

Phéromones et régulations sociales

I- la communication par les phéromones

Le terme communication est défini dans la plupart des encyclopédies comme un échange d'information entre individus. Pour les êtres humains, c'est une partie majeure de leurs interactions sociales. Ils communiquent par la parole, l'écrit, les signes, le corps, le braille et par beaucoup d'autres moyens culturels et technologiques. Et il est maintenant certain que les hommes utilisent aussi des odeurs corporelles pour communiquer (Cornwell *et al.*, 2004; Wyatt, 2003).

Un acte de communication n'est pas toujours manifeste ou évident car souvent aucune entité visuelle ne passe d'un individu à l'autre, de sorte qu'il n'est pas toujours possible de savoir quand se produit l'échange d'informations. Pour un étranger d'une autre planète qui pourrait arriver sur Terre sans connaître nos langues et nos coutumes, il lui serait très difficile de reconnaître un brassard noir, un clin d'œil... en tant que formes de communications humaines. Lorsque nous étudions la communication des insectes, nous nous retrouvons également dans la même situation. La seule façon de distinguer une communication entre individus passe par la recherche de preuves d'un changement dans le comportement, ou de la physiologie d'un autre individu (McFarland, 1985).

Les éthologistes définissent la communication animale comme une action ou une condition de l'organisme qui modifie le comportement ou la physiologie d'un autre organisme (Wilson, 1970; Wyatt, 2003). Ainsi, un insecte peut communiquer par des signaux émis (production de bruit, d'un signal lumineux ou chimique) ou le signal peut être simplement une partie inhérente de la constitution physique de l'insecte (modèle d'aile, couleur du corps, ou signature chimique).

Les insectes communiquent pour différentes raisons (Free, 1987; Wyatt, 2003) :

- La facilitation de l'accouplement
- La localisation ou l'identification d'un membre du sexe opposé
- Le rapport de menace ou de soumission
- La reconnaissance de la parenté ou la reconnaissance coloniale
- L'établissement et maintien d'un territoire
- Le mimétisme
- La distribution spatiale des individus (agrégation ou dispersion)
- L'avertissement d'un danger, déclenchement d'une alarme
- L'identification de l'emplacement de la nourriture ou d'autres ressources
- L'avertissement de sa présence
- ...

Les insectes dépendent très fortement des signaux chimiques par rapport aux autres formes de communication. Basés sur l'origine de l'émission et sur le receveur, ces signaux chimiques peuvent être divisés en deux grands groupes :

- **Les allélochimiques** : signaux qui sont émis d'un animal d'une espèce vers un membre d'une espèce différente (Whittaker, Feeny, 1970).
- **Les phéromones** : signaux chimiques qui transportent l'information d'un individu à un autre membre de la même espèce (Free, 1987; Karlson, Luscher, 1959).

La communication chimique intraspécifique joue un rôle essentiel dans le comportement sexuel et la vie sociale des insectes.

A- Evolution de la définition d'une phéromone

Le terme phéromone dérive du grec « pherein » qui signifie transférer, et de « hormon » voulant dire exciter ou stimuler. Les phéromones sont très souvent classées par fonction, comme par exemple les phéromones sexuelles ou encore d'agrégation.

Plus précisément, une phéromone est définie comme une substance sécrétée à l'extérieur d'un individu et reçue par un ou plusieurs individus de la même espèce qui, en réponse, modifieront leurs comportements et/ou leurs physiologies (Karlson, Luscher, 1959).

Aujourd'hui, la définition du mot « phéromone » a évolué depuis la définition de Karlson et Luscher : une phéromone peut être un mélange de différentes substances et sa transmission peut se faire à distance mais aussi par contact ou ingestion, directement de l'émetteur au récepteur. Le mode d'action des phéromones dépend de leur nature chimique et de leur volatilité ou de leur solubilité, propriétés qui conditionnent leurs durées de vie (Slessor *et al.*, 2005a).

Les phéromones sont utilisées par de nombreux être vivant : les mammifères terrestres, les insectes et y compris les poissons et les crustacés sous-marins (Wyatt, 2009). Les phéromones sont nombreuses et sont rarement composées d'une molécule, mais plutôt d'une combinaison de molécules spécifiques à l'espèce émise dans une proportion précise (Slessor *et al.*, 2005a).

B- Origine et réception des signaux chimiques.

Les molécules utilisées dans les signaux chimiques sont majoritairement synthétisées *denovo* par des cellules sécrétrices. Mais certaines molécules phéromonales peuvent provenir de l'action de micro-organismes sur des composés synthétisés par l'animal, ou de l'alimentation (Brossut, 1996). Elles peuvent être stockées dans des glandes avant d'être émises ou être directement émises après avoir été produites.

La réception de signaux chimiques se fait majoritairement *via* le système olfactif périphérique composé de cellules sensorielles spécialisées, les chimiorécepteurs, qui reçoivent les molécules phéromonales (Brossut, 1996). La barrière entre chimioréception de distance, de contact, olfaction et gustation est parfois étroite, car certains composés sont peu ou non volatils. La reconnaissance d'une odeur implique une succession d'événements qui se situe à trois niveaux : le niveau moléculaire où s'établit l'interaction spécifique entre le stimulus et le système récepteur, le niveau cellulaire où s'effectue le codage olfactif et le niveau central où se fait la reconnaissance globale du message qui conduira à l'acte comportemental ou physiologique.

C- Spécificité du signal

La spécificité du signal peut être très faible comme, par exemple, pour les phéromones d'alarme ou les phéromones sexuelles, qui peuvent co-évoluer chez différentes espèces (Wyatt, 2003), le signal chimique aura alors une spécificité inter-espèces. A l'opposé, certains

signaux chimiques sont très particuliers comme les signaux de reconnaissance des individus d'une même colonie d'insectes (ex : les hydrocarbures cuticulaires) qui sont différents d'une colonie à une autre, pourtant de la même espèce (Le Conte, Hefetz, 2008). Mais la plupart des signaux chimiques ont une spécificité propre à l'espèce.

La spécificité d'une phéromone se fait par les molécules qui la composent et par les proportions de chacune de ces molécules émises à un instant précis. Dans le cas de phéromones de colonies d'insectes, dans le nid, la concentration phéromonale d'une molécule varie en fonction du nombre d'individus émetteurs et fait varier la réponse des individus récepteurs. La spécificité d'une phéromone vient alors du nombre d'individus émetteurs.

D- Association des phéromones avec d'autres signaux de communication

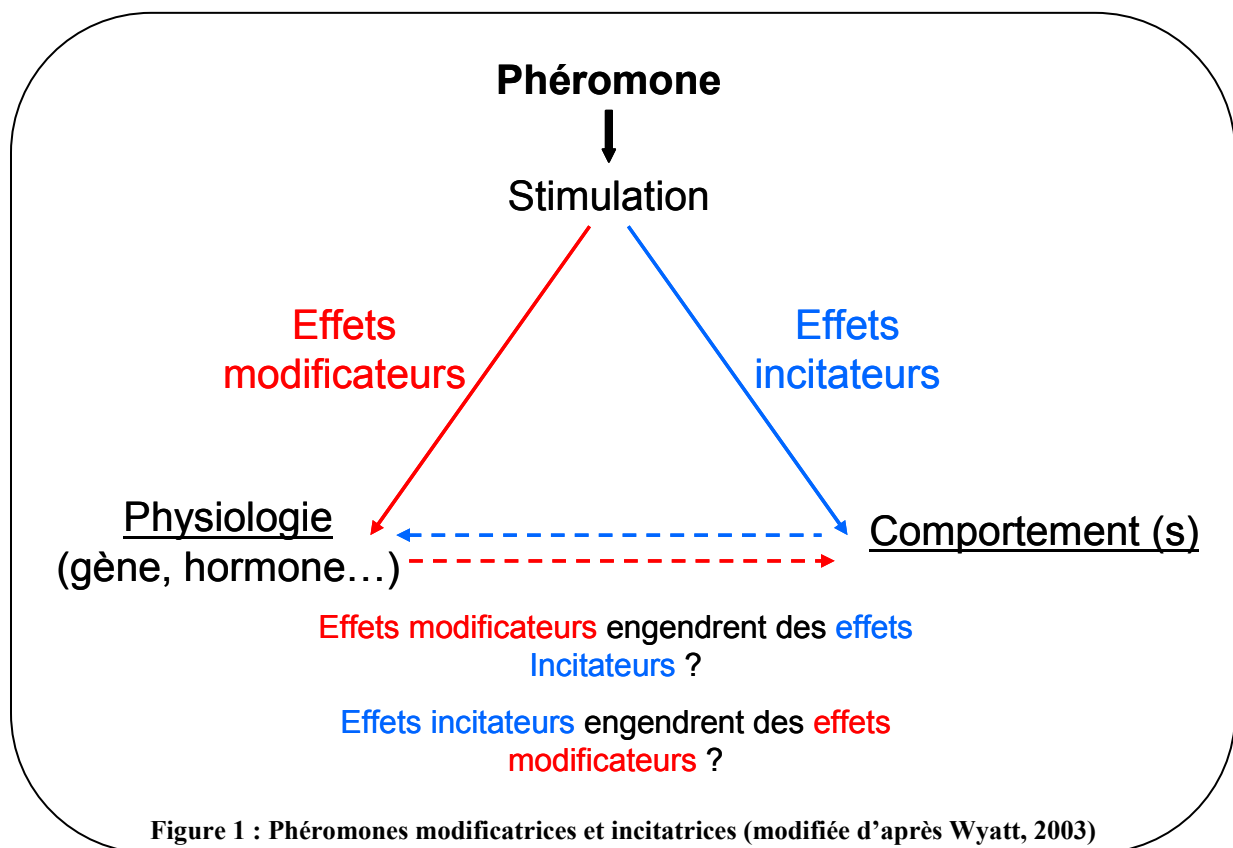
La communication par les signaux chimiques est l'un des différents modes de communication utilisé. D'autres signaux existent notamment chez les insectes, comme l'utilisation des vibrations : le « stop signal » (stoppe la danse en huit des butineuses chez *Apis mellifera*) ou le « buzz signal » (déclenchement de l'essaimage chez *Apis mellifera*) (Nieh, 2010; Rangel *et al.*, 2010). Certains signaux communicatifs non chimiques produits en même temps qu'une phéromone peuvent être importants pour la redondance du message, pour moduler l'intensité du signal, ou être nécessaires pour induire le comportement. Chez *Apis mellifera*, la danse frétillante des abeilles butineuses communique l'emplacement d'une source importante de nourriture aux ouvrières du nid (Frisch, 1967). En dansant, les abeilles produisent et libèrent deux alcanes et deux alcènes qui accroissent le recrutement des butineuses (Thom *et al.*, 2007).

