

## CHAPITRE VII

# ASPECTS GÉNÉTIQUES DE L'INSÉMINATION ARTIFICIELLE

J. WOYKE

*Zakład Pszczelnictwa Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego,  
Warszawa 25, Pologne*

---

L'insémination artificielle a permis des progrès considérables en génétique apicole et en apiculture. On a découvert de nombreux mutants, que l'on a pu multiplier. La connaissance de leur hérédité contribue à la solution de divers problèmes de génétique et de physiologie.

L'apparition d'abeilles porteuses d'anomalies et la détermination du sexe ont été éclaircies. Des progrès ont pu être réalisés dans l'élevage d'abeilles résistant mieux aux maladies, meilleurs agents de pollinisation ou meilleures productrices de miel. Ces travaux peuvent servir de guides en différents domaines de l'apiculture.

### MUTANTS

On a découvert toute une série de mutants et étudié leur génétique. Le lecteur trouvera l'explication des termes techniques utilisés dans le tableau 2 et dans le texte ci-dessous, dans le petit dictionnaire « Die wichtigsten genetisch-statischen Fachausdrücke in der Tierzucht », éditions Eugen Ulmer, Stuttgart, 1966 (en allemand) et dans le lexique (voir page 313).

On connaît à ce jour plus de 15 mutations affectant la couleur des yeux. MICHAJLOFF (1931) a décrit le caractère « albinisme de l'œil » et en a étudié l'hérédité. ROTHENBUHLER, GOWEN et PARK (1952) ont décrit les yeux des types « ivory » (*i*) (ivoire), « cream » (*cr*) (crème), « snow » (*s*) (neige) et « chartreuse » (*ch*). (Remarque : l'explication des dénominations de couleurs et nuances figure au tableau 2, LAIDLAW, GREEN et KERR (1953) distinguent 2 allèles du type « chartreuse », *ch 1* et *ch 2*, et ont identifié comme cause de la coloration rouge des yeux le gène « red » (rouge), (*chr*) allèle du gène *ch*, ainsi que le gène non allèle du type « brick » (*bk*)

(brique). L'interaction *bk-ch* conduit au phénotype « buff » (rouge brun). CALE, GOWEN et CARLISLE (1963) ont relevé une coloration rose des yeux, « pink », (*p*) (rose), un gène qui influence aussi la viabilité. LAIDLAW, BANBY et TUCKER ont décrit en 1964 cinq nouvelles mutations de la coloration des yeux : « BENSON green » (*chB*) (vert BENSON), « cherry » (*ch<sup>c</sup>*) (cerise), « garnet » (*g*) (grenat), « pearl » (*pe*) (perle) et « tant » (*s<sup>t</sup>*) (couleur tan). Le « BENSON green » et le « Cherry » se trouvent au locus du « chartreuse ». Le « tan » est allèle au type « snow » ; le phénotype *s/s<sup>t</sup>* est rouge. Le « tan » est épistatique par rapport au type « chartreuse-2 » et au type « brick », mais hypostatique par rapport aux types « ivory » et « cream ». LAIDLAW et TUCKER ont décrit récemment (1955) le type « umber » (*i<sup>u</sup>*) (terre d'ombre), coloration des yeux allèle au type « ivory » et incomplètement dominante par rapport à ce type.

Tous les gènes décrits sont récessifs par rapport au type sauvage. Les gènes « pearl » et « cream » sont liés, avec un taux d'enjambement (crossing over) de 0,33 p. 100 (LAIDLAW, BANBY et TUCKER, 1965). Des liaisons entre mutations de la couleur

