Abeilles :
100 millions d'années d'évolution

Les abeilles appartiennent à une très ancienne et grande famille dont la diversification est exceptionnelle puisque 20 000 espèces ont été identifiées à ce jour.

Par Denis Michez,
université de Mons
et Nicolas J. Vereecken,
université libre de Bruxelles

L'abeille domestique, *Apis mellifera*, Apidae
(Cliché N. Vereecken).

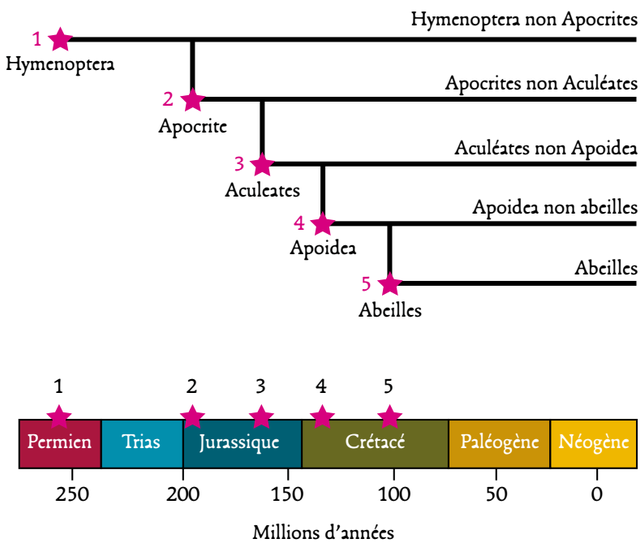
Qui ne connait pas les abeilles ? Elles évoquent en nous de petits animaux agités passant de fleur en fleur et produisant du miel. Pourtant, ces abeilles que nous pensons si bien connaitre sont loin de se résumer à l'espèce domestiquée, *Apis mellifera*, qui a toute l'attention des apiculteurs. En réalité, le mot "biodiversité" s'applique tout à fait à ce groupe d'insectes. Actuellement, les abeilles sont considérées comme un clade ou groupe monophylétique : en effet, elles descendent toutes d'un seul et même ancêtre… qui appartient lui-même à ce groupe. Ce clade, celui des Apoidea apiformes, comprend environ 1200 genres répartis en 20 000 espèces. En comparaison avec les 5000 espèces de mammifères, on peut donc dire qu'il existe quatre fois plus d'espèces d'abeilles que de nos congénères mammaliens. Les abeilles occupent toute la surface du globe, à l'exception des déserts polaires comme les zones de pergélisol (permafrost) où le sol est gelé pratiquement en permanence.

Des "guêpes" aux mœurs particulières

Qu'est-ce qui définit une abeille pour un entomologiste ? D'abord ce sont des Insectes (une paire d'antennes, six pattes) et des Hyménoptères (quatre ailes membraneuses). À l'intérieur des Hyménoptères, les abeilles font partie du groupe des Apocrites et, à l'intérieur de celui-ci, de celui des Aculéates. Elles possèdent la "taille de guêpe" des apocrites et, comme chez tous les aculéates, l'ovipositeur des femelles est transformé en un dard (ou aiguillon). Celui-ci est associé à une glande de lubrification qui, au cours de l'évolution, s'est transformée en glande à venin. Enfin, ces Aculéates se répartissent en trois groupes : les Chrysidoidea (guêpes dorées, béthylides, etc.), les Vespoidea (pompiles, scolies, fourmis, guêpes sociales, guêpes potières, etc.) et les Apoidea (abeilles et guêpes fouisseuses). On l'aura bien compris, les abeilles sont donc – tout comme les fourmis – des "descendantes" de "guêpes", le terme de "guêpes" ne renvoyant pas à un clade.

