Année 2012

L'ABEILLE DOMESTIQUE (APIS MELLIFERA), EXEMPLE POUR L'ÉTUDE DE L'ATTRACTIVITÉ DES PLANTES CULTIVÉES SUR LES INSECTES POLLINISATEURS

THÈSE

ALFOR

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE CRÉTEIL

le.....

par

Charline ALLEAUME

Née le 11 février 1986 à Alençon (Orne)

JURY

Président : Pr. Professeur à la Faculté de Médecine de CRÉTEIL

Membres

Directeur : M. S. PERROT
Maître de Conférences à l'ENVA
Assesseur : M. R. CHERMETTE
Professeur à l'ENVA
Invitée : Mme V.POULSEN
Chef d'unité à la DPR de l'ANSES

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur: M. le Professeur MIALOT Jean-Paul

Directeurs honoraires: MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard

Professeurs honoraires: MM. et Mme : BRUGERE Henri, BRUGERE-PICOUX Jeanne, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François,

DEPUTTE Bertrand, LE BARS Henri, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, POUCHELON Jean-Louis, ROZIER Jacques DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

Chef du département : M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur

- UNITE DE CARDIOLOGIE

Mme CHETBOUL Valérie, Professeur

Melle GKOUNI Vassiliki, Praticien hospitalier

- UNITE DE CLINIQUE EQUINE

M. AUDIGIE Fabrice, Professeur*

M. DENOIX Jean-Marie, Professeur

Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier

Mme CHRISTMANN Undine, Maître de conférences

Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel

Mme PRADIER Sophie, Maître de conférences

Melle DUPAYS Anne-Gaëlle, Assistant d'enseignement et de recherche

- UNITE D'IMAGERIE MEDICALE

Mme BEDU-LEPERLIER Anne-Sophie, Maître de conférences contractuel Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier

- UNITE DE MEDECINE

M. BLOT Stéphane, Professeur*

M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences

Mme MAUREY-GUENEC Christelle, Maître de conférences

Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel

- UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT

M. GRANDJEAN Dominique, Professeur *

Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel

- DISCIPLINE: NUTRITION-ALIMENTATION

M. PARAGON Bernard, Professeur

- DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE

Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences

- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES

M. CHERMETTE René, Professeur *

M. POLACK Bruno, Maître de conférences

M. GUILLOT Jacques, Professeur

Mme MARIGNAC Geneviève, Maître de conférences

M. HUBERT Blaise, Praticien hospitalier

M. BLAGA Radu Gheorghe, Maître de conférences (rattaché au DPASP)

- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE

M. FAYOLLE Pascal, Professeur

M. MOISSONNIER Pierre, Professeur

M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences

M. NIEBAUER Gert, Professeur contractuel

Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences

Mme RAVARY-PLUMIOEN Bérangère, Maître de conférences (rattachée au DPASP)

M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences

- UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE

M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences*

M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences

M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP)

M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences

Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP)

Mme MASSE-MOREL Gaëlle, Maître de conférences contractuel (rattachée au DPASP)

M. MAUFFRE Vincent, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel, (rattaché au DPASP)

- DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS

Mme ROUX Françoise, Maître de conférences

DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur

- DISCIPLINE: BIOSTATISTIQUES

M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences

- UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE

M. BOLNOT François, Maître de conférences *

M. CARLIER Vincent, Professeur

Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences

M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences

- UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES

M. BENET Jean-Jacques, Professeur*

Mme HADDAD/HOANG-XUAN Nadia, Professeur

Mme DUFOUR Barbara, Professeur

Melle PRAUD Anne, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel,

- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR

M. ADJOU Karim, Maître de conférences *

M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences

M. BELBIS Guillaume, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel,

M. HESKIA Bernard, Professeur contractuel

- UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE

Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur*

M. COURREAU Jean-François, Professeur

M. BOSSE Philippe, Professeur

Mme LEROY-BARASSIN Isabelle, Maître de conférences

M. ARNE Pascal, Maître de conférences

M. PONTER Andrew, Professeur

DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

Chef du département : Mme COMBRISSON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

- UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES M. CHATEAU Henry, Maître de conférences*

Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur

M. DEGUEURCE Christophe, Professeur

Mme ROBERT Céline, Maître de conférences

- DISCIPLINE : ANGLAIS

Mme CONAN Muriel, Professeur certifié

- UNITE DE BIOCHIMIE

M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences*

M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences

- DISCIPLINE: EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE

M. PHILIPS, Professeur certifié

- UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE

Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences*

M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur

-UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE

M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur *

Mme LALOY Eve, Maître de conférences contractuel

Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences

M. REYES GOMEZ Edouard, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel.

- UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE.

Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur*

M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur

M. MAGNE Laurent. Maître de conférences contractuel

- UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE

M. TISSIER Renaud, Maître de conférences*

Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur

M. PERROT Sébastien, Maître de conférences

UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE

Mme COMBRISSON Hélène, Professeur*

M. TIRET Laurent, Maître de conférences

Mme PILOT-STORCK Fanny, Maître de conférences

- UNITE DE VIROLOGIE

M. ELOIT Marc, Professeur *

Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

- DISCIPLINE : ETHOLOGIE

Mme GILBERT Caroline, Maître de conférences

REMERCIEMENTS

Au Professeur de la faculté Professeur à la faculté de Médecine de Créteil, qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse, Hommage respectueux;

A Monsieur le Docteur Sébastien Perrot, Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, pour sa disponibilité et sa gentillesse, Sincères remerciements ;

A Monsieur le Docteur René Chermette, Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Pour ses conseils et son soutien, Sincères remerciements;

A Madame V. Poulsen

Chef d'Unité d'évaluation Ecotoxicologie et Environnement des intrants du végétal à la Direction des produits réglementés (DPR) de l'Anses (Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail),

Pour ses relectures attentives, sa bienveillance et sa patience;

A Madame J. Pierre pour m'avoir accueillie à L'INRA le Rheu et ouvert les portes de sa bibliothèque.

Leur présence bienveillante à mes côtés est ma plus inestimable chance :

A mes parents, pour le soutien sans faille, la confiance et l'amour qu'ils me témoignent depuis toujours,

A mon frère, qui est bien le seul à ne pas voir les qualités immenses que je lui connais,

Aux Surricinques (Olivia, Laure, Fanny, Kim, Charlotte, Caroline, Hélène) pour notre complicité quotidienne, nos phrases cultes, nos vacances et l'amitié qui nous lie,

A Solène et à notre conviviale colocation,

A Handi'chiens, qui m'a appris que l'on peut donner ce qu'on a de plus précieux et s'en trouver plus riche; merci à Claude pour sa gentillesse.

TABLE DES MATIÈRES

Table d	es matières	1
Table d	es illustrations	3
Introduc	ction	5
Premièr	re partie : Caractéristiques générales des insectes pollinisateurs, de la pollinisatio	n
des plar	ntes à fleurs et de Apis mellifera	7
A.	Caractéristiques générales des Insectes, membres de l'embranchement de	es
Euart	thropodes, et leur relation avec les plantes	7
a)	Les Insectes	7
b)	Notions générales sur la pollinisation des plantes à fleurs	12
c)	Les caractéristiques des insectes pollinisateurs (POUVREAU, 2004)	14
B. Pr	résentation de <i>Apis mellifera</i>	16
<i>a</i>)	Classification et biologie de Apis mellifera	16
b)	Le butinage	24
Deuxiè	me partie : Attractivité d'une plante à fleur pour Apis mellifera	31
A.	Le comportement de butinage	31
a)	Pratiques alimentaires et morphologie	31
b)	Les besoins nutritionnels	33
c)	Disponibilité des ressources	34
B.	Choix et mémorisation des ressources	35
a)	Critères visuels (POUVREAU, 2004)	35
b)	Critères olfactifs	38
c)	Les signaux de communications	39
d)	Le nectar	40
e)	Le pollen	41
f)	L'optimal foraging	43
C.	Facteurs de variations de l'attractivité des fleurs pour les insectes en condition	ıs
natur	relles	45

a)	Facteurs de variations liés aux plantes	45
1.	Production de nectar	45
2.	Production de pollen	46
3.	Autres facteurs	48
b)	Facteurs de variations liés à l'insecte	48
1.	Facteurs intrinsèques	48
2.	Facteurs extrinsèques	51
Troisième	partie : Pollinisation entomophile des plantes cultivées : caractéristiques et	
facteurs de	variations	55
A. In	nportance des insectes pollinisateurs dans l'économie	55
a)	Qu'appelle-t-on une plante cultivée ?	55
b)	Pollinisation des plantes cultivées et importance économique	56
c)	Pollinisation dirigée par l'homme	59
B. A	ttractivité des plantes cultivées	61
a)	Comment évaluer l'attractivité d'une plante cultivée ?	61
b)	Exemples	64
C. Fa	acteurs de variations inhérents aux activités humaines	73
a)	Modifications du milieu	73
b)	Sélection variétale	74
c)	Sélection des abeilles	76
d)	Emploi de produits phytosanitaires ou à visée agronomique	77
e)	OGM (Organismes Génétiquement Modifiés)	79
f) Tı	ansport et échanges	80
g)	Autres	81
Commenta	ire	83
Conclusion		87
Lexique		89
Ráfárancas		05

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Classification classique simplifiée des Arthropodes	8
Figure 2 : Diagramme de l'insecte.	10
Figure 3: Les différents types de pièces buccales des insectes.	11
Figure 4 : La pollinisation.	12
Figure 5 : Les différents types de pollinisation.	13
Figure 6 : Classification classique simplifiée des Hexapodes	15
Figure 7: Classification classique simplifiée des Hyménoptères.	17
Figure 8 : Morphologie d'une reine et son appareil génital	18
Figure 9 : Morphologie d'un faux-bourdon et son appareil génital	19
Figure 10 : Morphologie d'une ouvrière.	20
Figure 11: Les cycles biologiques de Apis mellifera selon le sexe et la caste	21
Figure 12 : Pourcentage d'ouvrières occupées aux divers travaux de la ruche selon leu	ır
classe d'âge.	23
Figure 13: Courbe de développement d'une colonie de janvier à octobre et rapport adultes	S-
couvain	25
Figure 14: Courbe de développement des abeilles landaises.	26
Figure 15 : Localisation des nectaires floraux.	27
Figure 16 : Composition générale du pollen.	28
Figure 17 : L'appareil de récolte du pollen de l'abeille domestique	29
Figure 18: Longueur (en cm) de la langue de certains Apidae.	32
Figure 19 : composition simplifiée du nectar de Chèvrefeuille et de Fritillaire	33
Figure 20 : spectre des couleurs visibles par l'homme et l'abeille.	36
Figure 21: Symétrie des fleurs et éléments informatifs	37
Figure 22 : Antenne d'ouvrière d'abeille domestique (Apis mellifera, Apidés)	38
Figure 23: Morphologie de divers pollens (en microscopie électronique)	41
Figure 24: Temps d'ouverture des fleurs de Vicia faba de différents âges	47
Figure 25: Interactions simplifiées entre la récolte et le stockage du nectar et pollen, l	la
taille du couvain et de la colonie et les conditions extérieures.	50
Figure 26: Production en 2004 des principales cultures utilisées en alimentation humain	ıe
(en Mt) discriminées en fonction de l'importance relative de la pollinisation par le	es
animaux	57
Figure 27: Incidence de l'intensité de pollinisation (sur 263 fraises Gariquette)	59

Figure 28: Les insectes utilisés pour la pollinisation en France ou à l'étranger (États-Unis,
Canada, Japon)60
Figure 29 : Exemples de données disponibles sur les productions en nectar, en pollen et les
caractéristiques d'attractivité de quelques plantes cultivées.

^{* :} Ces astérisques sont placés après les mots figurant dans le lexique

INTRODUCTION

Butineuse de nos jardins, productrice de miel, l'abeille domestique, *Apis mellifera*, bénéficie d'une image populaire, naturelle et bucolique. Pourtant ses activités, notamment de butinage, répondent aux seuls objectifs de survie de la ruche. Ce faisant, elle participe à la pollinisation des plantes à fleurs au même titre que de nombreux insectes, dits pollinisateurs. Le rôle de ceux-ci au sein des écosystèmes est primordial car ils permettent ainsi la reproduction de la flore du milieu.

Quels sont ces insectes pollinisateurs et quelles sont les caractéristiques *d'Apis mellifera*, en particulier son activité de butinage, seront l'objet de la première partie de cette étude, agrémenté d'un bref rappel des mécanismes de la pollinisation. Par ailleurs, les visites des insectes aux fleurs ne sont pas le fruit du hasard et répondent à des critères d'attractivité de la fleur pour ceux-ci, que le deuxième chapitre visera à préciser.

Etudier l'activité de butinage d'*Apis mellifera*, agent pollinisateur majeur, permet d'estimer quelles sont ses sources potentielles de fourniture alimentaire et quelles sont les plantes avec lesquelles elle aura le plus d'interactions. S'agissant des plantes cultivées, ce dernier point revêt une importance particulière puisque la visite de l'insecte est vectrice de fécondation et donc de production d'un fruit à valeur commerciale. De plus, ces plantes sont cultivées sous une influence anthropique pouvant être déterminante sur le milieu environnant, notamment la faune. Estimer quelles sont les plantes cultivées attractives pour les abeilles domestiques est une étape dans l'évaluation de l'impact que les activités humaines, relatives à leur culture, peuvent engendrer. La troisième partie montrera donc quelles sont les caractéristiques et les facteurs de variations de la pollinisation entomophile des plantes cultivées en France. Enfin, un bref commentaire mettra en relief l'intérêt de ce sujet au sein de la profession vétérinaire.

Première partie: Caractéristiques générales des insectes pollinisateurs, de la pollinisation des plantes à fleurs et de *Apis mellifera*

Ce chapitre introductif rappelle en premier lieu quelques unes des principales caractéristiques de biologie et de physiologie des insectes, en particulier leur relation avec les plantes. Il énonce ensuite les principes généraux régissant la pollinisation puis enfin présente de façon succincte quels sont les insectes pollinisateurs, en particulier l'abeille domestique *Apis mellifera*.

A. Caractéristiques générales des Insectes, membres de l'embranchement des Euarthropodes, et leur relation avec les plantes

a) Les Insectes

Les « Insectes » est un terme désignant l'une des deux sous-classes des Hexapodes qui appartiennent eux-mêmes à l'embranchement très important en nombre des Euarthropodes (figure 1).

Arachnides (respiration aérienne) Chélicérates Mérostomes Chélicériformes (respiration branchiale) (1 pince (chélicère) buccale **Pycnogonides** (absence d'appareil respiratoire individualisé, tous marins) Malacostracés **Branchiopodes Euarthropodes Hexapodes** (3 paires d'appendices locomoteurs, respiration trachéenne, 1 paire **Pancrustacés** (respiration d'antennes) branchiale, 2 paires d'antennes) Maxillopodes Mandibulates

Figure 1 : Classification classique simplifiée des Arthropodes

(d'après LECOINTRE, LE GUYADER, 2001)

Myriapodes
(n paires
d'appendices
locomoteurs,
respiration

trachéenne, 1 paire d'antennes)

(1 paire de mandibules, au moins 1 paire d'antennes)

Euarthropodes. Apparus au Cambrien et comprenant actuellement plus de 900 000 espèces, les Euarthropodes sont divisés en différents groupes et ont colonisé tous les milieux. Membres de cet embranchement, les Hexapodes en partagent les caractéristiques générales.