TA  
Liste des mutati

Symbole	Dénomination	Auteurs	Année
<i>Couleur des yeux</i>			
—	albinos	MICHAÏLOFF	1931
<i>bk</i>	brick	LAIDLAW, GREEN, KERR	1953
<i>ch</i>	chartreuse	ROTHENBUHLER, GOWEN, PARK	1952
<i>ch<sup>1</sup></i>	chartreuse-1	LAIDLAW, GREEN, KERR	1953
<i>ch<sup>2</sup></i>	chartreuse-2	LAIDLAW, GREEN, KERR	1953
<i>ch<sup>ti</sup></i>	Benson green	LAIDLAW, EL BANBY, TUCKER	1964
<i>ch<sup>c</sup></i>	cherry	LAIDLAW, EL BANBY, TUCKER	1964
<i>ch<sup>r</sup></i>	red	LAIDLAW, GREEN, KERR	1953
<i>cr</i>	cream	ROTHENBUHLER, GOWEN, PARK	1952
<i>g</i>	garnet	LAIDLAW, EL BANBY, TUCKER	1964
<i>i</i>	ivory	ROTHENBUHLER, GOWEN, PARK	1952
<i>i<sup>u</sup></i>	umber	LAIDLAW, TUCKER	1965
<i>p</i>	pink	CALE, GOWEN, CARLISLE	1963
<i>pe</i>	pearl	LAIDLAW, EL BANBY, TUCKER	1964

des yeux et autres mutations furent aussi constatées. MACKENSEN (1958) a décrit la liaison entre les gènes « chartreuse » et « hairless » (= « sans poils »). LAIDLAW, BANBY et TUCKER ont évoqué en 1965 la possibilité d'une liaison entre « brick » et un facteur semi-létal, le même qu'entre « brick » et le gène « nombre réduit de facettes ».

Trois mutants de la forme des yeux ont aussi été décrits : ce sont le « Cyclops » (LOTMAR, 1936), le nombre réduit de facettes (« reduced facet number » = *rf*; KERR et LAIDLAW, 1956) et l'absence d'yeux (« eyeless » = *e*; LAIDLAW et TUCKER, 1965). Les mâles sans yeux sont stériles et on ne leur a pas trouvé de testicules.

La mutation, couleur brune du corps, « cordovan » (*c*), décrite en 1951 par MACKENSEN est très utile aussi comme gène de marquage. Le gène de la couleur noire du corps (« black » = *bl*), décrit par LAIDLAW et BANBY (1952), domine la couleur jaune des abeilles Italiennes chez les homozygotes et les hémizygotés.

Des mutations des poils du corps furent aussi décrites : mélanisme héréditaire

7 2

couleurs chez l'abeille.

Aspect	Propriétés génétiques
c rouge brique brun-rouge	Interaction <i>bk</i> ; <i>ch</i> <sup>2</sup> donne couleur cuir, <i>bk</i> ; <i>ch</i> <sup>1</sup> et <i>bk</i> ; <i>ch</i> <sup>c</sup> sont roses (LAIDLAW et al., 1953, 1964), semi-létal, hypostatique à <i>i</i> , <i>cr</i> et <i>s</i> (MACKENSEN, 1958) ainsi qu'à <i>st</i> (LAIDLAW et al., 1964) (MACKENSEN, 1958) ainsi qu'à <i>st</i> (LAIDLAW et al., 1964).
vert jaunâtre vert olive rougeâtre à brun rougeâtre	Hypostatique à <i>i</i> , à <i>cr</i> et à <i>s</i> (ROTHENBUHLER et al., 1952), lié à <i>h</i> , valeur d'échange 4,1 (MACKENSEN, 1958).
une <i>ch</i> , mais d'une nuance un peu plus	Allèle à <i>ch</i> , influencé par <i>m</i> (donne brun), <i>ch</i> ; <i>ch</i> intermédiaires (LAIDLAW et al., 1953), récessif devant <i>ch</i> ; dominant devant <i>ch</i> .
une <i>ch</i> , mais d'une nuance d'abord plus	Allèle à <i>ch</i> , <i>ch</i> <sup>2</sup> / <i>ch</i> <sup>r</sup> intermédiaires. <i>ch</i> <sup>2</sup> ; <i>bk</i> donne couleur cuir, hypostatique à <i>i</i> et <i>st</i> (LAIDLAW et al., 1953, 1964).
une <i>ch</i> , mais × ♂♂ plus verdâtres	Allèle à <i>ch</i> . récessif devant <i>ch</i> <sup>1</sup> .
arrière rouge foncé, ♂♂ de jaune à rouge	Allèle à <i>ch</i> , dominant devant <i>cg</i> <sup>1</sup> , <i>bk</i> ; <i>ch</i> <sup>c</sup> donne rose.
rouge (pourpre) brun rougeâtre	Allèle à <i>ch</i> , <i>ch</i> <sup>1</sup> / <i>ch</i> <sup>r</sup> et <i>ch</i> <sup>2</sup> / <i>ch</i> <sup>r</sup> intermédiaires, <i>ch</i> <sup>r</sup> ; <i>bk</i> donne rose hypostatique à <i>i</i> (LAIDLAW et al., 1953).
c	Épistatique à <i>ch</i> (ROTHENBUHLER et al., 1962), à <i>bk</i> (MACKENSEN, 1958) et <i>s</i> (LAIDLAW et al., 1964), lié à <i>pr</i> (valeur d'échange 0,33) (LAIDLAW et al., 1965).
rouge grenat foncé	Épistatique à <i>ch</i> (ROTHENBUHLER et al., 1952), à <i>ch</i> <sup>2</sup> et à <i>ch</i> <sup>r</sup> (LAIDLAW et al., 1953), à <i>bk</i> (MACKENSEN, 1958) et <i>st</i> (LAIDLAW et al., 1964), partiellement récessif par rapport à <i>i</i> <sup>u</sup> (LAIDLAW et al., 1965)
rose pêche brun-jaune rougeâtre	Allèle à <i>i</i> , partiellement dominant par rapport à <i>i</i> , influencé par <i>ch</i> <sup>1</sup> , <i>ch</i> <sup>1</sup> ; <i>m</i> donne brun.
	Partiellement semi-létal.
	Lié à <i>cr</i> , valeur d'échange 0,33 (LAIDLAW et al., 1965).

