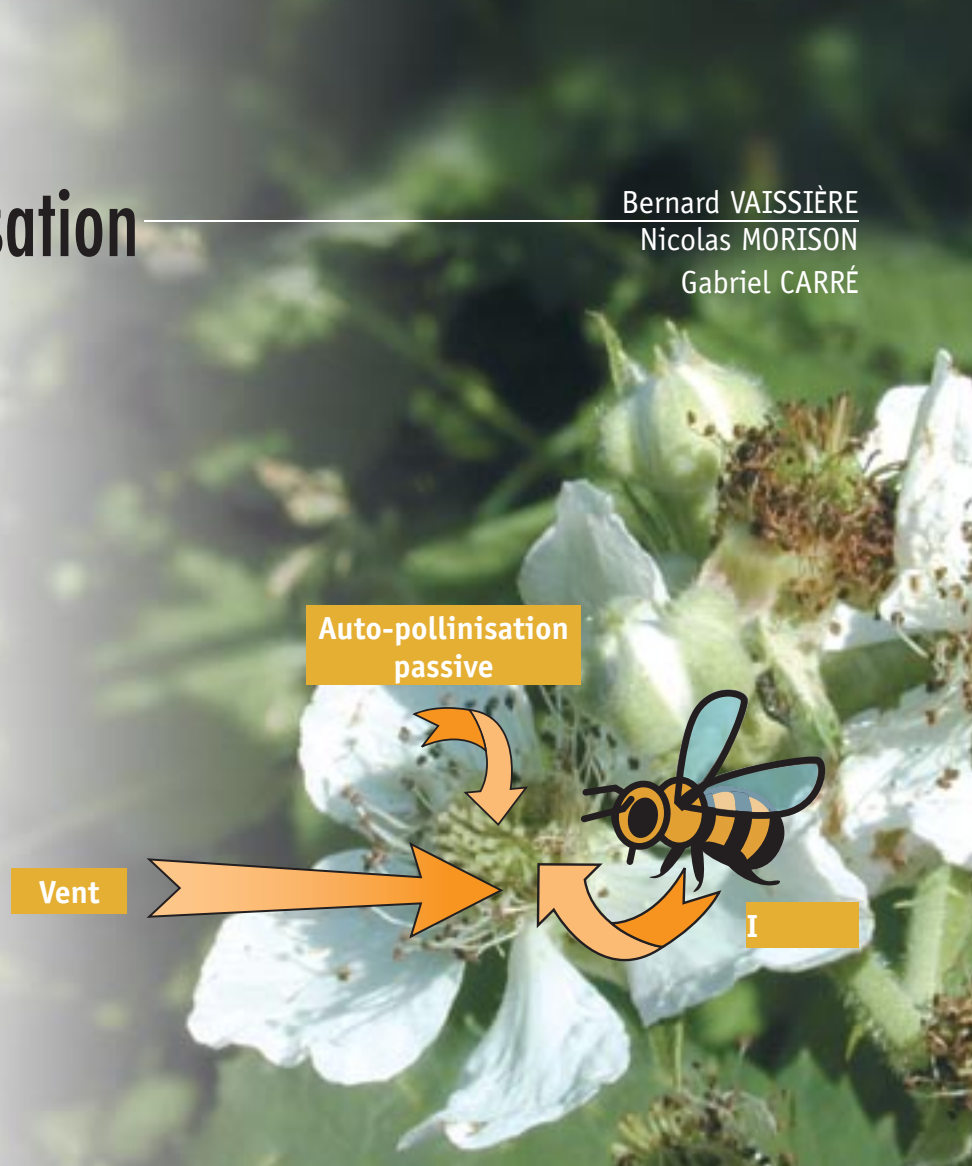




Abeilles, pollinisation et biodiversité

Bernard VAISSIÈRE
Nicolas MORISON
Gabriel CARRÉ

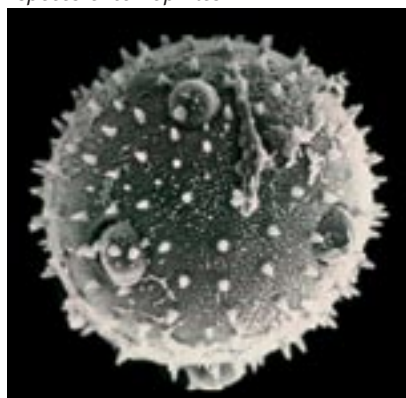
Abeilles domestiques, mais aussi bourdons, mégachiles, xylocopes, osmies ... plus de 2.500 espèces d'abeilles en Europe participent à la pollinisation. Cette pollinisation des plantes à fleurs, c'est-à-dire le transport du pollen des anthères productrices aux stigmates récepteurs, résulte principalement en Europe de trois modes de vexion : l'auto-pollinisation passive (transfert par gravité ou contact direct entre anthères et stigmates), le vent (flux polliniques aériens) et les insectes. L'auto-pollinisation passive ne constitue que rarement le mode de pollinisation dominant, même si c'est le cas pour le blé et le soja. Le vent est le vecteur de pollen principal chez seulement 10 % des plantes à fleurs (espèces anémophiles), tandis que les insectes pollinisent toutes les autres espèces de façon exclusive ou dominante (espèces entomophiles) (Buchmann & Nabhan 1996, Allen-Wardell et al. 1998).



Principaux modes de pollinisation en Europe

Beaucoup d'insectes floricoles se nourrissent de pollen et/ou nectar sans intervenir de façon significative dans la pollinisation. Les insectes pollinisateurs comprennent certains coléoptères (nitidulidés pour les *Magnolia*), lépidoptères (papillons de jour pour les œillets *Dianthus* sp. et papillons