Ainsi, leur tégument est constitué d'un épiderme unistratifié sécrétant une cuticule* composée de chitine*. Cette cuticule, souvent souple chez les larves, se durcit chez les adultes, le développement des arthropodes étant entrecoupé de mues. La cuticule recouvre tout le corps ainsi que les parties antérieure et postérieure du tube digestif et le système trachéen. Les articulations en sont dépourvues. Le tégument est imperméable et ses caractéristiques ont permis le vol aux Insectes.

Céphalocarides

Rémipèdes

Par ailleurs, le corps des Arthropodes est divisé en compartiments, les métamères ou segments, qui portent fondamentalement une paire d'appendices. Ceux-ci se sont, chez les Hexapodes en particulier, spécialisés en fonctions (informations sensorielles par les antennes, locomotion par des appendices articulés, nutrition à l'aide de pièces buccales spécialisées...).

Les organes excréteurs et les gonades ne sont pas métamérisés, tandis que le système circulatoire ainsi que le système nerveux le sont. Enfin, une céphalisation est notable avec la présence d'un cerveau.

Hexapodes. Ce sont des Euarthropodes antennifères (1 paire d'antennes), mandibulates, formés de trois régions : la tête, le thorax et l'abdomen. Le thorax porte trois paires de pattes ambulatoires et souvent des ailes. Ils sont actuellement divisés en deux sousclasses : les Insectes et les Entognates.

Les Insectes (figure 2) sont, avec les Arachnides et les Myriapodes, des Arthropodes terrestres ce qui leur confère quelques spécificités par rapport aux arthropodes aquatiques.

Le maintien des liquides corporels est assuré d'une part par la cuticule protégeant de l'évaporation; d'autre part, les organes excréteurs que sont les tubes de Malpighi (de dix à cent) permettent la réabsorption d'eau. Ces tubes sont situés au niveau de l'intestin moyen, ils baignent dans l'hémocoele* et assurent la filtration, la réabsorption d'eau ou l'excrétion. Chez certains insectes, la réabsorption d'eau peut s'effectuer au niveau de papilles rectales.

Par ailleurs, l'évaporation est aussi contrôlée par un système de valves (maintenues par un muscle) aux orifices respiratoires. Ceux-ci, appelés stigmates, se situent à l'abouchement d'un système de trachées dont la taille décroissante permet les échanges gazeux directement à proximité des muscles. Chez les insectes ayant de gros besoins en oxygène (lors du vol), un système de sacs aériens constitue des réserves et assure la ventilation. Ces sacs aériens ont de plus un rôle d'isolant; les insectes étant ectothermes, ils ne régulent pas ou peu leur température individuelle. Différentes adaptations morphologiques, comportementales, physiologiques ou biologiques leur permettent de s'adapter aux variations climatiques.

Ce Int m Co Go

NI Ns

Noe

B Md Mx₁ Mx₂ T₁ G T₂ Cnv

Pg

Figure 2 : Diagramme de l'Insecte.

A: anus ; Ant : antenne ; Ao : aorte ; A_1 : aile antérieure ; A_2 : aile postérieure ; B: bouche ; Ce: cerveau ; Cnv: chaîne nerveuse ventrale ; Co: cœur ; G: glande salivaire; Go: glande génitale ; Inta: intestin antérieur ; Intm: intestin moyen ; Intp: intestin postérieur ; L: labre ; Md: mandibule ; Mx_1 : mâchoires ou maxilles ; Mx_2 : lèvre intérieure ; Nl: nerf du labre ; Nœ: masse nerveuse sous-oesophagienne ; Ns: système nerveux sympathique; Oe: œil ; Pg: orifice génital ; Tm: tube de Malpighi ; T_1 , T_2 et T_3 : pattes thoraciques.

(GRASSÉ, DOUMENC, 2000)

Ce diagramme reprend les principales caractéristiques anatomiques des Insectes néanmoins chaque famille possède ses particularités. Par exemple, la présence d'ailes est abolie chez les fourmis.

Les insectes vivent en contact étroit avec les plantes. Celles-ci leur fournissent un habitat aussi bien comme substrat, que comme matériau de construction pour un nid. Les diverses strates de végétaux peuvent être exploitées des racines jusqu'aux fleurs en passant par les tiges ou les feuilles, à chacune pouvant être associée comme un microclimat. Par exemple, *Cosmopolites sordidus*, dit charançon noir du bananier (CHAUVIN, 1956) creuse des galeries dans le bulbe du bananier par attraction pour une substance extraite des souches, et ceci d'autant plus que la concentration en est élevée. Ce phénomène n'étant pas répétable en terrarium, il a été constaté que seul le taux d'humidité rencontré au sein du bananier (de l'ordre de 80 à 90%) rendait cette substance attractive.

Les insectes peuvent aussi nécessiter la présence des plantes lors de la recherche de lieu de ponte ; et là encore, une sélection peut s'opérer selon un chimiotropisme positif. Enfin et surtout, les végétaux servent de nourriture aux insectes : certains mangent les feuilles, les phytophages, d'autres les racines, d'autres le bois (xylophages) ou encore la sève, les fleurs, les graines, le pollen ou bien le nectar. La nature des pièces buccales de l'espèce dicte le panel des ressources qui lui sont accessibles (Figure 3).

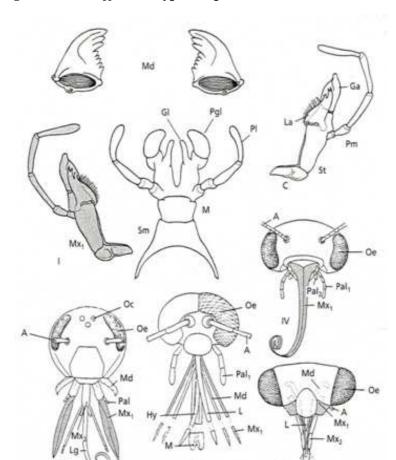


Figure 3: Les différents types de pièces buccales des insectes.

I: pièces buccales d'un insecte de type broyeur: Md: mandibules; $Mx_1:1^{\text{ère}}$ maxilles ou mâchoires; $Mx_2:2^{\text{ème}}$ maxilles soudées en labium; C: cardo; Ga: galea; Gl: glossa; La: lacinia; M: menton; Pgl: paraglosses; Pl: palpe labial; Pm: palpe maxillaire; Sm: sous-menton; St: stipe. II: type broyeur-lécheur: (Hyménoptères). III: type piqueur (Diptères). IV: type suceur (Lépidoptères). V: type piqueur (Hémiptères). A:antennes; Hy: hypopharynx; L: labre; Lg: langue; Md: mandibules; Mx_1 :premières mâchoires; Mx_2 :deuxièmes mâchoires formant le lèvre inférieure; Oc: ocelles; Oe: œil composé; Pal₁: palpe maxillaire; Pal₂: palpe labial.

(GRASSÉ J.P., DOUMENC D, 2000)

L'appareil buccal de type broyeur-lécheur se rencontre chez les Hyménoptères. Les mandibules sont telles des dents, les 1ères maxilles sont allongées en lame de sabre et la langue est velue, creusée d'une rigole servant à lécher ou à pomper le nectar des fleurs. Le type piqueur concerne les Diptères mais également les Hémiptères avec une différence d'organisation des soies vulnérantes et de la gouttière labiale entre les deux classes d'Insectes. Les soies sont enfoncées dans les tissus animaux ou végétaux puis une succion est effectuée, avec injection de salive pendant ou précédant la succion. Les pièces buccales particulièrement reconnaissables du type suceur comprennent une trompe qui s'enroule sur elle-même lorsqu'elle est inactive (spiritrompe) et étendue lorsque le papillon l'utilise pour aspirer le nectar.

D'autres relations existent entre les plantes et certains insectes, on peut citer par exemple le cas de certaines larves aquatiques (*Haemonia, Donacia*) qui puisent l'oxygène dans les canaux aérifères des plantes (*Glyceria, Phragmites*) pour assurer leur respiration (CHAUVIN, 1956). Toutefois, au regard du sujet nous intéressant, seuls les contacts entre l'animal et les parties reproductrices du végétal situées dans la fleur peuvent l'amener à

favoriser la rencontre des gamètes* mâles contenus dans le pollen avec ceux femelles, par dépôt sur le stigmate*, c'est-à-dire la pollinisation (figure 4).

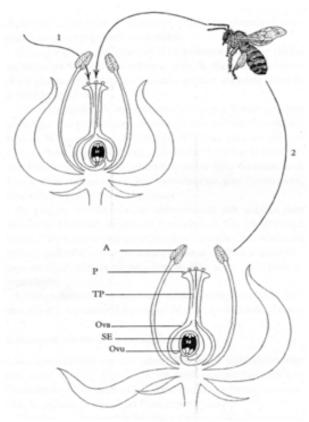


Figure 4: La pollinisation.

1 : Pollinisation directe ou autopollinisation2 : Pollinisation croisée ou allopollinisation

 $A: ant h\`ere; P: grain \ de \ pollen; TP: tube \ pollinique; Ova: ovaire; SE: sac \ embryonnaire; Ovu: ovule.$

(POUVREAU, 2004)

Généralement, on observe une morphologie comparable entre les grains de pollen transportés par les insectes ou entomophiles. Ils sont d'assez grande dimension (entre 0,025 et 0,24 mm), produits en faible quantité. Leur forme est variable mais la paroi externe ou exine, est souvent ornementée. De plus, ces grains de pollen sont recouverts de sécrétions favorisant leur agglomération et leur adhérence aux poils des insectes.

b) Notions générales sur la pollinisation des plantes à fleurs

Il existe différents types de pollinisation correspondant d'une part à la disposition de l'appareil reproducteur de la plante et d'autre part au vecteur utilisé pour le transport de ses éléments fécondants.

Sur une plante hermaphrodite, les éléments fécondants mâle et femelle sont présents sur la même fleur à la différence des plantes monoïques où ils sont répartis sur diverses fleurs d'un même pied. Les plantes dioïques, quant à elle, comprennent une séparation entre les individus mâle et femelle (figure 5).

Rappelons également que sur une plante à fleurs, appartenant à l'ensemble des angiospermes*, les gamètes mâles sont libérés des grains de pollen, eux même stockés primitivement dans les anthères* ou étamines*, et doivent être transportés jusqu'à l'ovaire contenant l'ovule (gamète femelle). Le grain de pollen doit arriver actif sur le stigmate* où il développera un tube pollinique jusqu'à l'ovule, permettant le passage des gamètes mâles.

Figure 5 : Les différents types de pollinisation.

A : Plante hermaphrodite

1 : Pollinisation croisée

 $B: Plante \ mono\"ique$

2 : Pollinisation croisée (entre deux fleurs différentes)

C: plante dioïque 3: Pollinisation directe

(SOUCHON, 1965)

La pollinisation croisée est définie comme le transport de grains de pollen d'un individu sur le stigmate d'une autre fleur de la même espèce, variété ou cultivar*, qu'elle soit portée par le même pied ou non. Lorsqu'elle entraîne la fécondation* des gamètes d'individus différents (non clones*) (on parle d'allogamie*), la pollinisation croisée permet un brassage génétique, facteur de renouvellement génétique au sein de l'espèce et donc d'adaptabilité au milieu. La pollinisation directe, initiatrice d'autogamie,* mais également la pollinisation croisée entre deux fleurs d'un même pied, conduit à la genèse d'individus au patrimoine génétique identique à peu différent de celui de leurs précurseurs.

Le transport du pollen jusqu'au gynécée* peut utiliser plusieurs vecteurs. Avec la pollinisation anémophile, les grains de pollen sont transportés par le vent. Ils ont généralement des caractères morphologiques adaptés; ils sont légers, lisses, de faible diamètre et sont libérés en grand nombre. Les animaux ou l'eau peuvent aussi entraîner une vectorisation mécanique de la pollinisation, agitant les fleurs par leur passage et provoquant ainsi des déplacements de pollen. Les animaux sont également des vecteurs biologiques lorsqu'ils transportent le pollen sur eux. Parmi ces animaux pollinisateurs, on compte quelques mammifères tels la chauve-souris, des oiseaux mais la majeure partie appartient à la sous-classe des Insectes (MEYER *et al.*, 2008). Quels sont les insectes pollinisateurs?

c) Les caractéristiques des insectes pollinisateurs (POUVREAU, 2004)

Un insecte pollinisateur doit visiter une fleur et transporter le pollen jusqu'à une autre fleur de la même espèce et se faisant permet le dépôt du grain de pollen sur le stigmate de l'autre fleur.

Aussi, les insectes accèdent aux fleurs pour 3 motifs principaux : la recherche d'un partenaire sexuel (certaines fleurs sont des leurres, leur morphologie ressemblant à un abdomen d'insecte attire les mâles) ou d'un lieu de ponte et la nutrition. Toutefois, il ne suffit pas uniquement d'une visite à une fleur puis à une autre, voisine, pour que la fécondation de l'ovule puisse avoir lieu. Le pollinisateur doit avoir une morphologie et un comportement adapté. Ainsi par exemple, on a dénombré plus de 250 espèces fréquentant les fleurs d'oignons dont 8 seulement se révèlent être des pollinisateurs vrais, c'est-à-dire régulièrement efficaces dans ce rôle.

Pour être un pollinisateur efficace, un insecte doit pouvoir accéder à l'objet de sa visite et se faisant se frotter sur les anthères premièrement puis sur le stigmate secondairement. Le pollen libéré doit être retenu sur son corps (poils...). Une certaine fidélité de l'insecte à une espèce de plante est nécessaire également sans quoi le pollen transporté ne sera pas compatible avec la partie femelle de la deuxième fleur visitée. Enfin, le pollen doit être encore vivant lorsqu'il est mis en contact avec le stigmate. Le temps de transport sur le vecteur biologique qu'est l'insecte ne peut donc pas être trop long. Ainsi, si l'on prélève des grains de pollen directement en différents endroits du corps de l'abeille, le taux de germination varie de 30 à 40% contre 8 à 22% deux heures plus tard.

Certaines familles d'Insectes se distinguent par cette activité pollinisatrice; elles appartiennent surtout aux ordres des Hyménoptères, mais aussi des Coléoptères, des Diptères et des Lépidoptères (figure 6).

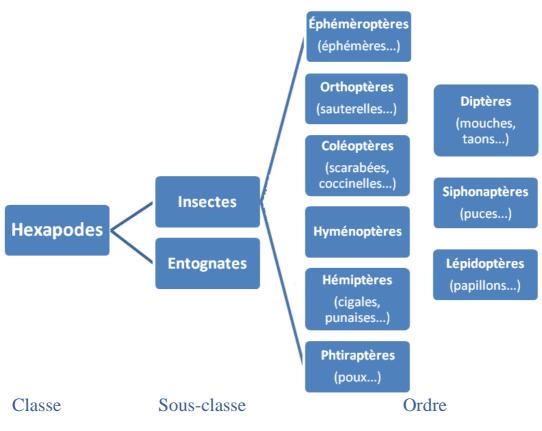


Figure 6 : Classification classique simplifiée des Hexapodes.

(d'après GRASSÉ, DOUMENC, 2000)

Les Ephéméroptères ont une larve aquatique et une vie adulte brève. Ils possèdent 2 paires d'ailes et trois pointes (les cerques) à l'extrémité de l'abdomen.

Les Orthoptères présentent des pièces buccales puissantes et broyeuses. Leurs ailes antérieures sont fréquemment durcies et protectrices, inaptes au vol et leurs pattes postérieures sont sauteuses dans de nombreux cas.

Les Coléoptères sont reconnaissables à leurs ailes antérieures formant des étuis rigides et protecteurs (les élytres) dans lesquels les ailes postérieures se replient.

Les Lépidoptères, ou papillons, ont de grandes ailes écailleuses aux couleurs parfois vives. Les larves, aptères et phytophages, comportent de puissantes pièces buccales broyeuses.