Une adaptation aux plantes à fleurs

Traditionnellement, on considère que les Apoidea (abeilles et guêpes fouisseuses, donc) se distinguent principalement par la morphologie de leur thorax dont le premier segment (ou pronotum) est faiblement développé et bien séparé de l'insertion des ailes. Primitivement, les Apoidea sont des guêpes prédatrices qui se distinguent des autres aculéates par la forme particulière de leur thorax et de leurs pattes postérieures. Mais, au sein de l'un de ces groupes de guêpes (les "Apoïdes sphéciformes" ou "Apoïdes vespiformes"), est apparu un groupe aux mœurs particulières : les Abeilles, encore qualifiées d'"Apoïdes apiformes"



Phylogénie simplifiée des abeilles et moments clés de leur évolution.

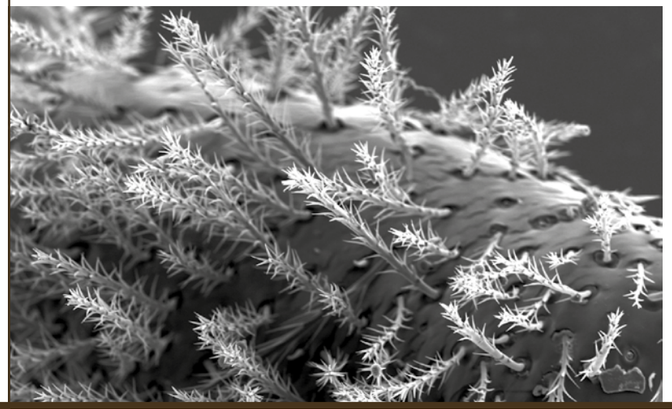
(ou "Anthophila"); elles s'y distinguent par leur mode d'alimentation : elles ne chassent pas, mais collectent du nectar et du pollen. Celles-ci sont donc redevenues phytophages comme l'étaient les groupes primitifs d'hyménoptères dont elles sont issues. Les abeilles sont donc des descendantes de guêpes, nectarivores et pollinivores.

Le spécialiste américain récemment disparu Charles D. Michener distingue 14 caractères morphologiques et éthologiques propres aux abeilles. Deux d'entre eux sont directement liés à la récolte et au transport du pollen et sont faciles à observer : les soies plumeuses (ou branchues) sur tout le corps et le basitarse élargi des pattes postérieures (*voir photos ci-contre*). Par ailleurs, la langue, dont le rôle est primordial dans la collecte du nectar, est généralement longue et bien visible.

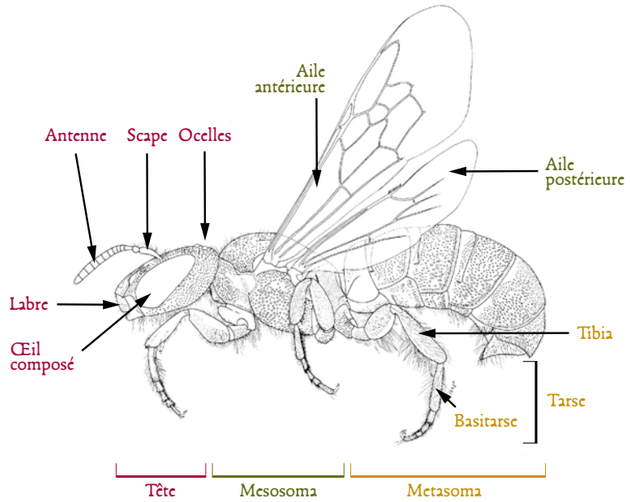
La diversité des abeilles ne se traduit pas uniquement par un grand nombre d'espèces, elle s'exprime également dans la très grande variété de comportements, de morphologies, de couleurs, de distributions et d'habitats. Les plus petites abeilles d'Europe (*Ceratina parvula* ou *Nomioides minutissimus*, par exemple) mesurent à peine trois millimètres, alors que les femelles des grandes abeilles charpentières (*Xylocopa violacea* et *Xylocopa vaga*) peuvent atteindre trois centimètres. Les couleurs peuvent aller du jaune au roux en passant par le gris ou le blanc. Les comportements, distribution et habitats sont tout aussi variés et seront détaillés plus loin.

