

# Les abeilles, des ouvrières agricoles à protéger

Sous la direction  
d'Axel Decourtye



1

---

La pollinisation  
par les abeilles:  
identité  
et valeurs

---

# 1

# Les mécanismes de la pollinisation

Bernard Vaissière

## Introduction

La pollinisation implique la présence de pollen, phénomène qui concerne uniquement les angiospermes (plantes à fleurs) et les gymnospermes (principalement les conifères), chez lesquels les grains de pollen sont transférés des étamines aux ovules<sup>1</sup>. Ces ovules sont nus chez les gymnospermes, mais insérés dans un ovaire chez les angiospermes. Les gymnospermes ne concernant aucune culture pollinisée par les insectes, cette revue se limite aux plantes à fleurs.

Chez les plantes à fleurs, l'ovule n'est donc plus exposé directement au pollen, mais il est inséré dans une structure complexe, le pistil, constituée d'un ovaire qui entoure l'ovule et de tissus qui vont acheminer les gamètes mâles jusqu'aux gamètes femelles que contient l'ovule (le sac embryonnaire). Le stigmate va réceptionner le pollen et permettre sa germination et sa croissance, et le style ensuite va permettre – ou non – la croissance des gamètes mâles jusqu'aux gamètes femelles. La pollinisation chez les angiospermes est de ce fait constituée de deux phases distinctes qu'il convient de bien prendre en compte : le processus de transfert du pollen depuis les anthères productrices jusqu'au(x) stigmate(s) (pollinisation *sensu lato*), suivi de la croissance des tubes polliniques et de l'acheminement des noyaux spermatiques (les spermatozoïdes des plantes) jusqu'aux ovules (pollinisation *sensu stricto*), après quoi commence la fécondation<sup>2</sup>. Ainsi définie, la pollinisation est le préalable incontournable à la fécondation et donc à la reproduction sexuée des plantes à fleurs et à la production de fruits et de graines. Il existe bien sûr des exceptions avec les plantes qui produisent des fruits sans fécondation – les plantes parthénocarpiques – comme les bananes ou les concombres cultivés sous serre (concombres gynodioïques, c'est-à-dire qui ne produisent que des fleurs femelles<sup>3</sup>) et, de façon beaucoup plus rare, chez des plantes qui produisent des graines viables sans fécondation – les plantes apomictiques – comme par exemple le pissenlit (*Taraxacum officinale* s.l.)<sup>4</sup>. L'exemple du pissenlit est intéressant car il montre qu'il n'y a pas de lien étroit et direct entre le régime de reproduction d'une plante et sa production de ressources utilisables par les insectes pollinisateurs puisque le pissenlit produit abondamment nectar et pollen butinés par les abeilles mellifères et