Les Hyménoptères possèdent 2 paires d'ailes translucides et membraneuses, l'antérieure étant plus grande que la postérieure. Ils peuvent vivre solitaires ou en colonies.

Les Diptères n'ont qu'une seule paire d'ailes membraneuses.

Les Odonates sont des animaux carnassiers, généralement de grande taille. La tête est reliée au thorax par un mince pédicelle, les yeux sont volumineux, l'abdomen est long et comporte deux ailes de taille voisine. Les larves sont aquatiques et elles aussi carnassières.

Les coléoptères offrent une participation modeste (présente surtout en milieu tropical) à la pollinisation des plantes d'intérêt agronomique. De nombreuses espèces sont en effet glabres, ce qui ne permet pas l'adhérence des grains de pollen, d'autres brouteuses peuvent

même se nourrir des ovaires ou des anthères des plantes. Par ailleurs, ce sont des animaux pesants, dont l'activité peut parfois être lente, avec un penchant à séjourner longtemps sur une même fleur, ce qui peut entraîner la dessiccation des grains de pollen transportés.

Les diptères sont quant à eux légers, avec un vol rapide et sûr, les rendant aptes à se poser sur les fleurs délicates. De nombreuses familles y présentent du butinage. Ils sont utiles pour la pollinisation de petites fleurs dont la faible quantité de nectar n'est pas attractive, occupant des niches pauvres ou avec des conditions climatiques défavorables pour les autres insectes pollinisateurs.

Les lépidoptères présentent notamment comme intérêt de contenir des espèces à activités nocturnes, augmentant le temps de butinage global.

L'ordre des Hyménoptères comprend la super-famille des Apoïdes (« les abeilles » au sens large) qui sont les plus pollinisateurs. On recense 8000 espèces d'Hyménoptères en France dont 1200 apoïdes. A cet ordre appartiennent aussi les vespoïdes (guêpes et frelons) dont l'activité principale se situe après la période de floraison maximale et dont l'attrait pour les fruits tend à dépasser celui pour les fleurs, ce qui les rend moins efficaces que les apoïdes. Parmi les apoïdes, on trouve la famille des bourdons et de l'abeille domestique utilisés par l'homme pour la pollinisation de certaines de ces cultures. Aussi, l'abeille domestique sera l'insecte choisi comme exemple pour le sujet traité; mais quelles en sont les caractéristiques ?

B. Présentation de Apis mellifera

L'abeille domestique (*Apis mellifera* ou *Apis mellifica*) est l'insecte le mieux connu de l'homme qui l'élevait déjà en Egypte ancienne, il y a 4000 ans. Sa structure sociale est élaborée, avec une division des individus en castes et répartition des fonctions. L'activité de butinage, rouage dans cette organisation, s'effectue ainsi au service de la colonie. Aussi, ce chapitre réalise, en premier lieu, une présentation de l'espèce sociale qu'est *Apis mellifera* ainsi que de la composition et du fonctionnement des colonies. En second lieu, l'activité de butinage, motif de visite des abeilles aux fleurs, sera étudiée plus précisément.

a) Classification et biologie de Apis mellifera

L'abeille domestique appartient à l'ordre des Hyménoptères, au sein duquel on trouve plusieurs insectes pollinisateurs utilisés par l'homme pour ses cultures, notamment au sein des Apoidae (bourdons, osmies...)(figure 7).

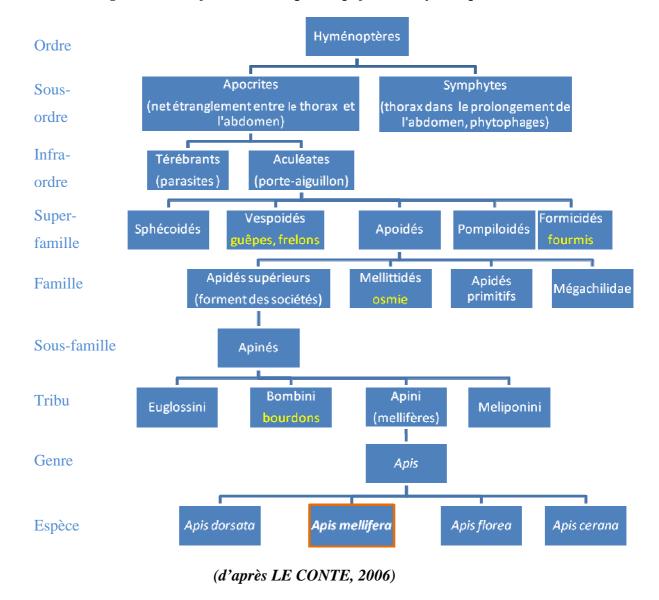


Figure 7: Classification classique simplifiée des Hyménoptères.

En jaune sont inscrits des exemples de noms vernaculaires* d'Insectes appartenant au groupe considéré. Les abeilles partagent les caractéristiques communes à tous les Hyménoptères. En particulier, elles ont 2 paires d'ailes membraneuses couplées par des crochets et des pièces buccales de type broyeur-lécheur. Le genre Apis comporte des abeilles sociales qui construisent des rayons en cire sous la forme de cellules hexagonales. Ces cellules contiennent les réserves nutritives et sont utilisées pour l'élevage des nouvelles générations. L'apiculture étant largement répandue, l'espèce Apis mellifera est présente dans le monde entier. Les autres espèces du genre Apis se rencontrent en Asie. On en décrit des sous-classes dont certaines sont endémiques à des zones restreintes et sont peu connues.

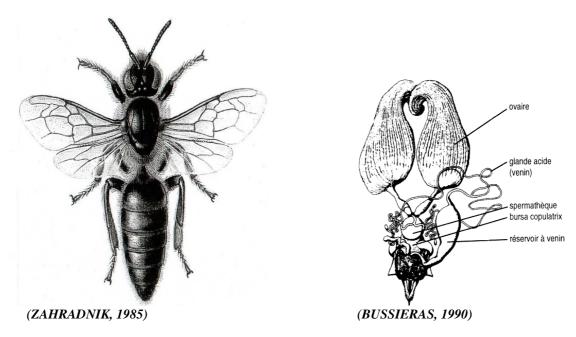
De plus, on distingue différentes races au sein de l'espèce *Apis mellifera*. Il en existe 23 actuellement décrites. Ces races ont été établies sur des critères morphologiques (taille, couleur, pilosité...), comportementales (agressivité, essaimage...) mais aussi récemment

par biologie moléculaire ou caractérisation enzymatique (certaines enzymes varient entre les races). La répartition géographique de ces différentes populations permet de les regrouper selon leur origine. *Apis mellifera ligustica*, abeille italienne, est actuellement la plus exportée de part le monde notamment de part l'Amérique et l'Australie en raison de ses qualités (prolificité, rusticité, douceur...).

Par delà les différences morphologiques inhérentes à chaque race, l'abeille domestique, présente la caractéristique de posséder un dimorphisme sexuel important et même un dimorphisme marqué entre les individus adultes femelles des différentes castes. Ainsi, une colonie d'abeille comporte des individus adultes de 3 morphologies discernables correspondant à 3 castes dont les rôles diffèrent. On identifie ainsi en fonction de la taille d'une colonie (dont la population peut varier entre 20 000 à 80 000 individus), 1 reine (ou temporairement plusieurs) et entre 1000 et 4000 faux-bourdons. Le reste des adultes appartient à la caste des ouvrières.

La Reine. C'est l'unique femelle féconde de la colonie (figure 8). Elle pond des œufs fécondés (qui donneront des femelles) ou non (qui engendreront des mâles) et régule le fonctionnement de la colonie par la sécrétion de phéromones.

Figure 8 : Morphologie d'une reine et son appareil génital (échelle non respectée).

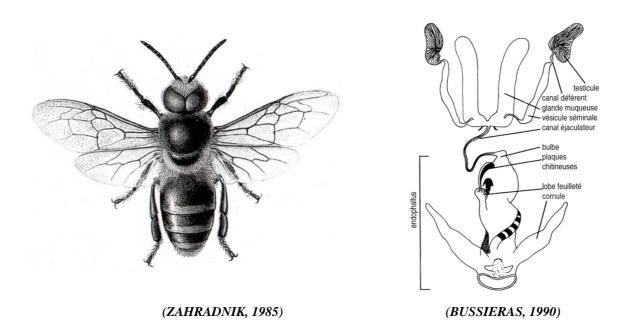


La reine présente une tête petite avec des yeux moyennement développés. Les pièces buccales sont très réduites ainsi que les glandes hypopharyngiennes. En revanche, les glandes mandibulaires ainsi que les glandes labiales sont hypertrophiées. Ces glandes produisent les phéromones royales*. D'autres glandes sont impliquées dans la sécrétion phéromonale telle la glande de Dufour*, celle de Koschewnikov* ou encore les glandes tergales*. L'abdomen est volumineux, en période de ponte, rempli en grande partie par des œufs au sein des ovaires. Le thorax est également plus gros que celui des ouvrières;

les ailes sont plus courtes que l'abdomen. La reine possède un appareil vulnérant fonctionnel.

Les faux-bourdons. C'est le phénotype* mâle (figure 9). Leur rôle est de féconder la reine mais seuls 10% d'entre eux le réalisent lors du vol nuptial de celle-ci. Ils aident également à la thermorégulation dans la ruche. L'accouplement se solde pour le mâle par l'évagination irréversible de ses organes reproducteurs et il mourra donc peu de temps après. Les faux-bourdons sont présents au sein d'une colonie (après que la période de reproduction est finie) tant qu'ils sont tolérés par les ouvrières, c'est-à-dire tant que les réserves alimentaires sont suffisantes. On les trouve donc du printemps au début de l'automne. Ils peuvent par ailleurs s'alimenter dans plusieurs ruches (consomment du miel) n'étant inféodés à aucune colonie à la différence des ouvrières.

Figure 9 : Morphologie d'un faux-bourdon et son appareil génital (échelle non respectée).



Les mâles ont un corps trapu et lourd (pesant 230 mg contre 100 mg pour l'ouvrière)(LE CONTE, 2006). Leur tête porte de gros yeux (7500 ommatidies* contre 4500 pour une ouvrière)(POUVREAU, 2004). Les pièces buccales sont plus petites que celles de l'ouvrière. Les ailes sont plus longues que l'abdomen. Les pattes ne comportent pas d'appareil collecteur de pollen ni de plaques cirières*. L'abdomen ne comporte pas d'appareil venimeux ni de dard. Son volume est occupé pour une part importante par l'appareil reproducteur.

L'ouvrière (figure 10). Les ouvrières sont des femelles dont la fertilité est inhibée par des sécrétions phéromonales de la reine. La distribution des ouvrières à différentes tâches varie

selon leurs âges (on parle de polyéthisme d'âge) et selon les besoins de la colonie, une ouvrière peut changer d'affectations.



Figure 10 : Morphologie d'une ouvrière.

(ZAHRADNIK, 1985)

Elle présente des pièces buccales spécialisées avec un appareil collecteur de nectar. Ses yeux sont plus petits que ceux de la reine. Le thorax supporte des ailes aussi longues que l'abdomen et des pattes pourvues d'un appareil collecteur de pollen. L'appareil vulnérant est fonctionnel tandis que l'appareil génital est atrophié. Dépendamment de son âge et de l'influence des phéromones royales, les caractéristiques des ouvrières varient, notamment le développement des différentes glandes. Ainsi, les glandes pharyngiennes, labiales, mandibulaires et cirières atteignent leur taille maximale lorsque l'ouvrière est active à l'intérieur de la ruche. On observe ainsi un synchronisme entre la croissance des glandes et leur utilisation (fabrication de la nourriture larvaire, construction des rayons...) au cours de la vie de l'insecte. Les sécrétions de la glande de Nassanoff*, située entre les dernières sternites* abdominales sont employées notamment comme signaux de ralliement pour la colonie lors de l'essaimage mais aussi à l'entrée de la ruche pour que celle-ci soit bien localisée par les autres abeilles.

Ainsi, la colonie est composée d'individus à morphologie différente d'où une répartition en castes. Leur physiologie et leur rôle en dépendent. Il n'existe donc pas un seul, mais plusieurs cycles biologiques pour l'abeille domestique, à l'échelle de l'individu mais aussi à l'échelle de la colonie (figure 11).

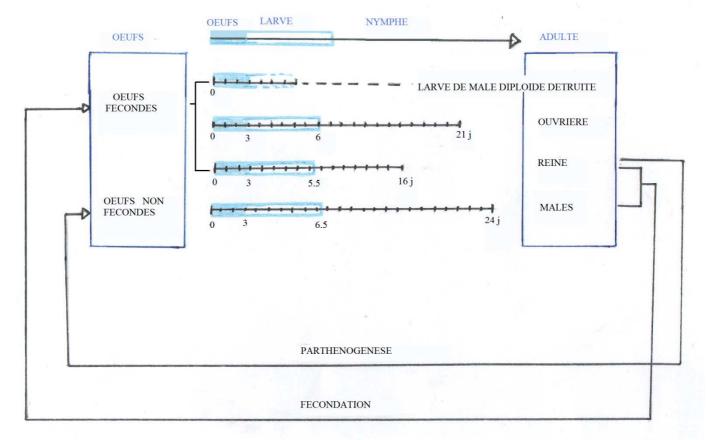


Figure 11: Les cycles biologiques de Apis mellifera selon le sexe et la caste.

Une ouvrière est issue d'un œuf fécondé. L'éclosion se réalise 3 jours après la ponte. S'en suit un état larvaire (5 stades) de 6 jours puis de nymphe (operculée) jusqu'à émergence, 12 jours plus tard. L'abeille n'atteint le stade adulte qu'après 21 jours.

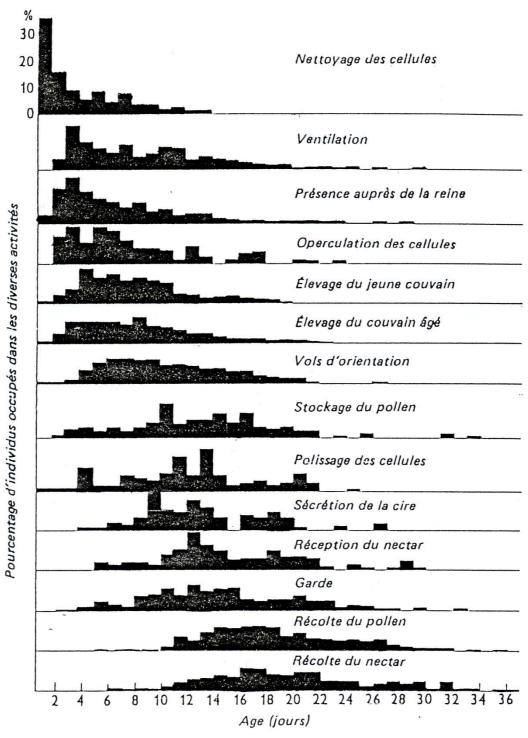
On distingue aussi le stade pronymphe (non différencié de celui de « nymphe » sur la figure) qui correspond à l'état dans lequel se trouve l'insecte après le dernier stade larvaire, dans une alvéole operculée (donc non nourri), et avant la formation du cocon permettant la transformation en nymphe. Cet état dure 3 jours chez la reine, 4 chez l'ouvrière et 4,5 chez le faux-bourdon.

La reine est l'unique femelle fécondée de la colonie. Elle stocke les spermatozoïdes mâles dans la spermathèque (figure 8) conservant ainsi la semence de plusieurs mâles. En effet, dans les premières semaines après son émergence, la reine s'accouple avec plusieurs fauxbourdons lors du vol nuptial, jusqu'à ce que la spermathèque soit remplie. Elle pondra ensuite un œuf par alvéole, dans certains cas plusieurs (reine âgée...). Un œuf non fécondé engendrera un individu mâle, on parle alors de parthénogenèse*.