Les abeilles sont probablement apparues au milieu du Crétacé (-100 à -120 Ma), au moment où un nouveau groupe de végétaux, les plantes à fleurs, émergeait lui aussi. Il est donc très probable que la radiation* des abeilles et des plantes à fleurs se soit faite simultanément – la diversification des unes ayant favorisé celle des autres et réciproquement – par un mécanisme de coévolution diffuse. Des fossiles d'abeilles ont été découverts dans plusieurs gisements, notamment dans de l'ambre de la Baltique, témoignant d'une diversification relativement rapide de ce groupe. Actuellement deux familles fossiles ainsi que sept familles contemporaines sont généralement reconnues. Ces familles contemporaines sont souvent réunies en deux groupes, les abeilles à langue longue (Apidae et Megachilidae) et les abeilles à langue courte (Andrenidae, Colletidae, Halictidae, Melittidae et Stenotritidae).

Certaines structures morphologiques typiques des abeilles.
En haut, détail d'une antenne de *Dasypoda crassicornis*.
On distingue les sensilles, organes sensoriels de l'abeille.
En bas, tibia postérieur de *Capicola micheneri*
(clichés D. Michez).



Radiation : diversification rapide d'un groupe au cours de l'évolution.



Principaux termes descriptifs de l'anatomie de l'abeille (ici du genre *Ceratina*).

Portraits de famille

Melittidae, femelle de *Dasypoda hirtipes*. Pour creuser le terrier ou se développeront ses larves, cette espèce affectionne les sols sablonneux (Cliché N. Vereecken).

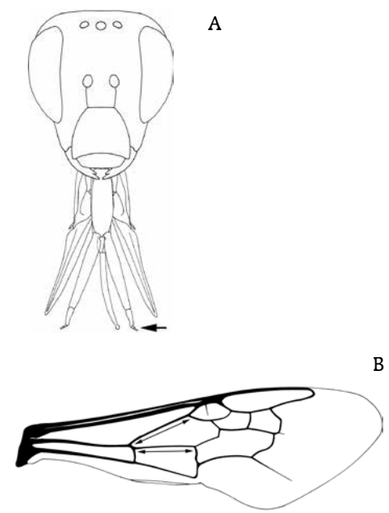
Les Melittidae

Avec 200 espèces et 16 genres, les Melittidae sont, en diversité, la plus petite famille des abeilles après les Stenotritidae d'Australie. Les Melittidae sont des abeilles relativement rares et géographiquement limitées. Ils forment clairement un groupe ancien, bien représenté dans les gisements fossiles, notamment dans l'ambre de l'Oise avec *Paleomacropis eocenicus* (53 Ma) et de la Baltique avec *Eomacropis glaesaria* (-50 Ma). Tous les Melittidae contemporains nidifient dans le sol et sont associés à des habitats xériques* à tempérés. Ils sont recensés en Afrique, en Eurasie et en Amérique du Nord et absents de l'Australie et de l'Amérique du Sud. En comparaison avvec d'autres familles d'abeilles, les Melittidae comprennent un grand nombre d'espèces oligolectiques* y compris des récolteurs d'huile. Pour ces dernières, leurs plantes favorites sécrètent au niveau de leurs fleurs une solution huileuse à la place d'une solution sucrée (nectar). En Europe, on recense trois genres, les *Dasypoda*, les *Macropis* et les *Melitta*.

* **Xérique** : à pluviométrie faible.

* **Oligolectique** : espèce qui présente un comportement de récolte de pollen spécialisé. Les femelles récoltent du pollen sur une seule famille de plantes et délaissent les autres plantes disponibles.

Apidae, femelle d'*Anthophora aestivalis*. Avec près de 450 espèces Anthophora est le genre le plus divers de sa famille (Cliché N. Vereecken).