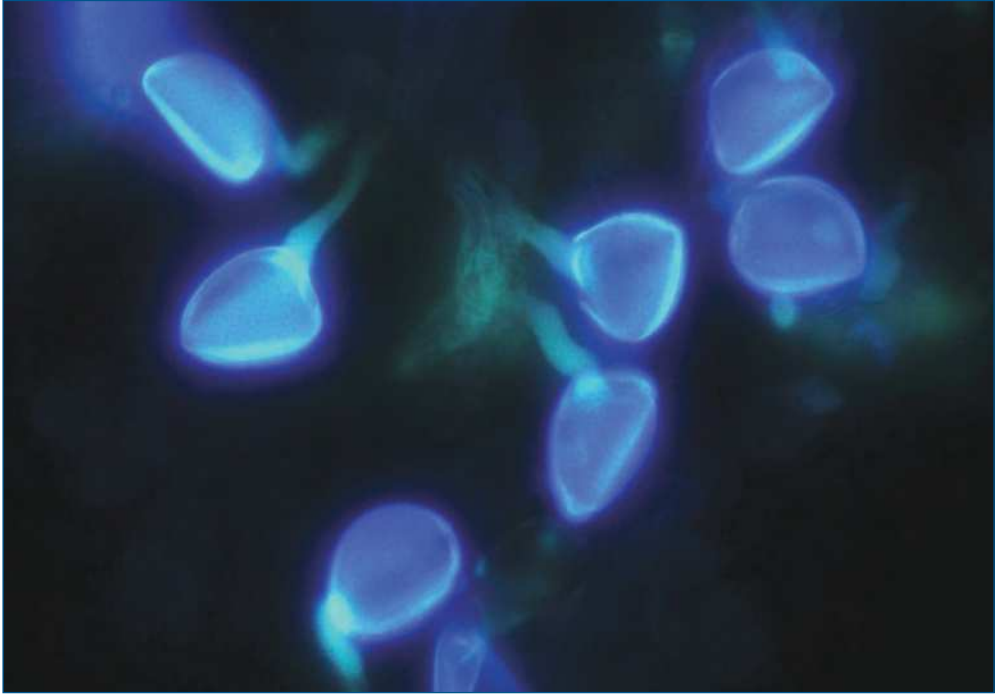
1. Faegri et van der Pijl, 1979

2. Dumas, 1984.

3. Pandolfini *et al.*, 2010.

4. Van Dijk et Baks-Schotman, 2004.

sauvages alors qu'il n'a pas besoin de pollinisation<sup>5</sup>. Par ailleurs, dans un contexte de déclin de l'abondance et de la diversité des insectes pollinisateurs, des auteurs ont suggéré d'avoir plus largement recours aux cultures parthénocarpiques pour pouvoir ainsi se dispenser de leurs services<sup>6</sup>.



▲ **Photo 1.1:** Surface d'un stigmate d'oignon avec des grains de pollen ayant germé et des tubes polliniques formés dans le style (microscopie en épifluorescence).

Source: Yiftach Vaknin, INRA Avignon

## Les trois principaux modes de pollinisation

Les grains de pollen étant de petite taille (10-180  $\mu\text{m}$  en moyenne) et généralement dispersés en grains peu agglomérés (à l'exception des orchidées dont le pollen est regroupé en pollinies), ils sont aisément véhiculés par des agents abiotiques (comme la gravité, l'eau ou le vent) ou biotiques comme les animaux (zoophilie). Ces derniers sont de loin les plus importants pour réaliser le service de pollinisation puisqu'ils assurent 78 % de la pollinisation des espèces végétales en milieu tempéré et jusqu'à 94 % en milieu tropical<sup>7</sup>. Il en est de même pour ce qui concerne les espèces cultivées puisqu'au niveau mondial, ce sont

5. Hicks *et al.*, 2016; Lerman et Milam, 2016.

6. Knapp *et al.*, 2016.

7. Ollerton *et al.*, 2011.

85 % des espèces végétales les plus importantes pour nourrir l'humanité qui sont pollinisées de façon dominante ou exclusive par les animaux, et en particulier par les insectes<sup>8</sup>. Ainsi le déclin des insectes pollinisateurs pourrait avoir des conséquences non négligeables en termes de sécurité alimentaire et de santé humaine<sup>9</sup>.

Mais on aurait tort pour autant de sous-estimer l'action des vecteurs abiotiques comme mode de pollinisation des plantes cultivées car ceux-ci interviennent dans la pollinisation de cultures majeures. Ainsi la gravité ou le contact direct entre anthère et stigmate qui permettent l'autopollinisation passive constitue le mode de pollinisation principal du blé (*Triticum aestivum*) et de la plupart des variétés de soja cultivées en Europe (*Glycine max*) car leurs fleurs sont cléistogames, c'est-à-dire qu'elles ne s'ouvrent pas à l'extérieur. Lorsque pollinisation et fécondation s'effectuent normalement, sans intervention d'un vecteur extérieur, on parle d'autofertilité comme par exemple chez le pêcher (*Prunus persica*)<sup>10</sup>, culture qui est par ailleurs largement visitée par les abeilles mellifères et sauvages. À noter aussi que le niveau d'autofertilité d'une espèce partiellement entomophile comme la féve-sole (*Vicia faba*) peut varier de façon très importante entre différentes variétés au sein de l'espèce<sup>11</sup>.

