



# Les congrégations de mâles

Par Florian Bastin,  
Thibault Chaumont et  
Jean-Christophe Sandoz

Voici un état de l'art des connaissances sur la reproduction de l'abeille *Apis mellifera* et les dernières découvertes scientifiques sur la formation des congrégations<sup>1</sup>.

## Les congrégations : une rencontre entre mâles et reines

Les abeilles présentent un comportement d'accouplement particulièrement saisissant, qui a depuis longtemps fasciné aussi bien les apiculteurs que les chercheurs. Cependant, certains points cruciaux de son comportement reproductif, comme la formation des congrégations, restent mal connus.

Pendant la période de reproduction, les mâles matures volent au-dehors de la ruche durant les après-midi ensoleillés et se regroupent en congrégations compactes (diamètre entre 30 et 200 m), généralement à une altitude comprise entre 10 et 40 m au-dessus du sol. Une congrégation peut regrouper jusqu'à 11000 mâles issus de près de 240 colonies différentes. Les mâles évoluent en vol au sein de cette congrégation, dessinant de larges boucles dans le ciel. Ensuite seulement, les reines vierges viennent rejoindre les congrégations.

Quand une reine vierge entre dans la congrégation, elle attire vers elle de nombreux mâles, dans un premier temps par l'intermédiaire de signaux olfactifs

(phéromones de reine vierge) et à plus courte distance par des indices visuels. Les mâles suivent les reines vierges en créant un essaim en forme de comète, et seuls les plus rapides parviendront à s'accoupler avec la reine. La reine s'accouple avec 10 à 20 mâles sur une période allant de 15 à 30 minutes. Ces mâles meurent directement après l'accouplement.

## Les mâles spécialisés dans la détection des reines

Les mâles sont spécialisés pour la reproduction : par exemple, ils possèdent des muscles alaires beaucoup plus développés que les femelles. Ces muscles vont leur permettre d'effectuer des vols nuptiaux à de longues distances et sur des durées plus importantes. Ils vont aussi faciliter la copulation en permettant un vol plus rapide pour rattraper les reines vierges. Les yeux des mâles sont beaucoup plus gros que ceux des femelles, leur permettant de mieux repérer les reines dans les congrégations.

Les mâles possèdent un système olfactif adapté spécifiquement à la détection des phéromones de

1) Pour plus de détails, vous pouvez consulter la thèse de Florian Bastin : [https://www.researchgate.net/publication/327435094\\_Comportement\\_reproducteur\\_et\\_communication\\_sexuelle\\_pheromonale\\_chez\\_les\\_abeilles\\_du\\_genre\\_Apis](https://www.researchgate.net/publication/327435094_Comportement_reproducteur_et_communication_sexuelle_pheromonale_chez_les_abeilles_du_genre_Apis) ou l'article complémentaire suivant : <https://apihappy.fr/apiculture-abeille/37-les-congrégations-de-mâles-faux-bourdon-chez-l-abeille>

reine. Dans la ruche, la phéromone mandibulaire de reine (QMP) renforce la cohésion sociale de la ruche en attirant les jeunes ouvrières, en les incitant à toiletter la reine, en inhibant leur développement ovarien, en régulant la division des tâches et en inhibant l'élevage de nouvelles reines. Mais cette phéromone joue aussi un rôle central dans la reproduction, car elle est attractive pour les mâles d'*Apis mellifera*. La QMP est un mélange de 5 molécules qui varient en quantité au cours de la vie de la reine. Originellement, l'odeur de reine vierge est fortement dominée par l'acide 9-oxo-(E)-2-décénoïque (9-ODA). Le ratio des composants de la QMP change après l'accouplement, conduisant à un mélange plus équilibré avec une proportion de 9-ODA moins importante chez les reines matures. Il a été montré que le 9-ODA pouvait attirer les mâles vers les reines vierges depuis une distance d'au moins 60 m. Cependant, le 9-ODA seul a un effet plus faible qu'un extrait complet de QMP. De plus, il a été observé que les reines vierges attirent plus rapidement et en plus grand nombre les mâles d'abeilles que les reines fécondées. La phéromone de reine serait donc un mélange complexe plus efficace lorsque tous ses composants sont présents dans les bonnes proportions, c'est-à-dire celles retrouvées dans la QMP de reine vierge pour l'attraction des mâles lors des vols nuptiaux.

