

Une immunité très sociale

Janine KIEVITS
Texte et photos

Comme tout être vivant, l'abeille est la proie de parasites et de germes pathogènes divers : toute colonie contient une gamme de microbes large et variée. Toute colonie n'en est pas malade pour autant ! C'est que, comme tout être vivant, l'abeille a mis au point, au fil de l'évolution, des moyens divers pour y résister : c'est ce qu'on appelle l'immunité.

Le prochain hiver nous trouvera-t-il le thermomètre à la bouche, ou nous en sortirons-nous indemnes ? Cela ne dépend pas que des microbes auxquels nous serons confrontés, mais aussi, et même surtout, de la résistance que notre corps pourra y opposer. Car toute agression microbienne déclenche la mise en route d'un système de défense, fondé principalement sur certains globules sanguins. Les uns sécrètent des anticorps, protéines capables de neutraliser les germes et les toxines par lesquelles ils nous agressent; d'autres capturent et digèrent les virus ou bactéries, ou encore les cellules que ceux-ci ont réussi à infecter.

Il en va de même pour l'abeille, chez qui une douzaine de protéines sanguines ont été identifiées, de même que des globules circulant dans l'hémolymphe et capables d'assurer les mêmes services que nos cellules sanguines immunitaires [2] [3]. L'abeille a donc, tout comme nous, un système de

défense immunitaire, mais avec quelques différences. A l'instar des autres insectes, elle ne peut acquérir définitivement les anticorps qui la protégeront de telle ou telle maladie : elle n'a pas d'immunité acquise. En clair, il est impossible de la vacciner, son corps ne pouvant garder trace des résistances qu'elle a pu bâtir pour s'opposer à l'intrusion d'agents pathogènes. En outre, sa capacité de réponse immunitaire individuelle évolue avec l'âge, chutant au début de l'âge adulte et surtout chez les butineuses [4]; une évolution réversible, de nouvelles cellules san-

guines immunitaires apparaissant chez les butineuses appelées à redevenir nourrices, par exemple [4]. Il pourrait s'agir là d'une forme d'épargne d'énergie pour la colonie : la vie d'une ouvrière est courte en saison, point n'est besoin de la protéger longtemps. En outre, les abeilles adultes bénéficient, nous allons le voir, de plusieurs moyens de protection sanitaire issus du fonctionnement social, ce qui diminue la nécessité d'une forte couverture individuelle [5].

Par ailleurs, nos abeilles une fois adultes ne sont pas totalement dépourvues de protection : l'une des principales protéines du système immunitaire des insectes, la phénoloxydase, reste bien présente tout au long de la vie [5]. Cette enzyme catalyse l'une des principales réactions immunitaires de l'insecte, la mélanisation. Il vaut la peine de s'arrêter un instant à cette réaction. La mélanine², naturellement présente dans la cuticule de l'abeille, a un effet protecteur : il est remarquable que certaines chenilles qui ont une forme solitaire et une forme collective sont blanches dans la première et noires dans la seconde, la mélanine protégeant de la contagion possible l'individu qui est en contact avec de nombreux congénères³. La mélanine est également sécrétée lorsque l'insecte est blessé ou infecté, une réaction qui peut être locale ou générale, et qui explique que certaines abeilles deviennent partiellement ou complètement noires en cas de maladie. Notamment le « mal de mai » ou maladie noire, lié au virus de la paralysie chronique (CBPV), a pour effet un noircissement marqué du thorax; conjuguée à la perte des poils, cette coloration détermine l'aspect très particulier des abeilles qui en sont atteintes. D'autres atteintes virales ont pour effet la mélanisation complète du corps de l'insecte.



La perte des poils et la mélanisation du thorax donnent leur aspect caractéristique aux abeilles atteintes du mal de mai.

1. L'état de maladie suppose la présence de signes cliniques, l'existence d'une unité entre ces signes, et l'évolution temporelle de l'état de l'organisme malade, soit vers la mort, soit vers la guérison.

2. La mélanine est le pigment qui colore la cuticule de l'abeille; c'est aussi le pigment de la peau et des cheveux humains, par exemple.

