abeilles sans dard réparties du Mexique à l'Argentine, qui construisent des nids à l'intérieur de cavités (arbres, rochers, murs). Elles se défendent par morsures (pincements de la peau), se prennent souvent lors des attaques dans les cheveux et déposent des substances résineuses sur leurs agresseurs afin de les éloigner du nid. Notez d'ailleurs (photo ci-dessus) la pelote de résine fixée sur la corbeille de la patte postérieure visible de cette gardienne, qui peut-être lui servira à bombarder d'éventuels intrus.



1. Gardiennes *Scaptotrigona depilis* à l'entrée du long tuyau de cériumen qui achemine vers leur nid dissimulé dans une cavité.

© socialinsect-research.com/Stingless-bees.php



2. Gardiennes *Scaptotrigona polysticta* surveillant l'entrée en forme de tube de leur colonie logée à l'abri des regards au sein d'une cavité protectrice. Appelée communément au Brésil *Bijui* ou *Benjoi*, cette espèce populeuse qui comprend jusqu'à 50 000 individus est aussi élevée en méliponiculture (quelque 3 litres de miel par an sont susceptibles d'être récoltés). Elle serait la moins agressive des scaptotrigones.



Une butineuse *Scaptotrigona depilis* s'apprête à butiner une fleur.

La dévastation croissante des habitats naturels au Brésil (et dans toute l'Amérique latine) suscite l'inquiétude des scientifiques quant au développement de stratégies visant à conserver les populations d'abeilles indigènes.

Avec 244 espèces décrites, le Brésil possède la plus grande diversité d'abeilles sans aiguillon au monde, celles-ci représentant jusqu'à 90 % des pollinisateurs dans les écosystèmes de ce vaste pays. Aussi, l'enjeu de leur préservation s'avère-t-il essentiel, garante qu'elle est du maintien des fondements de la chaîne alimentaire. Outre la pérennisation de la diversité floristique d'écosystèmes variés, les méliponines augmentent le rendement des plantes cultivées, des nids étant souvent introduits dans les zones agricoles.

Au Brésil, *Scaptotrigona depilis* visite les fleurs d'une vaste gamme d'angiospermes cultivés tels les agrumes, l'eucalyptus et le coton, cultures sur lesquelles l'utilisation de néonicotinoïdes est très courante, l'usage de ces agrottoxiques étant autorisé sur les fleurs de cultures mellitophiles. Sans surprise, des recherches ont montré que les paramètres biologiques des larves exposées, via le pollen et le nectar, aux doses de thiaméthoxame présentes sur le terrain s'en trouvaient altérées (temps de développement des larves et pupes plus courts ou plus longs, formation de spécimens plus petits et asymétriques).

Reine *Scaptotrigona depilis*
physogastrique
(en ponte) inspectant,
avant d'y pondre un œuf,
une cellule de couvain
emplie de nourriture larvaire
par les nurses.

L'œuf pondu, une ouvrière
l'operculera avec du cérume.
L'œuf éclora 3 jours plus tard
et le mycélium fongique
(*Monascus sp.*) commencera à
proliférer ; progressivement
consommé par la larve,
il croîtra jusqu'au troisième
jour du développement
larvaire.





Œufs de *Scaptotrigona depilis* récemment pondus sur la bouillie larvaire
dont les nourrices emplissent les cellules.

L'alimentation du couvain des abeilles sans aiguillon varie suivant les espèces et leur régime alimentaire, mais consiste généralement en un mélange de miel, sécrétions glandulaires et pollen (en un mélange de protéines, acides aminés libres, lipides et glucides dans 50 % d'eau environ). Le pollen représente quelque 10 % de la nourriture larvaire de la plupart des espèces. Les abeilles sans dard diffèrent donc des abeilles mellifères, chez qui la nourriture des larves de reines (gelée royale) et des jeunes larves d'ouvrières (gelée d'ouvrière) provient principalement des sécrétions des glandes mandibulaires des nourrices.