Les ouvrières peuvent également pondre des œufs en cas de diminution de l'influence des phéromones royales (perte de la reine), cependant, les ouvrières n'étant pas fécondées, elles ne produiront que des mâles. Un œuf fécondé sera diploïde*. Il donnera une larve femelle. Les larves mâles diploïdes sont détruites. C'est ensuite l'alimentation de la larve, en particulier celle des trois premiers jours qui déterminera le développement d'une larve femelle en reine ou en ouvrière. Les larves de reine sont ainsi nourries uniquement de gelée royale* tandis que celle d'ouvrières reçoivent un mélange de miel, pollen et gelée royale (différente de celle de la reine), cette dernière diminuant en proportion au fur et à mesure qu'elles grandissent.

L'activité de butinage concerne les ouvrières dans les derniers jours de sa vie (4 à 5 jours selon la distance globale parcourue en vol pour les abeilles d'été)(figure 12). Elle consiste en la récolte du nectar, des miellats*, pollen ainsi que de l'eau à des fins de nutrition. L'abeille butineuse recueille également la propolis* utilisée dans la construction du nid.

Figure 12 : Pourcentage d'ouvrières occupées aux divers travaux de la ruche selon leur classe d'âge.



(SAKAGAMI, 1953a d'après PICARD-NIZOU, 1992)

Les abeilles passent la majeure partie de leur vie à l'intérieur du nid, de la ruche dans le cas d'essaims domestiques. Le nid est constitué de cellules hexagonales alignées en rayons verticaux et parallèles. Chaque rayon porte des cellules sur ses 2 faces. Le nettoyage des cellules par les plus jeunes ouvrières permet d'évacuer les débris ou les fèces laissées par les nymphes. Les parois sont léchées et lissées. Ainsi, les cellules propres peuvent à nouveau recevoir des œufs ou des réserves de nourriture selon leur

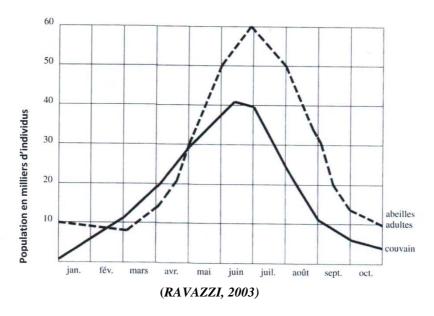
emplacement. Les cellules au centre du nid (ou dans le corps de la ruche) sont généralement occupées par le couvain tandis que les réserves sont autour. Les cellules contenant de futures reines sont souvent excentrées. Elles sont grandes, irrégulières, non hexagonales et avec un opercule pendulaire. Les alvéoles de mâles sont gros avec un opercule bombé.

b) Le butinage

En 1947, ZAPPI RECORDATI évaluait qu'annuellement une ruche de taille moyenne consommait 160 à 180 kg de miel, 25 kg de pollen et 60 L d'eau (d'après RAVAZZI, 2003). Ces évaluations ont été revues à diverses reprises, d'autres ont ainsi énoncés qu'une colonie de 50 000 individus pouvait consommer jusqu'à 40 kg de pollen à l'année (POUVREAU, 2004). On s'accorde généralement à une consommation moyenne entre 35 et 40 kg annuellement (LE CONTE, 2006). Le miel est élaboré à partir du nectar et de miellats, après modifications, lors de la récolte puis à la ruche, par des sécrétions buccales et par assèchement. Le butinage permettant la récolte de ces éléments nutritifs, de propolis et d'eau est l'un des éléments clés de la survie de la colonie. Il conditionne le développement d'une colonie d'*Apis mellifera* (figure 13).

Ainsi, les ressources alimentaires récoltées depuis le début du printemps jusqu'à la fin de l'automne permettant une expansion de la colonie avec une ponte allant jusqu'à 2000 œufs par jour en juin lors de la période des miellées*. Une partie est mise en réserve ce qui permet à un petit noyau d'individus de passer l'hiver, pérennisant ainsi la colonie. Au cours de l'hiver, le butinage est très limité voire inexistant (absence de fleurs). Aussi, l'activité est variable au cours de l'année. Le nombre d'ouvrières recrutées au butinage est nuancé par la taille de la colonie, elle-même dépendante des ressources disponibles.

Figure 13: Courbe de développement d'une colonie de janvier à octobre et rapport adultes-couvain.



Durant l'hiver, les abeilles ne butinent que très peu étant donné la faible présence de fleurs et les faibles températures. Les ouvrières se regroupent donc en grappe afin de conserver une chaleur viable à l'intérieur du nid soit au-dessus de 30° en présence de couvain ou au environ de 20-25° sinon. Elles peuvent néanmoins survivre à une température minimale de 13° au centre de la grappe. Ces abeilles, naissant en fin d'automne ou début d'hiver, ont une durée de vie pouvant atteindre 6 mois selon les latitudes. A la fin de l'hiver, la colonie possède une reine et une quantité limitée d'ouvrières. La ponte de nouvelles générations d'ouvrières qui remplaceront les ouvrières d'hiver, débute alors. Celles-ci ont donc une durée de vie bien plus longue que les abeilles d'été. En effet, les ouvrières d'été, très actives ont une durée de vie d'environ trois semaines, leur longévité dépendant de la distance parcourue en vol. La courbe décrivant le nombre d'adulte suit celle du nombre de futurs individus du couvain. Une anomalie dans le couvain durant une période entraînera l'absence de la génération d'adulte correspondant. Au mois d'août, la ponte de la reine chute de façon importante à cause de la chaleur et du manque de fleurs. De octobre à janvier, le nombre d'individus adulte reste minimal voire diminue en cas de mortalité, il en va de même pour le couvain qui peut disparaître totalement. La reine peut quant à elle vivre 4 à 5 saisons tant qu'elle peut pondre. Lorsque le développement du couvain est maximal et la population nombreuse, la reine peut quitter la ruche accompagnée d'une grande partie des ouvrières de la colonie pour former un essaim qui ira s'installer dans un autre nid. L'ancien nid reste en place avec environ un tiers des ouvrières et des cellules royales prêtes à éclore. Ce phénomène appelé essaimage, se réalise entre avril et mi-juillet si les conditions météorologiques sont favorables et les récoltes abondantes.

Ce cycle biologique à l'échelle de la colonie est sous l'influence de divers facteurs tels que l'altitude ou la latitude (variation du nycthémère*) ou encore la génétique des races, chacune étant adaptée à son biotope*. On peut donner l'exemple du cycle de développement de l'abeille landaise qui suit la période de floraison des deux principales

plantes productrices de nectar de la région : la bourdaine (*Rhamnus frangula L.*) et la bruyère commune (*Calluna vulgaris L.*)(figure 14).

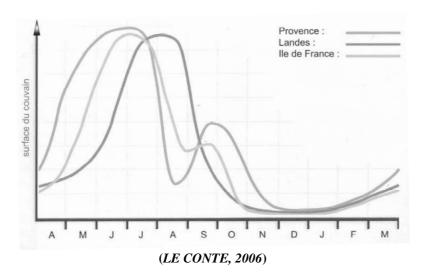


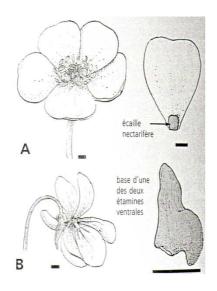
Figure 14: Courbe de développement des abeilles landaises.

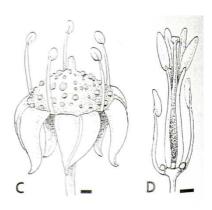
La période de floraison de la bourdaine se situe entre la fin mai jusqu'en juillet tandis que celle de la bruyère va de l'été au début de l'automne. Les abeilles vivant dans les Landes se sont adaptées à leur environnement et l'on constate un développement maximal de couvain en période de floraison des plantes autochtones. Les ressources disponibles pour ces abeilles sont présentes plus tardivement que celles rencontrées en Provence ou en Île de France. Les colonies y atteignent leur production maximale de couvain plus rapidement. Lorsque l'on déplace des colonies d'abeilles landaises dans ces régions, elles conservent un cycle biologique identique à celui décrit dans leur environnement d'origine. Elles sont donc adaptées à leur biotope landais de façon héréditaire (LOUVEAUX et al., 1966). Le temps plus clément de septembre permet souvent un redémarrage de la ponte fournissant ainsi les futures abeilles d'hiver. Cela explique l'élévation de la courbe de surface du couvain à cette période en Île de France et Provence.

La récolte du pollen et du nectar, à la différence de celle de miellat, propolis ou eau, induit une interaction entre les abeilles domestiques et les fleurs. C'est pourquoi, elle sera détaillée ci-après.

Le nectar est un composé glucidique formé dans les nectaires de certaines plantes dites nectarifères. L'emplacement des nectaires sur la plante conditionne l'accessibilité du nectar pour les insectes et donc la position adoptée par ceux-ci pour le puiser (figure 15).

Figure 15: Localisation des nectaires floraux.





A : renoncule et détail d'un nectaire à la base d'un pétale ; B : violette et détail d'une étamine à glande nectarifère ; C : disque nectarifère de lierre ; D : nectaires à la base des étamines du colza. Echelle : 1 mm• (MEYER et al., 2008)

Dans le cadre de la pollinisation, le dépôt de pollen sur l'animal dépend du contact qui peut s'effectuer entre les anthères et celui-ci. La position des nectaires, orientant l'insecte dans la fleur, détermine la possibilité qu'il reçoive du pollen lors de sa visite. Des biais sont toutefois possibles : prenons l'exemple des fleurs des haricots et des fèves. Le tissu nectarifère s'y trouve au fond de la fleur où il forme un bourrelet épais. Or les fleurs sont grandes et le nectar est donc difficile d'accès pour les abeilles (trompe trop courte). Elles profitent donc du fait que les bourdons, dont les mandibules sont plus puissantes percent un trou dans la corolle* pour atteindre le nectar, et utilisent ce même orifice (DE LAYENS et BONNIER, 1987). Agissant de la sorte, elles n'entrent pas du tout dans la fleur et ne recueillent pas de pollen sur leur corps. Elles ne seront pas vectrices de pollinisation.

Le nectar, constitué essentiellement de glucides, est utilisé comme source énergétique par les abeilles, notamment directement durant le vol par la butineuse. Il est transformé en miel dans la ruche et sera l'aliment de base des ouvrières et des faux-bourdons adultes. Il entre également dans la composition de l'alimentation des larves destinées à devenir des ouvrières ou des faux-bourdons (aliment sécrété par les glandes hypopharyngiennes et mandibulaires des nourrices, mélangé avec des sucs digestifs, de l'eau, du miel et du pollen). Pour sa récolte, les abeilles doivent accéder aux nectaires des fleurs et le puiser à l'aide de leur langue, ou trompe.

Le nectar est ensuite stocké dans le jabot des butineuses, où il est mélangé à des enzymes de digestion, puis régurgité dans la ruche où il est transmis par trophallaxie* à d'autres abeilles en charge de sa réception. Certaines abeilles ne butinent que du nectar lors d'un vol, d'autres du pollen. Parfois, elles peuvent récolter ces 2 sources alimentaires, elles sont alors qualifiées de butineuses mixtes.

Le pollen, quant à lui, a une composition plus hétérogène (figure 16). Il se trouve dans les anthères des fleurs.

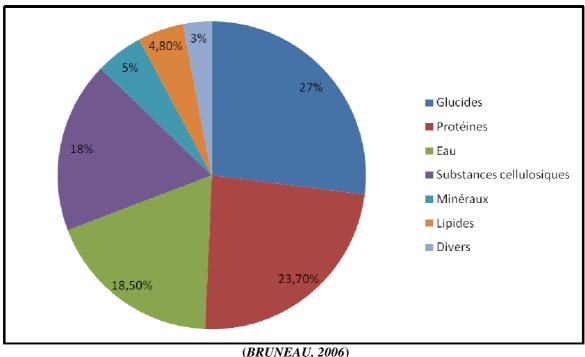


Figure 16 : Composition générale du pollen.

La composition du pollen varie fortement en fonction de l'origine florale. Ce graphique présente un exemple général. Le pollen est la source majeure de protéines de l'abeille ; les glucides présents dans les pelotes* proviennent en grande partie du nectar utilisé pour lier les grains entre eux. Il est nécessaire au développement et au bon fonctionnement de ses glandes hypopharyngiennes impliquées notamment dans la transformation de nectar en miel. Le pollen est l'un des composants de la nourriture des larves d'ouvrières et de mâles, d'autant plus que les larves grandissent. Les ouvrières fraîchement écloses en absorbent de grande quantité les 3 premiers jours de leur vie libre. Ceci contribue à la maturation de leurs structures internes. Par la suite, les abeilles adultes continuent de consommer du pollen; une carence ne compromet pas leur survie individuelle mais diminue leur longévité.

Tout comme les pièces buccales de l'abeille ouvrière sont adaptées à puiser le nectar dans la fleur, la morphologie spécifique de ses pattes s'adapte parfaitement à la récolte de pollen (figure 17).

Figure 17 : L'appareil de récolte du pollen de l'abeille domestique.

I : patte antérieure ; II : patte médiane ; III : patte postérieure (face antérieure) ; IV : patte postérieure (face postérieure) ; V : pattes postérieures (vues par derrière) ; VI : pressoir à pollen ; VII : pelote de pollen ; A : abdomen ; Br : brosse ; C : coxa ; CP : corbeille à pollen ; EA : étrille de l'antenne ; F : fémur ; G : griffe ; Mt : métatarse ; Pe : peigne à pollen ; Po : poussoir à pollen ; PP : pelote de pollen ; R : rameau ; SC : soie central ; Ta : tarse ; Ti : tibia ; Tr : trochanter.

(POUVREAU, 2004)

Lorsque l'abeille se trouve à portée des étamines des fleurs, elle gratte le pollen avec ses mandibules et ses pattes antérieures. En même temps, elle l'humecte avec un peu de miel qu'elle aura pris soin de réserver dans son jabot avant le départ de la ruche. Pendant le vol, le pollen passe diagonalement de brosse en brosse, de la 1ère patte vers la 3ème patte. Là, le pollen est recueilli par le peigne de la 3ème patte opposée. Il est ensuite poussé par la pince tibio-tarsienne vers la face extérieure de la patte dans la corbeille. Périodiquement, les 2èmes pattes compriment la pelote de pollen dans la corbeille (BUSSIERAS, 1990).

A chaque voyage, l'abeille peut accumuler entre 10 et 30 mg de pollen qui seront stockés dans les alvéoles non operculées. Le pollen sert à la conception de l'aliment des larves, nourrit les ouvrières surtout dans les premiers jours après éclosion et entre dans la composition de la gelée royale*.

C'est lors de leurs visites indispensables aux fleurs que les abeilles sont des actrices de la pollinisation. En effet, lors de la récolte du nectar, elles peuvent retenir les grains de pollen

sur les poils déposés sur le corps de façon tout à fait passive. Ce pollen pourra alors être transporté jusqu'à la prochaine fleur visitée. Lors de la récolte du pollen, celui-ci est soigneusement accumulé en pelote au niveau des corbeilles. Ce pollen n'est pas disponible pour la pollinisation. En revanche, l'abeille ne peut que difficilement ôter les grains de pollen fixés sur certaines parties de son corps (tel l'arrière de la tête par exemple). C'est pourquoi, les butineuses de pollen en sont également vectrices de pollinisation.