3. Voir les recherches du Dr Sheena Cotter sur le site de l'Université de Cambridge : <http://www.zoo.cam.ac.uk/zoostaff/bbe/Cotter/Sheena1.htm>



Il y a donc bien, chez l'abeille comme chez tout insecte d'ailleurs, des mécanismes de défense biologiques qui lui permettent de réagir contre les agressions. Toutefois, l'abeille semble moins bien équipée que d'autres insectes : c'est en tout cas ce qui ressort des travaux du consortium du génome, qui a comparé l'arsenal génétique de l'abeille à celui des deux autres insectes dont le génome a été décrypté, à savoir l'anophèle et la drosophile⁴. La conclusion est claire : l'abeille a moins de gènes de défense, situation probablement liée au fait qu'elle dispose d'autres moyens pour lutter contre les microbes et parasites [6]. Car l'abeille a d'autres armes : elle vit en colonies.



Ces abeilles atteintes de virus sont complètement noires; la mélanisation est une forme de réaction immunitaire chez l'insecte.

Une immunité sociale

Ce mode d'existence comporte pourtant bien des dangers sur le plan sanitaire. La promiscuité permet une transmission aisée des germes, d'importantes réserves alimentaires sont disponibles pour les parasites, bactéries et moisissures, la température et l'humidité du nid sont idéales pour le développement d'organismes pathogènes divers et variés. Si l'évolution a malgré tout favorisé les insectes sociaux, c'est que ces inconvénients potentiels sont compensés par des avantages issus du comportement social : parler d'immunité nous ramène donc à ce passionnant sujet d'intérêt qu'est la vie collective d'une ruche.

L'immunité sociale comporte bien des volets; elle commence par l'organisation du nid [2] [3]. Du point de vue de l'hygiène, ce n'est pas un hasard si les jeunes ouvrières occupent le centre des rayons, et donnent les soins au couvain et à la reine : elles n'ont jamais quitté la ruche, il est donc peu probable qu'elles aient été infectées par un agent extérieur. Ce sont les butineuses qui sont les plus exposées à ce risque; même quand elles sont à la ruche, notamment la nuit pour dormir, elles se tiennent de préférence en bordure des rayons. Ce passage entre le monde protégé de l'intérieur du nid et le monde extérieur, plus risqué sur le plan sanitaire, est progressif. Les ouvrières d'âge moyen sont chargées des tâches intérieures qui ont lieu en bordure des rayons; ce sont les magasinères, les bâtisseuses, mais aussi les gardiennes qui, dans certains cas, empêchent les abeilles contaminées d'ac-

céder à l'intérieur de la ruche. On y trouve encore les abeilles chargées de tirer à l'extérieur les mortes ou encore les débris divers, deux tâches qu'elles n'effectuent pas avec le même degré d'urgence : elles évacuent une consœur morte bien plus vite qu'un débris de même taille, adaptation nécessaire puisque le danger sanitaire d'un cadavre est bien plus grand que celui d'un éclat de bois [7].

Il vaut la peine de s'attarder un moment à cette classe d'insectes éboueurs, très développée chez les fourmis et les termites dont le nid est souterrain, de sorte qu'il est plus difficile d'en sortir les déchets que d'une ruche où il suffit de les jeter au-delà du trou de vol. Fourmis et termites aménagent donc dans leurs nids de véritables décharges et cimetières, gérés par des individus dont c'est la tâche exclusive et qui n'ont avec leurs congénères que des contacts limités [1].

Ce comportement n'est pas aussi développé chez les abeilles puisqu'il n'y a pas nécessité de gérer déchets et cadavres, qui sont tout simplement éjectés au sol. Les abeilles qui effectuent ces tâches ne sont donc pas de véritables spécialistes, mais il n'en reste pas moins qu'elles constituent un groupe minoritaire au sein des nettoyeuses (une vingtaine de pour cent, environ) et montrent des spécificités comportementales; notamment, elles se tiennent de préférence dans le bas de la ruche et interagissent moins avec les jeunes abeilles. Enfin, il semble que, tout comme les gardiennes, elles deviennent

butineuses plus tôt que les magasinères [7] : elles sont donc fréquemment remplacées par des abeilles « propres ».

Antiseptiques...