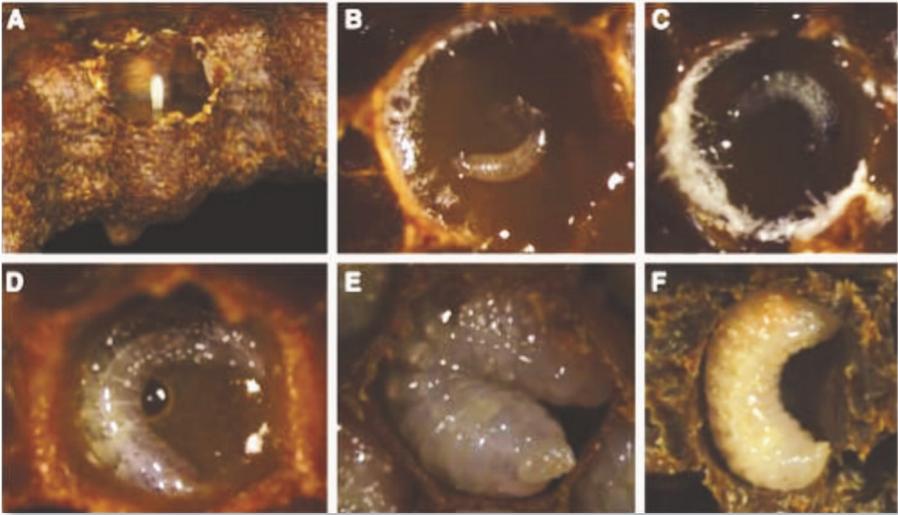
Pollen de l'abeille

Mandaguari (S. depilis).

Avant la fermentation, les pelotes de pollen sont encore fermes et les grains de pollen, intacts (à gauche). Après la fermentation, le pollen devient beaucoup plus acide et humide (à droite). Dans le pollen engrangé par cette abeille polylectique (généraliste), des chercheurs ont trouvé 42 origines botaniques différentes en l'espace d'une année de collecte.



Chez *S. depilis*, le stockage du pollen n'améliore pas sa qualité nutritionnelle. Des chercheurs ont évalué l'effet du pollen fermenté en pot et du pollen corbiculaire fraîchement récolté sur le développement des glandes hypopharyngées des ouvrières et sur le degré de digestion des grains de pollen : aucune différence significative n'a été trouvée entre ces deux étapes de traitement du pollen : le rôle majeur de la fermentation est d'assurer la conservation du pollen stocké en jarres plus que d'en modifier la qualité nutritionnelle. Associée à d'autres métabolites de micro-organismes, la présence d'acide lactique stabilise le pollen engrangé, empêchant le développement de micro-organismes pathogènes – un processus également utilisé pour la conservation industrielle et la stabilisation d'aliments fermentés tels le fromage, les cornichons, le vin...

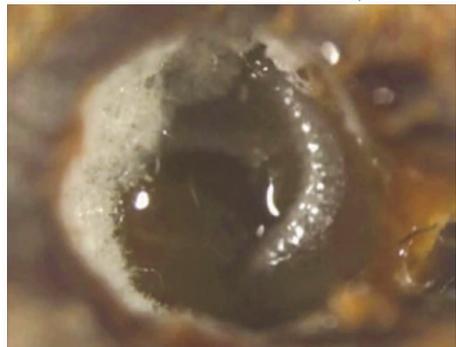


Croissance et consommation de mycéliums fongiques (*Monascus sp.*) dans des cellules de couvain de *Scaptotrigona depilis*. Chaque cellule est composée de cérumen, mélange de cire d'abeille et de résines végétales permettant de construire les cellules de couvain, les autres de nourriture sucrée ou protéinée comme l'ensemble des structures du nid. Une cellule nouvellement construite reçoit la nourriture, régurgitée par plusieurs ouvrières, d'une future larve ; la reine pond ensuite un œuf sur cette source nutritionnelle, puis la cellule est scellée.