Quelques caractères permettant de reconnaitre un Apidae :
A, langue longue et les deux premiers segments des palpes labiaux très développés par rapport aux deux derniers ;
B, nervation de l'aile antérieure avec la nervure basale relativement longue par rapport à la nervure cubitale (uniquement chez les espèces à trois cellules submarginales).

Portraits de famille

Les Apidae

Les Apidae comprennent les espèces probablement les plus connues du grand public comme l'abeille mellifère et les bourdons. Cette famille ubiquiste est cependant beaucoup plus vaste. En effet, elle comprend plus de 550 espèces rien que pour l'Europe et 5 600 à l'échelle mondiale. Il y a donc plus d'espèces d'abeilles dans la famille des Apidae que d'espèces de mammifères.

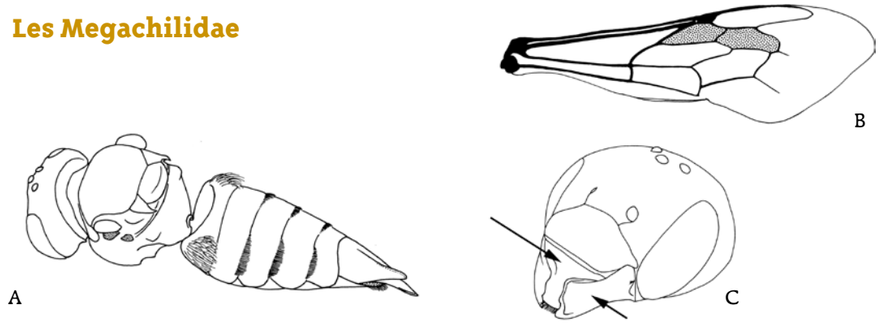
On trouve chez les Apidae la totalité des différents grands modes de vie des abeilles : cleptoparasitisme*, parasitisme social (inquilinisme)*, vie solitaire, grégarisme, socialité et eusocialité*. On y trouve aussi toute la gamme de spécialisations alimentaires, de spécialiste restreint à généraliste total. En relation avec cette diversité de comportements et de modes de vie, il y a une grande variabilité morphologique, mais tous les Apidae sont caractérisés par une langue longue, une nervation alaire particulière et un nombre d'ovarioles supérieur à trois. Chez les espèces non parasites, le pollen est transporté sur les pattes postérieures. Trois sous-familles sont communément reconnues : Xylocopinae, Nomadinae et Apinae. C'est dans la sous-famille des Apinae qu'on trouve l'abeille mellifère et les bourdons, mais aussi les euglosses ou "abeilles à orchidées" (*voir "Les euglossines, butineuses de parfums" p. 26*).

* **Cleptoparasite** : espèce qui pond dans le nid d'espèces hôtes et dont les larves "volent" les ressources des larves légitimes.

* **Parasitisme social** (inquilinisme) : comportement similaire au cleptoparasitisme mais où les espèces hôtes sont sociales. Le parasite prend le contrôle de la colonie hôte et les ouvrières nourrissent les larves du parasite.

* **Socialité et eusocialité** : des individus de différentes générations cohabitent et interagissent au sein d'une colonie. La reine assure les tâches liées à la reproduction et les ouvrières toutes les autres tâches.

Les Megachilidae



Quelques caractères permettant de reconnaitre un Megachilidae :
A, metasoma (forme triangulaire chez le genre *Coelioxys*) ;
B, nervation de l'aile antérieure avec deux cellules submarginales (*Osmia cornuta*) ;
C, tête avec un labrum (ou labre) allongé et des mandibules généralement bien développées (*Hoplitis adunca*).