de nuit pour les *Datura* sp.), et diptères (mouches), en particulier les syrphes sur les alliacées (oignon) et les ombellifères (carotte). Mais ce sont surtout les hyménoptères avec les abeilles qui ont une relation indissociable avec les fleurs (Faegri & van der Pijl 1971). En effet, la morphologie des abeilles (présence de poils branchus sur le corps), leur régime alimentaire constitué exclusivement de nectar et de pollen et leur comportement de butinage (fidélité à une espèce de plante lors d'un voyage) en font des vecteurs de pollen particulièrement efficaces et précis (Michener 2000). Le mutualisme (relations mutuellement bénéfiques) qui lie abeilles et fleurs a conduit à la co-évolution et à la diversité des espèces que l'on connaît aujourd'hui (Crepet 1984).

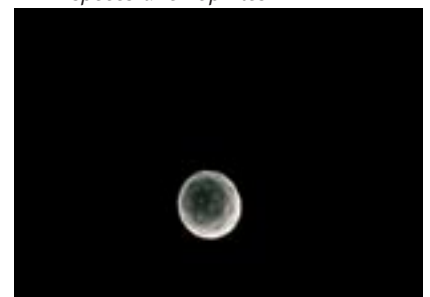
Morphologie du pollen examinée en microscopie électronique à balayage
Espèces entomophiles Espèces anémophiles



Courge ou courgette (*Cucurbita pepo*) avec pellicule de pollen visible sur l'exine



Tournesol (*Helianthus annuus*)



Amaranthe (*Amaranthus* sp.)



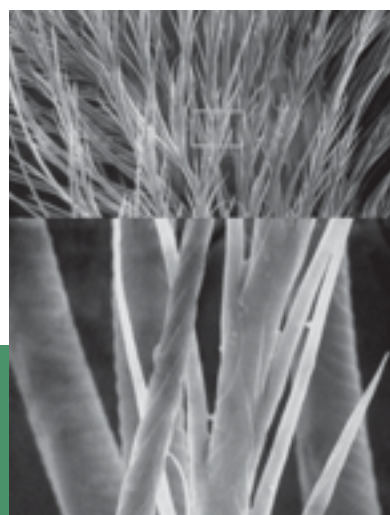
Maïs (*Zea mays*)

©Bernard Vaissière / INRA Avignon

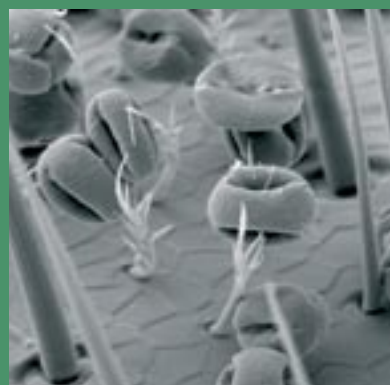
Plus de 20.000 espèces d'abeilles dans le monde contribuent à la survie et à l'évolution de plus de 80 % des espèces végétales (Burd 1994, Buchmann & Nabhan 1996, Allen-Wardell et al. 1998, Michener 2000).