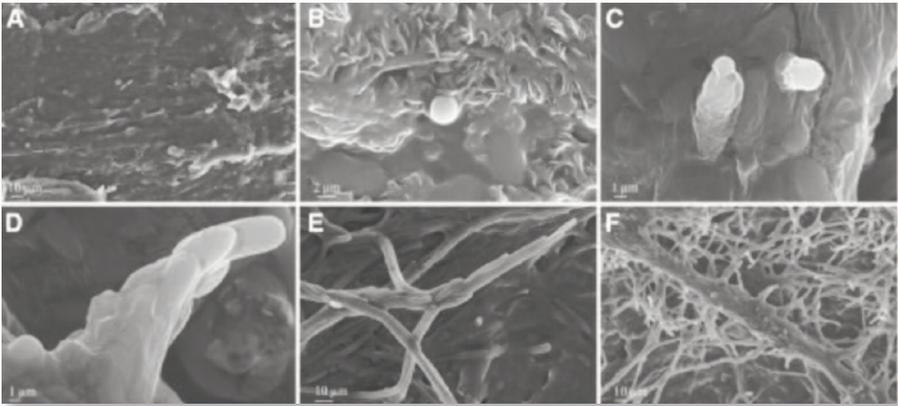
- Œuf fraîchement pondu flottant sur la bouillie larvaire semi-liquide ; mycélium fongique non encore visible.
- Larve âgée de 1 jour : le mycélium fongique grandit sur la nourriture des immatures à partir de la paroi cellulaire ; il devient visible.
- Larve âgée de 3 jours : le mycélium fongique est densément présent sur la paroi cellulaire.
- Larve de 4 jours : le mycélium fongique a été mangé.
- Larve de 6 jours : le mycélium et la nourriture larvaire ont été consommés.
- La larve tisse un cocon.

Photo issue d'une vidéo de quelques secondes visible sur la page Internet de la publication de Menezes et al. On y voit une larve d'abeille *Mandaguari (S. depilis)* mangeant les hyphes¹¹ du champignon filamenteux *Monascus sp.* tandis que celui-ci se développe à l'intérieur de sa cellule. La plupart des larves qui ne mangent pas ce champignon ne survivent pas. Tout en mangeant la nourriture larvaire ainsi que le champignon, elles effectuent des mouvements circulaires : elles suivent les parois de la cellule à partir desquelles les filaments fongiques se développent. Tranchant les bords dudit champignon avec leurs mandibules, elles remuent la tête de haut en bas.

© Menezes et al., 2015



11 – **Hyphes** : filament à structure cellulaire, dépourvu de chlorophylle, à partir duquel est constitué, par enchevêtrement, le mycélium des champignons supérieurs et des lichens.



Microscopie électronique à balayage de cérumen et mycéliums fongiques (*Monascus sp.*) issus des parois d'une cellule de couvain de l'abeille sans aiguillon *S. depilis*.

A-F. Le champignon reste en dormance jusqu'à l'éclosion des œufs (A et B); il se développe à partir du cérumen des cellules de couvain lorsque les larves sont âgées de 1 jour (C et D) et produit des structures filamenteuses complexes que celles-ci dévorent (E et F).

**La sous-caste des soldates
chez *Tetragonisca angustula*,
indice d'une complexité sociale
accrue que détermine
le cleptoparasitisme**

1^{re} partie

Parmi les abeilles sans aiguillon, *T. angustula* présente une répartition particulièrement étendue. Sur le continent américain, on la trouve du sud du Mexique au nord de l'Argentine. L'importante déforestation de la forêt vierge atlantique en raison des plantations de canne à sucre contribue à la rareté de cette espèce et d'autres *Meliponini* dans cette région. *T. angustula* est de petite taille (env. 4-5 mm) et construit des nids discrets lui permettant de prospérer dans les zones urbaines. Parce qu'elle produit

de grandes quantités de miel et n'est pas une menace pour l'homme, elle est fréquemment élevée dans des ruches en bois par des méliponiculteurs (elle serait même l'espèce d'abeille la plus élevée en méliponiculture). Elle porte de nombreux noms vernaculaires : *Yatei*, *Jaty*, *Jataí*, *Jataí-amarela*, *Abelha-ouro*, *Abelha-mirim*, *Mosquitinha-verdadeira*, *Virginitas*, *Virgencitas*, *Angelitas ingleses*, *Espanolita*, *Chipisas*, *Mariola*, *Mariolitas*... À l'instar d'autres *Meliponini*, cette espèce collecte des substances sucrées dans les nectaires extra-floraux de plusieurs espèces d'arbres locaux; ces jus contiennent des sucres, protéines et autres composés organiques de base. *Inga fagifolia* (*Mimosaceae*), un arbre endémique assez abondant localement, possède des nectaires extra-floraux très visités par cette abeille.