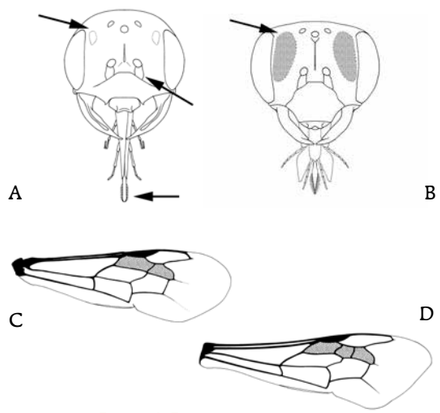
La famille des Megachilidae est la deuxième famille d'abeilles à langue longue, avec 3171 espèces recensées à ce jour, dont 455 en Europe. Si elle semble un peu moins diversifiée que les Apidae, ses membres sont déjà bien présents dans les plus anciens gisements d'abeilles fossiles. *Probombus hirsutus* est décrit du gisement de Menat en Auvergne (60 Ma) et neuf espèces sont décrites, trouvées dans de l'ambre de la Baltique (48 à 50 Ma). Les mégachilidés sont aussi un peu moins diversifiés en termes de comportements. On trouve des espèces parasites et non parasites, mais il n'y a pas d'espèce sociale comme chez les Apidae. D'un point de vue morphologique, la forme rectangulaire de leur labrum* (plus long que large) est caractéristique de la famille. Par ailleurs, les Megachilidae non parasites sont faciles à reconnaitre grâce à la brosse ventrale des femelles. Les femelles collectent en effet leur pollen sous le métasome*, alors que toutes les autres abeilles d'Europe le font sur les pattes ou dans le gésier. Par ailleurs, tous les mégachilidés d'Europe présentent deux cellules submarginales dans leur nervation alaire. Deux sous-familles sont reconnues par Michener : d'une part les Fideliinae, distribués en Afrique et en Amérique du Sud, et d'autre part les Megachilinae qui sont ubiquistes. Une troisième sous-famille, les Pararhophitinae (endémiques d'Afrique du Nord et d'Asie centrale), a été récemment reconnue sur la base d'arguments morphologiques soutenus par des études moléculaires.

Megachilidae, femelle d'*Osmia niveata*. Cette espèce affectionne les fleurs d'Asteraceae (Cliché N. Vereecken).

* **Labrum ou labre** : pièce buccale faisant office de lèvre supérieure.

* **Métasome :** chez les Hyménoptères apocrites on parle de métasome pour désigner la dernière partie du corps composée de l'abdomen soudé au dernier segment du thorax.

Portraits de famille



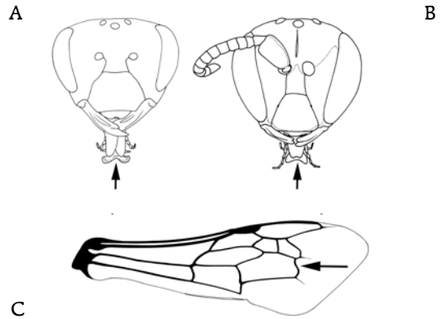
Quelques caractères permettant de reconnaitre un Andrenidae : A, tête d'une femelle du genre *Panurgus* avec une glosse courte et pointue, des sutures subantennaires doubles et de petites fovéas ; B, tête d'une femelle du genre *Andrena* avec des fovéas faciales très développées ; C, aile antérieure du genre *Panurgus* avec deux cellules submarginales ; D, aile antérieure du genre *Andrena* avec trois cellules submarginales.

Andrenidae, femelle d'*Andrena fulva*, avec sa caractéristique toison "renard roux" (Cliché N. Vereecken).

Les Andrenidae

Les Andrenidae sont des abeilles à langue courte relativement communes en Europe. On trouve facilement des espèces du genre *Andrena* dans les parcs et jardins, y compris en ville. Michener compte 2333 espèces, dont un quart est recensé en Europe.

Leur caractère le plus distinctif est la présence de deux sutures subantennaires. La glosse est aussi généralement très courte et pointue. Le genre *Andrena* est l'un des plus diversifiés en Europe, avec plus de 400 espèces. L'écologie des Andrenidae est relativement homogène : toutes les espèces nidifient dans le sol et aucune n'est cleptoparasite. Les premiers fossiles connus d'Andrenidae datent de l'Oligocène (gisement de Florissant, Colorado) même si la famille est probablement apparue beaucoup plus tôt, au cours du Crétacé.