Dans la nature, les colonies d'abeilles, qu'elles soient sauvages ou férales⁵, occupent l'intérieur d'arbres creux. En effet, l'abeille est peu sensible au froid mais doit absolument se protéger du vent qui dérange toute la régulation thermique de la colonie et notamment celle de la grappe hivernale. L'abeille aménage donc son logis, en polit plus ou moins la paroi intérieure en grattant le bois pourri, et la tapisse ensuite généreusement de propolis, un mastic aux propriétés antibactériennes, antivirales et antifongiques qui lui sert au besoin à boucher les fissures et éviter les courants d'air [2]. Des chercheurs se sont interrogés sur l'effet de cette enveloppe de propolis sur le système immunitaire des abeilles. Pour ce faire, ils ont hébergé des colonies dans des ruches dont les parois ont été généreusement enduites de propolis (300 ml de solution à 13 % de propolis), et dans d'autres ruches sans propolis à titre de contrôle; puis ils ont injecté à toutes une substance connue pour déclencher la réaction immunitaire de l'abeille sans entraîner de maladie⁶. Ils ont ensuite mesuré trois paramètres génétiques témoignant de la mise en activité du système immunitaire de l'abeille. Clairement, la réponse immunitaire est moindre chez les abeilles hébergées dans les ruches propolisées [8].

4. L'anophèle est un moustique; la drosophile est la mouche du vinaigre, qui hante nos coupes à fruit dès la pleine saison

5. On appelle férales les colonies qui sont retournées à l'état sauvage (issues d'essaims échappés)



Voilà qui est plus qu'intéressant. En effet, cette réponse, vitale en cas d'agression par les pathogènes, ne se fait pas sans coûts : sécréter des protéines de défense, fabriquer des cellules sanguines... représente une dépense d'énergie qui ne pourra être utilisée à autre chose. La réponse immunitaire se paie donc comptant. Notamment, elle diminue les capacités d'apprentissage de l'abeille, qui « oublie » plus facilement l'odeur d'une fleur après quelques minutes lorsqu'elle doit lutter contre un agent pathogène [9], exactement comme nous avons plus de mal à mémoriser des informations lorsque nous luttons contre les microbes de l'hiver.

La propolis n'est pas la seule matière impliquée dans l'hygiène du nid. Les réserves ont leurs propres protections. Le miel lui-même a des propriétés bactériostatiques, à la fois parce qu'il est une solution super-saturée en sucres et parce qu'il est acide. Ce n'est pas tout : les abeilles sécrètent une enzyme, la glucose oxydase, qui décompose le glucose du miel en produisant du peroxyde d'hydrogène (c'est-à-dire de l'eau oxygénée), lequel est un puissant antiseptique [10].

Le pollen fait, lui, l'objet d'une fermentation lactique qui a pour effet de saturer le milieu en « bonnes bactéries », empêchant le développement de la flore pathogène; un moyen de conservation analogue à celui qui a donné naissance, dans l'alimentation humaine, aux produits fermentés tels la choucroute ou le yaourt. Des bactéries, lactiques notamment, sont également présentes dans l'intestin de l'abeille, où elles ont le pouvoir d'inhiber d'autres bactéries, pathogènes celles-ci, comme la loque ou le couvain plâtré [2], et ce sont vraisemblablement ces bactéries lactiques, régurgitées avec le nectar lors de la collecte du pollen, qui initient le processus de fermentation menant au pain d'abeilles [11].

Nettoyages...

Les abeilles se nettoient elles-mêmes, et rendent aussi fréquemment ce service à une congénère, un service que celle-ci sollicite au moyen d'une danse particulière. Ces comportements constituent un mécanisme de défense important, notamment contre

l'acariose et la varroase; les acariens sont non seulement délogés mais fréquemment mordus pour leur couper les pattes [2]. Dans le cas de la varroase, notre abeille est malheureusement bien moins performante à ce jeu que ses consœurs africanisées ou sa cousine *Apis cerana*.

Le nettoyage des unes par les autres est un comportement héréditaire que l'on cherche à développer par sélection génétique dans le cadre de la lutte contre la varroase. Il est toutefois à double tranchant : il multiplie aussi les occasions de transmission d'organismes pathogènes, notamment de virus, ce qui pose la question des limites d'une telle sélection : l'équilibre coûts-bénéfices de celle-ci reste encore à étudier [2].