Ouvrières *Tetragonisca angustula* à l'entrée tubiforme faite de cire d'abeille de leur nid : toutes les méliponines n'ajoutent pas de propolis à l'architecture de cette partie du nid. À la base de la propolis, un mélange complexe de sécrétions glandulaires, cire d'abeille et résines que les abeilles eusociales collectent à partir d'exsudats végétaux pour construire, protéger et adapter leurs nids aux conditions environnementales. Parmi les 20 000 espèces d'abeilles connues dans le monde, environ 1 000 collectent de la propolis, dont la chimie dépend de la diversité des plantes qui en constituent l'origine. La composition de la propolis sud-américaine varie considérablement ; des échantillons de propolis provenant de différentes espèces d'abeilles – *Apis mellifera* et *T. angustula* – mais de même origine géographique, présentent toutefois une activité et une composition antimicrobiennes similaires (à l'exception des acides aminés, de certains glucides et des polyols¹²).

12 – Un **polyol** est un polyalcool, une substance apparentée aux glucides présente en petites quantités dans les végétaux.



Ouvrières *T. angustula* à l'entrée tubiforme faite de cire de leur nid.

Les variations morphologiques spectaculaires des ouvrières chez certaines espèces de fourmis et de termites fascinent les biologistes de l'évolution depuis Darwin. Chez certaines espèces d'insectes eusociaux, des déterminismes environnementaux amènent les larves à se développer en différents phénotypes, en ouvrières mineures ou majeures (soldates) par exemple. La première sous-caste de soldates a été récemment découverte chez *T. angustula*. Contrairement aux fourmis ou aux abeilles mellifères qui nourrissent progressivement leurs larves jusqu'au stade nymphal, *T. angustula* achalande massivement (en une seule fois) en nourriture ses cellules larvaires; après quoi, les femelles se développent du stade de l'œuf à celui de jeune ouvrière (imago) dans des cellules operculées après la ponte, au sein d'un nid à couvain apparemment uniforme. Comment cette abeille crée-t-elle une force de travail morphologiquement variable sans que les larves aient de contact direct avec les nourrices? Des chercheurs ont constaté que ces colonies produisent de 1 à 6 % d'ouvrières-soldates, qui émergent principalement d'une petite zone centrale du nid à couvain: les cellules y sont plus larges et un plus grand nombre de nourrices y déposent la nourriture larvaire avant que la reine y pondre – d'où les plus grandes quantités de nourriture trouvées dans les cellules de ces zones centrales. Les charges alimentaires allouées aux immatures et le comportement de construction des cellules larvaires conditionnent donc la production des soldates. Les différences d'apports nutritionnels entre les larves induisent les différences de leur développement et leur appartenance à telle ou telle caste ou sous-caste. Ainsi, le rôle des ouvrières *T. angustula* se joue-t-il avant même qu'un œuf ne soit pondu dans une cellule. Les ouvrières, mâles, soldates et reines sont tous morphologiquement distincts chez cette espèce d'abeille; ces différences résultent des environnements de développement variés des œufs pondus dans les chambres à couvain.



Soldate *T. angustula* en vol stationnaire devant le tube d'entrée menant au nid. Les soldates pèsent environ 30 % de plus que les butineuses et ont une tête plus petite ainsi que des pattes postérieures plus longues, probablement pour mieux lutter et s'agripper aux adversaires. Elles représentent 1 à 2 % de la population totale d'une colonie.

À l'entrée de son nid, *T. angustula* a établi une stratégie de défense sophistiquée contre les insectes prédateurs volants : des groupes de soldates pratiquent le vol stationnaire des deux côtés du tube d'entrée du nid, face au couloir de vol qui y conduit. Les intrus qui pénètrent dans ce couloir sont attaqués par ces abeilles qui, accrochées à leurs ailes, les plaquent au sol en les mordant. *T. angustula* est sujette à la prédation par *Lestrimelitta limao*, une méliponine cleptobiotique¹³ qui effectue des raids organisés vers d'autres nids afin de dérober des provisions alimentaires, des aliments larvaires et du matériel de construction de nids. La présence de citral, libéré par *L. limao* lors de ces raids, entraîne une augmentation rapide du nombre de soldates *T. angustula* en vol stationnaire devant les nids attaqués. Ce recrutement en réponse au citral suggère que le comportement de défense de *T. angustula* a évolué sous la pression des raids de *L. limao* et que le citral fonctionne chez cette espèce comme une alarme à kairomone¹⁴.