E- Différentes phéromones ?

Le système de communication chimique utilisé par les animaux est complexe. Deux groupes de phéromones ont été décrits, les phéromones incitatrices (releaser) et modificatrices (primer). Une phéromone incitatrice déclenche immédiatement une réponse comportementale de l'individu récepteur, alors qu'une phéromone modificatrice modifie à plus long terme la physiologie (système endocrinien, reproducteur...) chez l'individu receveur (Wilson, Bossert, 1963). La caractérisation des phéromones modificatrices est plus difficile car le temps de réponse de ce type de stimulus peut être long et difficilement quantifiable. Il est

quelque fois difficile d'associer un changement graduel de la physiologie d'un individu avec un contact précoce d'un composé chimique (Le Conte, Hefetz, 2008).

De plus, il a été démontré que des phéromones incitatrices peuvent également modifier la physiologie de l'individu. La distinction entre les deux catégories de phéromones devient alors difficile (Fig. 1). Par exemple, chez l'abeille (*Apis mellifera*), la phéromone royale mandibulaire a des actions incitatrices comme l'attraction des ouvrières pour permettre le comportement de cour mais aussi des actions sur la physiologie des individus comme l'inhibition des ovaires des ouvrières (Slessor *et al.*, 2005a). Egalement chez l'abeille (*Apis mellifera*), la phéromone d'alarme était compartimentée dans le groupe des phéromones incitatrices. Récemment des études ont montré qu'elle n'induit pas seulement une réponse rapide de défense mais affecte à long terme les ouvrières dans leur comportement de défense et provoque des changements dans l'expression des gènes de leur cerveau (Alaux, Robinson, 2007).



Les phéromones sont intéressantes par leurs modes d'émission, de perception, de modification du comportement et de la physiologie. Un grand nombre d'interactions se fait par le biais des phéromones dans le règne animal, du fait de la grande proportion d'espèces d'insectes. Une

grande variété de composés est utilisée pour ce type de communication mais, parfois, un même composé peut être utilisé par différentes espèces. Un exemple fascinant provient de l'éléphant et de plus de 140 espèces de papillons qui utilisent la même molécule comme phéromone sexuelle (Rasmussen *et al.*, 1996).

L'abeille domestique (*Apis mellifera*), est un modèle phare pour l'étude de l'écologie chimique. Depuis plus de 50 ans et la découverte du 9-ODA (9-oxodéc-2-énoïque acid), phéromone royale émise par la reine avec des effets puissants sur la colonie (Barbier, Lederer, 1960; Butler *et al.*, 1962; Pain, 1961; Slessor *et al.*, 2005a), de nombreuses études ont été entreprises pour comprendre ce système de communication, ce qui en fait le modèle le mieux décrit parmi les insectes sociaux.

II La vie sociale de la colonie d'abeilles domestiques *Apis mellifera*

La société d'abeilles domestiques est établie dans un nid fonctionnel composé de milliers d'alvéoles hexagonales qui lui procure une interface pour les diverses interactions entre les individus. Le nid est aussi une structure optimale pour le développement de la colonie (développement larvaire, stockage de pollen et de miel). La clé du développement de cette société provient de la capacité du nid à réguler ses besoins en fonction de l'environnement à l'intérieur et l'extérieur du nid (Wilson, 1971).

A- Une société

Une colonie d'abeilles est une société composée de 20 000 à plus de 80 000 individus qui travaillent ensemble. Mais qu'est ce qu'une société et où se situe l'abeille *Apis mellifera* dans les différents degrés de socialité des animaux ?

Une société est formée d'individus qui appartiennent à la même espèce et qui coopèrent pour leur développement (Wilson, 1971).

Les insectes présentent différents degrés de socialité résumés dans la table 1. Les insectes sociaux qui présentent les plus hauts degrés de socialité sont les insectes eusociaux qui possèdent trois caractéristiques fondamentales (Michener, 1969) :

- Les individus de la même colonie coopèrent dans l'élevage des jeunes.
- Il existe une division du travail au niveau de la reproduction, avec plus ou moins d'individus stériles travaillant au bénéfice d'individus reproducteurs.
- Ces individus présentent un chevauchement d'au moins deux générations capables de contribuer ensemble au travail de la colonie.

Tableau 1 : Degrés de sociabilité (modifié d'après Wilson, 1971)

Degrés de sociabilité	Caractéristiques de socialité		
	Coopération à l'entretien du couvain	Différents états de fécondité	Chevauchement des générations
Solitaire	-	-	-
Quasi-social	+	-	-
Semi-social	+	+	-
Eusocial	+	+	+

Les abeilles domestiques *Apis mellifera* présentent le degré de sociabilité le plus élevé, et sont considérées comme une espèce eusociale. Ces abeilles peuvent être présentées comme une société complexe par la taille de la colonie, le rapport reines-ouvrières, la coopération entre individus, la complexité de la communication, la thermorégulation du nid ou encore la danse en huit permettant le recrutement de butineuses (Frisch, 1967).

B- La colonie d'abeilles

a- Les individus

La colonie d'abeilles est composée d'une reine, de mâles et d'ouvrières qui ont chacun des fonctions propres au sein de la société d'abeilles.

La reine est entourée d'une cour d'ouvrières qui lui prodigue les soins nécessaires, en la nourrissant avec une nourriture riche lui permettant d'assurer ses rôles principaux. Son rôle premier de pondreuse est indispensable à la survie de la colonie. A l'intérieur de son abdomen se trouvent deux ovaires de taille importante ainsi qu'une spermatèque (réserve de spermatozoïdes) faisant de la reine une puissante « machine à pondre ». La reine peut pondre environ 1500 à 2000 œufs par jour, permettant un renouvellement optimal des ouvrières. Son

deuxième rôle, permet la cohésion de la colonie par le biais de puissantes phéromones régulant la physiologie et le comportement des ouvrières (Winston, 1987).

Les mâles ont une fonction très importante de fécondation de la reine. Avec leurs yeux larges, de forts muscles pour le vol et un appareil reproducteur adapté, les mâles ont une morphologie faite pour l'accouplement et la fécondation en vol.

Les ouvrières peuvent se consacrer à toutes les tâches nécessaires au fonctionnement de la colonie, du soin au couvain à celui de la reine mais aussi au butinage ou à la défense du nid. Les ouvrières accomplissent toutes les tâches simultanément (Fig. 2), mais chaque ouvrière, à un temps donné, est spécialisée dans une tâche. Si des ouvrières sont nécessaires en plus grand nombre pour une tâche précise, la population d'ouvrières s'adapte.



Figure 2 : Cadre d'une ruche d'abeille, avec au centre du couvain operculé, puis des larves, du pollen et du miel aux extrémités

b- Le cycle de vie

Dans nos régions le cycle de vie annuel de la colonie d'abeilles débute en fin d'hiver, quand la colonie commence à se développer. Comme tout organisme, le but principal de la colonie est de se reproduire pour se développer (Seeley, 1995).

Pendant l'hiver, les abeilles se regroupent au centre de la colonie et forment une grappe pour maintenir une température adéquate de survie dans la ruche (33°C). À la fin des mois froids,

fin janvier, la colonie se développe : au début une centaine de jeunes ouvrières sont produites, mais quand les premières floraisons commencent (fruitiers), des milliers de cellules sont alors utilisées pour élever des larves. Durant le printemps, la colonie a une croissance maximale pouvant atteindre 80000 individus (Winston, 1987). À partir de cette période la colonie commence à préparer l'essaimage pour se reproduire. La reproduction est un procédé complexe. La colonie élève plusieurs nouvelles reines. Quand elles sont pratiquement matures, la colonie se divise : plus de la moitié des ouvrières part avec la reine fondatrice (essaim) former un nouveau nid : c'est l'essaimage (Fig. 3) (Seeley, 1995).



Figure 3 : Un essaim (par Cédric Alaux)

L'essaimage commence par un signal perçu par les ouvrières. L'augmentation de la taille de la colonie, du couvain, du nombre de jeunes ouvrières engendre une baisse de la diffusion des signaux chimiques de la reine. Les ouvrières construisent alors quelques cellules royales ; elles se présentent sous la forme de cellules larges et allongées qui dépassent du cadre. La reine pond un œuf dans chaque cellule royale, les larves émergentes sont ensuite nourries par une nourriture spéciale, la gelée royale, produite par les glandes hypopharyngiennes (HPG = Hypopharyngeal glands) et mandibulaires des nourrices durant les cinq stades larvaires. En comparaison, les larves d'ouvrières sont nourries avec de la gelée royale les 3 premiers jours de leur vie, puis avec de la bouillie larvaire (produite principalement par les glandes hypopharyngiennes des nourrices) durant les 2 derniers stades larvaires. Le développement d'une reine (16 jours) du stade œuf au stade adulte est très rapide en comparaison au développement des ouvrières (21 jours), et des mâles, (24 jours). Pendant la croissance des nouvelles reines, la vieille reine diminue sa ponte et réduit son abdomen. Juste avant l'émergence des nouvelles reines, l'ancienne reine quitte alors la colonie et essaime pour former une nouvelle colonie. Si la colonie est assez forte, des essaims secondaires peuvent alors se former, la première reine vierge qui émerge part avec un paquet d'abeilles plus ou moins important selon la vigueur de la colonie. Le nombre d'essaims secondaires varie selon la force de la colonie (Fig. 4) (Seeley, 1995; Wilson, 1971).