La pollinisation effectuée par les abeilles est remarquable sur les plans quantitatif et qualitatif. En effet, sur le plan quantitatif, les abeilles transportent couramment des dizaines de milliers de grains de pollen sur leurs corps et elles en déposent de grandes quantités sur les stigmates, avec pour conséquence une sélection possible des tubes polliniques dans le style jusqu'aux ovules. Sur le plan qualitatif, en allant de fleurs en fleurs, les abeilles transportent du pollen issu d'individus d'une même espèce mais génétiquement

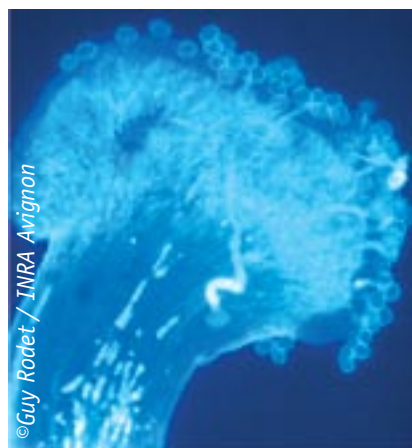
différents et le dépôt d'allo-pollen permet la fécondation croisée et la reproduction de toutes les espèces auto-incompatibles. Enfin, en déposant sur les stigmates du pollen viable de plusieurs espèces acquis lors de plusieurs voyages successifs ou dans la colonie (abeilles sociales comme l'abeille domestique), les abeilles ont aussi largement contribué à l'évolution des espèces végétales en permettant des croisements interspécifiques et intergénériques.



Poils branchus qui caractérisent la toison des abeilles (toison d'Agapostemon angelicus, une halicte ; cliché pris en microscopie électronique à balayage)



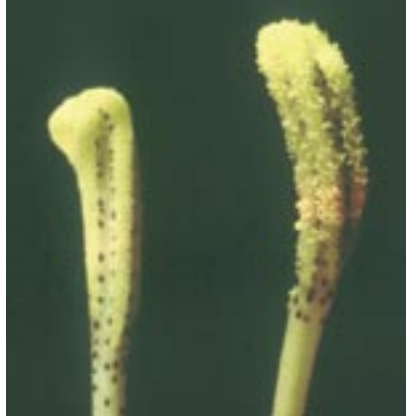
Détail de la toison d'une abeille domestique (Apis mellifera) qui butinait sur une fleur de kiwi. Des grains de pollen de kiwi sont présents sur les poils branchus.



Stigmate d'une fleur de trèfle blanc (Trifolium repens) exposée à une seule visite d'abeille domestique. On voit les grains de pollen qui ont germé avec les tubes polliniques qui ont pénétré le style. Le trajet de ces tubes est visible par la coloration au bleu d'aniline qui rend les bouchons de callose fluorescents (cliché pris en microscopie optique à fluorescence). Le trèfle blanc étant auto-incompatible, ces tubes polliniques indiquent le dépôt d'allo-pollen sur le stigmate.



Exemple de la biodiversité végétale rendue possible par la pollinisation par les insectes. Seules les espèces pollinisées par les insectes présentent des pièces florales richement colorées qui sont aussi appréciées par l'Homme!



Stigmates d'une fleur de cotonnier (Gossypium hirsutum) isolée des abeilles (à gauche) et exposée aux abeilles (à droite). Les abeilles ont déposé plusieurs centaines de grains de pollen en quelques heures (les fleurs de cotonnier restent ouvertes une seule journée).

Les abeilles sont essentielles au maintien de la biodiversité végétale des milieux naturels. Lorsqu'un sol nu est laissé en friche, les premières espèces qui le colonisent sont généralement des plantes à cycle court qui se développent rapidement et dont la reproduction sexuée ne fait pas appel aux insectes (mouron des champs, séneçon, de nombreuses crucifères comme la capselle bourse-à-Pasteur, et des graminées). Ces espèces ont des fleurs très petites qui ne sont presque jamais visitées par les abeilles. Au contraire, le terme final des successions végétales en milieu tempéré contient essentiellement des plantes pérennes, majoritairement allogames, c'est-à-dire nécessitant une fécondation croisée. Beaucoup de ces espèces dépendent largement ou exclusivement des abeilles pour assurer leur

©Bernard Vaissière / INRA Avignon

©Bernard Vaissière / INRA Avignon

©Frédéric Malaboeuf / INRA Avignon

©Nicolas Morison / INRA Avignon



fécondation. On peut citer des essences forestières comme certaines rosacées (alisier, merisier, sorbier), des érables, les espèces ligneuses comme les genêts, les hélianthèmes, les éricacées (airelle, bruyère, callune), et aussi des espèces pérennes herbacées comme les sauges et les orchidées. Les abeilles contribuent à la survie de toutes ces espèces ainsi qu'au cortège de vie sauvage qui leur est associée (insectes, oiseaux, rongeurs, mammifères,...)