13 – La **cleptobiose** consiste en un comportement de certaines espèces animales (oiseaux, araignées...) qui pondent dans des nids abandonnés ou pillent le nid d'une autre espèce. Chez les abeilles hautement eusociales, certaines espèces de méliponines ont abandonné le butinage des fleurs, lui substituant le vol de ressources alimentaires dans d'autres colonies d'abeilles. Dites « **cleptobiotiques** », ces espèces appartiennent aux genres *Lestrimelitta* (Néotropique) et *Cleptotrigona* (Afrique tropicale).

14 – « Une **kairomone** est une substance sémiocchimique volatile ou mobile, produite dans l'air, l'eau ou le sol par un être vivant émetteur, qui peut être une plante, un animal (aquatique y compris), un champignon ou une colonie bactérienne, libérée dans l'environnement, qui déclenche une réponse comportementale chez une autre espèce (récepteur), procurant un bénéfice à ce dernier. La kairomone est une substance allélochimique qui intervient dans la communication interspécifique, se distinguant ainsi des phéromones impliquées dans la communication intraspécifique. » <https://fr.wikipedia.org/wiki/Kairomone>.



© Wikipedia



Deux entrées longiformes de nid de *T. angustula* (les colonies de cette espèce nichent à l'instar d'autres méliponines dans des troncs d'arbre creux).

La division (multiplication) ou l'essaimage d'une colonie de *T. angustula* commence par la découverte d'un nouveau site de nidification par des éclaireuses, suivie du nettoyage de la cavité choisie. Le conteneur préexistant prêt à être habité, les ouvrières construisent plusieurs rayons horizontaux au centre du nid. Ces chambres à couvain sont entourées de couches de cérumen, appelées involucre, qui permettent d'y maintenir une température constante. Les ouvrières apportent le cérumen de la colonie-mère afin d'assurer la protection du couvain, colmater des crevasses et construire le tube d'entrée, qui aide à se protéger des prédateurs. Ce tube, souvent fermé la nuit, mesure en moyenne 2 cm de long et 0,6 cm de diamètre. Des soldates en gardent l'entrée à toute heure. Les ouvrières et le cérumen sont l'investissement majeur de la colonie-mère dans le nid-fille. Des quantités assez négligeables de pollen sont transportées de la colonie-mère après l'arrivée de la reine vierge dans la colonie fondatrice. De petites quantités de miel sont également transférées. Les ouvrières du nid-fille se mettent ensuite en quête de pollen. Quelque 500 à 1 000 d'entre elles prennent possession du nouveau nid, à la suite de la reine vierge – ce qui ne représente qu'une proportion relativement faible de la population de la colonie-mère. La vieille reine reste dans cette dernière, contrairement à celle de l'abeille domestique. Deux à quatre jours après le vol nuptial, la jeune reine commence à pondre et des jarres de stockage, principalement emplies de miel et pollen, apparaissent. Dans le nid-mère, de nombreuses provisions de pollen et de miel sont stockées durant les mois précédant l'essaimage. Peu de temps auparavant, les populations d'immatures et d'adultes sont 20 à 50 fois plus élevées que dans les colonies qui n'en préparent pas ; la production de cellules royales et de mâles n'est en revanche pas différente.



Entrée d'un nid de *T. angustula* construit dans une cavité murale; des gardiennes ou soldates stationnent à l'extrémité du tube d'entrée; l'une d'elles est en vol stationnaire près du couloir de vol acheminant au nid. La protection qu'assurent ces ouvrières est à la fois terrestre et aérienne.

Le système de défense sophistiqué de *T. angustula* est unique chez les abeilles eusociales, car il comprend deux groupes de gardiennes complémentaires : celles qui se placent dans les airs près du tube d'entrée menant au nid, et celles qui se trouvent à l'intérieur et autour de l'extrémité dudit tube. Ces gardiennes-soldates exercent souvent cette tâche pendant 5 jours ou plus, contre environ 1 jour chez l'abeille mellifère. Elles protègent leurs congénères contre des attaques d'abeilles pillardes *L. limao*, qui volent des ressources alimentaires et de nidification au lieu d'en faire la collecte elles-mêmes. L'objectif des soldates est de repérer une abeille voleuse envoyée en éclaireuse. Bien que plus petites que leurs prédatrices, elles tentent de pincer les ailes et pattes de l'intruse avec leurs mandibules. Cette action immobilise les abeilles voleuses, les empêchant ainsi de repartir renseigner leur colonie. Malheureusement, face à plusieurs centaines de pillardes déterminées et de plus grande taille, ces soldates perdent souvent la vie dans les combats.