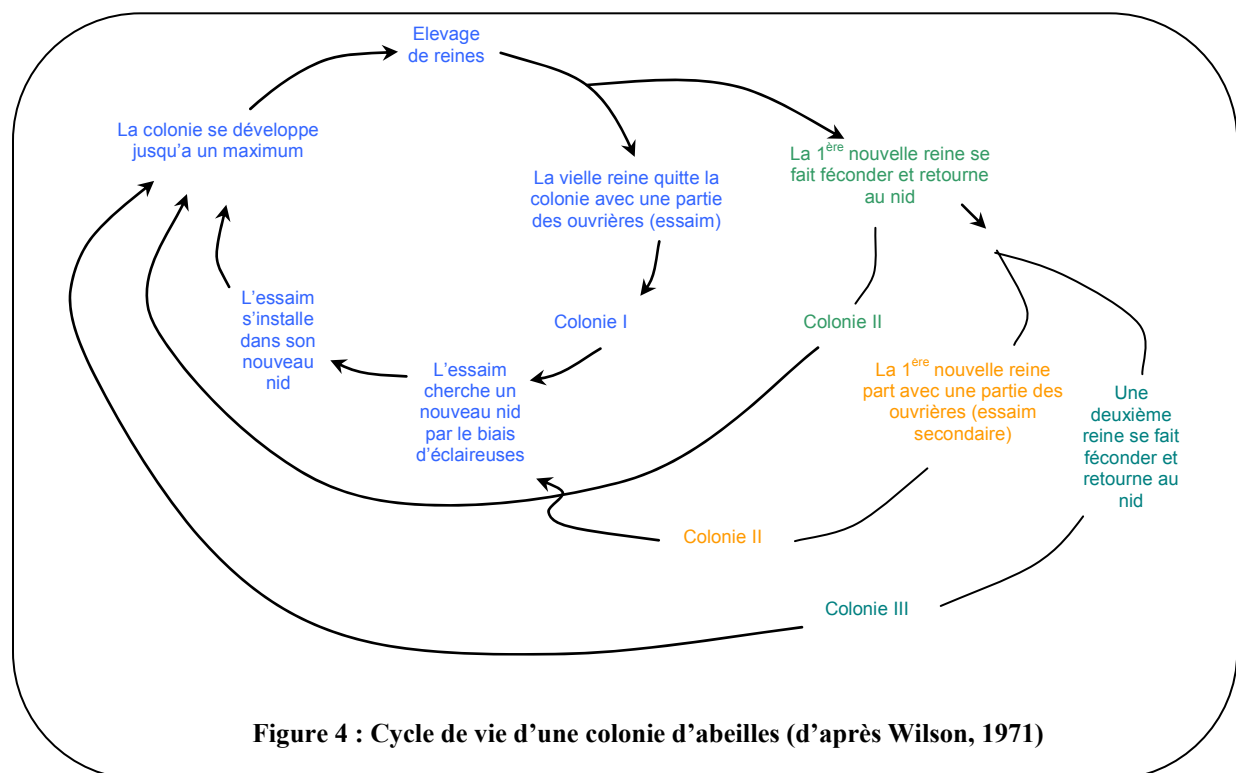


Figure 4 : Cycle de vie d'une colonie d'abeilles (d'après Wilson, 1971)

Après l'essaimage, la reine vierge qui naît dans la colonie détruit les cellules royales de ses sœurs, ou se bat à mort avec les autres reines émergentes. Quelques jours après, la nouvelle reine se fait féconder à l'extérieur de la ruche. Des congrégations de mâles de différentes colonies attendent la venue d'une reine pour essayer de la féconder. La reine vierge vole vers ces congrégations, et différents mâles la fécondent. La fécondation est rapide : le mâle rompt son appareil génital, permettant la libération du sperme dans la chambre génitale de la reine et meurt rapidement. La reine se fait féconder par environ 10 à 15 mâles en un à trois vols de fécondation, pour le reste de sa vie. Une fois sa fécondation terminée la reine retourne au nid et commence à pondre quelques jours plus tard. Cette nouvelle reine développera la colonie avec sa descendance.

III La communication chimique dans la vie sociale de la colonie

Les interactions entre les individus de la société sont en partie sous le contrôle de signaux phéromonaux. Ces phéromones donnent des informations précises afin de permettre l'homéostasie de la colonie, l'approvisionnement, la croissance, la défense et la reproduction, mais aussi la médiation des conflits sociaux (Le Conte, Hefetz, 2008). Dans la colonie, tous les individus émettent et sont sensibles aux signaux chimiques.

L'organisation sociale de la colonie est très flexible et les différentes régulations sociales et la vie de la société d'abeilles sont surtout guidées par des phéromones (Alaux *et al.*, 2010b) notamment la division de la reproduction et du travail.

A- Défense du nid

La colonie d'abeilles défend sa société pour de nombreuses raisons, le nid offrant une source riche de nourriture : le pollen, le miel et les individus eux-mêmes. Les prédateurs et les parasites sont nombreux à vouloir utiliser cette nourriture mais aussi les colonies voisines qui lors de disette peuvent venir piller la ruche. La défense du nid est nécessaire pour le développement de la colonie.

Le comportement de défense de la colonie commence généralement par l'émission de la phéromone d'alarme par les abeilles gardiennes à l'entrée de la ruche, ce qui incite alors d'autres abeilles à se déplacer à l'entrée pour protéger la ruche. De plus, un mélange de

substances est libéré par la glande à venin des ouvrières lorsqu'elles piquent, ce qui permet le recrutement de nouvelles ouvrières qui défendront le nid à leur tour (Breed *et al.*, 2004). Free (1987) énumère 25 substances, que l'on trouve dans la glande à venin, impliquées dans la réaction d'alarme pour défendre la colonie. Mais il existe quatre phéromones d'alarme principales: l'isopentyl 5 acetate (IPA) (Boch *et al.*, 1962), le cis-11-Eicosenol (Pickett *et al.*, 1982) retrouvées dans la glande à venin, le 2-heptanone qui est produit par les glandes mandibulaires (Shearer, Boch, 1965) et plus récemment le 3-methyl-2-buten-1-yl acetate produit uniquement dans les glandes à venin des abeilles africanisées (Hunt *et al.*, 2003).

Le cis-11-Eicosenol influe sur le recrutement d'abeilles pour aller piquer la cible. Sa faible volatilité suggère que cette molécule aide les abeilles dans le ciblage des piqûres (Pickett *et al.*, 1982). La principale molécule d'alarme, l'IPA suscite une réaction similaire à celle de l'ensemble du mélange phéromonal (Boch *et al.*, 1962). Cette phéromone provoque rapidement un comportement défensif (alerte, recrutement), mais aussi des effets à plus long terme. Des colonies perturbées par du IPA ont leurs réponses défensives qui augmentent en réponse à plusieurs perturbations (Alaux, Robinson, 2007).

B- Orientation

a- Phéromone de Nasonov

Le phénomène de cohésion d'un essaim d'abeilles est dû à un bouquet phéromonal de sept composés (geraniol, nerol, (E,E)-farnesol, (E)-citral, (Z)-Citral, Acide Geranique, Acide Nerolique) produits par la glande de Nasonov des ouvrières, et qui compose donc la phéromone de Nasonov (Free, 1987; Williams *et al.*, 1982). Le signal est libéré à l'extrémité de la face dorsale de l'abdomen des ouvrières pour attirer les ouvrières sœurs de façon organisée et calme (Free, 1987; Winston, 1987). Cette phéromone volatile est produite lors d'une position particulière de l'abeille, qui ventile la phéromone avec ses ailes pour orienter les autres abeilles de la colonie comme par exemple à l'entrée de la ruche (Sladen, 1901) ou pendant l'essaimage (Morse, Boch, 1971). Cette phéromone permet également de trouver une source d'eau ou de nourriture (Winston, 1987).

b- Phéromone de recrutement

Les butineuses exécutent la danse frétillante (ou danse en huit) dans la colonie afin de recruter d'autres ouvrières pour butiner une source rentable de nourriture (Frisch, 1967). En suivant de près une abeille qui danse, les recrues potentielles obtiennent des informations sur l'emplacement et la richesse de la source de nourriture annoncée par la recruteuse (Dyer, 2003; Frisch, 1967). En plus, les abeilles qui dansent émettent 4 hydrocarbures : le Z (9)-tricosène, le tricosane, le Z-(9)-pentacosène et le pentacosane qui sont impliqués dans le comportement actif de recrutement de nouvelles butineuses (Thom *et al.*, 2007). Cette odeur, émise par la cuticule des abeilles est produite en quantité pendant la danse frétillante. Cette phéromone est classée comme une phéromone non glandulaire.

C- Reconnaissance spécifique

Les hydrocarbures cuticulaires (CHC) sont présents sur le corps des ouvrières, des mâles et de la reine. Leur rôle principal est de protéger les insectes de la dessiccation, ils forment une enveloppe imperméable à l'eau sur la cuticule des insectes. Mais les CHC ont aussi évolué comme un moyen de communication entre individus (Blomquist, Bagnères, 2010). La grande diversité des CHC chez les insectes sociaux donne de nombreuses informations comme la reconnaissance des apparentés, la reconnaissance de la tâche accomplie par l'individu, la caste (Le Conte, Hefetz, 2008). Après des travaux controversés, il a été montré que les abeilles domestiques distinguent les différents CHC (Chaline *et al.*, 2005) et ces CHC servent notamment à la reconnaissance des apparentés (Dani *et al.*, 2005). Par exemple, ils indiquent aux gardiennes si la butineuse qui revient à la ruche appartient ou non à la colonie (Dani *et al.*, 2005).

La glande de Dufour de la reine et des ouvrières produit également des sécrétions d'esters et d'hydrocarbures spécifiques en fonction de la caste de l'individu et apparaît comme un signal de fertilité (Katzav-Gozansky *et al.*, 2002b; Katzav-Gozansky *et al.*, 2001; Katzav-Gozansky *et al.*, 1997). Les ouvrières produisent des longues chaînes d'hydrocarbures alors que les reines produisent ces hydrocarbures mais aussi une série unique d'esters. Cette production d'esters est corrélée avec le développement ovarien et apparaît aussi chez les ouvrières reproductrices mais leur quantité reste plus faible que chez la reine (Katzav-Gozansky *et al.*, 2004).