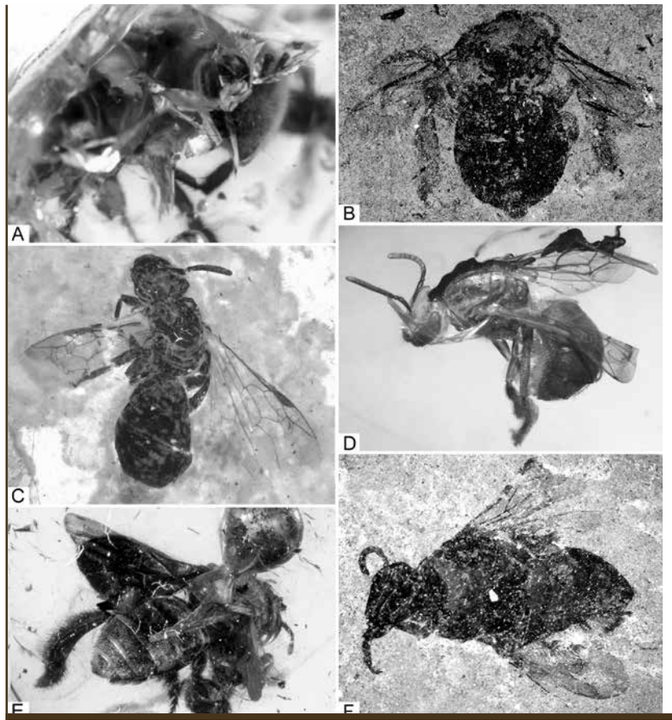


Quelques caractères permettant de reconnaitre un Colletidae : A, tête de femelle du genre *Colletes* (glosse avec l'apex bifide, suture subantennaire simple) ; B, tête de mâle du genre *Hylaeus* (glosse avec l'apex bifide, suture subantennaire simple, scape élargi, maculation sur la face) ; C, aile antérieure du genre *Colletes* avec la seconde nervure récurrente en forme de S.

Colletidae, femelle et mâle de *Colletes cunicularius*, *alias* la collète des sablières (Cliché N. Vereecken).

Les Colletidae

Les Colletidae regroupent approximativement 2 500 espèces principalement distribuées dans l'hémisphère sud. C'est probablement une famille apparue plus récemment comme semble l'indiquer aussi leur rareté dans les gisements fossiles. Seules deux espèces ont été trouvées dans l'ambre de la Dominique (-20 Ma). On reconnait couramment cinq sous-familles dont deux sont largement distribuées et présentes en Europe (148 espèces) : les Colletinae, avec le genre *Colletes*, et les Hylaeinae, avec le genre *Hylaeus*. La morphologie externe est assez variable. Les *Colletes* sont des abeilles relativement velues, qui possèdent une brosse de récolte sur les pattes postérieures et une nervation alaire particulière. Les *Hylaeus* sont presque glabres et transportent le pollen dans leur jabot. Les mâles de certaines espèces présentent une modification de la forme du scape (le premier segment de l'antenne). Il n'y a aucune espèce de colletidé cleptoparasite en Europe. Leurs choix floraux varient de spécialiste (par exemple *Colletes halophilus* sur *Aster tripolium)* à généraliste (par exemple *Colletes cunicularius*). De la même manière, les comportements de nidification sont variables : terricole pour les *Colletes*, rubicole (nichant dans des tiges creuses) pour les *Hylaeus*.