Gardiennne-soldate *T. angustula* en vol stationnaire. Attaquée par *L. limao*, la colonie *T. angustula* renforce sa défense aérienne grâce à l'arrivée de centaines d'abeilles supplémentaires quittant le nid et prenant place en vol stationnaire à son entrée. Une réaction produite par une communication chimique interspécifique basée sur l'effet d'une kairomone : les gardiennes reconnaissent *L. limao* par les principaux terpénoïdes de leurs sécrétions volatiles céphaliques, gèranial, néral (= citral) et 6-méthyl-5-heptén-2-one, d'autres composants permettant peut-être d'affiner cette reconnaissance. Elles répondent à cette kairomone en sécrétant une phéromone d'alarme spécifique dont un composant majeur, le benzaldéhyde, recrute des abeilles supplémentaires afin de défendre le nid des pillardes.

© abelha.org.br/e-books



► Dans le prochain numéro de *La Santé de l'Abeille*, nous développerons l'idée selon laquelle l'apparition de sous-castes et la complexité sociale accrue qui en découle chez *T. angustula* – et chez d'autres espèces de méliponines néotropicales – ont pour déterminisme une menace (l'abeille cleptobiotique *L. limao*) agissant comme force de sélection.

Lestrimellita limao,
une méliponine
strictement cleptobiotique

Présente au Brésil et au Panama, l'abeille sans dard *L. limao* pratique obligatoirement le vol de ressources alimentaires dans les nids d'autres *Meliponini* néotropicales (cleptobiose stricte). Dépourvues de corbeilles à pollen sur les pattes postérieures et ne collectant pas de nectar sur les fleurs, les ouvrières de cette espèce pillent d'autres colonies d'abeilles afin d'assurer leur alimentation en nectar et pollen et d'acquérir des matériaux d'élaboration de nid. Lors de

leurs raids d'attaque, elles sécrètent une allomone¹⁵ d'alarme parfumée au citron, le citral, un composé chimique de base de l'huile essentielle de citronnelle et d'autres plantes du genre *Cymbopogon* à la forte odeur de citron. Elles en pulvérisent les nids des méliponines qu'elles attaquent; ces dernières les quittent alors en grand nombre. Après quoi, les voleuses dérobent ce qu'elles veulent à l'intérieur des nids déserts. Plusieurs colonies peuvent être attaquées simultanément. Il arrive que *L. limao* extermine les habitants des nids attaqués. Bien que des cas aient été enregistrés, les pillardes prennent rarement possession permanente des nids dévalisés.

© socialinsect-research.com/Stingless-bees



Une soldate *T. angustula* a perdu la vie dans un combat contre une assaillante *L. limao* : décapitée, sa tête reste accrochée par les mandibules à l'adversaire qu'elle tenta de neutraliser en le mordant à l'attache d'une aile.

15 – Une **allomone** est une substance chimique synthétisée (donc une hormone) émise par un être vivant dans son propre intérêt (antibiotique, molécule aromatique volatile, toxine, venin...), qui l'amène à interagir avec un ou d'autres êtres vivants d'une espèce différente. Exemple : Les fleurs qui attirent un certain nombre d'insectes ou d'oiseaux pour être pollinisées.



Entrée principale d'un nid de *L. limao*. En forme de tube, l'entrée du nid de ces abeilles cleptobiotiques est obturée pendant la nuit avec un mélange de résine et de cire afin d'y empêcher l'intrusion d'indésirables. Tous les membres de l'espèce sont de couleur noir brillant, des poils éparpillés sur le corps, plus densément fournis sur les fémurs et tibias. Gardiennes, ouvrières et éclaireuses participent aux raids de pillage de nourriture et de matériaux de construction de nid menés contre les colonies de méliponines voisines.



Des butineuses *L. limao* tentent d'attaquer une colonie hétérospécifique logée à l'intérieur d'un bâtiment ; l'entrée du nid assailli par ces voleuses a été bouchée par des chercheurs.