Les antennes de mâles couvrent une surface 2 fois plus grande et possèdent 7 fois plus de sensilles olfactives que les ouvrières (cf. photo 1). Outre une sensibilité importante des antennes pour la détection de la phéromone de reine, les mâles possèdent également, au niveau de leur cerveau, des adaptations à la détection des reines. En effet, le premier centre de traitement de l'information olfactive chez les insectes, le lobe antennaire, est constitué de nombreuses sous unités appelées glomérules. Un glomérule est une unité morphologique et fonctionnelle à très forte densité synaptique qui permet le traitement olfactif. Certaines espèces possèdent des glomérules hypertrophiés, spécialisés dans la détection des phéromones, appelés macro-glomérules. Par exemple, le mâle *Apis mellifera* possède quatre macro-glomérules (MG1 à 4), et parmi ces quatre, le macro-glomérule MG2, le plus volumineux, est spécialisé dans la détection du 9-ODA, molécule majoritaire de la phéromone de reine vierge (cf. figure 1).

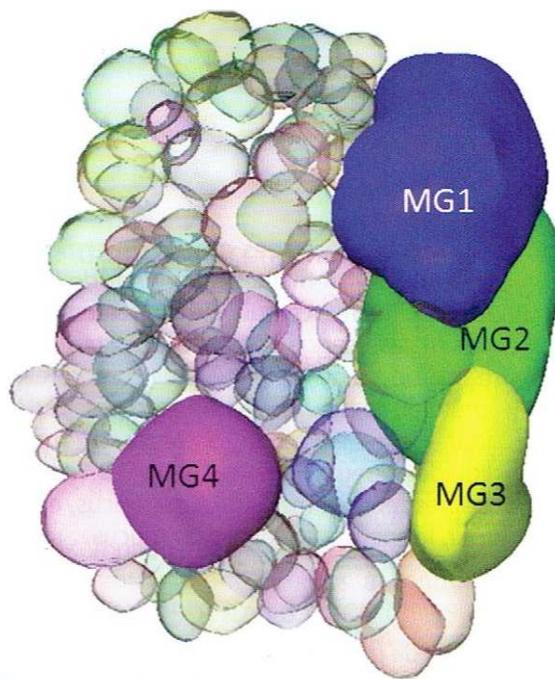
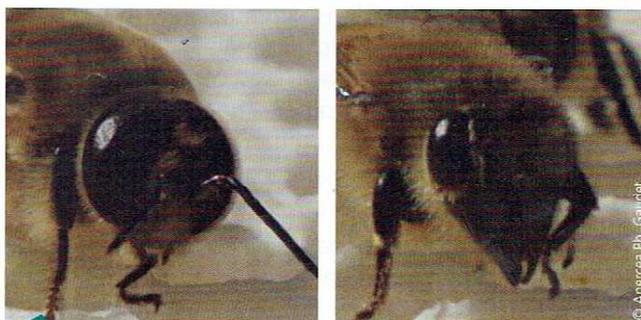


Figure 1 : Macro-glomérules des lobes antennaires.

### La maturité sexuelle des mâles

Les mâles rejoignent les congrégations pour se reproduire, lorsqu'ils sont sexuellement matures. La littérature est très contradictoire en ce qui concerne l'âge de maturité sexuelle des mâles. Beaucoup d'études la placent entre 7 et 9 jours. Cependant, une étude contredit ces travaux et suggère que les mâles atteindraient leur maturité sexuelle à l'âge de 12 jours seulement. Dans cette étude, il est décrit que les vésicules séminales et les glandes à mucus sont encore en développement après le 8<sup>e</sup> jour et que la semence mûre du mâle n'est généralement pas disponible avant au moins le 12<sup>e</sup> jour. Avant, le sperme est plus ou moins mélangé au mucus, ce qui ne le rend guère propice à l'insémination. Les premiers vols des mâles entre 7 et 12 jours seraient des vols d'orientation et de propreté plutôt que des vols nuptiaux, qui, eux, ne commenceraient qu'à partir du 12<sup>e</sup> jour. Les apiculteurs qui pratiquent l'insémination artificielle s'orientent sur des mâles encore plus âgés pour être sûrs d'obtenir un sperme mature (environ 17-20 jours). Il ne faut cependant pas utiliser des mâles de plus de 4 semaines.