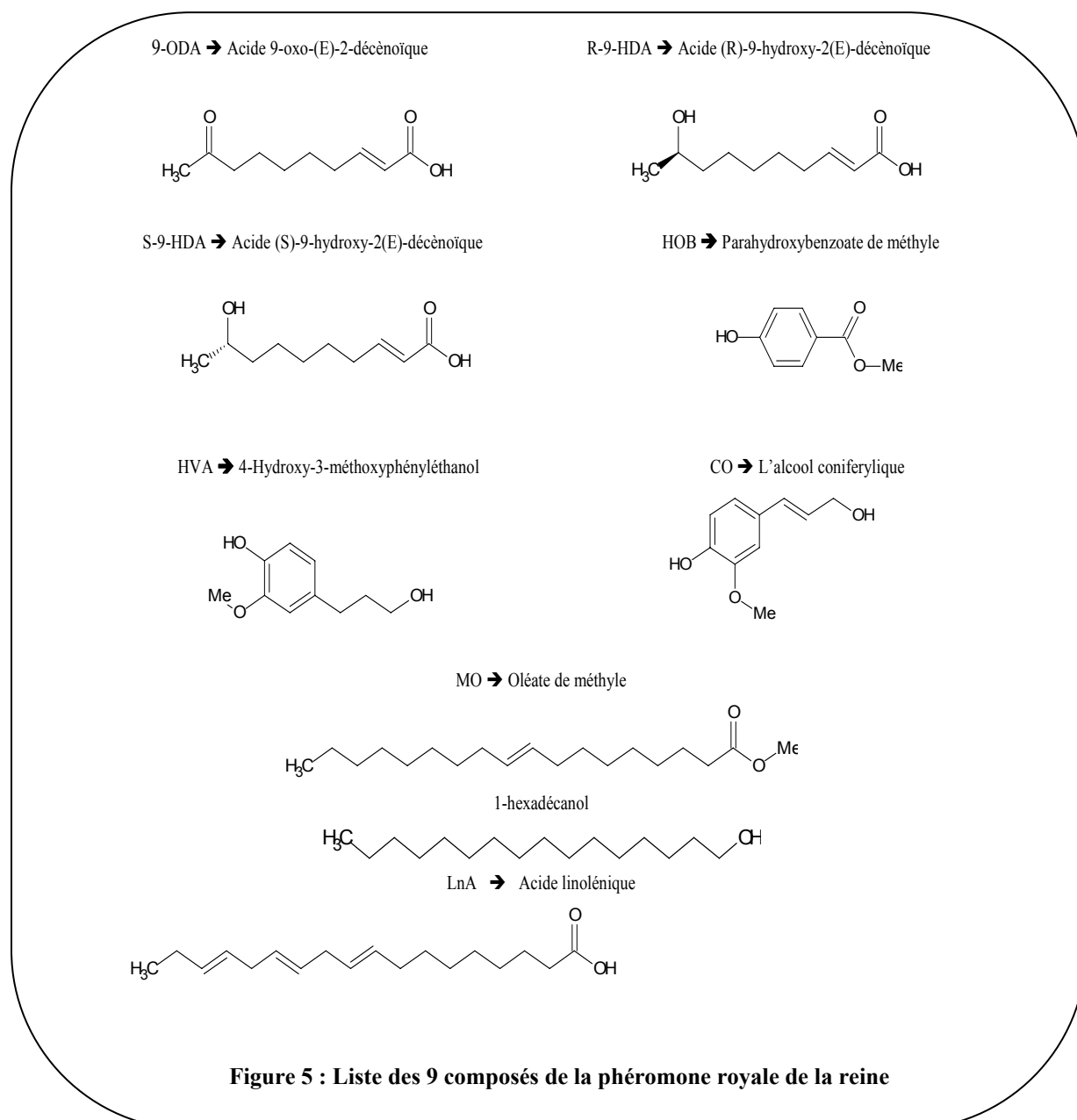
D- Cohésion du nid par la reine

La reine diffuse une information centrale pour réguler l'homéostasie et le développement de la colonie notamment par l'utilisation de phéromones royales. La première phéromone identifiée chez l'abeille domestique, et notamment chez la reine, est un acide : le 9-ODA ((E)-9-oxodec-2-enoic acid) (Barbier, Lederer, 1960; Butler *et al.*, 1962; Pain, 1961). Cette phéromone, identifiée il y a tout juste 50 ans, possède des rôles fonctionnels dans la colonie comme l'attraction des mâles (Gary, 1961b; Gary, 1962), l'attraction des ouvrières dans le comportement de cour à la reine (Slessor *et al.*, 1988), et la castration chimique des ouvrières (Butler *et al.*, 1962). Plus tard, Slessor et al (1988) découvrirent une action synergique de 4 composés au 9-ODA pour le phénomène de cour. Cette phéromone produite par les glandes mandibulaires (QMP = Queen Mandibular Pheromone) est composée de 5 molécules (les deux énantiomères (R+S) du 9-hydroxydec-2-enoic acid (9-HDA), le methyl p-hydroxybenzoate (HOB), 4-hydroxy-3-methoxyphenylethanol (HVA), et le 9-ODA) (Fig. 5).

La QMP attire fortement les jeunes ouvrières et stimule le soin à la reine de la part des ouvrières qui la nourrissent, la nettoient et l'antennent. Ces jeunes ouvrières interagissent avec les autres abeilles du nid et dispersent la QMP dans toute la colonie (Naumann, 1991; Naumann *et al.*, 1993) indiquant la présence et l'influence de la reine. Additionnellement, quatre composés (l'alcool coniféryle, l'oléate de méthyle, l'hexadecan-1-ol et l'acide linolénique) (Fig. 8) agissent synergiquement avec la QMP pour former la QRP (QRP = Queen Retinue Pheromone) dans le phénomène de cour induisant une attraction plus forte des ouvrières vers la reine (Keeling *et al.*, 2003), notamment chez les abeilles qui ne répondent que peu à la QMP (Pankiw *et al.*, 1994; Pankiw *et al.*, 1995).

La QMP a un rôle dans l'architecture du nid : elle favorise la construction de cellules au format ouvrier (en opposition aux cellules de mâles qui sont de diamètre supérieur) (Ledoux *et al.*, 2001), la QMP inhibe la construction de cellules de mâles et de reines jusqu'à un certain stade de développement de la colonie, entraînant une moins bonne circulation de la QMP dans la colonie (Winston *et al.*, 1991; Winston *et al.*, 1990). La QMP engendre la cohésion de l'essaim lors de l'essaimage (Winston *et al.*, 1989).

La QMP est l'une des phéromones les plus étudiées. Récemment, il a été mis en évidence que des traitements à la QMP engendrent une résistance accrue à la privation de nourriture chez les jeunes ouvrières (Fischer, Grozinger, 2008). La QMP affecte l'apprentissage olfactif et la mémoire (Vergoz *et al.*, 2007), modifie l'expression des gènes (Grozinger *et al.*, 2003) et les taux hormonaux (Pankiw *et al.*, 1998a) des abeilles.



E- Entretien du couvain

Dans la colonie d'abeilles, les ouvrières s'occupent des immatures pour assurer le renouvellement de la colonie. Les immatures sont complètement dépendants de l'apport en soins des nourrices, sans nourrice le couvain dépérit. Les larves indiquent donc leurs besoins aux ouvrières pour optimiser leur développement.

Les larves produisent un système phéromonal complexe pour ajuster le comportement et la physiologie des ouvrières à leurs besoins (Free, Winder, 1983; Huang, Otis, 1991; Koeniger, Abelsfelder, 1985; Slessor *et al.*, 2005a). Différentes phéromones du couvain ont été identifiées avec des actions modificatrices et incitatrices sur les ouvrières.

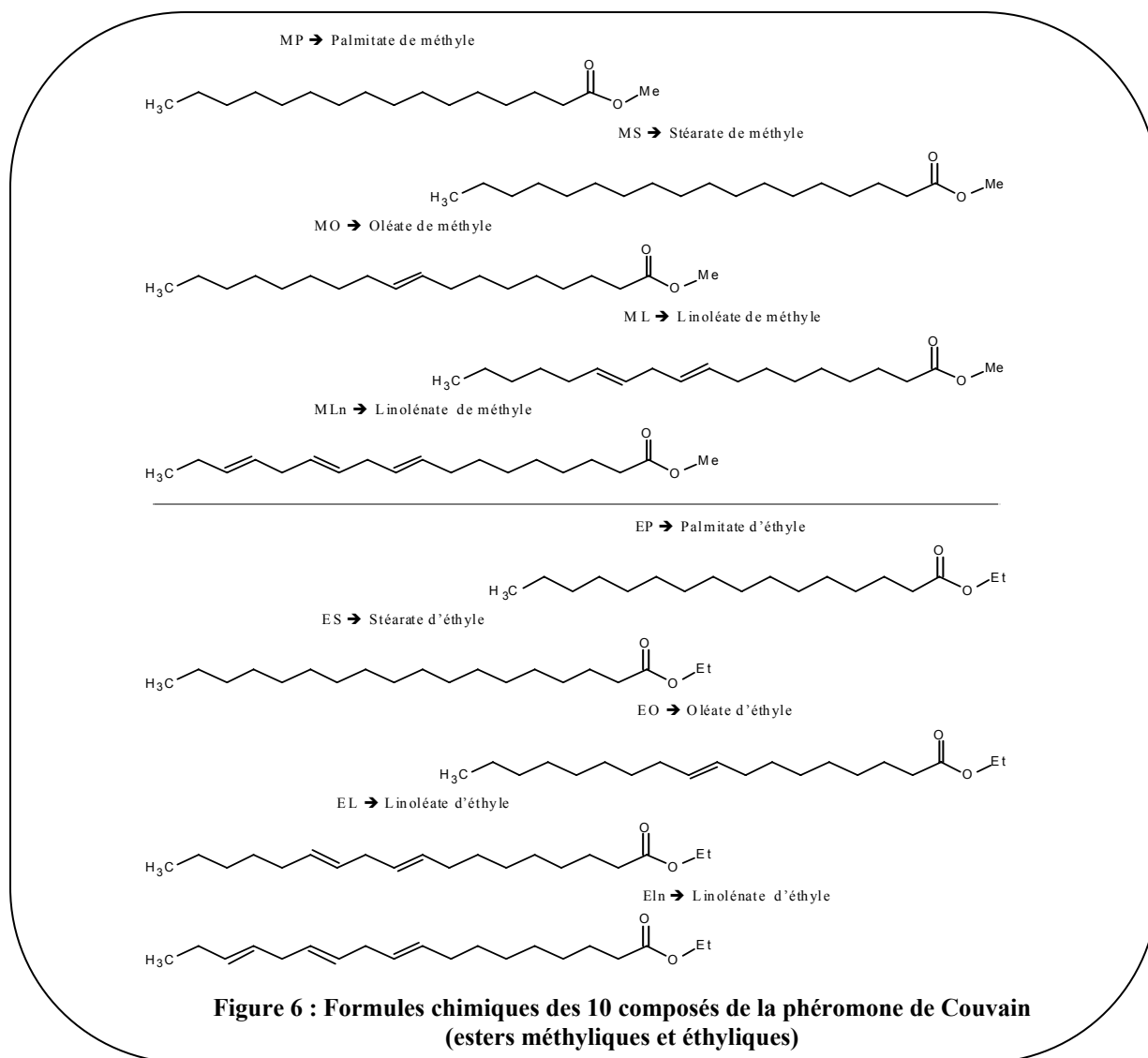
La première phéromone de couvain identifiée est le Glyceryl-1,2-dioleate-3-palmitate (Koeniger, Veith, 1983a; Koeniger, Veith, 1983b). Cette phéromone permet de regrouper une grappe d'ouvrières autour d'une cellule royale. Cette phéromone est retrouvée chez les larves d'ouvrières (2.5µg), de mâles (10µg), et de reines (30µg). Il est possible qu'elle agisse sur la reconnaissance du type de larve par les ouvrières.