Le vent, qui intervient en dispersant les flux polliniques atmosphériques ainsi qu'en secouant les fleurs, constitue le troisième mode de pollinisation dominant (pollinisation anémophile) pour de nombreuses cultures majeures comme le maïs (*Zea mays*), le riz (*Oryza sativa*), ainsi que pour des variétés hybrides actuelles de colza d'hiver comme cela a été démontré récemment<sup>12</sup>.

## Quelle source de pollen ?

À côté du vecteur de pollen, le deuxième élément essentiel intervenant pour caractériser les mécanismes de pollinisation d'une culture est l'origine du pollen requis. C'est là que la pollinisation *sensu stricto* va jouer un rôle dominant. En effet, si nombre d'espèces sont autocompatibles, c'est-à-dire que la croissance des tubes polliniques et la fécondation peuvent intervenir avec de l'autopollen (pollen issu d'un génotype similaire à celui dont l'ovule est issu), on estime qu'un tiers des espèces végétales sont auto-incompatibles, ce qui signifie que pour germer et donner lieu à fécondation le pollen doit parvenir sur le stigmate d'un individu génétiquement différent de celui qui a donné ce pollen<sup>13</sup>. Pour ces espèces, il faut que la pollinisation s'effectue avec de l'allopollen, et l'on parle alors de pollinisation croisée. Notons qu'il n'y a pas de lien direct entre la source de pollen qui doit parvenir sur une fleur pour la polliniser et le mode de pollinisation. Ainsi le melon (*Cucumis melo*) est totalement autocompatible, mais il a des fleurs qui sont strictement entomophiles car ses fleurs sont monoïques (fleurs mâles et femelles distinctes disposées sur un même

---

8. Klein *et al.*, 2007.

9. Smith *et al.*, 2015.

10. Byrne *et al.*, 2012.

11. Mesquida *et al.*, 1990.

12. Ouvrard *et al.*, 2017.

13. Franklin-Tong, 2010.

individu), et nécessite donc des insectes pour sa pollinisation. Au contraire, le châtaignier (*Castanea* spp.) et la noisette (*Coryllus* spp.) sont strictement auto-incompatibles et anémophiles, le rôle éventuel des insectes dans leur pollinisation restant encore sujet à débat.

La gestion de la pollinisation d'une culture est très différente selon que celle-ci est auto-compatible ou non puisque dans le premier cas le pollen pourra provenir de la culture de production, alors que la variété auto-incompatible nécessitera du pollen provenant d'une variété pollinisatrice différente de la variété de production (la variété pollinisatrice), rendant la pollinisation nettement plus difficile. Il est à noter que cette caractéristique peut varier selon les variétés au sein d'une espèce : ainsi les variétés traditionnelles d'abricotiers (*Prunus armeniaca*) comme Bergeron sont autocompatibles, alors que les nouvelles variétés américaines comme Tomcot® sont strictement auto-incompatibles. Il en est de même lorsque le pollen n'est pas disponible chez le parent qui porte les ovules soit parce que la culture est monoïque avec des fleurs mâles et femelles sur la même plante mais séparées comme chez les courgettes *Cucurbita pepo* (entomophiles) ou les châtaigniers (anémophiles), soit dioïque comme chez le kiwi (*Actinidia deliciosa*) qui compte des lianes mâles et des lianes femelles distinctes (entomophiles). Un cas particulier concerne les cultures porte-graines pour la production de semence hybride chez lesquelles l'objectif est de transférer le pollen d'une lignée mâle fertile (qui sera broyée juste après la floraison) vers une lignée mâle stérile (sur laquelle sera récoltée la semence hybride). La pollinisation d'espèces entomophiles est particulièrement délicate dans cette situation car les lignées mâles et femelles (mâle stérile) doivent être suffisamment divergentes pour donner une bonne vigueur hybride, mais sans pour autant affecter le butinage des insectes (généralement des abeilles) sur les deux lignées afin qu'il y ait un transfert efficace de pollen de l'une à l'autre.