©Nicolas Morison / INRA Avignon

Bourdon (Bombus terrestris) en train de vibrer une fleur de tomate (Lycopersicon esculentum) et, ce faisant, de la polliniser



©Nicolas Morison / INRA Avignon

Colonies d'abeilles domestiques apportées en début de floraison pour polliniser un champ d'oignons porte-graine pour la production de semence

par les fleurs pollinisées sans intervention des insectes. Ces chiffres ont été obtenus dans les conditions d'un peuplement végétal très dense et uniforme puisqu'il s'agissait d'une variété cultivée dans un champ de plusieurs hectares. Ils seraient certainement bien supérieurs dans le cas de plantes sauvages isolées. Notons également qu'en agriculture, les abeilles interviennent dans la pollinisation de très nombreuses cultures dans quatre secteurs principaux : l'arboriculture fruitière, en particulier les rosacées fruitières (abricotier, amandier, cerisier, pêcher, poirier, pommier et prunier) et le kiwi ; les grandes cultures (sarrasin, cultures oléagineuses : colza et tournesol, et protéagi-

Ombelle d'oignon (Allium cepa) en fleurs avec une abeille sauvage en train de butiner - exemple de culture porte-graine d'un légume (oignon) qui dépend des abeilles pour la production de semence

Lorsque l'on parvient à quantifier l'action des autres vecteurs de pollen comme l'auto-pollinisation passive et la pollinisation par le vent, on réalise combien le rôle des abeilles est important. Ainsi, une méthodologie récemment mise au point dans notre laboratoire a montré qu'en parcelles de production d'oignon porte-graine, la pollinisation par les abeilles contribue pour 66 % de la production de semence dans une variété dont les plantes auto-fertiles produisent du pollen. Au-delà du simple rendement, la qualité germinative des graines issues des fleurs visitées par les abeilles est plus de 10 % supérieure à celle des graines produites



©Nicolas Morison / INRA Avignon



Une bonne pollinisation assurée par les abeilles est essentielle pour produire des fraises bien formées. A gauche, fraise issue d'une fleur isolée des abeilles

Fleur de fraisier (Fragaria ananassa) butinée par une abeille domestique



©Patrick Sardan / Comité Economique du Prunier

Abeille domestique en train de prélever du nectar sur une fleur de prunier d'Ente (*Prunus domestica*)



©Nicolas Morison / INRA Avignon

Colonies d'abeilles domestiques apportées en début de floraison pour polliniser un verger d'abricotiers (*Prunus armeniaca*).



©Nicolas Morison / INRA Avignon

Hampe florale d'*Ophrys passionis*, une espèce d'orchidées pollinisée par les mâles d'andrénes par pseudo-copulation.

neuses : féverole) ; les cultures maraîchères (cucurbitacées : courgette, melon et pastèque, solanées : tomate, poivron, et aubergine, fraises et petits fruits rouges) ; les cultures porte-graine des espèces indiquées précédemment mais aussi d'espèces fourragères comme la luzerne ou les trèfles, de nombreux légumes et condiments (artichaut, chou, fenouil, oignon, persil, poireau, scarole et frisée). Quand on y regarde de près, il est difficile d'imaginer un seul repas auquel les abeilles ne soient pas associées de près par leur activité pollinisatrice !