Le couvain produit également une autre phéromone composée d'un mélange de 10 esters éthyliques et méthyliques agissant sur la physiologie et le comportement des ouvrières : la BEP (BEP = Brood Ester Pheromone, Pheromone du couvain composée d'ester) (Le Conte *et al.*, 1990) (Fig. 6).

Par l'émission de la BEP, le couvain module le comportement des ouvrières pour améliorer sa nutrition. La BEP induit une augmentation de quantité de gelée royale déposée dans les cellules par les ouvrières (Le Conte *et al.*, 1995a) et modifie la physiologie des ouvrières en augmentant le taux des protéines des glandes hypopharyngiennes des ouvrières (lieu de production d'une partie de la nourriture larvaire) (Mohammedi *et al.*, 1996; Peters *et al.*, 2010). De plus, par l'émission de cette phéromone les larves modulent le butinage du pollen de la colonie (Pankiw, 2007; Pankiw *et al.*, 1998b).

Cette phéromone induit la reconnaissance de l'âge des larves par les abeilles nourrices (Le Conte *et al.*, 1994) et, à la fin du cinquième stade larvaire, une certaine proportion des composés de la BEP induit l'operculation des cellules par les ouvrières (Le Conte *et al.*, 1990).

La BEP, par ces actions, engage les ouvrières vers un soin actif du couvain et à allouer de l'énergie vers le couvain plutôt que dans d'autres tâches.



F- Division du travail

Il existe au moins deux types de divisions du travail dans la société d'abeilles *Apis mellifera* qui sont centrales pour l'organisation de la colonie.

La première division du travail se situe au niveau de la reproduction (Wilson, 1971). Elle est caractérisée par des individus reproducteurs (la reine et les mâles) pour la pérennisation de la colonie et des ouvrières stériles qui s'occupent de toutes les autres tâches de la colonie. Chez les abeilles domestiques, même si certaines ouvrières peuvent pondre des œufs haploïdes non fécondés qui donneront des mâles, la reine produit la quasi-totalité des œufs mâles (œufs non fécondés) et femelles (œufs fécondés).

Chez les espèces hautement eusociales, un deuxième type de répartition des tâches existe entre les ouvrières, qui sont organisées autour d'une division de l'ensemble des travaux nécessaires

au développement de la colonie (Rosch, 1925; Seeley, 1982; Wilson, 1971). Cette division des tâches entre les ouvrières est liée à l'âge. Les ouvrières participent aux tâches à l'intérieur du nid quand elles sont jeunes puis s'engagent dans les activités extérieures quand elles vieillissent. Cette maturation du comportement ou développement comportemental des ouvrières est plus connu sous le nom «polyéthisme d'âge».

a- Division du travail au niveau de la reproduction

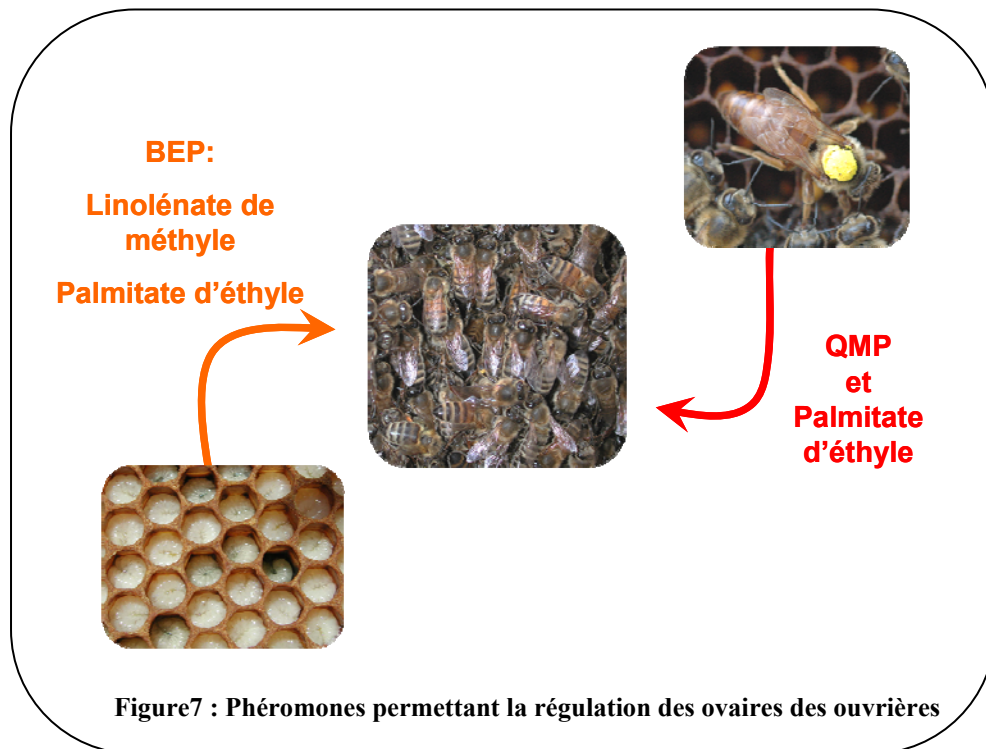
Chez les abeilles, la reine monopolise la reproduction et les ouvrières semi-stériles contribuent à la force de travail de la colonie. Bien que les ouvrières ne soient pas capables de se faire féconder, elles ont la capacité d'activer et de développer leurs ovaires pour pondre des œufs mâles haploïdes (les femelles proviennent d'œufs fécondés et sont diploïdes) (Winston, 1987). Cependant, seulement 7% des mâles élevés dans la colonie proviennent de 0.01% d'ouvrières qui ont leurs ovaires complètement développés (Visscher, 1996).

De nombreuses études montrent que les phéromones modificatrices sont utilisées dans la régulation de la reproduction (Le Conte, Hefetz, 2008). Elles sont utilisées dans des colonies populeuses où la reine est incapable physiquement d'être en contact avec toutes les ouvrières pour réguler leur reproduction. La reproduction des ouvrières est inhibée par la présence de la reine mais également par le couvain (Jay, 1968; Kropacova, Haslbachova, 1969; Kropacova, Haslbachova, 1971). Par exemple, la perte de la reine ou du couvain dans la colonie entraîne l'activation des ovaires de nombreuses ouvrières (environ 10%) (Winston, 1987).

Après des travaux controversés sur la QMP (Willis *et al.*, 1990), il a été établi qu'elle inhibe partiellement les ovaires des ouvrières (Hoover *et al.*, 2003), ce qui permet à la reine de maintenir son statut de reproductrice unique (Fig. 7). Cette phéromone, qui est rapidement dispersée par les ouvrières à travers toute la colonie par le phénomène de cour (Naumann *et al.*, 1991; Winston *et al.*, 1990), oriente également la construction de cire au format des cellules ouvrières (Ledoux *et al.*, 2001). La construction au format ouvrière favorise la ponte d'œufs d'ouvrières par la reine, les mâles étant pondus dans des cellules plus larges.

Le couvain émet la BEP, et plus particulièrement deux esters qui la composent l'éthyle palmitate et le méthyle linolenate (Arnold *et al.*, 1994; Mohammadi *et al.*, 1998; Pankiw, Garza, 2007), qui inhibent l'activation des ovaires des ouvrières (Fig. 7). De plus, l'éthyl

palmitate n'est pas un composé spécifique du couvain puisqu'il est aussi produit par la reine (Keeling, Slessor, 2005). Ces différents composés n'inhibent que partiellement le développement ovarien des ouvrières, et pour l'instant, les effets synergiques et additifs de ces composés ne sont pas démontrés (Hoover *et al.*, 2005b).



Au niveau social

L'inhibition du développement ovarien des ouvrières par les phéromones modificatrices est essentielle pour la stabilité du nid. Une reproduction excessive des ouvrières est défavorable pour la colonie, car elle diminue l'énergie allouée par les ouvrières au couvain et induit donc une baisse des soins au couvain de la colonie (Le Conte, Hefetz, 2008). Un taux excessif d'ouvrières reproductrices réduit également la force de travail de la colonie, car les ouvrières reproductrices travaillent moins, ou pas, en comparaison à des ouvrières stériles (Butler, Fairey, 1963; Dampney *et al.*, 2004).

Le contrôle de la reproduction par les phéromones permet à la société d'abeilles d'avoir des conditions optimales à son développement, tous les individus dirigent leurs efforts à la croissance de la colonie.

La nécessité du contrôle de la reproduction peut être mieux compris quand le système s'effondre ou se déstabilise (reproduction excessive) (Alaux *et al.*, 2010b). C'est le cas des colonies appelées « colonies anarchiques », ces colonies ont été identifiées en Australie (Oldroyd *et al.*, 1994). Elles comportent une grande part d'ouvrières qui activent leurs ovaires et pondent des œufs de mâles malgré la présence de la reine et du couvain (Oldroyd *et al.*, 1999). Le contrôle phéromonal est peut être inefficace ou moins puissant, car ces colonies ont des reines qui produisent des taux normaux de QMP (Hoover *et al.*, 2005a). Les ouvrières seraient donc moins sensibles aux QMP, ou la transmission et la réception de la QMP pourraient être moins efficaces dans la colonie (Hoover *et al.*, 2005b). Ces colonies semblent également avoir une sensibilité moindre à la BEP en comparaison à des colonies « normales » (Oldroyd *et al.*, 2001).