(= « erbliche Schwarzsucht » = *s* (DREHER, 1940) et l'absence de poils (= « hairless » = *h* ; MACKENSEN, 1957). « hairless » est lié au gène *ch* (valeur d'échange 4,1 p. 100 ; MACKENSEN, 1958).

Cinq mutations des ailes ont été identifiées : aile rudimentaire (= « Rudimental wing » = *Rw* ; HACHINOHE et ONISHI, 1953) aile pendante (= « Droopy » = *D* ;

TABLA  
Liste des mutati

Symbole	Dénomination	Auteurs	Année
<i>s</i>	snow	ROTHENBUHLER, GOWEN, PARK	196
<i>st</i>	tan	LAIDLAW, EL BANBY, TUCKER	196
<i>Forme des yeux</i>			
—	cyclops	LOTMAR	193
<i>rf</i>	reduced facet number	KERR, LAIDLAW	195
<i>e</i>	eyeless	LAIDLAW, TUCKER	196
<i>Couleur du corps</i>			
<i>c</i>	cordovan	MACKENSEN	195
<i>bl</i>	black	LAIDLAW, EL BANBY	196
<i>Pilosité</i>			
<i>S</i>	Schwarzsüchtig	DREHER	194
<i>h</i>	hairless	MACKENSEN	195
<i>Ailes</i>			
<i>D</i>	Droopy	ROTHENBUHLRE, GOWEN, PARK	195
<i>Rw</i>	rudimental wing	HACHINOHE, ONISHI	195
<i>sh</i>	short	KERR, LAIDLAW	195
<i>tr</i>	truncate	LAIDLAW, EL BANBY, TUCKER	196
<i>wr</i>	wrinkled	LAIDLAW, EL BANBY, TUCKER	196
<i>Viabilité</i>			
<i>l</i>	léta	HACHINOHE, ONISHI	195

× : à l'éclosion.

×× : plus tard.

ROTHENBUHLER, GOWEN et PARK, 1952), aile courte (= « short » = *sh*; KERR et LAIDLAW, 1956), aile tronquée (= « truncate » = *tr*) et aile plissée (= « wrinkled » = *wr*; LAIDLAW, BANBY et TUCKER, 1965). Ces mutations vont généralement de pair avec des facteurs létaux ou semi-létaux. *Rw* et *i* sont liés, valeur d'échange 31 p. 100 (HACHINOHE et ONISHI, 1953).