Ainsi, le butinage est une activité essentielle au fonctionnement des colonies d'Apis mellifera, espèce sociale à l'organisation complexe. Si la morphologie des ouvrières est adaptée à la récolte du pollen et du nectar pour les besoins de nutrition de la colonie, elle l'est également pour retenir le pollen et participer à la pollinisation des plantes à fleurs qu'elle visite. On estime ainsi qu'elle intervient dans la pollinisation de plus de 200 000 espèces de plantes à fleurs. Aussi, on peut se demander si au sein de cette diversité, l'abeille domestique, et plus généralement les insectes pollinisateurs, expriment des préférences de butinage. Autrement dit, quels sont les éléments conditionnant l'attractivité d'une plante à fleur sur les insectes pollinisateurs et quels en sont les facteurs de variation ?

Deuxième partie: Attractivité d'une plante à fleur pour *Apis* mellifera

L'attractivité qu'une fleur exerce sur un insecte butineur est une notion complexe et multifactorielle. Elle dépend tout à la fois de la plante, de l'insecte ainsi que de l'impact que l'environnement exerce sur chacun d'eux. Néanmoins, pour la plante entomophile comme pour l'insecte pollinisateur, il s'agit d'une question de survie. Aussi, prenant l'exemple de Apis mellifera, le plus étudié des insectes connus, la relation fleur-abeille sera étudiée selon trois aspects arbitrairement distingués en vue de décrire un phénomène global. En premier lieu, il faudra préciser en quoi butiner est une activité indispensable à la survie de l'abeille et quelles en sont les conséquences sur ses visites aux fleurs. Une fois énoncés les facteurs impératifs présidant aux choix de telle ou telle fleur, telle ou telle activité de récolte, on s'intéressera en second lieu aux préférences observées. Autrement dit, pourquoi une fleur est-elle plus attractive qu'une autre vis-à-vis d'une abeille ? Enfin, puisque fleur et abeille sont soumises à de multiples variables au sein de leur milieu, il est nécessaire de traiter des facteurs de variations pouvant influer sur l'activité de butinage. L'attractivité des fleurs sur les insectes butineurs, en particulier l'abeille domestique, sera alors considérée, dans cette partie, dans son habitat naturel ou du moins sous influence anthropique mineure.

A. Le comportement de butinage

a) Pratiques alimentaires et morphologie

Tout d'abord, on distingue, parmi les insectes butineurs, ceux qui récoltent nectar et pollen sur une grande variété de plantes et familles de plantes de ceux qui ont un spectre plus restreint. Les premiers sont dits polylectiques tandis que les seconds peuvent être partagés en oligolectiques selon qu'ils ne s'intéressent qu'à quelques espèces de plantes, le plus souvent apparentées (cas de nombreuses abeilles solitaires), ou en monolectiques. Dans ce cas, qui est assez rare, l'insecte ne butine qu'une seule plante voire quelques autres espèces apparentées. On peut citer le cas du petit papillon nocturne Micropteryx du populage qui visite principalement les fleurs du bouton d'or (Renoncules) (POUVREAU, 2004).

De ce constat, l'on peut déduire que les insectes monolectiques peuvent trouver les éléments nutritifs indispensables à leur survie uniquement lors de la période de floraison de la plante qu'ils visitent. Les abeilles domestiques dont la colonie est pérenne, avec une succession de générations, ont des besoins alimentaires à long terme. Par ailleurs, elles ont une période d'activité de butinage qui peut recouper les périodes de floraison de plusieurs fleurs. Elles sont donc polylectiques et visitent diverses familles de plantes pour des besoins de nutrition.

Les espèces monolectiques et oligolectiques ont parfois une morphologie spécifique, adaptée à la fleur à laquelle ils sont attachés. Leur morphologie aurait évoluée en même temps que celle de la fleur. Aussi, si la relation insecte-fleur est principalement physiologique et comportementale, la morphologie de l'insecte (taille, configuration des pièces buccales...) peut déterminer quelle fleur présentera des ressources accessibles. Dans le cas des abeilles domestiques, polylectiques, ce facteur n'est pas essentiel. Néanmoins, la morphologie des pièces buccales notamment peut influencer le choix d'une fleur selon sa conformation (figure 18).

Figure 18: Longueur (en mm) de la langue de certains Apidae.

		Ouvrières	Mâles	Reines
Apis mellifera	Apidae	6,0		
Bombus lucorum	Apidae	7,5-8,5	8,5-9,0	8,8-11,2
Bombus terrestris	Apidae	7,6-8,8	8,6-9,2	8,8-11,5
Bombus hypnorum	Apidae	7,6-8,7	8,5-9,5	10,0-12,2
Bombus pratorum	Apidae	8,0-10,3	8,3-10,5	11,5-13,4
Bombus soröensis	Apidae	8,0-9,2	8,5-9,4	10,0-12,0
Bombus lapidarius	Apidae	8,4-10,6	8,8-11,0	12,0-13,6
Bombus ruderarius	Apidae	8,8-11,5	9,5-12,2	12,0-14,1
Bombus veteranus	Apidae	9,0-11,2	10,4-11,6	10,8-13,6
Bombus sylvarum	Apidae	9,2-12,3	9,5-12,0	12,0-14,6
Bombus muscorum	Apidae	9,8-11,0	10,0-11,2	12,0-13,6
Bombus pascuorum	Apidae	9,8-12,4	9,8-12,5	12,0-14,8
Bombus subterraneus	Apidae	11,5-14,0	12,0-13,5	13,2-15,3
Bombus hortorum	Apidae	12,8-16,1	14,5-18,0	18,0-21,2
	(POUVI	REAU, 2004)		

Selon la longueur de leur langue, les insectes seront plus ou moins aptes à butiner dans les fleurs à longues corolles. Ceci est une restriction dans les fleurs visitables. Toutefois, des biais existent. Ainsi, certains bourdons ont des mâchoires plus puissantes que celles des abeilles domestiques. Ils peuvent donc percer la base du calice pour accéder aux nectaires les plus profonds. Par la suite, les abeilles profiteront de l'orifice pour accéder à cette ressource autrement inaccessible. Toutefois, ce faisant, les insectes ne pénètrent pas dans la corolle et leur corps n'est pas en contact avec les étamines; ils ne seront donc pas vecteurs de pollinisation pour ces fleurs (telles les capucines (Tropaeolum majus)).

b) Les besoins nutritionnels

Au-delà des considérations d'ordre morphologique, la relation que l'insecte butineur entretient avec la fleur dépend de plusieurs facteurs prépondérants. Chez l'abeille domestique, insecte social dont le butinage a des fins de nutrition, le choix de la récolte dépend des besoins de la colonie. Deux ressources sont dispensées par la fleur : le nectar riche en glucides (figure 19), assurant la fourniture majeure en énergie, et le pollen, apportant notamment les protéines (figure 16). Ces deux éléments sont récoltés par les butineuses puis stockés dans les cadres de la ruche.

Figure 19 : Composition simplifiée du nectar de Chèvrefeuille et de Fritillaire.

Eau	95
Saccharose (sucre de canne)	. 1
Glucoses (sucre de fruit)	. 1,5
Gommes, résidus et pertes	
Total	. 100
Nectar de Chèvrefeuille (Lonicera Periclym	enum).
Nectar de Chèvrefeuille (Lonicera Periclymo	
Eau	. 76 . 12
Eau	. 76 . 12 . 9
Eau	. 76 . 12 . 9
Eau	. 76 . 12 . 9

(DE LAYENS et BONNIER, 1987)

La composition en sucre du nectar est fixe pour chaque espèce végétale. En revanche son volume varie. De ce fait, les nectars ne sont pas équivalents en termes d'apport nutritionnel et la récolte de certains nectars, très dilués comme celui de la Fritillaire, peut ne pas être rentable. Lors de chaque voyage, Apis mellifera rapporte environ 40 mg de nectar à la ruche (BUSSIERAS, 1990). Le sens du goût permet aux abeilles de distinguer le sucré du salé et de l'amer. Leur perception n'est toutefois pas identique à la notre, par exemple certaines substances leur apparaissant moins sucrées qu'à nous (LE CONTE, 2006).

Ces réserves sont utilisées au prorata des besoins de la colonie, ceux-ci variant en grande partie selon la quantité d'individus et de couvain. La quantité de nectar récoltée ne serait pas corrélée au niveau de stockage du miel dans la ruche et donc aux réserves disponibles (FEWELL et WINSTON, 1995). Cela contraste avec le comportement de butinage du pollen qui est très lié à l'état de la colonie. En effet, la récolte de pollen par les butineuses est ajustée de façon homéostasique au niveau de réserves en pollen et donc aux besoins azotés de la colonie (CAMAZINE, 1993; FEWELL et WINSTON, 1992 d'après

FEWELL et WINSTON, 1995). Ainsi, la quantité de pollen récoltée et donc le choix d'une fleur pour son pollen par les abeilles dépendent de la quantité de pollen stocké dans la ruche qui elle-même est fonction de la production de couvain de la colonie (ECKERT *et al.*, 1994 d'après FEWELL et WINSTON, 1995). La récolte est donc variable au long de l'année : plus il y a de couvain, plus l'abeille tend à butiner de pollen. La récolte de nectar ne semble influencée quant à elle, ni par la quantité de nectar en réserves ni par celle de pollen à court terme (FEWELL et WINSTON, 1995).

c) Disponibilité des ressources

Enfin, il est évident que le choix d'une abeille pour une fleur dépend intrinsèquement de la période de floraison de celle-ci. Aussi, la diversité florale dans le milieu de vie de l'insecte polylectique lui offre une plus large gamme de fleurs accessibles sur une période de temps plus longue. C'est au sein d'une telle variété que s'expriment des préférences dans le comportement de butinage, passés des impératifs tels que la présence de ressources correspondant aux besoins de la colonie dans le milieu ou les capacités permises par la morphologie.

L'attractivité d'une fleur pour un insecte prend alors toute sa dimension et l'on peut avancer qu'une évolution commune les lie. La plante requérant les visites du pollinisateur aurait développé des stratégies visant à l'attirer, améliorant ainsi ses capacités d'expansion (colonisant de nouveaux milieux peu favorables à la pollinisation anémophile) et de diversification (par la pollinisation croisée). L'insecte, quant à lui, cherchant à obtenir les ressources les plus valables au regard de critères que nous énoncerons ci-après, a pu se spécialiser au butinage des fleurs voire de quelques fleurs dans le cas des espèces oligo à monolectiques (VAISSIÈRE, 2006). On peut ajouter comme argument que les études paléontologiques montrent un épanouissement simultané au Cambrien des Angiospermes et des Coléoptères floricoles, Lépidoptères, Diptères et Hyménoptères (POUVREAU, 2004). Ainsi, on en vient à définir quelles sont les caractéristiques qui orientent les préférences dans le comportement de butinage de l'abeille domestique, ici choisie comme modèle d'insecte butineur.

B. Choix et mémorisation des ressources

Tout d'abord, on peut distinguer le comportement de butinage à un niveau individuel (stratégie de butinage d'une butineuse) de celui au niveau de la colonie (effet de recrutement..) (SEELEY et al., 1991). Ainsi, certains critères peuvent rendre une ressource florale attractive pour une abeille, néanmoins l'exploitation de celle-ci à l'échelle de la colonie répond à des besoins de profitabilité énergétique dans le cas du nectar, ou à des besoins de maintien des réserves dans le cas du pollen. L'énergie dépensée pour la récolte des aliments doit au moins être compensée par l'énergie que ceux-ci peuvent fournir (LOUVEAUX, 1986 d'après POUVREAU, 2004). En effet, une colonie traque la source de nectar la plus riche lorsque l'on modifie l'emplacement de celle-ci. D'autres variables influencent la profitabilité énergétique d'une source de nectar telles que la distance de la ruche à la source, l'abondance et la concentration en sucre du nectar, la difficulté de récolte, la direction de la source en rapport avec celle du vent ou encore la force du vent (SEELEY et al., 1991). L'abeille butineuse évaluant à un niveau individuel toutes ces données peut ensuite, à son retour à la ruche, adopter un comportement de recrutement de façon à attirer d'autres individus sur une ressource profitable. Elle peut également retourner à la source seule ou abandonner celle-ci et se faire recruter par d'autres butineuses. Ce système de recrutement permet de passer d'une attractivité individuelle à une attractivité collective.

a) Critères visuels (POUVREAU, 2004)

D'un point de vue individuel, quelles sont les caractéristiques florales qui attirent l'insecte butineur? Il est clair que chaque insecte présente des capacités sensitives qui lui sont propres et qui conditionnent le rapport qu'il entretient avec son environnement. Globalement, lorsqu'un insecte se dirige vers une fleur, une première phase constitue un vol d'approche déterminé par des facteurs optiques puis une seconde phase de vol à proximité met en jeu des stimulants chimiques notamment olfactifs, vient ensuite la récolte.

Les critères visuels pris en compte par *Apis mellifera* sont des critères de couleur et de forme, ou encore de mouvement. La vision se fait par deux yeux à facettes (4500 facettes chez la reine, 7500 chez le mâle et 3500 chez les ouvrières). Des ocelles placés dorsalement sur la tête sont sensibles à la luminosité. L'abeille domestique a une

perception des couleurs dans un spectre situé entre 300 et 500 nm, ce qui la rend insensible au rouge à moins que celui-ci ne réfléchisse l'ultraviolet qui est perçu (figure 20). Elle réagit fortement aux couleurs jaunes et bleues. Quand les abeilles visitent des fleurs d'une couleur seulement, elles deviennent conditionnées à cette couleur et ne s'intéressent pas aux fleurs de couleur différente. Cependant, pour les espèces florales de couleurs multiples, les abeilles ne sont pas constantes et ignorent alors probablement les couleurs comme signes distinctifs.

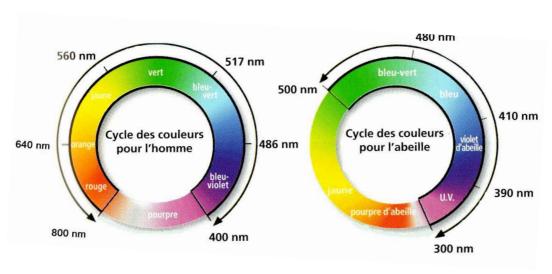


Figure 20 : Spectre des couleurs visibles par l'homme et l'abeille.

nm : nanomètre (*LE CONTE*, 2006)

Le spectre des couleurs visibles par les insectes butineurs peut être différent entre les espèces. Il détermine leur reconnaissance du milieu environnant et peut donc jouer un rôle dans leur sensibilisation pour telle ou telle fleur. Par ailleurs, la même espèce d'insecte peut montrer un intérêt pour certaines couleurs de fleurs variable selon le sexe ou l'âge. Ainsi, les piérides (papillons appartenant à la famille des Pieridae) femelles en période de ponte recherchent les couleurs bleus-verts plutôt que les bleu, pourpre, rouge et jaune usuels (POUVREAU, 2004).

La forme de la fleur en elle-même conditionne également l'interaction avec l'abeille. Sa perception n'en est pas précise ; elle lui permet néanmoins de s'orienter dans un paysage à l'aide de repères visuels. L'abeille domestique reconnaît certaines formes mais en confond d'autres qui nous apparaissent distinctes. Elle reviendra plus fréquemment sur les figures florales les plus découpées et celles aux contours les plus allongés à surface équivalente. Ainsi, la forme générale d'une fleur et les informations portées par le découpage et

l'ornementation des pétales sont des signaux plus ou moins attractifs. On peut aussi décrire la présence, sur les fleurs s'ouvrant le jour, de guides nectarifères tendant à faciliter la récolte du nectar par l'insecte. Ce sont des signaux colorés, perçus de près, telles que des zones ne reflétant pas l'ultraviolet, des taches ou encore des stries dont la teinte contraste avec le reste des pétales. Ces signaux, ou enseignes à nectar, sont orientés vers le centre de la fleur ou vers l'entrée du tube à corolle et indiquent à l'abeille la direction du nectar (figure 21).