Autre exemple, il existe une race invasive, parasite d'abeilles : les abeilles *Apis mellifera capensis* (l'abeille du cap), qui se reproduisent de manière incontrôlée dans des ruches d'*Apis mellifera scutellata* (Martin *et al.*, 2002). Dans les ruches hôtes, les ouvrières pondent des œufs viables qui donnent des clones d'elles-mêmes (reproduction par parthénogenèse thelytoque). En quelques semaines, les ruches scutellata infectées par les ouvrières du cap dépérissent, le nombre d'ouvrières parasites augmente, ce qui entraîne une diminution du butinage et de la quantité de nourriture disponible dans la colonie, les abeilles parasites travaillant moins (Martin *et al.*, 2002). La capacité des abeilles du cap à développer leurs ovaires dans les colonies hôtes suggère que ces abeilles arrivent à dépasser les barrières mises en place par la ruche pour inhiber la reproduction, notamment les barrières chimiques. Les abeilles parasites sont capables de produire certains composés de la QMP (Simon *et al.*, 2001). En regardant le profil chimique de ces abeilles parasites, elles apparaissent comme des pseudo reines et ne sont pas chimiquement castrées par les composés qu'elles produisent (Dietemann *et al.*, 2007; Dietemann *et al.*, 2006).

Ces exemples montrent que la sélection au niveau de la colonie peut dépasser la sélection individuelle. L'augmentation du nombre d'individus reproducteurs engendre une déstabilisation de la cohésion du nid. La reproduction des ouvrières peut être vue comme un cancer de la colonie, assimilé à un cancer social où les individus reproducteurs « parasites » sont des cellules cancéreuses qui se propagent dans la colonie et la fragilisent (Alaux *et al.*, 2010b; Amdam, Seehuus, 2006).

b- Division du travail entre les ouvrières

Le polyéthisme lié à l'âge

Les ouvrières peuvent effectuer virtuellement toutes les tâches de la colonie entre l'émergence et leur mort. Mais paradoxalement elles passent une majorité de leur temps immobiles où à marcher dans le nid sans tâche apparente. Ces périodes d'inactivité sont entrecoupées par des sessions d'activité pendant lesquelles les ouvrières travaillent à différentes tâches spécialisées (Winston, 1987). L'essentiel du polyéthisme d'âge d'une ouvrière est résumé dans la figure 8. Pour plus de lisibilité chez les abeilles où la division du travail est très présente, le mot caste permet de différencier les individus travaillant à la même tâche. Ce polyéthisme d'âge ou développement comportemental révèle 4 grandes classes distinctes qui se chevauchent.

Chronologiquement :

Les nettoyeuses de cellules

Ces abeilles émergentes (0-3 jours) ne peuvent pas voler ou piquer et sont considérées comme immatures (Calderone, 1998; Winston, 1987). Les premiers jours de leur vie, les abeilles finissent leur maturation. Ces jeunes abeilles travaillent au nettoyage des cellules, et le reste du temps sont inactives ou se toilettent (Seeley, 1982). Ce groupe n'est pas une composante essentielle au fonctionnement de la colonie, d'autres individus, d'autres castes nettoient les cellules.

Les nourrices

Les nourrices prennent soin du couvain en le nourrissant avec une sécrétion riche en protéines, produite par deux de leurs glandes (mandibulaire et hypopharyngienne), qui permet la croissance des larves, qui n'ont pas à digérer le pollen (la cuticule du pollen est indigeste). Le stade de nourrice dure environ de l'âge de 4 à 12 jours (Ribbands, 1953; Seeley, 1982). Cette caste nourrit également les abeilles émergentes et est, par conséquent, essentielle pour le développement et le passage de l'abeille du stade larvaire au stade adulte (Crailsheim *et al.*, 1992). Les nourrices prennent également soin de la reine en lui prodiguant les soins nécessaires à sa survie.

Les abeilles d'âge intermédiaire (MAB Middle-Aged Bees).

Les MAB s'occupent de tâches à l'intérieur du nid de l'âge de 12 à 21 jours en moyenne (Johnson, 2008b; Seeley, 1982). Bien que leur distribution chevauche celle des nourrices, leur comportement est tout à fait distinct, car elles ne montrent aucun intérêt à l'entretien du couvain (Johnson, 2008b). Les MAB participent à environ 15 tâches, allant de la construction du nid et son entretien, en passant par la réception du nectar et son traitement, à la défense du nid (Johnson, 2003; Johnson, 2008a; Johnson, 2008b; Seeley, 1982; Trumbo *et al.*, 1997). Les jeunes MAB semblent passer plus de temps à l'entretien de la colonie en général, tandis que les MAB plus âgées s'occupent de tâches plus près de l'entrée du nid (réception du nectar) (Seeley, 1995; Trumbo *et al.*, 1997).

Les butineuses.

Une fois la transition vers le butinage effectuée, les abeilles ne s'occupent plus des tâches d'intérieur (Seeley, 1995; Winston, 1987) mais de la recherche de ressources dont la colonie a besoin (propolis, eau, pollen et nectar). La majorité du butinage est orientée vers la récolte du pollen et du nectar, sauf dans les périodes de stress thermique pendant lesquelles la collecte d'eau peut être intensive (Seeley, 1995). Bien que des preuves d'abeilles spécialisées dans la récolte du pollen ou du nectar aient été établies (Ament *et al.*, 2010; Beshers, Fewell, 2001; Calderone, Page, 1992; Page, Robinson, 1991), la plupart des butineuses se spécialisent sur un vol de butinage (Seeley, 1985; Seeley, 1995). Au cours de leur vie de butineuse, la majorité des abeilles semble être généraliste pouvant récolter du nectar, du pollen ou les deux (Seeley, 1995).

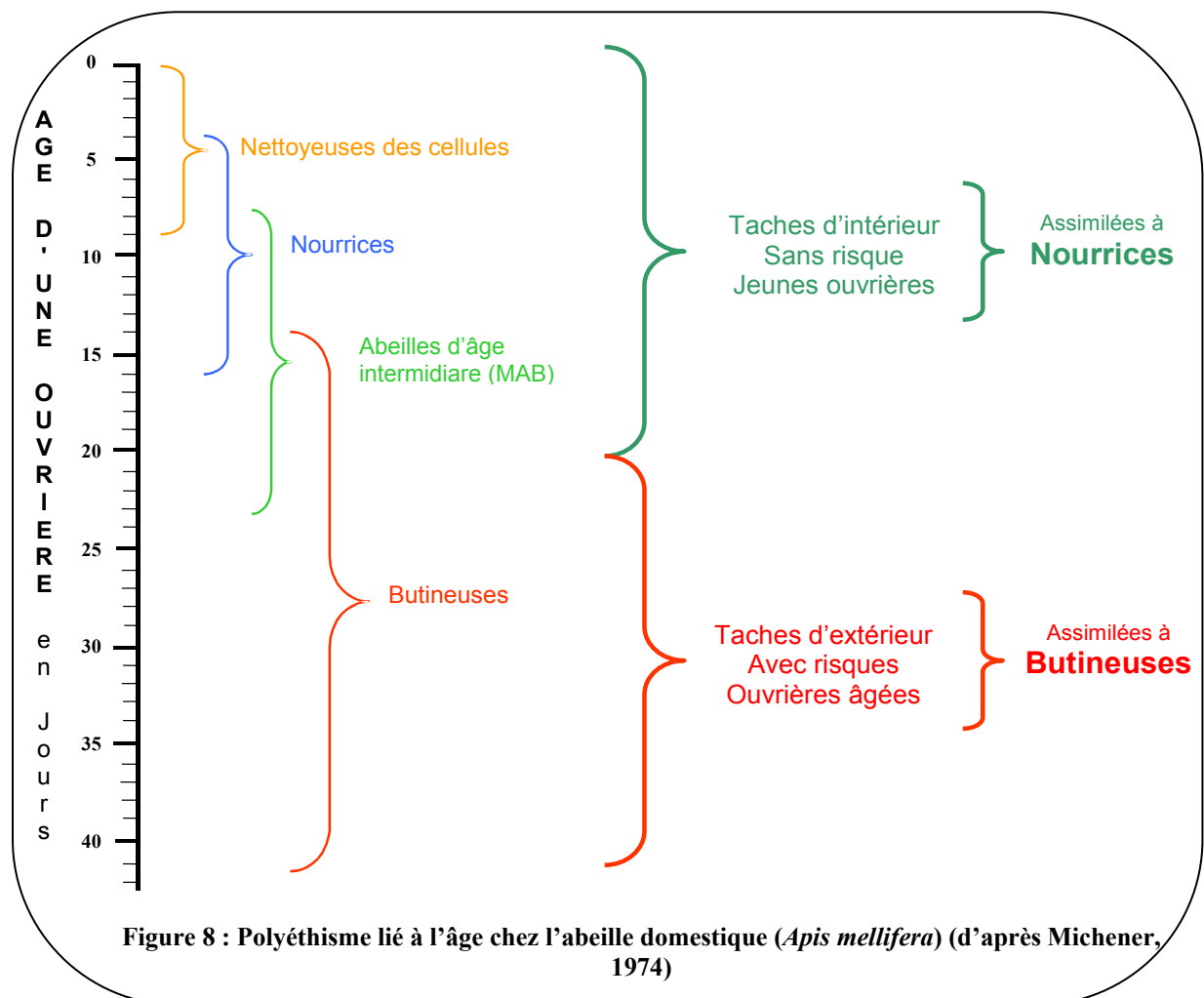
Flexibilité : une clé dans la réussite de ces sociétés

Les étapes de la maturation comportementale d'une ouvrière sont similaires pour chaque abeille, par contre le temps qu'elles consacrent à chaque tâche est plastique (Winston, 1987). Dans la colonie, les individus présentent une variabilité de développement comportemental très important, les ouvrières passent d'une caste à l'autre à des âges différents. Certaines ouvrières ont une maturation comportementale très rapide et d'autres, au contraire, plutôt lente (Nowogrodzki, 1984). Les ouvrières ajustent leur développement comportemental en réponse aux conditions internes au nid et aux conditions environnementales. Par exemple, lors d'un manque de butineuse dans la ruche, les jeunes abeilles ajustent rapidement leur

maturation comportementale; certains individus commenceront alors à butiner à l'âge de 5 jours, soit 2 semaines plus tôt que la normale et inversement, lors d'une abondance de butineuses dans la colonie, les nourrices ralentissent leur développement comportemental (Huang, Robinson, 1996). Cette flexibilité assure à la colonie un équilibre dans son développement et ses besoins.