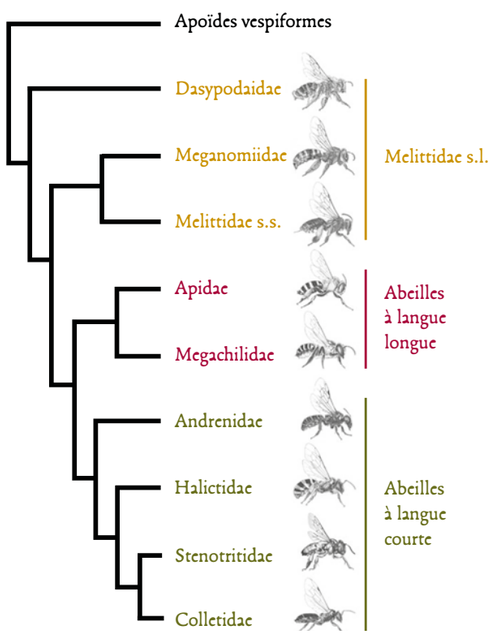


Fossiles d'abeilles.
A, *Cretotrigonaprisca* (Michener et Grimaldi) (ambre du New Jersey, USA, Crétacé) ;
B, *Paleohabropoda oudardi* Michez et Rasmont (Menat, France, Paléocène) ;
C, *Halictus petrefactus* Engel et Peñalver (bassin de Rubielos de Mora, Espagne, Miocène) ;
D, *Oligochlora eickworti* Engel (ambre de la Dominique, Miocène) ;
E, *Thaumastobombus andreniformis* Engel (ambre de la Baltique, Eocène) ;
F, *Protobombus messelensis* Engel et Wappler (Messel, Allemagne, Miocène moyen).

Une classification complexe

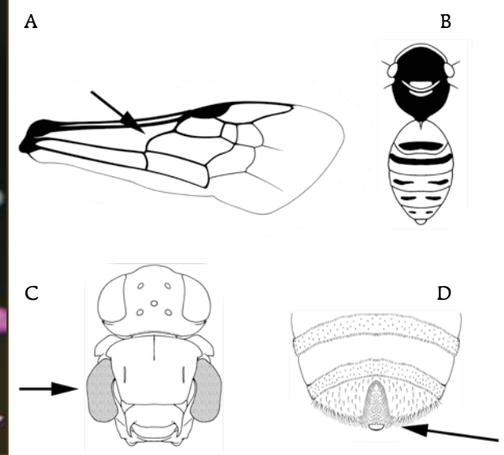
Les premières classifications des abeilles ont été proposées indépendamment en 1802 par l'anglais William Kirby et le français Pierre-André Latreille. Kirby distingua deux genres, *Apis* et *Melitta*, regroupant respectivement les abeilles à langue longue et les abeilles à langue courte. Latreille proposa une séparation en deux groupes (cette fois nommés Apiarae et Andrenetae) sur le même critère, en y ajoutant plusieurs subdivisions. Au cours du XIXe siècle, de nombreux nouveaux genres ont été décrits et les classifications se sont affinées.

Au XXe siècle, plusieurs classifications "modernes" (c'est-à-dire qui essaient d'être fidèles à la phylogenèse) vont être proposées. D'abord uniquement basées sur des critères morphologiques, elles intègreront progressivement des données moléculaires. La première classification moderne des abeilles est présentée en 1944 dans la thèse de doctorat de Michener. Michener conserve les groupes informels "*langue courte*" versus "*langue longue*", mais il est le premier à présenter une classification phylogénétique globale (reprenant l'ensemble des taxons à l'échelle mondiale) et argumentée (les critères considérés sont analysés à la lumière de leur évolution potentielle). La phylogénie proposée montre la famille des Colletidae (à langue courte) comme la famille sœur de toutes les autres familles d'abeilles. La



Phylogénie des familles d'abeilles basées sur des arguments moléculaires et morphologiques (d'après Danforth *et al.*, 2006). Les trois familles de Melittidae au sens large sont maintenant reconnues comme une seule famille.

Halictidae, *Halictus scabiosae*.
Chez cette espèce, plusieurs femelles peuvent se reproduire dans un nid commun (cliché N. Vereecken).