Entrées de nids de *L. limao* construits dans des cavités d'arbres. Avant d'entreprendre un raid de pillage, les ouvrières obturent les orifices d'entrée de leurs nids à l'aide de morceaux de résine afin d'empêcher les fourmis et autres prédateurs d'y pénétrer en leur absence.



« Dans les nids de *Lestrimelitta limao* (*F. Smith*), il existe des excroissances ou des protubérances noueuses de type stalactite qui sont plus ou moins groupées, en particulier sur la face inférieure du tube de sortie, ce qui lui donne une apparence rugueuse et inégale » (Schwartz, p. 19).

Ces excroissances ou protubérances sont faites de cérumen.

Bien que des abeilles *L. limao* n'aient jamais été observées sur des fleurs, elles l'ont été sur des plantes toxiques. Il semble que le miel de cette espèce, parce qu'il provoque maladies et paralysie, soit considéré comme toxique. En 1895, il a été rapporté que les habitants de l'Alto Paraná (province de Misiones, Argentine) utilisaient le miel produit par *Irati* ou *Limão Canudo* (noms vernaculaires de cette abeille) pour traiter la paralysie que son ingestion provoquait. En 1930, l'usage de ce miel par les Indiens Guarayu de Bolivie dans l'objectif de remédier à la paralysie a été cité. « *Il est possible que certaines espèces, telles que Lestrimelitta limao (F. Smith), fassent des visites partielles aux plantes toxiques, car le miel de certaines abeilles sans aiguillon (plus particulièrement celui de limão) provoque souvent des maladies. Selon von Spix et von Martius (1828), le miel de la même espèce peut être nocif ou bon en fonction de la saison de l'année et de la fleur dont le nectar a été récolté* » (Schwartz, p. 101).

Bibliographie et webographie

« *Leur aiguillon atrophié étant infonctionnel, les Méliponides possèdent divers moyens de défense ou d'attaque à l'égard de leurs ennemis. Contre l'homme par exemple certaines utilisent leurs mandibules pour mordre et harceler les parties du corps qu'elles peuvent atteindre. D'autres ont des morsures venimeuses ou secrètent des liquides malodorants qui constituent un moyen de défense. [...] Les gros insectes qui réussissent parfois à s'introduire à l'intérieur des nids sont souvent pris à parti par les Méliponides qui les enduisent d'un liquide transparent. Englués puis dépecés ils sont finalement jetés à l'extérieur. D'autres espèces, dont Trigona jaty, évitent les armes de leurs adversaires dont ils détruisent les ailes par morceaux. L'agressivité des Méliponides est donc très différente d'une espèce à l'autre. Une Trigone a mérité par sa douceur le nom de Trigona timida. D'autres sont connues pour leur esprit guerrier telles Melipona fasciata rufiventris, Trigona ruficus. [...] Le pillage est*

une activité courante des Méliponides. On distingue deux sortes de pillage : le maraudage banal et le pillage d'extermination. Dans le premier cas les pillardes ravitaillent leur colonie par de petits larcins sans gravité dans les populations voisines. D'ailleurs les voleurs sont eux-mêmes simultanément volés. On ne retrouve que quelques cadavres devant les nids, même après plusieurs jours ou plusieurs semaines de pillage. Par contre, avec le pillage d'extermination, nous retrouvons les mœurs de notre Abeille domestique. De nombreuses ouvrières emportent le miel, le pollen, la cire et la propolis. Elles humectent le pollen séché dans les pots de réserve et le transportent dans leur jabot mélangé avec du miel liquide. Elles évitent de détruire le couvain mais les cadavres d'adultes jonchent le sol. De cette façon, dans un même nid, une population peut être remplacée par une autre. Dans ce cas il s'agit plutôt d'une désertion que d'un essaimage » (Darchen, p. 30).

✿ Darchen R., Louis J., “Les mélipones et leur élevage : *Melipona - Trigona - Lestrimelitta*”, *Les Annales de l'Abeille*, INRA Éditions, 1961, 4 (1), p. 5–39.