1 Vue de face de têtes de mâle (à gauche) et d'ouvrière (à droite).

Les reines inséminées avec du sperme de mâles âgés de plus de 4 semaines retiennent de la semence dans leurs oviductes, ce qui peut causer leur mort. Le sperme des mâles change également d'aspect et de couleur. Il passe de fluide et clair à plus sombre et visqueux. Au cours du temps, le sperme se sépare du mucus : au 5<sup>e</sup> jour, lors de l'éversion, on retrouve du mucus dans un liquide aqueux, entre le 8<sup>e</sup> et le 10<sup>e</sup> jour, le sperme très clair est encore mélangé à du mucus, et à partir du 12<sup>e</sup> jour, le sperme se sépare du mucus.

### Le vol des mâles

Avant de prendre leur envol la plupart du temps pour se reproduire, les mâles nettoient leurs antennes et leurs yeux à l'entrée de la ruche. Les mâles effectuent deux vols distincts : ceux d'orientation et ceux de fécondation.

Les vols d'orientation sont courts, d'une durée de 1 à 6 minutes. Ils aident à localiser la ruche dans l'environnement et servent aussi de vol de propreté car les mâles défèquent pendant celui-ci. Les vols de fécondation sont effectués par des mâles matures et durent plus longtemps :  $32 \pm 22$  minutes. Durant ces vols, les mâles visitent les zones de congrégation de mâles et essaient de se reproduire avec une reine. Cependant, seulement 1 mâle sur 200 arrivera à copuler avec une reine et donc 99,5% des mâles présents dans la congrégation meurent sans se reproduire.

Les mâles effectuent leurs vols seulement lors de conditions météorologiques favorables, à savoir quand la température est supérieure à 19°C et quand elle ne dépasse pas 38°C. L'activité de vol des mâles est réduite quand le vent dépasse 4-6 m/s, et la hauteur des congrégations diminue avec un temps venteux. Le pic d'activité de vol des mâles se situe entre 14h et 17h, mais celui-ci dépend des conditions météorologiques. Pour des températures hautes, les vols commencent plus tard et sont plus longs. Bien sûr, l'activité de vol des mâles change aussi en fonction de la région géographique et des sous-espèces concernées.

La durée de vol des mâles est limitée par la quantité de miel contenue dans leur jabot. Le poids du jabot d'un mâle à la sortie de la colonie est de  $17.7 \pm 9.1$  mg pour

un poids de  $4.3 \pm 6.3$  mg au retour de la congrégation.

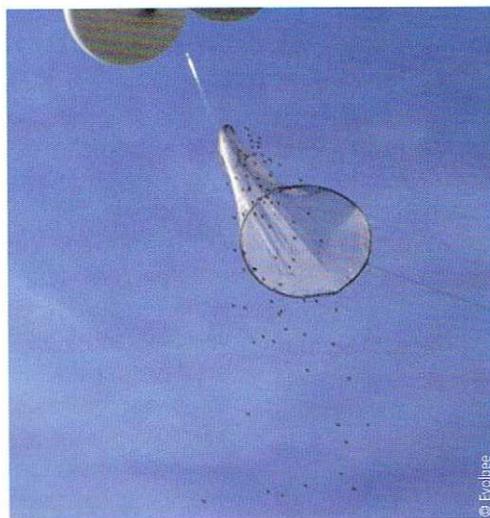
Durant le pic d'activité de vol des mâles, les mâles se nourrissent abondamment et leur jabot est rempli avant leurs vols de fécondation. Les mâles effectuent plusieurs vols de fécondation, le plus souvent 2 ou 3, mais ils sont capables d'en effectuer jusqu'à 5 en un après-midi. Entre deux vols de fécondation, ils passent  $17 \pm 24$  minutes dans la ruche à se nourrir.