La production de 84 % des espèces cultivées en Europe dépend directement de la pollinisation par les insectes, et plus particulièrement par les abeilles (Williams 1994). Mais la pollinisation constitue un service écologique fragile qui dépend pour une large part de l'agro-écosystème (Kremen et al. 2002, Ricketts et al. 2004). En effet, en Europe comme dans la plupart des pays industrialisés, les populations d'abeilles sont en rapide déclin depuis une cinquantaine d'années et cette tendance semble s'accroître (Williams 1986, Rasmont & Mersch 1988, Corbet et al. 1991, Day 1991, Banaszak 1995). Les facteurs responsables sont multiples et l'on peut citer pour les abeilles sauvages : le remembrement et la fragmentation des habitats (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999, Steffan-Dewenter et al. 2002) et, pour toutes les espèces, les changements de rotation (réduction des surfaces de lé-

gumineuses fourragères), l'intensification des pratiques agricoles (Banaszak 1995) et les applications de pesticides (Kevan 1977, O'Toole 1993). De surcroît, on peut citer pour l'abeille domestique les ravages de l'acarien parasite *Varroa destructor*, sans parler des risques liés à l'installation possible en Europe du coléoptère des ruches, *Aethina tumida*, qui fait déjà des ravages en Amérique du Nord. Aujourd'hui, l'abondance mais aussi la biodiversité des abeilles apparaissent comme des facteurs de production pour les cultures entomophiles (Klein et al. 2002, Roubik 2002), et assurent le maintien de la biodiversité végétale. Il est donc essentiel pour la pollinisation des plantes cultivées mais aussi sauvages de ne pas miser sur une seule espèce de pollinisateurs et de prendre en compte l'importance des interactions entre milieu naturel et cultivé pour la faune pollinisatrice (prenons par exemple le cas des *Ophrys* pollinisés par leur sexe masculin par des mâles d'andrénes qui se nourrissent de nectar et pollen sur d'autres plantes dont des espèces cultivées). La biodiversité des pollinisateurs dans les parcelles agricoles augmente en parallèle avec la proportion de milieu naturel dans leur environnement et avec la proximité par rapport aux zones de milieu naturel ou semi-naturel les plus proches (Kremen et al. 2002 & 2004, Ricketts et al. 2004). Mais cette interaction entre milieu naturel et cultivé est à double tranchant car la survie des abeilles sauvages est liée dans une large mesure aux trai-

tements effectués sur les parcelles cultivées. En Europe, plus de 80 % des abeilles sauvages sont solitaires (Westrich 1989) et, pour ces dernières, les doses « sublétales » de pesticide s'avèrent généralement létales d'un point de vue écologique puisque les insectes contaminés n'ont pas de descendance.

Pour mieux cerner l'ampleur et les conséquences potentielles du déclin de la biodiversité sur les écosystèmes européens, le programme intégré ALARM (Assessing Large-scale environmental Risks for biodiversity with tested Methods;



©Mohamed El-Maataoui / Université d'Avignon

Ombelle de coriandre (*Coriandrum sativum*) en fleurs avec une abeille domestique. La coriandre est un exemple de condiment dont la production de graines est très dépendante des abeilles.



<http://www.alarmproject.net>) a pour objectif sur cinq ans (2004-2008) de quantifier les risques encourus par la biodiversité terrestre et aquatique ainsi que l'impact potentiel de son déclin à l'échelle de l'Europe. Avec 52 partenaires, ALARM constitue à ce jour le plus important programme de recherche sur la biodiversité financé par l'Union européenne. Il comprend 4 modules (changements climatiques, produits chimiques, espèces invasives et pollinisateurs) complétés par un module transversal socio-économique. Dans le cadre du module pollinisateurs, l'objectif est de déterminer l'évolution récente des populations d'insectes pollinisateurs et d'évaluer l'impact potentiel de leur déclin sur la flore sauvage et l'agriculture en Europe.

En 1996, la FAO (Nations unies) a lancé un cri d'alarme à l'attention de tous les gouvernements pour sauvegarder la faune pollinisatrice et favoriser la survie de ces auxiliaires qui contribuent à la beauté de nos paysages les plus chers aussi bien qu'à notre menu quotidien. Aujourd'hui, les travaux de recherche doivent permettre de mobiliser de nouvelles connaissances pour y répondre.



Abeille solitaire (Chalicodoma muraria, Apidae) en train de butiner sur une fleur d'asphodèle (Asphodelus ramosus).

©Nicolas Morison / INRA Avignon



Cétoine (coléoptère) sur une fleur de robinier (Robinia pseudacacia). Les cétoines sont des insectes floricoles qui consomment les pièces florales et ont une activité pollinisatrice nulle, voire négative, car ils consomment le pollen et le déplacent fort peu.