✿ Darchen R. (auteur), Deveze A.-R. (réalisateur), *Abeilles forestières africaines. Aspects écologiques*, Service du film de recherche scientifique, France, 1980.

www.canal-u.tv/video/cerimes/abeilles_forestieres_africaines.7612

Ce documentaire de 27 minutes tourné dans la province de l'Ogoué Ivindo en République gabonaise retrace l'hypothétique parcours des Méliponides depuis le bassin amazonien jusqu'au Gabon durant les périodes géologiques. Nombre d'espèces de cette vaste tribu ont en effet colonisé les différents biotopes (marigots, savane, villages...) de la forêt équatoriale humide de l'Afrique de l'Ouest. De belles images de la vie dans les ruches et des architectures mêmes de ces ruches élaborées par diverses espèces d'abeilles sans dard de la grande selve gabonaise, territoire qu'elles partagent avec Apis mellifica adansonii.

✿ Ferreira M. G., Manente-Balestieri F. C. D., Balestieri J. B. P., “Pólen coletado por *Scaptotrigona depilis* (Moure) (Hymenoptera, Meliponini), na região de Dourados”, *Revista Brasileira de Entomologia*, 2010, 54 (2).

✿ Grüter C., Menezes C., Imperatriz-Fonseca V. L. et al., “A morphologically specialized soldier caste improves colony defense in a neotropical eusocial bee”, *Proceedings of the National Academy*, 2012, 109 (4), p. 1182–1186.

✿ Jüzlová P., Martinková L., Křen V., “Secondary metabolites of the fungus *Monascus*: a review”, *Journal of Industrial Microbiology*, 1996, 16, p. 163–170.

- ✿ Menezes C., Vollet-Neto A., Marsaioli A. J., “A brazilian social bee must cultivate fungus to survive”, *Current Biology*, 2015, 25 (21), p. 2851–2855.
- ✿ Menezes C., “Abelhas sem ferrão e microrganismos” - Partes 1 et 2, A.B.E.L.H.A (Associação Brasileira de Estudos das Abelhas), 2015.
- ✿ Oldroyd B. P., Aanen D. K., “Entomology: A bee farming a fungus”, *Current Biology*, 2015, 25 (22), p. R1072–R1074.
- ✿ Sakagami S. F., Laroca S., “Additional observations on the habits of the cleptobiotic stingless bees, the genus *Lestrimelitta* Friese (Hymenoptera, Apoidea)”, *Journal of the Faculty of Science*, 1963, 15 (2), p. 319–339.
- ✿ Santos Pereira A., Bicalho B., Radler F. *et al.*, “Comparison of propolis from *Apis mellifera* and *Tetragonisca angustula*”, *Apidologie*, 2003, 34 (3), p. 291–298.
- ✿ Schwartz H. F., “Stingless bees (*Meliponidae*) of the Western Hemisphere: *Lestrimelitta* and the following subgenera of *Trigona*: *Trigona*, *Paratrigona*, *Schwarziana*, *Parapartamona*, *Cephalotrigona*, *Oxytrigona*, *Scaura*, and *Mourella*”, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1883–1960.
- ✿ Segers F. H. I. D., Menezes C., Vollet-Neto A. *et al.*, “Soldier production in a stingless bee depends on rearing location and nurse behaviour”, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2015, 69 (4), p. 613–623.
- ✿ Souza Rosa A. (de), Galaschi Teixeira J. S., Vollet-Neto A. *et al.*, “Consumption of the neonicotinoid thiamethoxam during the larval stage affects the survival and development of the stingless bee, *Scaptotrigona* aff. *Depilis*”, *Apidologie*, 2016, 47, p. 729–738.
- ✿ Veen J. W. van, Sommeijer M. J., “Colony reproduction in *Tetragonisca angustula* (*Apidae*, *Meliponini*)”, *Insectes Sociaux*, 2000, 47 (1), p. 70–75.
- ✿ Wikipedia: articles sur *Lestrimelitta limao*, *Tetragonisca angustula*, etc.
- ✿ Wittmann D., “Aerial defense of the nest by workers of the stingless bee *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* (Latreille) (Hymenoptera: Apidae)”, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1985, 16 (2), p. 111–114.
- ✿ Wittmann D., Radtke R., Zeil J. *et al.*, “Robber bees (*Lestrimelitta limao*) and their host chemical and visual cues in nest defense by *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* (*Apidae*: *Meliponinae*)”, *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16 (2), p. 631–641. ■