Au retour des congrégations, les mâles ne retournent pas nécessairement dans leur colonie d'origine. Selon une étude, 42% des mâles marqués en congrégation sont retrouvés dans leur ruche d'origine, 55% des mâles ont dérivé dans une ruche voisine au sein de leur rucher (courte distance) et seulement 3% des mâles se dispersent de leur rucher natal dans un autre rucher plus éloigné. Ainsi, 97% des mâles dans les congrégations

viennent de colonies à moins de 3000 m de la congrégation. Ce résultat est en adéquation avec d'autres études qui montrent que les mâles se rendent dans les congrégations les plus proches de leur nid. Cependant les mâles peuvent parcourir plus de 15 km pour rejoindre une congrégation et en visiter plusieurs pour ensuite se concentrer sur la plus attractive. Cette préférence pour la congrégation la plus proche peut être expliquée par un coût énergétique important du vol pour le mâle. La consommation d'oxygène pendant le vol des mâles est deux fois plus grande que celle des ouvrières. Cela est

dû certainement à des muscles alaires beaucoup plus développés. Les mâles ont une température du thorax supérieure aux ouvrières pendant le vol et la force produite durant le vol d'un mâle est plus importante ( $3.95 \pm 0.23$  mN) que celui des reines ou ouvrières. Par conséquent, le choix de la zone de congrégation la plus proche permettrait aux mâles de rester plus longtemps dans la congrégation et donc d'augmenter leurs chances de s'accoupler.

Les reines vierges se reproduisent également dans la congrégation la plus proche. Biologiquement, cela semble logique que la reine évite de longs vols dangereux (du fait de prédateurs potentiels et des risques météorologiques), car elle est l'individu



2 Expérience d'attraction des mâles à l'aide d'un ballon d'hélium.

indispensable à la survie d'une colonie. Le choix de se reproduire dans les congrégations les plus proches pour les mâles et reines vierges n'engendre pas énormément de consanguinité du fait de la quantité de mâles présents dans la congrégation (plus de 10000). Il est donc peu probable que la reine vierge se reproduise avec un mâle de sa ruche. De plus, celle-ci va se reproduire avec 10-20 mâles différents, donc une seule copulation consanguine n'entraînera pas de risque pour la future colonie.

### Comment se forment les congrégations ?

Les congrégations se forment au même endroit d'une année sur l'autre, et ce sur plusieurs dizaines d'années, bien que l'espérance de vie d'un mâle ne dépasse pas quelques semaines. De plus, la présence d'une reine n'est pas nécessaire pour l'établissement d'une congrégation. A ce jour, la manière dont les mâles et les reines vierges trouvent les congrégations n'est pas encore complètement élucidée. Des indices topologiques ont été proposés pour expliquer comment les mâles s'orientent en direction des congrégations à la sortie de leur colonie. Ils pourraient ainsi être attirés de manière innée par des différences d'intensité lumineuse sur l'horizon, la présence de montagnes, de vallées ou de grands arbres dans les régions moins montagneuses. Il a aussi été observé que des «couloirs de vol» de mâles se forment le long des structures proéminentes de l'environnement, comme les rangées d'arbres. Ces zones où les mâles volent plus bas se ramifient lorsque de nouvelles structures apparaissent dans le paysage. Ces embranchements sont souvent des sites préférentiels de congrégation. Cette observation amène à penser que les congrégations se formeraient à partir de zones où les mâles s'accumulent en changeant de direction et d'altitude pour choisir leur nouveau trajet. Cependant, la topographie à elle seule ne peut pas expliquer comment les mâles s'orientent à courte distance et comment les limites d'une congrégation peuvent être aussi tranchées : quand une reine quitte une congrégation, les mâles arrêtent rapidement toute poursuite.

Diverses hypothèses ont été avancées comme l'existence d'anomalies magnétiques ou électriques, qui pourraient donner aux mâles des repères locaux. Une hypothèse plus réaliste mais relativement peu étudiée se base sur l'existence possible d'une phéromone émise par les mâles et qui serait à l'origine de la formation et du maintien des congrégations.

### L'existence d'une phéromone de mâle

D'anciennes études sur l'abeille *Apis mellifera* confortent l'hypothèse d'une phéromone de mâle attractive. La plupart des expériences menées sur l'attractivité d'odeurs sur les mâles ont souffert du manque d'accessibilité des congrégations, qui se situent haut dans le ciel. Les études précédentes ont utilisé des ballons d'hélium pour présenter des stimuli aux mâles dans les congrégations (cf. photo 2), mais ces études sont compliquées à mettre en place et les conditions expérimentales sont difficiles à contrôler. C'est pourquoi, dans le laboratoire EGCE (CNRS de Gif-sur-Yvette), l'équipe EVOLBEE a établi un protocole d'analyse en laboratoire permettant d'étudier les préférences des mâles dans des conditions strictement contrôlées. Ce protocole est basé sur un simulateur de marche pour insecte proposant un test d'attraction olfactif aux individus. Ainsi, l'insecte testé a le contrôle sur la libération des stimuli olfactifs et peut choisir de se trouver dans une zone libérant ou non ces stimuli (cf. photo 3).