Quelques caractères permettant de reconnaitre un Halictidae :
A, aile antérieure du genre *Lasioglossum* avec la nervure basale nettement courbée ;
B, pattern de coloration du genre *Nomioides* ;
C, tegula très développée chez le genre *Nomiapis* ;
D, sillon à l'extrémité de l'abdomen des femelles des genres *Lasioglossum* et d'*Halictus*.

Portraits de famille

Les Halictidae

Les Halictidae comprennent plus de 3500 espèces dont 344 européennes, c'est la famille la plus importante en matière de biodiversité dans le groupe des abeilles à langue courte. Apidae et Halictidae sont les seules familles au sein desquelles des comportements eusociaux ont été observés. Chez les Halictidae, ces comportements sont apparus trois fois de manière indépendante pendant des périodes de réchauffement climatique. Le comportement social est étonnamment flexible chez certaines espèces du genre *Lasioglossum* où certaines populations sont eusociales tandis que d'autres sont totalement solitaires. En revanche, la morphologie des Halictidae est très homogène : ils sont facilement reconnaissables grâce à leur langue courte et la nervation de leur aile (leur nervure basale coudée est caractéristique : A sur la figure), mais les espèces sont très difficiles à distinguer à l'intérieur de plusieurs genres comme chez les *Lasioglossum* et les *Halictus*.

Halictidae, femelle de *Lasioglossum exnotatum*, une représentante du genre le plus divers au sein des abeilles (Cliché N. Vereecken).

famille des Apidae (à langue longue et incluant des espèces sociales comme l'abeille mellifère) est quant à elle considérée par Michener comme la plus dérivée, c'est-à-dire celle qui est apparue le plus récemment au cours de l'évolution. Cette phylogénie repose essentiellement sur la morphologie de la langue, bifide chez les Colletidae et pointue chez les autres familles d'abeilles. Étant donné que la structure bifide de la langue est une caractéristique que l'on retrouve chez les ancêtres des abeilles, les apoïdes sphéciformes, Michener a considéré cette langue bifide des Colletidae comme directement héritée de l'ancêtre commun aux guêpes et aux abeilles, et la langue pointue des autres familles comme un caractère dérivé commun à plusieurs taxons, apparu à posteriori.
Cependant, des analyses phylogénétiques combinant des arguments morphologiques et moléculaires publiées récemment ont démontré que les Colletidae étaient en fait une famille dérivée. Leurs auteurs ont alors proposé comme hypothèse que les Melittidae seraient de meilleurs candidats pour figurer à la base du clade des abeilles ; ils constitueraient un groupe paraphylétique (ne rassemblant pas l'ensemble des descendants d'un même ancêtre) de trois familles : les Dasypodaidae, les Melittidae et les Meganomiidae. Cette nouvelle topologie – depuis remise en question par la démonstration de la monophylie des Melittidae – a cependant eu des implications importantes dans la compréhension de l'évolution des abeilles, car elle implique que l'ancêtre de ces dernières était probablement déjà un spécialiste dans ses choix floraux (comme la plupart des Melittidae contemporains) et d'origine africaine.
En résumé, les abeilles sont maintenant divisées en sept familles : Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae et Stenotritidae, les Melittidae constituant le groupe frère des autres abeilles. Si les six premières familles sont toutes représentées en Europe, les Stenotritidae, qui ne comptent que deux genres, sont endémiques d'Australie. ■

Stenotritidae, *Stenotritus pubescens* (cliché USGS Bee Inventory and Monitoring Lab/CC).

Pour en savoir plus

> **Pouvreau A., 2004 –** *Les insectes pollinisateurs*, Delachaux et Niestlé, Paris.

> **Michener C. D. , 2007 –** *The bees of the world*, second edition, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

> **Vereecken N. 2017 –** *Découvrir et protéger nos abeilles sauvages*, Glénat.

> **Vereecken N. et Jacobi B, 2018 –** *Abeilles sauvages*, Glénat.