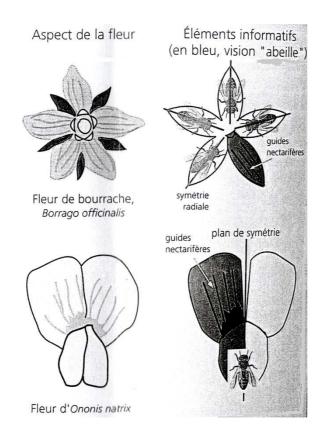


Figure 21: Symétrie des fleurs et éléments informatifs

(MEYER et al., 2008)

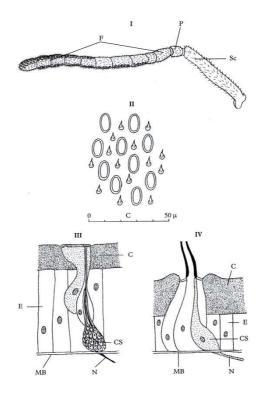
Sur une fleur à symétrie radiale* telle que la fleur de bourrache, l'insecte peut prendre plusieurs positions par rapport à l'axe d'où il a accès aux mêmes informations. Sur une fleur zygomorphe* telle celle d'Ononis (Fabaceae), une seule position lui permet d'appréhender toutes les informations, ce qui induit un positionnement plus précis du pollinisateur. L'orientation des guides nectarifères dirigent l'insecte vers la source de nourriture. Ils peuvent également présenter une odeur différente du celle du reste de la fleur. Les fleurs entomophiles ont ainsi souvent des teintes vives et une taille de l'inflorescence importante. Ces caractères sont dits vexillaires car ils font office d'étendard pour la fleur vis-à-vis des insectes pollinisateurs (Souchon, 1965).

Par ailleurs, les abeilles auraient tendance à butiner de façon préférentielle les fleurs en mouvement, agitées par le vent. De même, expérimentalement, elles montrent une attirance pour les objets, dessins ou lumières animées.

b) Critères olfactifs

Un autre critère déterminant dans la reconnaissance des fleurs par l'abeille est celui de la perception des odeurs émises par celle-ci. Les parfums floraux sont dus au mélange de dizaines de molécules propres à chaque espèce. L'abeille les perçoit grâce à des récepteurs olfactifs situés sur les antennes et les pièces buccales. Les antennes portent des organes sensoriels d'au moins sept types différents appelés sensilles dont certaines sont en forme de plaque (figure 22).

Figure 22 : Antenne d'ouvrière d'abeille domestique (Apis mellifera, Apidés).



I : antenne ; II : plaques et soies sensorielles de l'antenne ; III : plaque (coupe transversale) ; IV : sensille (coupe transversale) ; C : cuticule ; CS : cellule sensorielle ; E : épiderme ; F : flagelle ; MB : membrane basale ; N : nerf ; P : pédicelle ; Sc : scape.

(POUVREAU, 2004)

Les antennes ne sont pas des organes spécifiques de l'odorat puisqu'elles comportent également des récepteurs sensibles au taux d'humidité ou de gaz carbonique présent dans l'environnement. Certains mécanorécepteurs la rendent sensible aux vibrations et un groupe de cellules, appelé organe de Johnston, fournit des informations sur la position de l'antenne et la vitesse en vol. Les antennes sont différentes selon le sexe. En effet, les mâles possèdent 11 articles dans le flagelle alors que les femelles en ont 10. Autre exemple : les sensilles placoïdes, détectant les odeurs, sont au nombre de 3000 par antenne chez l'ouvrière contre 30 000 chez le mâle (LE CONTE, 2006).

L'odorat sert à l'abeille domestique lorsqu'elle est à une distance relativement faible de la fleur. Si certaines odeurs sont attractives, d'autres sont répulsives. C'est le cas de substances utilisées pour le marquage des fleurs n'offrant plus de nectar. Les marquages sont déposés par les abeilles après une visite infructueuse. Ainsi, le marquage d'une fleur par un autre insecte (de la même espèce ou non) peut influer sur l'attractivité d'une fleur. L'abeille peut aussi élaborer une odeur qui lui est propre par la glande de Nasanov. Elle imprègne un lieu de récolte, cela lui permettra de le retrouver ou de guider ses congénères (PIERRE, 2003).

c) Les signaux de communications

L'expansion des pétales, la production de parfum ou encore la production de nectar atteignent leur maximum pour coïncider avec la déhiscence des anthères de telle sorte que les butineurs reçoivent du pollen mature sur leurs poils (FREE, 1993). Ces apprêts disparaissent ou encore se modifient quand la fleur est fertilisée. Le changement constitue un signal pour l'insecte. Par exemple, la fleur du marronnier d'Inde est jaune lorsque la sécrétion de nectar est abondante puis elle devient orange puis rouge au fur et à mesure que la sécrétion de nectar diminue. Les abeilles et les bourdons apprennent rapidement à éviter les fleurs orange et rouge. Certaines fleurs changent d'odeur avec l'âge. La mémorisation de ces modifications permet aux insectes de repérer plus facilement les sources de nourriture appropriées. Cela influe sur leur choix de butinage et donc varie d'une espèce à l'autre. Par exemple, expérimentalement, on constate qu'après 2 heures de dressage au repérage d'une couleur, les abeilles domestiques s'en souviennent pendant 4 jours alors qu'une espèce de papillons ne s'en souvient que durant 1 jour après 4 jours de dressage (POUVREAU, 2004).

Ceci met en évidence le fait qu'il existe des signaux de communication utilisés entre l'insecte et la fleur. Les forme, couleur ou odeur ne sont attractives que parce qu'elles annoncent une promesse de récompense, en général une source nutritive pour le pollinisateur. On parle de conditionnement associatif par renforcement alimentaire (PHAM-DÉLÈGUE et MASSON, 1985). L'abeille est capable d'apprendre un signal neutre associé à la qualité nutritive d'un aliment. L'association signal visuel ou

olfactif/aliment s'acquiert et se renforce à chaque rencontre avec la fleur suite à une réaction initiale innée. Ces aptitudes favorisent l'adaptation au milieu.

L'apprentissage de signaux permettant de reconnaître et différencier les fleurs entre elles sert ainsi dans la recherche des facteurs d'attractivité primaires d'une abeille pour la fleur, c'est-à-dire la présence de ressources nutritives. Pollen et nectar sont ainsi attractifs pour l'abeille en premier lieu tandis que couleur, taille, forme et odeur constituent des signaux associés à des récompenses. Mais là encore, l'attractivité n'est pas équivalente entre toutes les sources de pollen et nectar auprès des abeilles. On peut ainsi distinguer des nectars très attractifs et d'autres moins. Il en va de même pour le pollen.

d) Le nectar

FREE (1993) énonçait que les facteurs les plus importants dans l'attractivité du nectar pour l'abeille étaient son abondance et sa concentration en sucre. On sait ainsi que *Apis mellifera* peut distinguer des concentrations variant de 5% (JAMIESON et AUSTIN, 1956). Les concentrations en saccharose allant de 30 à 50% sont celles qui sont préférées (WALLER et GORDON, 1972). Cela correspond à un nectar dont la concentration n'est pas trop faible mais où la viscosité (fonction de la concentration et de la température) n'est pas répulsive. On a en effet constaté que pour des concentrations supérieures à 50%-60%, la quantité de nectar ingérée diminuait (BETTS, 1920 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). La composition du nectar peut également être distinguée par les abeilles. Les principaux composants du nectar sont le saccharose, le glucose et le fructose (BEUTLER, 1935; SEELEY, 1995; CORBET, 2003 d'après SCHEINER *et al.*, 2004) mais les préférences des abeilles pour des solutions variant en concentration relative de ces éléments diffèrent selon les auteurs.

Au-delà de la prépondérance des glucides, on sait que le nectar contient également des acides aminés que l'abeille peut détecter (second composé le plus important) (BAKER et BAKER, 1973 d'après GARDENER et GILLMAN, 2002). Par ailleurs, elle semble montrer une préférence pour les nectars en contenant (ALM *et al.*, 1990 ; KIM et SMITH, 2000). La glycine, en particulier semble appréciée (KIM et SMITH, 2000 d'après GARDENER et GILLMAN, 2002). D'autres composés du nectar auraient un effet répulsif tels que les phénols (HAGLER et BUCHMANN, 1993) même s'il existe des données contradictoires à ce sujet (LIU *et al.*, 2004 d'après LIU *et al.*, 2006).

Ainsi, les glucides, composants majeurs du nectar, ont sans doute un goût prépondérant mais l'impact des autres composants (acides aminés, lipides, phénols...) sur le goût et donc l'attractivité du nectar est encore peu connu (GARDENER et GILLMAN, 2002).

e) Le pollen

Concernant le pollen, la récolte est motivée à la fois par la facilité avec laquelle il peut être saisi puis agglutiné mais aussi par la nature spécifique du pollen en lui-même. Le pollen est composé d'une coque renfermant le gamétophyte* mâle, c'est-à-dire l'élément producteur de gamète de la plante. Sa taille, sa forme, la présence ou non d'ornementations, font que chaque espèce végétale possède un grain de pollen qui lui est spécifique (figure 23).

A B
50 μm

C D
20 μm

E F

Figure 23: Morphologie de divers pollens (en microscopie électronique)

A : okra ; B : amaranthe ; C : courgette ; D : coton ; E : tournesol ; F : maïs $(VAISSI\grave{E}RE\ et\ VINSON,1994)$

La coque du grain de pollen est constituée de plusieurs couches : l'exine et l'intine. L'exine ne craint pas la décomposition ou la digestion. Elle peut également résister aux rayons ultra-violets ou aux pathogènes selon l'épaisseur des diverses couches la composant. L'ornementation du grain de pollen lui est spécifique tout comme la nature des substances plus ou moins visqueuses qui le recouvrent et qui forment le pollencoat. Ces substances permettent la reconnaissance du stigmate pour le pollen (DOBSON et BERGSTRÖM, 2000 d'après PIERRE, 2005) et l'adhésion du grain sur le corps de l'insecte (ROULSTON et CANE, 2000 d'après PIERRE, 2005). Par ailleurs, l'un des éléments du pollencoat (le pollenkitt) produit des composés volatils responsables de l'odeur du pollen.

D'après SCHMIDT (1982), les abeilles montrent des préférences marquées entre les pollens, concentrant leur effort de récolte sur une même espèce donnée si celle-ci est disponible en quantité suffisante. Aussi, de nombreuses études ont cherché à distinguer les caractères du grain de pollen que l'abeille discernait et par la suite, préférait. PERNAL et CURRIE (2002) ont repris et complété ces travaux. Ils concluent que l'odeur du grain de pollen, sa taille, et le temps nécessaire à sa récolte sont des facteurs de décision dans le choix d'une fleur. Toutefois, ils interviennent en temps que signaux mémorisés par l'abeille pour reconnaître une ressource adéquate mais n'ont pas de valeurs propres en temps que critères de préférence.

L'odeur, signal particulièrement bien appris par les abeilles -plus rapidement que les couleurs par exemple (MENZEL, 1985 d'après PERNAL et CURRIE, 2002)- est prépondérante sur tous les autres. Elle peut de plus, fournir une information sur la quantité de pollen disponible à l'intérieur d'une fleur (selon son intensité). Or l'on sait que le comportement d'atterrissage sur la fleur est stimulé par la quantité de pollen disponible (RIBBANDS, 1949; GOODWIN et STEVEN, 1993 d'après PERNAL et CURRIE, 2002). Ainsi, l'odeur du pollen est un facteur important de sa reconnaissance par l'abeille. Par ailleurs, RIBBANDS (1949 d'après PERNAL et CURRIE, 2002) signalait que la visite précédente d'autres butineurs ne modifiait pas l'attractivité du pollen suggérant que les marquages répulsifs ne font pas partie des comportements de récolte du pollen ou que les odeurs sont inférieures à celles du pollen.

Le temps de récolte du pollen, en second lieu, semble important dans le choix d'une ressource. Il dépend de la complexité de l'architecture florale. Un temps de récolte trop élevé décroit l'attractivité de la fleur. En outre, lors de l'agrégation en pelote, la présence et l'abondance du pollenkitt à la surface des grains aide l'abeille à former la pelote et donc diminue le temps de manipulation.

La morphologie du pollen influe donc le choix d'une abeille pour un type de pollen. VAISSIÈRE et VINSON (1994) avaient montré par exemple que les espèces végétales avec des grains de pollen épineux (interférant avec leur agglutination) étaient moins visitées.

La taille du grain, en revanche, ne semble pas être un signal majeur, les abeilles butinant une vaste gamme de taille de pollen allant jusqu'à 300 μ m de diamètre. La taille des grains de pollen des phanérogames* varie de 5 à 210 μ m (ERDTMAN, 1952; ROBERTS et VALLESPIR, 1978; BAKER et BAKER, 1979 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992) avec une majorité comprise entre 15 et 60 μ m. Néanmoins, PERNAL et CURRIE (2002) ont noté une plus haute fréquence dans la récolte de grains par l'abeille dont la taille était inférieure à 45 μ m.

La couleur, la réflexivité ou le taux de sucre total (LEVIN et BOHART, 1955 d'après PERNAL et CURRIE, 2002), l'humidité et l'âge ne semblent pas intervenir comme signaux de reconnaissance par l'abeille.

La distinction de la valeur nutritionnelle du pollen relativement à sa teneur en protéine par l'abeille est sujette à controverse mais n'a pas été démontrée (PIERRE et CHAUZAT, 2005). Toutefois, la présence de proline* augmenterait l'attractivité d'un pollen (POUVREAU, 2004). D'autres éléments tels que les stérols (ROULSTON et CANE, 2000 d'après PIERRE et CHAUZAT, 2005), les lipides (SING *et al.*, 2000, MANNING, 2001), des phagostimulants ou encore de composés spécifiques à certains grains de pollen tels que l'octadeca-*trans*-2, *cis*-126triénoic acid (LEPAGE et BOCH, 1968; HOPKINS *et al.*, 1969 d'après PHAM- DÉLÈGUE, 1992) sont attractifs pour l'abeille et conditionnent son choix pour tel ou tel pollen. LIU *et al.* (2006) montraient également que la présence de composés phénoliques dans le pollen était détectée par les butineuses (étude avec *Apis cerana*) qui choisissent l'espèce végétale à visiter en fonction de ce critère.