▲ **Photo 1.2:** Alternance de bandes de rangs mâle fertile et de rangs mâle stérile en production de semence hybride de colza

Ce dispositif (4 rangs mâle fertile alternant avec 14 rangs mâle stérile) nécessite que les insectes transfèrent le pollen de la lignée avec pollen à la lignée mâle stérile.

**Source:** Jean-Christophe Conjeaud, ANAMSO

## Les conditions d'une bonne pollinisation

Le déficit de pollinisation d'une culture correspond à une réception de pollen insuffisante qualitativement ou quantitativement au niveau des stigmates, ce qui conduit à une baisse de rendement et/ou de qualité<sup>14</sup>. Sur le plan quantitatif, une bonne pollinisation implique d'abord une quantité suffisante de pollen sur le stigmate. Cet effectif dépend en premier lieu de la viabilité du pollen déposé et aussi du nombre d'ovules par fleur avec des extrêmes allant d'un ovule par fleur chez le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*, espèce entomophile auto-incompatible) à plus de mille ovules par fleur chez le kiwi. Mais dénombrer la quantité de pollen requise pour parvenir à une bonne pollinisation sur la base de ces seules données ne suffit pas car il faut tenir compte du facteur de masse de pollen déposé : une quantité élevée conduit à un taux de germination plus élevé du pollen déposé accompagnée d'une croissance plus rapide des tubes polliniques, d'une meilleure fécondation, d'un meilleur taux de fructification et au final d'une qualité des fruits améliorée<sup>15</sup>. Ce phénomène proviendrait d'une production plus importante d'hormones favorables à la croissance du pollen émises conjointement par le pollen et par le style.

Un deuxième phénomène concerne cette fois la qualité génétique du pollen déposé sur le stigmate. Il ne s'agit pas ici uniquement de l'origine compatible ou non du pollen reçu sur le stigmate d'une espèce auto-incompatible, mais d'un phénomène plus général qui touche aussi les espèces compatibles comme la courgette *Cucurbita pepo*<sup>16</sup> et que l'on explique par la compétition gamétique : la présence de plus de pollen d'origine génétique variée permet d'augmenter le niveau de reproduction et aussi la qualité et la variance de la descendance<sup>17</sup>. Autrement dit, ces éléments sont très importants pour que la pollinisation permette d'obtenir non seulement un bon rendement, mais aussi une bonne qualité germinative des semences et une bonne vigueur de la descendance<sup>18</sup>.

Un autre élément important à prendre en compte est le calendrier des événements de la pollinisation, et plus précisément la durée de la période effective de pollinisation (PEP). La PEP est la période durant laquelle le stigmate peut recevoir du pollen et que cela conduise à la fécondation des ovules<sup>19</sup>. Ici encore, la durée de cette période est très variable avec des valeurs allant de quelques heures chez la courgette ou la laitue (*Lactuca sativa*) à plus de dix jours chez la carotte porte-graine (*Daucus carota*)<sup>20</sup>. La PEP varie selon les conditions climatiques et celle du colza, par exemple, est directement dépendante de la température cumulée emmagasinée par la fleur (mesurée en degrés-jours)<sup>21</sup>.

---

14. Wilcock et Neiland, 2002; Vaissière et al., 2011.

15. Zhang et al., 2010.

16. Davis et al., 1987.

17. Schlichting et al., 1990.

18. *Idem*.