ite)

ues chez l'abeille

Aspect	Propriétés génétiques
c (ne se distingue pas d'ivory, cream et pearl)	Épistatique à <i>ch</i> (ROTHENBUHLER et <i>al.</i> , 1952) et <i>bk</i> , semi-létal (MACKENSEN, 1958).
blanc tan (brun jaune)	Allèle à <i>s</i> , <i>s/s<sup>t</sup></i> est rouge, épistatique à <i>ch<sup>2</sup></i> et <i>bk</i> , hypostatique à <i>cr</i> .
de cyclope	Dominant, hérité irrégulièrement par les œufs (LOTMAR, 1956; KERR et LAIDLAW, 1956; LAIDLAW et <i>al.</i> , 1965).
x atrophiés par diminution du nombre des facettes	Complexe hérité, peu fréquent en présence de <i>bk</i> et <i>g</i> (LAIDLAW et <i>al.</i> , 1965).
ence de facettes	♂♂ stériles, semi-létal.
ornément couleur cuir	
leur foncée du corps chez les abeilles italiennes	
ence de poils dorsaux	Dominant par rapport au type sauvage.
ence de poils dorsaux	Récessif par rapport au type sauvage, semi-létal pour les ♂♂ lié à <i>ch</i> (valeur d'échange 4).
s pendantes, écartées vers le bas, incapacité de voler	Dominant par rapport au type sauvage, létal chez les hémizygotés et homozygotés.
gnons d'ailes	Dominant par rapport au type sauvage, lié à <i>l</i> , valeur d'échange 31.
s raccourcies	Semi-létal (LAIDLAW et <i>al.</i> , 1965).
s comme coupées au milieu	Semi-létal.
s fripées	Pénétrance incomplète, augmentée par combinaison avec <i>bk</i> .
érissément à un stade précoce	Apparié à <i>Rw</i> , valeur d'échange 31.

ABEILLES D'ORIGINE ANORMALE  
(ABEILLES MOSAÏQUES ET ANDROGYNES)

L'insémination artificielle combinée avec le marquage génétique par des gènes mutés ont apporté des vues nouvelles sur l'apparition d'abeilles d'origine anormale (tabl. 3).

Divers types d'abeilles porteuses d'anomalies provenant d'œufs non fécondés ont été décrits. Les œufs non fécondés à deux noyaux donnent des mâles mosaïqués (tabl. 3, 1 a).

De la fusion de deux prénoyaux dans les œufs non fécondés naissent des femelles parthénogénétiques (tabl. 3, 1 b). Deux prénoyaux haploïdes de l'œuf peuvent se segmenter une ou plusieurs fois avant la fusion. Deux noyaux-fils haploïdes se combinent d'abord en un noyau de segmentation diploïde, dont se développe du tissu femelle. Les autres noyaux-fils se développent en tissu mosaïque mâle (tabl. 3, 1 c). C'est ainsi que se forme un androgyne.

Des œufs *fécondés* peuvent aussi donner naissance à divers types d'individus. Les œufs fécondés ne se développent pas uniquement en femelles, ce qui est normal, mais donnent aussi, dans le cas d'allèles identiques concernant le sexe après endogamie, des mâles diploïdes (WOYKE, 1963). Le paragraphe suivant donne plus de précisions à ce sujet.




Lorsque seulement un pronucléus est fécondé dans un œuf à deux noyaux, l'androgyne qui en naît possède du tissu mâle d'origine maternelle (« matrocline ») et du tissu femelle provenant des deux parents (tabl. 3, 2.1 b). La polyspermie (fécondation par plusieurs spermatozoïdes) peut aboutir à divers types d'abeilles porteuses d'anomalies. Deux spermatozoïdes peuvent se réunir dans un œuf et le prénoyau de l'œuf peut rester non fécondé (tabl. 3, 2.2 a). Il en résulte un androgyne dont le tissu diploïde femelle provient de 2 pères, sans part de la mère. La polyspermie d'un œuf à *noyau unique* a pour conséquence la fécondation de ce noyau. Mais il arrive fréquemment que la dégénérescence, qui se produit normalement chez un ou chez plusieurs spermatozoïdes, ne se produise pas et que ceux-ci se développent en tissu mâle. De cette manière naît un androgyne dont le tissu a une origine différente de celle déjà décrite. Dans ce cas les parties diploïdes femelles proviennent des deux parents, mais les parties mâles haploïdes ne se développent qu'à partir de spermatozoïdes (tabl. 3, 2.2 b).

Une femelle mosaïque peut provenir par polyspermie d'un œuf à 2 noyaux lorsque les spermatozoïdes de différents pères s'unissent aux deux prénoyaux (tabl. 3, 2.2 c). Les prénoyaux haploïdes de l'œuf peuvent toutefois aussi se segmenter d'abord et dans ce cas deux d'entre eux peuvent être fécondés par des spermatozoïdes différents tandis que les deux autres fusionnent. Il en résulte une femelle d'origine partiellement parthénogénétique, ayant partiellement deux pères différents (tabl. 2, 2.2 d).