Ainsi, l'attractivité du pollen pour les abeilles est liée à une mémorisation de signaux variés au sein desquelles l'odeur est prépondérante. Ils permettent à l'abeille de retrouver une source de pollen sans distinction toutefois de sa qualité nutritive. Des pollens toxiques peuvent même être récoltés (WCISLOW et CANE, 1996). Toutefois, comme pour le nectar, un impératif d'efficacité et de rendement de la récolte est respecté suivant la théorie de l'optimal foraging.

f) L'optimal foraging

C'est une approche initialement décrite par MC ARTHUR et PIANKA en 1966 (d'après PICARD-NIZOU, 1992) avant d'être étudiée par de nombreux auteurs. Elle énonce que la

sélection naturelle favorise tout individu qui maximise son gain énergétique au cours des périodes de recherche de nourriture, en raison de la relation positive qui existe entre le niveau de prise alimentaire et la contribution d'un animal à la survie des générations ultérieures (SCHOENER, 1971; PYKE et al., 1977 d'après PHAM- DÉLÈGUE, 1992). Ainsi, les principales dépenses énergétiques durant le butinage (le vol et la distance à parcourir pour accéder à la ressource) vérifient cette théorie d'optimisation énergétique. Aussi, les vols les plus courts entre plantes sont favorisés (LEVIN et KERSTER, 1969 d'après PIERRE, 2009) et il y a une tendance à suivre les rangs de plantations, d'autant plus si la distance entre rangs est importante (études chez le bourdon sur fleurs artificielles (PLOWRIGHT et CANTIN-PLANTE, 1997 d'après PIERRE, 2009)). Ceci tend à réduire le coût du trajet. Par ailleurs, le coût de la manipulation de la fleur par rapport au bénéfice offert par la ressource est également optimisé puisqu'on a vu qu'un temps de butinage long diminuait l'attractivité d'une fleur.

Cette attractivité dépend ainsi, à la fois des propriétés de la fleur (morphologie, signaux mnésiques pour l'abeille...) mais aussi de sa localisation. La distance parcourue par les abeilles autour de la ruche pour se nourrir dépend de la quantité des ressources disponibles, de la densité de butineuses et de la productivité des plantes en ressources alimentaires (NUNEZ, 1982; POUVREAU, 2004). Quoiqu'il en soit, les fleurs les plus proches de la ruche sont préférées d'autant plus que les conditions météorologiques sont mauvaises.

Ainsi, l'attractivité d'une fleur pour les abeilles, participant à l'optimisation du butinage, répond à des impératifs nutritionnels. Différents signaux sont utilisés pour la mémorisation, la distinction et le repérage des ressources par conditionnement associatif. La récompense (nectar et/ou pollen), clé de cet apprentissage, étant l'objet possible de préférences au sein des ressources disponibles. L'attractivité d'une fleur pour l'insecte est donc une interaction où la fleur fournit l'alimentation et des signaux distinctifs. L'insecte, quant à lui, mémorise et reconnaît la fleur, sa visite pouvant aboutir à la pollinisation. Toutefois, cette interaction est nécessairement dynamique au sein d'un environnement naturel tout comme anthropique. De nombreuses modifications de l'un ou l'autre des intervenants peuvent changer les relations entre la fleur et l'insecte. Nous étudierons donc ci-après quels sont les facteurs de variations de l'attractivité d'une fleur pour l'insecte, liés aux plantes, puis liés aux insectes (en particulier l'abeille), pouvant influer sur le comportement de butinage, dans le milieu naturel.

C. Facteurs de variations de l'attractivité des fleurs pour les insectes en conditions naturelles

a) Facteurs de variations liés aux plantes

Les plantes sont particulièrement dépendantes de leur milieu et des conditions climatiques notamment pour les besoins de la photosynthèse. Leurs productions y sont intimement liées.

1. Production de nectar

La sécrétion de nectar, objet privilégié de l'attraction de l'insecte pour la fleur, varie de façon importante d'une part selon des facteurs environnementaux mais aussi selon des facteurs intrinsèques.

Ainsi, le nycthémère* ou encore la période de l'année induisent des variations aussi bien en quantité qu'en concentration en sucres du nectar (VANSEL, 1934; CORBET, 1990 d'après PICARD-NIZOU, 1992). Les conditions pédoclimatiques (températures, nature et pH du sol, vent, ensoleillement, humidité relative) (ZIMMERMAN, 1983; CORBET *et al.*, 1971 d'après PICARD-NIZOU, 1992) font également varier les sécrétions en nectar. Par exemple, la moutarde donne plus de nectar sur les terrains argilo-siliceux que sur le calcaire (DE LAYENS et BONNIER, 1987). La synthèse du nectar est généralement plus abondante par temps ensoleillé car la synthèse de sucres nécessaire à sa production dépend de la photosynthèse (SHUEL, 1955a d'après FREE, 1993). Néanmoins, une augmentation de l'ensoleillement s'accompagne souvent d'une diminution de l'hygrométrie qui entraîne une baisse de production en volume du nectar qui sera néanmoins plus concentré (DECOURTYE *et al.*, 2007).

D'autres éléments externes peuvent aussi influencer le butinage en modifiant la probabilité d'ouverture des fleurs. Par exemple en 1997, ERHARDT et RUSTERHOLZ montraient qu'une atmosphère à taux élevé en CO₂ augmentait le nombre de fleurs ouvertes de certaines espèces alors qu'elle le diminuait pour d'autres. La quantité de nectar sécrétée était globalement plus faible mais la concentration et la composition en sucre n'était pas altérée. Par ailleurs, la synthèse rythmique de nectar ou de molécules odorantes ou l'ouverture des corolles à certaines heures, variables entre les espèces (fin de matinée pour le tournesol, matin et soir pour le colza, milieu de journée pour les bruyères...) fournissent

un apport nutritif continu aux abeilles. Cela permet également d'optimiser la période d'interaction pour chaque espèce végétale limitant la compétition (MEYER *et al.*, 2008). La latitude et l'altitude influencent également la sécrétion de nectar (DE LAYENS et BONNIER, 1987). Par exemple, la potentille (*Potentilla tormentilla*) émet plus de nectar en Norvège qu'en France.

Concernant les facteurs intrinsèques à la plante, la taille de la fleur et donc des nectaires, la position des fleurs sur la plante (influant sur leur taille relative), la durée de floraison ainsi que la forme de la fleur contribuent à des différences de sécrétions entre espèces ou au sein d'un même pied. Les fleurs plus larges produisent en général plus de nectar ; les fleurs à nectaires peu profonds ou non protégés contiennent plus de glucides et de fructose que de saccharose (CRANE *et al.*, 1984 d'après FREE, 1993). SHUEL en 1961 montrait également que la sécrétion de nectar était influencée par la maturation du stigmate et des étamines et donc par l'âge de la fleur (d'après FREE, 1993). Certaines plantes résorbent le sucre des nectars après fécondation au profit de la formation du fruit. Enfin, le sexe de la fleur peut influencer la sécrétion. Les fleurs mâles produisent généralement plus de nectar que les fleurs femelles sauf chez les Cucurbitacées (POUVREAU, 2004).

GOTTSBERGER *et al.* (1990) (d'après PICARD-NIZOU, 1992) décrivaient la production de nectar comme un processus dynamique incluant la sécrétion, la résorption, l'évaporation et la variation environnementale. Aussi, la production en nectar d'une fleur et ses conséquences sur l'attractivité pour les insectes est conditionnée par son déterminisme génétique spécifique mais est sous forte influence du milieu. Il est donc difficile de préjuger de ce caractère pour une plante donnée entre différentes régions ou périodes.

2. Production de pollen

Le pollen est l'autre motif de la visite des insectes sur les fleurs et dont la production peut subir des variations. Tout d'abord, l'influence du sexe de la fleur est évidemment prépondérante. Pour les espèces hermaphrodites, chaque fleur dispose d'anthères pleins de pollen renfermant les gamétophytes* mâles. Lorsque les plantes sont dioïques, seules les plantes mâles possèdent des fleurs à pollen. Les plantes monoïques, non hermaphrodites,

possèdent les deux types de fleurs. Ainsi, l'attractivité des fleurs pour les butineuses de pollen dépend en premier lieu du genre floral.

Le pollen n'est accessible à l'abeille que lorsque la fleur est éclose et que les anthères* sont ouverts. Ceci ne se produit pas nécessairement simultanément et il est des plantes où l'anthère est déhiscent* (ouvert et libère les étamines) alors que les fleurs sont en bouton (e.g. *Trifolium pratense, Trifolium repens, Vicia fabe*)(FREE, 1993). Certaines fleurs n'ouvrent que pour un jour ou que pour certaines heures de la journée, ceci variant avec l'âge de la fleur (figure 24).

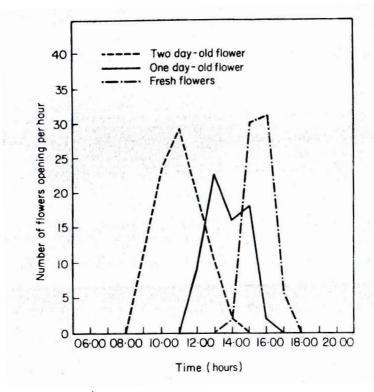


Figure 24: Temps d'ouverture des fleurs de Vicia faba de différents âges.

(SYNGE, 1947 d'après FREE, 1993)

Les fleurs de Vicia Faba ouvertes sont en nombre important, en matinée lorsqu'elles ont deux jours d'âge, alors qu'elles le sont plutôt dans l'après-midi si fraîchement écloses. Le pic d'éclosion correspond à une disponibilité en ressource élevée pour les insectes butineurs.

La présentation du pollen évolue elle aussi selon la température, le degré d'hygrométrie, l'ensoleillement (FREE, 1993). Ceci aussi bien en quantité qu'en qualité. Par exemple, le pollen devient collant en condition humide, il est plus difficile à récolter (DECOURTYE *et al.*, 2007) et donc moins attractif.

Ainsi, la production de pollen est variable selon les espèces et est, comme le nectar, sous forte influence des facteurs environnementaux.

3. Autres facteurs

Par ailleurs, les modifications morphologiques liées à des intempéries ou à des traumatismes de la fleur peuvent également intervenir dans une moindre mesure.

Quant à l'existence de maladies de la plante pouvant influer sur la présentation des fleurs, il n'y aurait aucun indice de ce phénomène ayant poussé à l'investigation scientifique (PIERRE, 2009, communication personnelle).

Voyons maintenant quels sont les facteurs de variations de l'attractivité d'une fleur pour un insecte butineur liés à celui-ci.

b) Facteurs de variations liés à l'insecte

Là encore, on peut distinguer une variabilité de l'insecte dépendant de son déterminisme génétique ou de l'action de facteurs externes sur celui-ci.

1. Facteurs intrinsèques

Si l'on a vu que le butinage variait entre les insectes pour divers motifs (morphologiques ou physiologiques notamment), des différences existent à une échelle systématique plus étroite. Pour poursuivre l'étude du cas de *Apis mellifera*, diverses sous-races y sont distinguables, fruit de divergence géographique, et au sein desquelles on peut retrouver différentes lignées dans le cas des abeilles domestiquées par l'homme.

Ainsi, les sous-espèces sont reconnaissables par leur morphologie (RUTTNER *et al.* 1978; RUTTNER, 1988 d'après KÖPPLER *et al.*, 2007), leur caractéristiques comportementalestelles que la capacité d'apprentissage, les mécanismes d'orientation ou encore le langage par la danse- et certains traits de leur biologie –tels que le niveau et la période d'élevage du couvain (VON FRISH, 1967; LAUER et LINDAUER, 1971, 1973; KOLTERMANN, 1973; MENZEL *et al.*, 1973; RUTTNER, 1988, 1992 d'après KÖPPLER *et al.*, 2007). Ces variations entraînent des différences dans le comportement de butinage, comme par exemple dans le choix des sources de pollen ou encore la tendance à collecter et stocker le pollen (HELLMICH et ROTHENBULHER, 1986; CALDERONE et PAGE, 1988, 1992;

PAGE et FONDRK, 1995 ; PAGE et al., 2000 d'après KÖPPLER et al., 2007). Toutefois, concernant la récolte de pollen, KÖPPLER et al. (2007) décrivaient que pour 4 sous-espèces européennes comparées, il n'y avait pas de différences dans les stratégies de récolte. Elles exprimaient toutes un comportement de butinage polylectique dans un habitat donné, malgré leurs origines diverses. La collecte de pollen serait donc plus influencée par les facteurs environnementaux que par la génétique.

A l'échelle de la lignée au sein d'une même sous-espèce d'abeille, on retrouve des variations dans le comportement de butinage. FREE et WILLIAMS (1973) mettaient en évidence que les préférences florales avaient un caractère primairement inné puisque des colonies vivant au même endroit engendraient des individus dont les choix différaient. L'a encore, ces propensions sont soumises aux stimuli environnementaux. Deux lignées sélectionnées sur leur tendance à butiner le pollen (et donc à moins récolter le nectar) ont été rassemblées dans une même ruche par FEWELL et al. (2000). Appliquant un stimulus incitant à la récolte de pollen, ils observèrent une augmentation de la mobilisation des lignées ayant une faible tendance à butiner le pollen avec l'augmentation de l'intensité du stimulus. Ainsi, le déterminisme génétique est modulé par des facteurs de l'environnement engendrant un seuil de réponse variable, celui-ci permettant une flexibilité des adaptations à l'échelle de la colonie. Les stimuli appliqués incitant à la collecte du pollen pouvaient être externes (variation de la ressource disponible) comme internes à la colonie (quantité élevée de couvain, quantité faible de pollen stockées par la colonie).

D'ailleurs, l'application de l'hormone du couvain (esters d'acides gras extraits de la surface des larves) induit des modifications comportementales à l'échelle de l'individu comme de la colonie tendant à augmenter l'apport de pollen. Cela entraîne ainsi une augmentation du ratio des butineurs/non butineurs de pollen et une diminution du temps passé à la ruche entre chaque vol de récolte du pollen (PANKIW, 2007).

En effet, l'un des éléments essentiels concernant l'attractivité d'une ressource pour un insecte, s'il est social avec une nécessité de nourrir les générations suivantes, est celui de l'état de la colonie. Ainsi, des variations majeures peuvent être observées dans la répartition des butineuses selon l'état des réserves et la quantité de couvain comme on l'a énoncé précédemment (figure 25).

Figure 25: Interactions simplifiées entre la récolte et le stockage du nectar et pollen, la taille du couvain et de la colonie et les conditions extérieures.

	Récolte de nectar	Stockage de nectar/miel	Récolte de pollen	Stockage de pollen	Taille de la colonie	Taille du couvain	Conditions extérieures
Récolte de nectar		I à court terme mais l'absence de cellules vides est une restriction à la récolte	I à court terme, L (déplacement des butineuses)	D (récolte de pollen)	Régulation variable notamment : I en été (1) L en débux d'automne (2)	I** à court terme L (déplacement des butineuses)	L (qualité et disponibilité du nectar)
Stockage de nectar	L		I	ı	D (récolte)	L(consommation + quantité de cellules disponibles)	L (durée nécessaire avant operculation)
Récolte de pollen	L (déplacement de s butineuses)	L au niveau de la colonie (3)		L	L	L (phéromone)	L (qualité et disponibilité du pollen)
Stockage de pollen	D (récoire potten)	I	L		D (récolte de pollen)	L (consommation) D (récolte du pollen)	D (récolte de pollen)
Taille de la colonie	D	L (consommation + la reine est nourrie au prorata de sa ponte)(5)	D (stockage de polien)	D (taille du couvain)		L	L (mortalité)
Taille du couvain	mais un manqu libres entrains alvéoles dédié ponte (5). Toutef de FEWELL e changement dan miel n'aurait pas	cortantes stimulent la ponte de d'alvéoles de stockage e un stockage dans les es au couvain et limite la fois, d'après les expériences et WINSTON (1996), un is le niveau de réserves de d'effet mesurable (à court production de couvain.	D (réserves de pollen)	L (des réserves importantes augmensent la quantité de couvain é le vé)(4)			L (mortalisi)

- I : Indépendant*
- D : Dépendant d'un autre élément et suivant donc les caractéristiques de celui-ci*
- L : Lié
- ** : l'emploi de ces termes n'est pas ici soutenu par une étude statistique.
- **: Tant que les réserves de miel sont suffisantes, leur régulation n'est pas directement liée au taux de croissance immédiat de la colonie.
- (1): WOLF et SCHMID-HEMPEL, 1990 d'après FEWELL et WINSTON, 1995
- (2): FEWELL et al., 1991 d'après FEWELL et WINSTON, 1995
- (3): FREE, 1993
- (4): PANKIW, 2007
- (5): LE CONTE, 2006

Ce tableau reprend de façon simplifiée les principales interactions entre les acteurs de la ruche et les activités de fourniture et stockage alimentaires d'après FEWELL et WINSTON (1995), hormis exceptions spécifiées. Il se lit avec y en fonction de x. Par exemple, l'item « récolte de pollen » (4ère ligne) est lié (L) à celui « stockage de pollen » (5ème colonne). Aussi, on lit : La taille de la colonie dépend (D) du pollen stocké dans la mesure où celuici influe sur la taille du couvain. Lorsque les butineuses de pollen ne sont pas en nombre suffisant pour apporter à la colonie ses ressources nécessaires, alors des butineuses de nectar peuvent changer d'activité et récolter du pollen et réciproquement. Ce phénomène, énoncé comme « déplacement des butineuses » dans le tableau, fait que la récolte de ses deux éléments n'est pas indépendante. Ainsi, la récolte de nectar peut se voir diminuée à moyen terme si un déplacement des butineuses est effectué en faveur du pollen et viceversa. Ceci jusqu'à ce que le phénomène inverse se produisent.