Nymphe avec varroa

Le comportement dit « hygiénique » est lui aussi très important⁷ : il consiste en l'enlèvement du couvain mort ou infecté. Toutes les abeilles pratiquent cela, mais elles ne sont pas toutes également promptes à détecter les anomalies olfactives du couvain malade. Or, plus le couvain infecté est enlevé tôt, moins il a de chances d'arriver au stade où il est lui-même infectieux pour la colonie : stade de la sporulation pour le couvain plâtré (les larves apparaissent alors noires), stade des écailles pour la loque américaine, par exemple.

Le comportement hygiénique suppose deux actions, le percement et l'enlèvement des opercules d'une part, le retrait des nym-

phes d'autre part. Ces deux actions sont bien distinctes, elles ne sont pas pilotées par les mêmes gènes, et ce ne sont pas (en tout cas pas toujours) les mêmes abeilles qui l'exécutent, celles qui découvrent le couvain montrant un odorat plus fin que celles qui procèdent à l'enlèvement [12]. C'est en effet le seuil d'olfaction qui détermine le fait qu'une abeille est ou non hygiénique, aussi bien pour le varroa [12] que pour le couvain plâtré [2]; et pour qu'une colonie soit hygiénique, il suffit qu'une ou deux lignées comportent de telles abeilles, ce qui complique évidemment le travail de sélection [13]. Dans le cadre de la sélection toujours, il vaut la peine de noter que l'odeur du couvain mort

par congélation est plus faible que celle du couvain percé [12] et nécessite donc une plus grande sensibilité olfactive; il vaut donc mieux recourir à la congélation pour tester le comportement hygiénique d'une colonie.

Quand les abeilles ont la fièvre

La fièvre est l'une des réactions immunitaires bien connues chez l'homme. L'augmentation de la température du corps en réaction à l'agression de germes pathogènes a notamment pour effet d'accroître la mobilité de certains globules du sang,

6. Pour les chimistes, un lipopolysaccharide.6

7. A propos de la sélection de ce comportement, voir l'article « Tolérance au varroa, les critères » de Paul Jungels dans le précédent numéro d'Abeilles & Cie (n°136)

8. Voir notamment l'article « La découverte du frelon asiatique *Vespa velutina* en France », disponible sur le site de l'INRA : <http://www.inra.fr/opie-insectes/pdf/i143villemant-haxaire-streito.pdf>



actifs dans la lutte antimicrobienne, et de rendre le milieu que constitue notre corps moins favorable à la prolifération de certains pathogènes qui ne supportent pas les températures élevées. Les abeilles feraient de même. Les spores du microchampignon *Ascosphaera apis*, agent du couvain plâtré, ne germent qu'aux températures basses : il faut que celle du couvain se maintienne en-dessous de 32°C pendant deux heures pour que la germination ait lieu [3]. Des colonies auxquelles le germe a été inoculé via un sirop bien contaminé (1 % de spores) montrent une augmentation significative de la température du couvain, température qui redescend lorsque l'infection a été jugulée [14].

Autre forme de fièvre, plus spectaculaire celle-là : les abeilles peuvent faire périr un prédateur en formant une boule qui l'englobe complètement, et en portant leur propre température au-delà de 45°C. Le frelon meurt, mais pas l'abeille qui peut supporter jusqu'à 50°C sans dommage⁸. Cette réaction salutaire est malheureusement moins développée chez *Apis mellifera* que chez sa cousine asiatique *Apis cerana*, et notre abeille reste très vulnérable devant les attaques du frelon asiatique dont le territoire semble s'étendre sans cesse vers le nord.

Opportunisme...