Importance du ratio nourrices / butineuses

Le stade nourrice et le stade butineuse sont les deux stades les plus stables et distincts dans la vie d'une abeille (Ament *et al.*, 2010; Robinson, 1992). Dans les conditions normales, une fois la transition de nourrice à butineuse effectuée, l'abeille ne remplit plus que la tâche de butineuse et cesse toute autre activité. Cependant certaines butineuses puissent être contraintes de s'occuper à nouveau du couvain. Ces anciennes butineuses redevenues nourrices, sont moins efficaces dans l'élevage du couvain, certains aspects de la transition seraient irréversibles (Robinson, 1992).



La transition de nourrice à butineuse suggère que les MAB et les nourrices soient incluses dans la même caste. Le terme « nourrice » est alors égal à « abeille s'occupant des tâches d'intérieur du nid dites sans risque » à l'inverse de « butineuse » qui indique « abeille effectuant des tâches d'extérieur à risques » (Fig. 8).

Le rapport nourrices / butineuses est très étudié (Robinson, 1992), car il est très important pour la colonie. Un manque de butineuses engendrera une baisse de nourriture pour la colonie et à l'inverse, un nombre insuffisant de nourrices produira une baisse des soins apportés au couvain. Ce ratio doit donc être optimum pour le développement de la colonie.

Cette transition du stade nourrice vers le stade butineuse engendre des changements hormonaux associés à des changements nutritionnels, génétiques et physiologiques chez l'abeille.

Mécanismes associés à la maturation comportementale

La physiologie

Chez les ouvrières, le développement et la résorption de plusieurs glandes sont en lien direct avec le travail effectué par une abeille et par la transition nourrice / butineuse. Les glandes mandibulaires, hypopharyngiennes et cirières sont très développées chez les nourrices puis leur taille diminue et elles se résorbent au moment du passage au stade butineuse (Winston, 1987). Ces glandes produisent les éléments nécessaires à la nutrition du couvain (bouillie larvaire, gelée royale) et à l'entretien et la construction du nid (cire). Paradoxalement, certaines de ces glandes ne sont pas inactives lorsqu'elles sont réduites, chez les butineuses, les HPG produisent de l'invertase pour le butinage du nectar (Simpson *et al.*, 1968).

D'autres changements accompagnent le développement comportemental des abeilles, comme la perte de 40% du poids des abeilles lors de leur transition vers le butinage. Au stade butineuse, les abeilles augmentent leurs taux de consommation d'oxygène dans le thorax et de glycogène dans les tissus associés. Ces changements physiologiques permettent d'optimiser le butinage en diminuant les coûts associés (Winston, 1987).

De plus, une abeille perd la moitié de ses réserves lipidiques abdominales lors du passage de nourrice à butineuse. La perte des lipides est stable, la quantité des lipides des butineuses reste basse, même lorsque la nourriture est abondante (Toth *et al.*, 2005; Toth, Robinson, 2005).

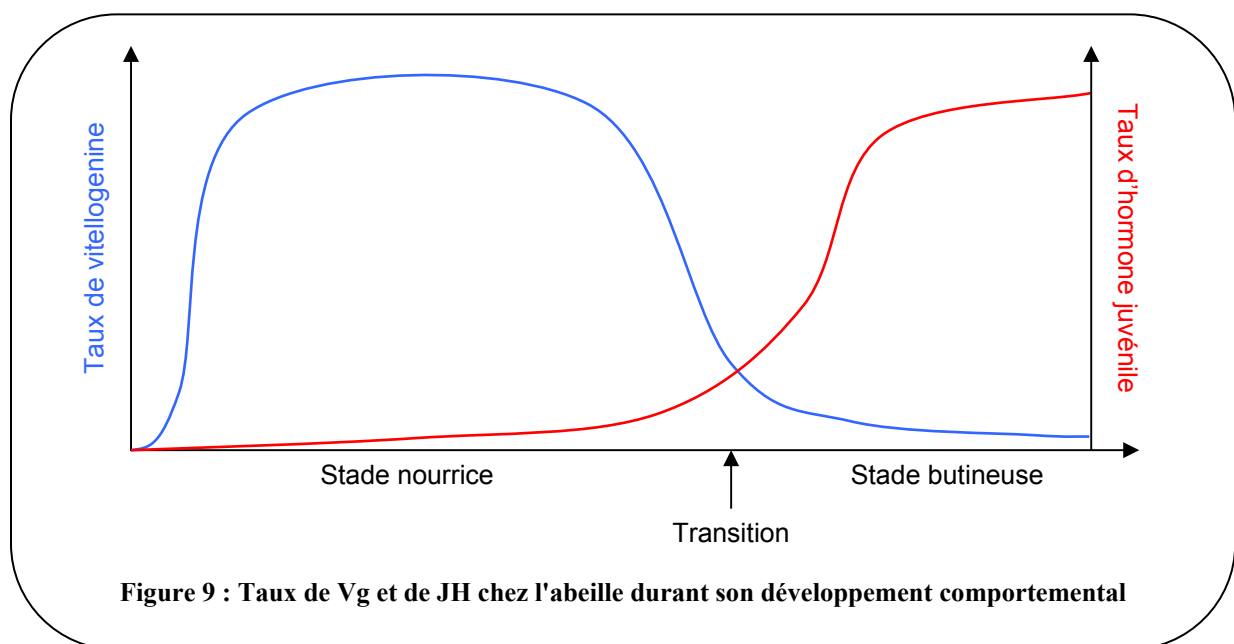
Egalement, des abeilles se trouvant dans des colonies affamées commencent à butiner plus tôt que des abeilles dans des colonies avec de la nourriture en quantité suffisante. La disponibilité

de la nourriture à l'intérieur de la ruche est donc un facteur jouant sur le développement comportemental des abeilles. La nutrition de la colonie engendre un changement comportemental des individus, la part de la nourriture ingérée par l'individu influence sa maturation comportementale plutôt que la présence de nourriture dans la ruche (Schulz *et al.*, 1998; Schulz *et al.*, 2002).

La disponibilité en nourriture pour chaque individu dans la colonie conduit à des changements dans leur capacité à stocker des éléments nutritifs à l'intérieur de leur corps, et engendre des changements dans leur physiologie et leur développement comportemental (Ament *et al.*, 2010).

Les hormones

La maturation comportementale des abeilles est liée à plusieurs hormones. De nombreuses études ont montré une corrélation entre l'augmentation du taux de l'hormone juvénile (JH = Juvenile Hormone) et l'âge au premier butinage des abeilles (Huang, Robinson, 1992; Rachinsky, Hartfelder, 1990; Robinson, 1987). Le taux d'hormone juvénile augmente avec l'âge des abeilles, mais également avec le développement comportemental des abeilles, les butineuses ont des taux plus élevés de JH dans leur hémolymphe que les nourrices. Un traitement des abeilles avec du methoprène (un analogue de la JH) engendre un butinage précoce des abeilles (Robinson, 1987). La JH est produite dans les *corpora allata*, une paire de glandes sécrétrices localisées à proximité du cerveau, une ablation de ces glandes engendre un retard de la maturation des abeilles (Sullivan *et al.*, 2000).



Plus récemment, la vitellogenine (Vg), une hormone produite dans les corps gras des abeilles, a été identifiée comme inhibant la maturation des abeilles (Amdam *et al.*, 2003). Cette hormone sécrétée dans l'hémolymphe comme un précurseur de la vitelline est aussi une protéine de stockage (Fluri *et al.*, 1982). Quand la production de Vg est stoppée par du RNA interférence (RNAi), les abeilles ont une maturation comportementale accélérée (Nelson *et al.*, 2007). Des applications topiques de metoprine et l'arrêt de l'expression de la Vg par RNAi diminuent le taux de Vg et augmentent celui de la JH. Donc la JH et la Vg semblent interagir chez les abeilles en s'inhibant réciproquement (Page, Amdam, 2007) (Fig. 9).

Une neuro-hormone, l'octopamine, a aussi un rôle dans les mécanismes de transition entre nourrices et butineuses. Cette neuro-hormone se retrouve en plus forte quantité dans le cerveau (Wagener-Hulme *et al.*, 1999), et plus particulièrement dans les lobes antennaires (Schulz, Robinson, 1999) des butineuses, que dans ceux des nourrices. Des traitements à l'octopamine engendrent un butinage précoce des nourrices (Schulz, Robinson, 2001).

La génétique

Dans une colonie, les ouvrières ont une transition de nourrice à butineuse à des âges différents en fonction de leur génotype (Calderone, 1998; Calderone, Page, 1992; Giray, Robinson, 1994; Giray, Robinson, 1996; Kolmes *et al.*, 1989; Page *et al.*, 1995; Robinson, Page, 1989; Winston, Punnett, 1982). Certains génotypes ont un développement comportemental plus rapide que d'autres dans une même colonie.

En outre, les différences raciales interviennent aussi dans la maturation des abeilles. Les deux races *A. m. ligustica* et *A. m. mellifera*, qui sont les plus éloignées génétiquement (Whitfield *et al.*, 2006a), ont des maturations comportementales très différentes. Les ouvrières des colonies d'*A. m. ligustica* ont un développement comportemental rapide alors que les abeilles des colonies d'*A. m. mellifera* ont une maturation plus longue (Brillet *et al.*, 2002).