Laboratoire de Pollinisation Entomophile, Unité mixte de recherche 406 Écologie des invertébrés INRA-UAPV, INRA site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9, France



*Dr Bernard E. Vaissière
Chargé de recherche, responsable du laboratoire de pollinisation entomophile, INRA, Avignon*

Références

ALLEN-WARDELL G, BERNHARDT P, BITNER R, BURQUEZ A, BUCHMANN S, CANE J, COX PA, DALTON V, FEINSINGER P, INGRAM M, INOUE D, JONES CE, KENNEDY K, KEVAN P, KOPOWITZ H, MEDELLIN R, MEDELLINMORALES S, NABHAN GP, PAVLIK B, TEPEDINO V, TORCHIO P, WALKER S., 1998. - *The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. Conservation Biology* 12, 8-17.

BANASZAK J. 1995. - *Natural resources of wild bees in Poland and an attempt at estimation of their changes. p. 11-25 in Banaszak J. (ed) Changes in fauna of wild bees in Europe. Pedagogical Univ., Bydgoszcz, Poland.*

BUCHMANN SL, NABHAN. 1996. *The forgotten Pollinators. Island Press, Washington, D.C. Shearwater Books, Coverlo, California, 320 pp.*

BURD, M. 1994. - *Bateman principle and plant reproduction - the role of pollen limitation in fruit and seed set. Bot. Rev. 60, 83-139.*

CORBET SA, WILLIAMS IH, OSBORNE JL. 1991. - *Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European community. Bee World* 72, 47-59.

CREPET, W.L. 1984. - *Advanced (constant) insect-pollination mechanisms: pattern of evolution and implications vis-a-vis angiosperm diversity. Ann. Missouri Bot. Gard. 71, 607-630.*

DAY MC. 1991. *Towards the conservation of acu-*

leate Hymenoptera in Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, Nature and Environment Series 51. Council of Europe Press, Strasbourg. 80pp.

FAEGRI, K, VAN DER PIJL L. 1971. *The principles of pollination ecology. 2nd rev. Ed. Pergamon Press, New York, NY. 291 pp.*

KEVAN PG. 1977. - *Blueberry crops in Nova Scotia and New Brunswick: pesticides and crop reductions. Canad. J. Agric. Econ. 25, 61-64.*

KLEIN AM, STEFFAN-DEWENTER I, TSCHARNTKE T. 2002. - *Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. Proc. Roy. Soc. London (B) 270, 955-961.*

KREMEN C, WILLIAMS NM, THORP RW. 2002. - *Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensifications. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, 16812-16816.*

KREMEN C, WILLIAMS NM, BUGG RL, FAY JP, THORP RW. 2004. - *The area requirements of ecosystem service : crop pollination by native bee communities in California. Ecol. Lett. 7, 1109-1119.*

MICHENER CD. 2000. *The bees of the world. John Hopkins Univ. Press, Baltimore, Maryland, USA. 913 pp.*

O'TOOLE C. 1993. - *Diversity of native bees and agroecosystems. p.69-106. in J. LaSalle & I. Gauld (eds) Hymenoptera and Biodiversity.*

Commonwealth Agricultural Bureau International, London.

RASMONT P, MERSCH P. 1988. - *Première estimation de la dérive faunique chez les bourdons de la Belgique (Hymenoptera: Apidae). Ann. Soc. roy. zool. Belgique 118, 141-147.*

RICKETTS TH, DAILY GC, EHRLICH PR, MICHENER CD. 2004. - *Economic value of tropical forest to coffee production. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 101, 12579-12582.*

ROUBIK DW. 2002. *The value of bees to the coffee harvest. Nature* 417, 708.

STEFFAN-DEWENTER I, MÜNZENBERG U, BÜRGER C, THIES C, TSCHARNTKE T. 2002. - *Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. Ecology* 83, 1421-1432.

STEFFAN-DEWENTER I, TSCHARNTKE T. 1999. - *Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. Oecologia* 121, 432-440.

WESTRICH, P. 1989. *Die Wildbienen Baden-Württembergs. Eugen Ulmer, Stuttgart. 972 pp. 2 volumes.*

WILLIAMS IH. 1994. - *The dependence of crop pollination within the European Union on pollination by honey bees. Agricultural Zoology Reviews* 6, 229-257.

WILLIAMS PH. 1986. - *Environmental changes and the distribution of British bumble bees (Bombus Latr.) Bee World* 67, 50-61.