19. Sanzol et Herrero, 2001.

20. Planque et al., 2016.

21. Bonhomme, 2000.

## Pollinisation et abeilles : une relation de mieux en mieux comprise, mais une gestion qui demeure complexe

Les insectes constituent les agents pollinisateurs des cultures les plus importants pour ce qui est du nombre d'espèces végétales, et dans la majorité des cas cette faune se limite même aux abeilles<sup>22</sup>. Cette pollinisation mellitophile requiert que l'insecte visite les fleurs pour transporter le pollen des anthères aux ovules. Il doit donc y avoir des ressources disponibles qui justifient ces visites. La pollinisation par les abeilles n'est pas un parasitisme dans lequel l'insecte se nourrit aux dépens de la plante et pollinise volontairement les fleurs pour y pondre ensuite sa descendance, comme chez certains figuiers (*Ficus carica*). Chez les abeilles, on parle de mutualisme, car abeilles et fleurs interagissent toutes deux pour leur bénéfice réciproque, mais leur action n'est pas volontaire. Les abeilles vont dans les fleurs pour y chercher des ressources alimentaires qui sont le plus souvent du nectar (pour les hydrates de carbone) et du pollen (pour les protéines, les vitamines, les minéraux et les acides gras essentiels). Nectar et pollen constituent les facteurs d'attraction des abeilles et leurs caractéristiques sont essentielles pour assurer la visite des fleurs. Les autres caractéristiques florales – odeurs, parfums, couleurs, morphologie – sont importantes comme facteur d'identification et de renforcement du comportement vis-à-vis de la fleur qui fait l'objet d'un véritable apprentissage. Quatre caractéristiques confèrent aux abeilles leur efficacité pollinisatrice : 1) leur pilosité (la présence de poils branchus sur tout ou partie de leur corps est ce qui donne aux abeilles la possibilité de transporter de grandes quantités de pollen et aussi ce qui les différencie morphologiquement des guêpes); 2) leur alimentation constituée essentiellement de nectar et de pollen qui les conduit à visiter abondamment les fleurs pour obtenir ces ressources; 3) leur fidélité à une espèce végétale qui favorise une grande efficacité pollinisatrice car le pollen de différentes espèces déposé sur le stigmate peut conduire à des phénomènes d'allélopathie et réduire, voire inhiber, l'efficacité pollinisatrice<sup>23</sup>; 4) le fait que le pollen conserve sa viabilité durant plusieurs heures, voire plusieurs jours, sur leur corps, ce qui peut faciliter le dépôt de pollen d'origine génétique variée dans leur poils<sup>24</sup>.

## Conclusion

Les abeilles sont aujourd'hui essentielles pour assurer le service de pollinisation dans quatre grands domaines de l'agriculture : l'arboriculture fruitière, les cultures oléagineuses et protéagineuses, le maraîchage et les petits fruits, et les cultures porte-graines (cultures fourragères et florales, en plus des cultures de production de semence). Dans chacun de ces domaines, on a pu mettre en évidence l'impact significatif quantitatif et qualitatif de leur service sur une ou plusieurs espèces<sup>25</sup>.

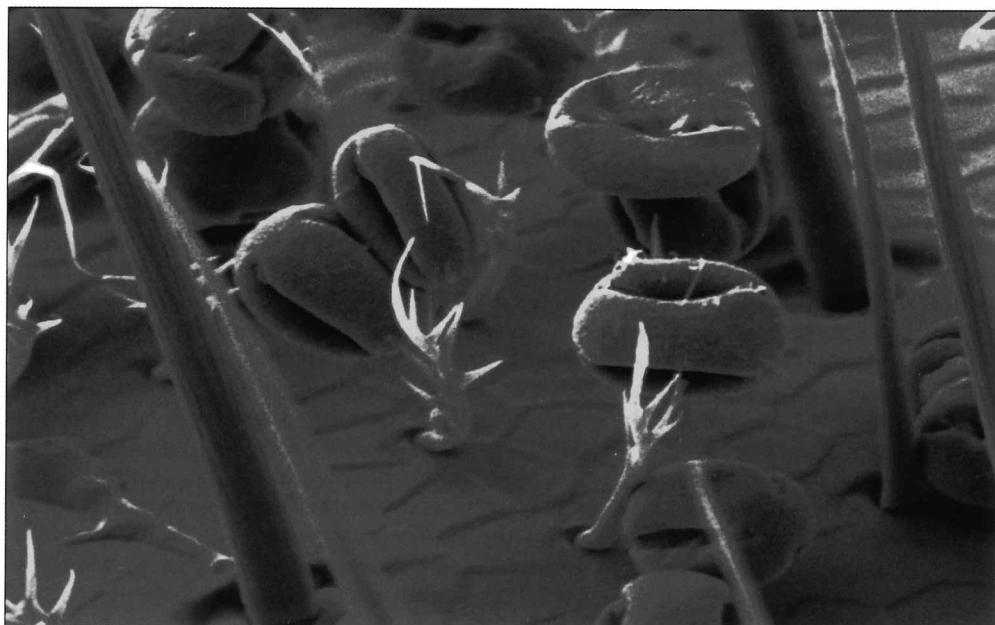
22. Klein *et al.*, 2007.