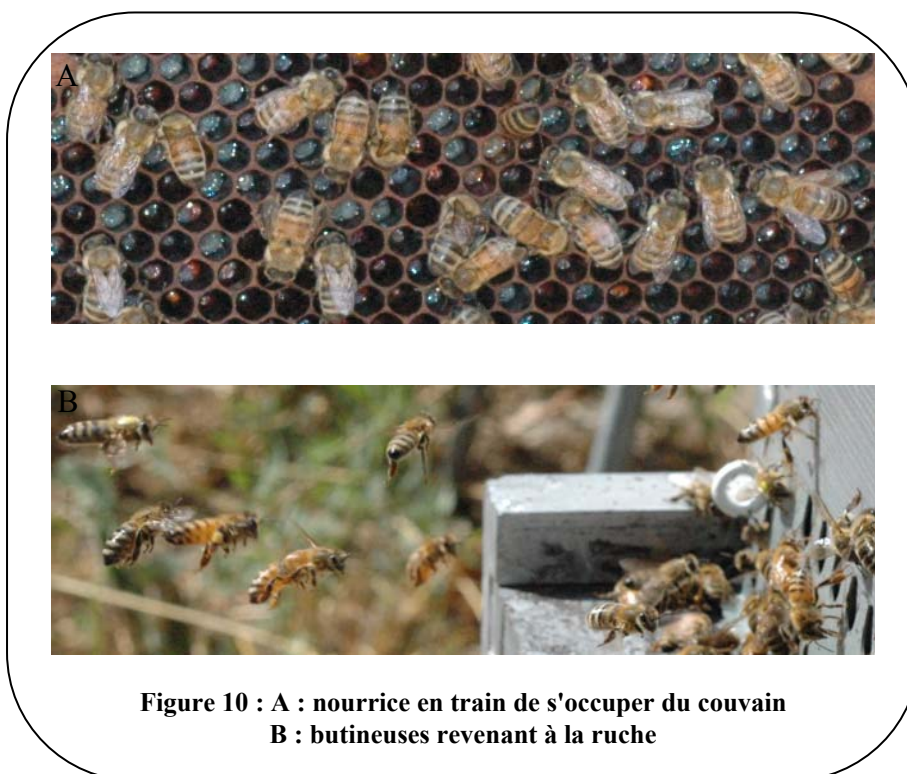
Le polyéthisme d'âge est également associé à des différences dans l'expression de gènes dans le cerveau (Whitfield *et al.*, 2003), dont certaines sont associées à des changements neuronaux, physiologiques ou métaboliques (Whitfield *et al.*, 2006b). Les études génétiques de la transition des nourrices à butineuses commencent à montrer les actions des gènes qui régulent la division du travail (Denison, Raymond-Delpech, 2008). Par exemple les facteurs de transcription, comme ceux identifiés par (Sinha *et al.*, 2006), peuvent sur ou sous réguler de nombreux gènes impliqués dans la maturation des abeilles. Les études de gènes individuels

comme *foraging* (Ben-Shahar *et al.*, 2002), *malvolio* (Ben-Shahar *et al.*, 2004) et *vitellogenin* (Nelson *et al.*, 2007) sont tous impliqués dans la maturation comportementale et peuvent être au centre de la transition de nourrice à butineuse.

La transition du stade nourrice à butineuse s'accompagne donc de ces différents changements. Des stimuli perçus par l'abeille engendreront des modifications comportementales ou physiologiques pour que la colonie ajuste son équilibre butineuses / nourrices. Une part importante de ces signaux est formée par des phéromones émises par les différents individus de la colonie.

Phéromones et division du travail des ouvrières

La transition de nourrice à butineuse (Fig. 10) est contrôlée par différents acteurs de la colonie : la reine, le couvain et les butineuses qui régulent la progression des jeunes abeilles vers des tâches spécifiques aux abeilles âgées.



La reine.

Elle intervient dans ce mécanisme de régulation en émettant la QMP. Cette phéromone modère la vitesse de progression des ouvrières des tâches d'intérieur vers les tâches d'extérieur. La QMP retarde l'âge des abeilles au butinage (Pankiw *et al.*, 1998a), les abeilles

restent donc plus longtemps auprès de la reine, à lui prodiguer des soins. La QMP régule les mécanismes associés à la maturation des ouvrières notamment les hormones et les gènes. La QMP inhibe la production de JH (Kaatz *et al.*, 1992; Pankiw *et al.*, 1998a) et à l'inverse augmente les taux de Vg des ouvrières (Fischer, Grozinger, 2008). La QMP active les gènes corrélés avec le comportement de nourrices et désactive les gènes associés avec le comportement de butinage (Grozinger *et al.*, 2003).

Le couvain.

L'équilibre optimal entre le nombre de nourrices et de butineuses dépend également de l'abondance des aliments et de la quantité de couvain à nourrir. Le couvain régule la répartition des tâches des ouvrières en produisant des phéromones modificatrices. Le couvain émet la BEP qui régule l'âge au butinage des ouvrières. La réponse des ouvrières à la BEP est dose dépendante : à faible dose, la phéromone stimule la maturation comportementale des abeilles et à forte dose retarde l'âge au butinage (Le Conte *et al.*, 2001). Le couvain manipule les ouvrières pour optimiser les soins qu'elles lui procurent. Comme la QMP, la BEP agit sur les mécanismes hormonaux et génétiques impliqués dans cette régulation. La BEP à forte dose inhibe la production de JH des ouvrières (Le Conte *et al.*, 2001) et de faibles doses de BEP diminuent le taux de Vg des ouvrières (Smedal *et al.*, 2009). Au niveau génétique, la BEP administrée en forte dose aux abeilles induit une sur-expression des gènes associés au stade nourrice et désactive les gènes associés au comportement de butinage chez les jeunes abeilles (Alaux *et al.*, 2009).

Les butineuses.

La colonie d'abeilles a un mécanisme d'autorégulation entre les nourrices et les butineuses particulièrement adapté pour réguler la taille de la colonie (Huang, Robinson, 1992; Huang, Robinson, 1996; Leoncini *et al.*, 2004a). Un manque de butineuses accélère le développement comportemental des abeilles et un manque de nourrices retarde le développement comportemental des ouvrières. Les abeilles âgées (butineuses) inhibent la maturation comportementale des jeunes abeilles par contact (Huang, Robinson, 1992; Leoncini *et al.*, 2004a). L'une des clés de cette autorégulation est une phéromone sociale: l'oléate d'éthyle (EO = Ethyl Oleate) produit par les butineuses (Leoncini *et al.*, 2004b). L'EO ralentit la progression naturelle des ouvrières vers le stade butineuse (Leoncini *et al.*, 2004b).

L'EO, est aussi produit par la reine (Keeling, Slessor, 2005) et le couvain (Le Conte *et al.*, 1989), ce qui en fait une phéromone coloniale (phéromone produite par différents acteurs de la colonie) (Slessor *et al.*, 2005a) inhibant la maturation comportementale des ouvrières.

Au niveau social

Un élément clé du développement des colonies d'insectes sociaux est la sensibilité et la capacité de la société de réaffecter des ouvrières à certaines tâches, en réponse à l'évolution et aux changements des conditions internes et externes au nid (Robinson, 1992). Cette spécificité est remarquable chez les abeilles domestiques.

Dans la colonie, un contrôle du travail centralisé est opéré par une seule reine, qui produit une ligne de base phéromonale et plus précisément, un certain niveau de QMP qui retarde le développement comportemental des ouvrières et assure la cohésion du groupe (Winston, Slessor, 1992). Cette phéromone est produite en quantité stable, si cette quantité diminue ou devient mal perçue par les ouvrières, la colonie se reproduit par essaimage ou remplace la vieille reine (Winston *et al.*, 1991).

Cependant, la structure de la colonie, ses besoins et les conditions internes et externes au nid changent tout au long de l'année. Ainsi, la régulation de la division des tâches et l'allocation de certaines tâches aux différentes ouvrières sont dynamiques et sont gouvernées par des interactions entre les différents individus de la colonie (auto-organisation).

Le contrôle du ratio nourrices / butineuses s'effectue également par des interactions entre ouvrières. Les butineuses inhibent par contact les jeunes ouvrières dans leur maturation comportementale (Huang, Robinson, 1992; Huang, Robinson, 1996; Leoncini *et al.*, 2004a). Des extraits chimiques des molécules contenues sur les nourrices stimulent la maturation comportementale des jeunes abeilles (Pankiw, 2004b) ; à l'inverse des extraits chimiques de butineuses et la phéromone EO (produite en partie par les butineuses) inhibent le développement comportemental des jeunes abeilles (Leoncini *et al.*, 2004b; Pankiw, 2004b). Ces résultats suggèrent un mécanisme d'autorégulation des butineuses et des nourrices particulièrement adapté à la régulation des besoins de la colonie. Une perte de butineuses due à de la prédation ou à un pesticide pourrait être signalée par une baisse d'EO dans la colonie et donc engendrerait une accélération de la maturation des jeunes abeilles. A l'inverse, la fin d'une floraison engendre un taux de butineuses très important dans la colonie et de ce fait un

taux important d'EO dans la colonie, qui contraint les jeunes abeilles à rester dans le nid plus longtemps avant de devenir butineuses.

Une augmentation de la surface de couvain dans la colonie, donc une augmentation des soins à apporter au couvain, est perçue par les ouvrières par l'émission de la BEP par le couvain, de fortes doses de BEP induisant un allongement du stade nourrices chez les ouvrières (Le Conte *et al.*, 2001), avec un développement des HPG plus important (Mohammedi *et al.*, 1996; Peters *et al.*, 2010). A l'inverse, une baisse de la surface de couvain, induit une diminution des besoins en nourrices et suggère que la colonie a besoin de plus de nourriture pour augmenter la ponte de la reine et l'élevage du couvain ; ce besoin est aussi communiqué par la BEP qui, à faible dose, accélère le développement comportemental des abeilles et donc le butinage (Le Conte *et al.*, 2001). La BEP permet également une augmentation rapide du butinage de pollen chez des abeilles déjà butineuses (Pankiw, 2004a; Pankiw, 2007). Grâce à l'émission de la BEP par le couvain, la colonie ajuste sa force de travail en réponse aux besoins du couvain (rétrocontrôle).

Dans la colonie, les individus coordonnent leurs tâches et leurs actions à travers différentes phéromones : QMP, BEP et EO qui interviennent au travers de mécanismes de régulation, respectivement, un contrôle central, une autorégulation et un rétrocontrôle (Fig. 11)