TABLEAU 3



*Abeilles d'origine anormale*

## 1. Oeufs non fécondés





a)		Mâle mosaïque	TUCKER, 1958 WOYKE, 1962
b)		Femelle parthénogénétique	MACKENSEN, 1953 TUCKER, 1958 WOYKE, 1962 TRYASKO, 1965
c)		Androgynie avec tissu mâle mosaïque	TUCKER, 1958

## 2. Oeufs fécondés.

## 2. 1. Une seule cellule séminale a participé au développement de l'abeille.

a)		Mâle diploïde	WOYKE, 1963, 1965
b)		Androgynie à tissu mâle maternel	MACKENSEN, 1951 WOYKE, 1962 DRESCHER, ROTHENBUHLER, 1963

## 2. 2. Plusieurs cellules séminales ont participé au développement de l'abeille.

a)		Androgynie à tissu diploïde d'origine paternelle	LAIDLAW, TUCKER, 1964
b)		Androgynie à tissu mâle d'origine paternelle	ROTHENBUHLER, GOWEN, PARK, 1952 DRESCHER, ROTHENBUHLER, 1963
c)		Femelle mosaïque	TABER, 1955 WOYKE, 1962
d)		Femelle mosaïque à tissus parthénogénétiques diploïdes	WOYKE, 1962

Cellule séminale  
Zygotes  
Pronucléus de l'œuf.



## DÉTERMINATION DU SEXE

Le problème de la détermination du sexe n'a pu être résolu que grâce à l'insémination artificielle. MACKENSEN a constaté (1951) que lors d'accouplement individuel mère  $\times$  fils la moitié des reines produisaient dans les cellules à ouvrières un couvain dont seulement 50 p. 100 survivait. L'observation a été confirmée par HACHINOHE et JIMBU (1958). MACKENSEN a identifié en outre au moins 11 allèles différents responsables de ce phénomène. LAIDLAW, GOMES et KERR (1956) ont trouvé  $12,4 \pm 3,56$  de ces allèles au Brésil, dans une population panmictique. ROTHENBUHLER (1957) a observé des taches de tissu mâle diploïde dans les yeux de mâles mosaïques descendant de parents apparentés d'une lignée androgyne. Ceci a été confirmé ultérieurement par DRESCHER et ROTHENBUHLER (1964).

Des mâles purement diploïdes n'ont cependant pas pu être identifiés. On supposait que les œufs devenus homozygotes en un certain locus « x » par endogamie n'éclosaient pas et que de petites zones de tissu mâle diploïde ne peuvent survivre que grâce à leur liaison avec du tissu mâle haploïde à viabilité normale.

WOYKE a cependant démontré entre-temps (1962) que tous les œufs de reines endogames peuvent être portés à éclosion. Il a pu démontrer que quelques larves de mâles étaient entièrement diploïdes (WOYKE, 1963). Le faible pourcentage de survivants provient de ce que les ouvrières dévorent les larves à peine écloses. Les larves de mâles diploïdes sont viables et peuvent être élevées jusqu'au stade adulte (WOYKE, 1963, 1965). Leur provenance d'œufs fécondés peut être prouvée sous le rapport cytologique et sous le rapport génétique (WOYKE, 1965 ; WOYKE et KNYTEL, 1966).

On peut dire, en résumé, qu'il existe une série d'allèles concernant le sexe, qui, en état hétérozygote, se développeront en femelles et, en état hémizygote et homozygote en mâles. Les homozygotes sont viables mais les ouvrières les dévorent au premier stade larvaire ; c'est pourquoi leur existence n'a primitivement pas été constatée.

## MALADIES DES ABEILLES

Une résistance des abeilles aux maladies infectieuses était déjà connue avant que l'on eût utilisé l'insémination artificielle dans les recherches (STURTEVANT, 1920 ; PARK, PELLET et PADDOCK, 1937). On avait constaté que la résistance à la Loque américaine est héréditaire.