3 Mâle réalisant un test d'attraction olfactif sur un simulateur de marche.

Les premiers résultats confirment clairement une attraction des mâles pour le 9-ODA comme observé par des études précédentes en conditions naturelles. Dans cette expérience, le 9-ODA représente l'odeur d'une reine vierge. Le plus intéressant et novateur, dans ce travail, est que les mâles testés sont également attirés par l'odeur d'un groupe de mâles vivants. De plus, sur le même dispositif, on observe aussi une attraction des reines vierges pour une odeur émise par un groupe de mâles matures. Ces résultats confirment l'hypothèse de la production par les mâles de potentielles phéromones qui pourraient jouer un rôle dans la formation des congrégations en attirant à la fois leurs congénères et les reines vierges.

En allant plus loin, les chercheurs ont montré que l'interattraction olfactive des mâles était dépendante de l'âge. En effet, seul les mâles matures (âgés de 12-15 jours) sont attirés entre eux, alors que les mâles immatures ne présentent pas cette attraction. L'attraction des mâles semble donc spécifique aux mâles matures retrouvés dans les congrégations. Les molécules émises par les mâles varient entre les mâles immatures et les mâles matures mais il reste toutefois encore à trouver la molécule responsable de cette interattraction entre les mâles.

### Identification et organe de sécrétion de la phéromone de mâle

Les glandes mandibulaires sont importantes et jouent de nombreux rôles dans la biologie des insectes. Déjà, des phéromones d'agrégation de mâles ont été identifiées dans les glandes mandibulaires de plusieurs espèces d'hyménoptères. Chez la reine abeille, la glande mandibulaire qui produit la phéromone sexuelle est très volumineuse. D'un autre côté, cette glande est réduite chez les mâles et s'atrophie à partir du 9<sup>e</sup> jour. Mais une hypothèse émise depuis de nombreuses années est que chez le mâle, la phéromone produite par les glandes mandibulaires est stockées jusqu'à ce qu'elle soit libérée lors du vol

nuptial. Cette hypothèse a récemment été validée par une équipe américaine. Les chercheurs ont démontré une attraction des mâles pour un extrait de glande mandibulaire de mâles lorsque celui-ci était présenté à proximité d'un chemin de vol. Ensuite, à l'aide d'analyses chimiques, ils ont identifié les différentes molécules présentes dans les glandes mandibulaires de mâles. Pour finir, ils ont testé un mélange synthétique des 6 molécules majoritaires de la glande mandibulaire de mâles, et ont observé une attraction des mâles. Ces résultats récents montrent que les mâles produisent une phéromone, au niveau de leurs glandes mandibulaires, attractive pour les autres mâles et qui jouerait un rôle primordial pour la formation des congrégations de mâles. Il reste encore à découvrir si cette phéromone composée de plusieurs molécules est attractive également pour les reines vierges. Enfin, il serait intéressant d'étudier le traitement nerveux par le système olfactif des différentes molécules composant cette phéromone. À l'image du traitement du 9-ODA par un macroglomérule dans le lobe antennaire des mâles, il reste encore 3 macroglomérules dont on ne connaît pas la fonction dans le lobe antennaire de mâle, qui sont d'excellents candidats pour le traitement des molécules de la phéromone de mâle.

### Conclusion

Le mystère de la formation des congrégations est resté longtemps en suspens du fait de l'accessibilité limitée des congrégations. Cependant les recherches de ces dernières années sur l'attraction des mâles en laboratoire et en conditions naturelles ont apportés des réponses significatives. Le rôle d'une phéromone produite dans les glandes mandibulaires de mâles matures sexuellement a été démontré. Cette phéromone joue un rôle à la fois d'agrégation en attirant d'autres mâles matures et un rôle sexuel en attirant les reines vierges, ce qui explique en partie la formation des congrégations. Mais il reste de nombreuses choses à découvrir, comme les signaux permettant la stabilité géographique des congrégations d'année en année.