Voici donc, présentés de manière non exhaustive, quelques mécanismes de l'immunité de l'abeille; mis ensemble, ils constituent un système remarquablement efficace. Ils supposent toutefois que l'abeille dispose de ressources suffisantes, car tant les défenses individuelles que les comportements sociaux représentent des coûts importants. La santé de l'abeille passe donc par une nourriture suffisante

en quantité mais surtout en qualité, et en particulier par des apports en pollen suffisamment variés. Une étude [10] a mis en évidence qu'un régime trop pauvre à cet égard affecte la réponse immunitaire; des trois paramètres étudiés lors de cette recherche, la glucose oxydase (protection des réserves) est le plus affecté, nettement plus que les paramètres immunitaires individuels, ce qui laisse à penser, tout comme l'indiquent les travaux du consortium du génome, que l'abeille « investit » plus dans l'immunité sociale que dans l'immunité individuelle.

En conclusion de tout ceci, à quoi tient finalement la santé d'une colonie ? A la résistance de chacune de nos abeilles, certes, mais d'abord et avant tout à la mise en œuvre de comportements visant le contrôle de la prolifération des germes; tout cela importe bien plus, et de loin, que la présence ou l'absence de germes pathogènes dans la ruche. On ne s'étonnera donc pas que tant de maladies de l'abeille soient d'abord opportunistes et ne se développent qu'en cas de stress ou de faiblesse de la colonie, les contaminants constituant l'une des grandes sources d'affaiblissement. De cela se déduisent aisément les deux clés qui mènent à la santé de nos abeilles : un environnement sain et une bonne gestion apicole. A nous de jouer pour les leur assurer.

Mots clés : biologie, pathologie, système immunitaire

Résumé : le système immunitaire des insectes met en jeu des mécanismes individuels et sociaux. Ceux-ci font appel à des comportements complexes et sont déterminants pour la santé des colonies

Sources

Trois études de synthèse :

- [1] Cremer S, Armitage SAO and Schmid-Hempel P, 2007 : Social immunity, *Current biology* 17 : 693-702.
- [2] Evans JD and Spivak M, 2009 : Socialized medicine : Individual and communal disease barrier in honey bees, *J Invertebr Pathol.* 103 Suppl 1 : S62-72
- [3] Wilson-Rich N, Spivak M, Fefferman NH and Starks PhT, 2009 : Genetic, individual and group facilitation of disease resistance in insect societies, *Ann. Rev. Entomol.* 54 : 405-423

Autres sources

- [4] Amdam GV, ALTO Aase S, Seehuus SC, Fondrk MK, Norberg K and Hartfelder K, 2005 : Social reversal of immunosenescence in honey bee workers, *Experimental Gerontology* 40 : 939-947
- [5] Schmid MR, Brockmann A, Pirk CWW, Stanley DW and Tautz J, 2008 : Adult honeybees (*Apis mellifera* L.) abandon hemocytic but not phenoloxidase-based immunity, *Journal of insect physiology*, 54 issue 2, 439-444
- [6] The Honeybee Genome Sequencing Consortium, 2006 : Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*, *Nature* 443 : 931-949
- [7] Trumbo ST, Huang ZY and Robinson GE, 1997 : Division of labour between undertaker specialists and other middle-aged workers in honey bee colonies, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41 : 151-163
- [8] Simone M, Evans JD and Spivak M, : Resin collection and social immunity, *Evolution* 63 - 11 : 3016-3032
- [9] Mallon EB, Brockmann A and Schmidt-Hempel P, 2003 : Immune response inhibits associative learning in insects, *Proc. R. Soc. Lond.* 270 : 2471-2473
- [10] Alaux C, Duclos F, Crauser D and Le Conte Y, 2010 : Diet effects on honeybee immunocompetence, *Biol. letter*, doi : 10.1098/rsbl.2009.0986
- [11] Vasquez A and Olofsson T, 2009 : The lactic acid bacteria involved in the production of bee pollen and bee bread, *Journal of apicultural research* 48, n°3 : 189-195
- [12] Gramacho KP and Spicak M, 2003 : Differences in olfactory sensitivity and behavioral responses among honey bees bred for hygienic behavior, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54 : 472-479
- [13] Pérez-Sato JA, Châline N, Martin SJ, Hughes WOH and Ratnieks FLW, 2009 : Multi-level selection for hygienic behaviour in honeybees, *Heredity* 102 : 609-615
- [14] Starks PhT, Blackie C and Seeley TD, 2000 : Fever in honeybee colonies, *Naturwissenschaften* 87 : 229-231