On avait aussi pu réunir quelques indications relatives au mécanisme de la résistance à la Loque européenne (STURTEVANT, 1920) et à la Loque américaine (WOODROW, 1941 ; HOLST, 1942 ; WOODROW et STATES, 1943 ; STURTEVANT et REVEL, 1953).

Le recours à la méthode de l'insémination artificielle a permis des études plus approfondies de cette question. ROTHENBUHLER et THOMSON (1956) ont constaté de grandes différences de survie chez les larves de lignées différentes inoculées de spores de Loque américaine. Ces différences sont aussi héréditaires (LEWIS et ROTHENBUHLER, 1961). Des différences ont été constatées dans le temps de germination des spores, de même que dans le nombre des bactéries relevées quand les larves de 2 lignées avaient reçu les spores à l'âge de 21 heures (BAMRICK, 1964). Mais les abeilles adultes



de lignées génétiques différentes protègent aussi les larves à des degrés différents (THOMSON et ROTHENBUHLER, 1957).

ROTHENBUHLER (1964) a fait la preuve de différences considérables dans le comportement de 4 lignées endogames à l'égard de couvain mort de Loque américaine. Deux lignées endogames mirent des temps considérablement différents à désoperculer et à évacuer le couvain tué à l'acide cyanhydrique (JONES et ROTHENBUHLER, 1964). Les colonies d'abeilles jaunes et résistantes évacuent toutes les larves tuées par la Loque américaine alors que les colonies composées d'abeilles âgées de plus de 4 semaines n'évacuent les abeilles mortes que pendant une miellée. La présence de différences génétiques ayant été constatée, on peut en étudier le caractère héréditaire. ROTHENBUHLER procéda aux croisements nécessaires et identifia au croisement en retour quatre types de colonies : 1) des colonies qui désoperculent les cellules et évacuent les larves mortes ; 2) des colonies qui se contentent de désoperculer les cellules ; 3) des colonies qui évacuent le couvain mort des cellules désoperculées par l'apiculteur ; 4) des colonies qui ne désoperculent pas les cellules et n'évacuent pas non plus le couvain mort.

ROTHENBUHLER a élaboré l'hypothèse de deux loci, selon laquelle la désoperculation d'une cellule contenant une larve morte dépendrait de l'homozygotie d'un gène récessif unique (désigné par « *u* ») et, l'évacuation, de l'homozygotie d'un autre gène unique récessif (désigné par « *r* »).

DRESCHER a constaté en 1964 que la tendance au mélanisme est indépendante du mâle fécondant. Il présume qu'il est un héritage « matrocline ».

#### POLLINISATION

On sait depuis longtemps que les colonies d'abeilles manifestent des différences sous le rapport de la récolte de pollen. NYE et MACKENSEN ont recherché ces dernières années si la tendance à récolter le pollen de luzerne est héréditaire et s'il était possible de sélectionner des lignées à forte ou à faible tendance à récolter le pollen de luzerne.

NYE et MACKENSEN (1965) ont constaté d'abord que des colonies dont les reines étaient sœurs se ressemblaient plus quant à la proportion de pollen de luzerne récolté que des colonies dont les reines n'étaient pas parentes. Ceci indique que le caractère étudié est héréditaire. MACKENSEN et NYE ont montré plus tard (1966, 1968) que dans la lignée à forte tendance à récolter le pollen de luzerne, le pourcentage moyen des butineuses de ce pollen augmentait de 39,8 p. 100 dans la seconde génération, à 49,8 p. 100 dans la troisième génération, à 66,4 p. 100 dans la quatrième génération et à 86,2 p. 100 dans la cinquième génération. Les pourcentages correspondants dans la lignée à faible tendance à récolter le pollen de luzerne étaient de 26,2, 14,8, 7,6 et 7,2. Quand les reines de la quatrième génération de la lignée à « forte tendance » pouvaient s'accoupler librement, le pourcentage de butineuses de pollen de luzerne atteignait du reste encore 52,6 p. 100. Il en découle que la tendance à récolter le pollen de luzerne est héréditaire.

Ces résultats ouvrent des perspectives quant à la sélection de lignées spéciales et de grande valeur ou d'hybrides commercialement utilisables pour la pollinisation de la luzerne. La possibilité de sélectionner des abeilles spécialement aptes à polliniser le trèfle violet et d'autres plantes cultivées est également fort probable.