23. Witpf *et al.*, 2016.

24. Guy *et al.*, 1969.

25. Klein *et al.*, 2007.





▲ **Photo 1.3:** Pollen de liane mâle de kiwi au milieu des poils branchus d'une abeille mellifère (microscopie électronique à balayage, colorations obtenues artificiellement)

Source: Frédéric Malabœuf, INRA Avignon

Pendant longtemps, seule l'activité pollinisatrice des abeilles mellifères a été prise en compte dans le service de pollinisation des cultures. Récemment, plusieurs travaux ont mis en évidence que les abeilles sauvages (voir chapitre suivant) interviennent aussi de façon indirecte<sup>26</sup> et directe dans cette pollinisation. Ainsi les bourdons *Bombus terrestris* vibrent efficacement les fleurs de tomate (*Lycopersicon esculentum*) et leur élevage a été développé au départ pour permettre cette pollinisation vibratile qui n'est pas possible pour les abeilles mellifères. De plus, l'efficacité pollinisatrice des abeilles sauvages apparaît plus élevée que celle des abeilles mellifères<sup>27</sup>, même si les raisons exactes de cette différence demeurent encore inconnues, et ces abeilles contribuent à réduire la variabilité des rendements<sup>28</sup>. Globalement, il apparaît qu'une certaine diversité d'insectes pollinisateurs contribue à maximiser la pollinisation<sup>29</sup>. Plusieurs initiatives récentes proposent de prendre en compte les insectes pollinisateurs domestiques, comme l'abeille mellifère, et sauvages pour parvenir à une véritable pollinisation intégrée des cultures entomophiles qui permettrait de maximiser le service de pollinisation tout en intégrant aussi d'autres services écosystémiques<sup>30</sup>. Ces initiatives demandent à être testées sur le terrain, avec pour objectif dans les deux cas de maximiser le service de pollinisation. Cependant, au niveau

26. Greenleaf et Kremen, 2006.

27. Garibaldi et al., 2013.

28. Garibaldi et al., 2011.

29. Garibaldi et al., 2016.

30. Isaacs et al., 2017; Garibaldi et al., 2017.

des agriculteurs utilisateurs de ces services, les contraintes de plus en plus précises et élevées de la commercialisation risquent d'imposer, au moins en Europe, un autre paradigme dans lequel l'optimisation de la pollinisation en regard de la production devrait aussi être un facteur à prendre en compte de façon plus importante pour mieux assurer la rentabilité des exploitations agricoles.



▲ **Photo 1.4 :** Morphologie d'une abeille sauvage solitaire

L'anthophore *Anthophora affinis* (Apidae) possède un appareil de collecte qui lui permet de récolter le pollen sec et donc disponible pour la pollinisation (au contraire, chez l'abeille mellifère le pollen agrégé avec du liquide sur ses pattes postérieures ne contribue pas à la pollinisation).

Source: Laurent Guilbaud, INRA Avignon