Par ailleurs, concernant le stockage de nectar, celui-ci s'effectue selon une durée variable selon son niveau de maturation. En effet, le nectar en voie de transformation en miel reste dans les alvéoles à l'air libre où il subit diverses modifications notamment une

déshydratation. L'alvéole pleine est ensuite fermée à l'aide d'un opercule de cire. Le temps nécessaire à la déshydratation du miel dépend des conditions climatiques, de la force de la colonie, de l'aération de la ruche et de la quantité de nectar à assécher.

Ainsi, les variations dans la génétique des abeilles et le statut de la colonie ont des répercussions sur le comportement de butinage, en particulier dans le choix des ressources alimentaires. Des éléments additionnels extrinsèques peuvent également agir sur l'abeille et son mode de fonctionnement.

2. Facteurs extrinsèques

Les facteurs météorologiques imposent leurs fluctuations aux insectes butineurs qui en sont fortement dépendants, de même que les plantes qu'ils visitent. La luminosité nécessaire à une activité normale de butinage pour *Apis mellifera* est de 500 lux. En dessous, elle décroît et est interrompue à 10 lux (POUVREAU, 2004). Une température comprise entre 10 et 35°C, en région à climat tempéré, permet généralement le vol mais la race de l'abeille, la force de la colonie, la saison ou bien le moment de la journée influent également. Le vent gêne le vol des abeilles même si la dispersion des odeurs florales qu'il exerce rend les fleurs plus facilement repérables et donc plus visitées. Enfin, la pluie a un effet négatif sur la probabilité de sortie des abeilles d'autant plus en fin de saison (besoins nutritionnels du nid moins importants).

L'incidence de maladies au sein d'une colonie voire d'un rucher peut modifier le comportement des abeilles. Des difficultés voire l'incapacité à voler (acariose, nosémose, paratyphose, septicémie à *Pseudomonas apisepticus*, forme paralytique de la paralysie chronique de l'abeille... (BUSSIERAS, 1990)), à s'orienter, à réaliser ou à interpréter la danse peuvent mener à des difficultés à butiner (PIERRE, 2009, conversation personnelle). Certaines pathologies peuvent avoir des conséquences directes sur le comportement de récolte. Ainsi, lors d'une charge virale importante par le virus de la paralysie chronique des abeilles, il existe une corrélation positive avec une faible activité de butinage (BLANCHARD *et al.*, 2008). L'infestation par *Nosema ceranae* entraîne un attrait pour le saccharose plus élevé. Les abeilles sont alors moins enclines à partager leur aliment avec d'autres ce qui traduit une faim élevée (NAUG et GIBBS, 2009).

Enfin, l'abeille appartient à un écosystème au sein duquel elle est amenée à travailler sur des zones visitées par de multiples autres insectes. La difficulté d'évaluer un phénomène

de compétition entre espèces (impliquant une décroissance d'une population au profit d'une autre), fait que peu d'études s'y sont consacrées (PIERRE, 2009, conversation personnelle). Néanmoins, des interactions existent entre les butineurs. Au Japon, une étude menée sur plusieurs insectes pollinisateurs -syrphes, mouches, abeilles et bourdons- et 22 espèces de plantes a montré différentes stratégies d'évitement sur toutes les espèces étudiées sauf sur le tournesol (capitules larges) (KIKUSHI, 1963 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Des phénomènes de compétition alimentaire intense sans interactions agressives ont également été observés après introduction d'abeilles européennes (*Apis mellifera ligustica*) dans un habitat saturé par des abeilles africaines (*Apis mellifera scutellata*) ou hybrides, au Mexique. Un changement dans les espèces végétales utilisées pour la récolte du pollen avec abandon de 7 espèces végétales par les abeilles européennes s'était produit en raison de la compétition (VILLANUEVA-G et ROUBIK, 2004).

Le phénomène de modification du comportement de butinage lors de compétition, par un déplacement géographique ou temporel des visites ou par changement des ressources utilisées, diffère selon les espèces et l'environnement considéré (WALTHER-KELLWIG et al., 2006). Par ailleurs, les interactions entre les insectes d'un même biotope ne concernent pas uniquement l'accès aux fleurs. Par exemple, les mâles d'abeilles sauvages cherchant à s'accoupler peuvent perturber les abeilles domestiques dans leur travail. Ceci conduit à un déplacement de fleur en fleur plus fréquent qui, entre des rangées de tournesol hybrides, améliore la pollinisation (KLEIN et al., 2007).

Ainsi, l'insecte butineur voit son activité modifiée selon les nécessités du cycle biologique de son espèce, sa génétique, les maladies et les variables de son écosystème, en particulier les conditions climatiques et les interactions au sein de la biocénose*.

Pour conclure, l'attractivité d'une plante à fleur vis-à-vis d'Apis mellifera, comme des autres insectes butineurs, peut s'apprécier en termes d'optimisation du butinage par rapport à des besoins nutritionnels donnés dans un écosystème donné. Ces besoins diffèrent en quantité entre les insectes sociaux qui nourrissent plusieurs générations au sein de leur colonie et les insectes solitaires. Le choix d'une ressource est, en théorie, l'expression de préférence de tels pollens ou nectars, qui constituent les récompenses d'un conditionnement associatif utilisant divers signaux. Ceux-ci sont mémorisés par l'insecte et lui permettent de distinguer et retrouver les lieux de récolte. Toutefois, sur le terrain, l'attractivité d'une fleur pour un insecte butineur évolue selon des paramètres variables liés aux plantes aussi bien qu'aux insectes. Pour assurer leur survie, les insectes, seuls ou en colonies, doivent faire preuve d'adaptabilité. Souvent, les fleurs attractives sont celles qui sont disponibles pour un coût énergétique rentable. Les préférences entre fleurs sont possibles en cas d'une richesse florale du milieu. Ceci n'est pas toujours le cas durant toute la période d'activité des insectes d'autant plus dans les zones cultivées où pourtant leur importance en tant que pollinisateur les rend indispensables. Nous allons donc aborder en particulier l'attractivité des plantes cultivées et leur pollinisation.

Troisième partie : Pollinisation entomophile des plantes

cultivées : caractéristiques et facteurs de variations

A. Importance des insectes pollinisateurs dans l'économie

Les plantes cultivées ne présentent pas de différences fondamentales avec les autres plantes à fleurs et les interactions entre leurs fleurs et les insectes pollinisateurs répondent aux mêmes critères. Néanmoins, leur exploitation par l'homme les façonne individuellement ou à l'échelle de leur milieu, prodiguant aux zones de culture, notamment intensives, des caractéristiques particulières. Nous énoncerons ci-après quelles sont les propriétés des plantes cultivées, de leur pollinisation et leur importance dans l'économie, puis comment évaluer leur attractivité vis-à-vis des pollinisateurs. Enfin, les facteurs de variation de cette attractivité liés à l'homme seront présentés.

a) Qu'appelle-t-on une plante cultivée?

Au sens général, les plantes cultivées sont celles qui sont issues du travail de la terre. On peut également les décrire comme les plantes utilisées en agriculture. On définit alors l'agriculture qui est le processus par lequel les hommes aménagent les écosystèmes pour satisfaire les besoins de leurs sociétés (DUFUMIER, 2009). Aussi, au sens large, les plantes cultivées peuvent recouvrir l'ensemble des végétaux exploités pour la viticulture, la sylviculture, l'horticulture (comprenant arboriculture, maraîchage, floriculture..) ainsi que les cultures de plein champ. Mais définir une plante cultivée est plus complexe qu'il n'y paraît car cela inclut la notion de domestication qui est un processus aux origines et évolutions multiples aussi bien dans sa localisation que dans sa chronologie. On peut qualifier la domestication par un ensemble de critères (contrôle par l'homme de la reproduction, du milieu, du cycle de vie...) mais il existe de nombreux cas où seul l'un ou l'autre des ces critères est rempli (CHAUVET, 2007). Dans le cadre de cette thèse, nous restreindrons notre approche aux principales plantes à fleurs et de consommation humaine cultivées en France (fruits, graines ou organes végétatifs) pour lesquelles les données bibliographiques sont plus nombreuses. Cela exclut donc les plantes utilisées en sylviculture, floriculture ou encore les plantes fourragères*.

Vis-à-vis des insectes pollinisateurs, les zones de culture offrent des espaces où la densité de fleurs disponibles peut être très élevée sur une période donnée, plus ou moins courte, selon les espèces. Ce sont de potentiels lieux de récolte abondante mais sur une courte durée. Ceci revêt une importance en termes de disponibilité des ressources mais aussi en termes de butinage. Ainsi, les effets de contraste entre les espèces végétales et le degré de fragmentation du paysage ont une incidence sur la répartition spatio-temporelle des pollinisateurs. Une grande surface homogène est plus facilement détectée et la densité de fleurs par unité de surface influe directement sur la densité d'insectes butineurs (DREISIG, 1995 d'après PIERRE et PHAM-DÉLÈGUE, 2008). Toutefois, ceci dépend de la capacité de l'espèce d'insecte à se déplacer sur de longues distances pour rejoindre ces parcelles. L'aire de butinage varie en effet selon la biologie et la physiologie d'une espèce donnée (zones de nichage, capacité à soutenir de longs vols, diversité de l'alimentation...) (WESTPHAL et al., 2005). L'aire de butinage de l'abeille domestique en termes d'individu dépend aussi de la disponibilité des ressources : généralement inférieure à 5 km de la ruche dans une zone riche en plantes nectarifères (BEEKMAN et RATNIEKS, 2000; STEFFAN-DEWENTER et KUHN, 2003 d'après DECOURTYE et al., 2007) jusqu'à 12 km en milieu désertique (O'NEAL et WALLER, 1984 d'après DECOURTYE, 2007). Les butineuses de pollen parcourent de plus faibles distances.

b) Pollinisation des plantes cultivées et importance économique

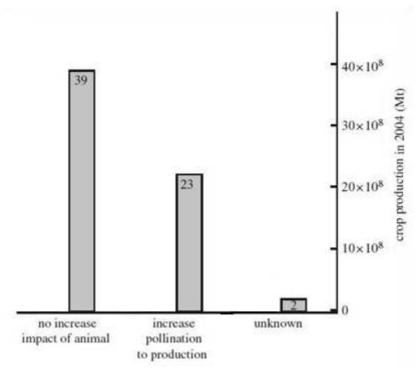
Les modalités de reproduction de ces plantes à fleurs peuvent être anémophile ou zoophile (caractéristiques des Angiospermes).

La fécondation croisée peut être recherchée par l'homme, dans le cas de production hybride*, à vigueur et productivité avantageuse. En particulier, elle est nécessaire pour des fleurs hétérostylées*, des fleurs dont la présence d'éléments fertiles à maturité est séparée dans le temps ou encore dans le cas des espèces auto-incompatibles* ou autostériles*. Au contraire, la fécondation croisée peut ne pas être souhaitable, pour les productions de lignée pure* ou génétiquement modifiées.

La pollinisation (naturelle) zoophile, particulièrement entomophile, est prépondérante pour les plantes cultivées et vectrice de fécondation croisée. Celle-ci est à l'origine du légume, du fruit ou de la graine d'intérêt. Ainsi, 87 plantes des plus cultivées au monde (production supérieure ou égale à 4 000 000 tonnes / an), sont dépendantes de la pollinisation par un

animal contre 28 qui n'en dépendent pas. On peut citer la pomme de terre, le soja, la tomate, le citron... Toutefois, en volume, 60% de la production ne dépend pas des plantes à pollinisation zoophile, 35% en dépend et 5% n'est pas évalué (KLEIN *et al.*, 2007) (figure 26).

Figure 26: Production en 2004 des principales cultures utilisées en alimentation humaine (en mégatonnes Mt) discriminées en fonction de l'importance relative de la pollinisation par les animaux.



(d'après KLEIN et al., 2007)

No increase impact of animal: absence d'effet améliorateur dû à l'animal (absence d'augmentation de la production avec les pollinisateurs);

increase pollination to production : augmentation de la pollinisation par l'animal ayant un effet améliorateur sur la production ;

unknown: inconnu, il n'y a pas de données disponibles permettant de connaître correctement le système reproductif ou de tirer des conclusions sur la dépendance de la pollinisation par l'animal; crop production in 2004(Mt): production de plantes cultivées en 2004 (tonne métrique).

Parmi les plantes cultivées dont la production est augmentée lors de pollinisation par un animal, on en distingue 13 pour lesquelles la présence des pollinisateurs est essentielle (avec une réduction de plus de 90% de la production sans)(melon, pastèque...), 30 pour lesquelles elle est élevée (entre 40 et 90% de réduction sans)(pomme, avocat...), 27 pour lesquelles elle est moyenne (entre 10 et 40% de réduction sans)(aubergine, framboise...) et 21 pour lesquelles elle est faible (entre 0 et 10% de réduction sans)(tomate, citron..).

Parmi les pollinisateurs, les insectes sont vastement majoritaires et les Apoïdes sont les plus adaptés et efficaces en termes de pollinisation des plantes cultivées (PROCTOR et TEO, 1973; WILLIAMS, 1994 d'après WILLIAMS, 1996). S'il est vrai que la production alimentaire de base ne dépend ainsi pas des insectes pour sa pollinisation (RICHARDS,

2001 ; GAZOUL, 2005 d'après KLEIN *et al.*, 2007), son impact économique n'est pas négligeable.

Plusieurs études ont tenté d'évaluer la valeur, à l'échelle mondiale, de la contribution des pollinisateurs sur la production des plantes cultivées. Différentes méthodes utilisées par les auteurs montrent des résultats divers (COSTANZA et al., 1997; PIMENTEL et al., 1997 d'après GALLAI et al., 2009). En 2009, GALLAI et al., évaluaient par une approche bioéconomique ce service, à l'échelle mondiale, à 153 milliards d'euros soit 9,5 % de la valeur des plantes. La pollinisation permet en effet la fécondation et donc la production de graines, de fruits consommables ou de semences. Cette pollinisation dépend plus ou moins d'un agent biotique d'où sa valeur économique. Mais au-delà de cet aspect fondamental, l'intensité de la pollinisation, c'est-à-dire le nombre de grains de pollen déposés sur le stigmate d'une fleur pendant sa période de réceptivité et provenant de la même espèce, affecte directement le devenir des fleurs ainsi que les caractéristiques des fruits et graines qui en sont issus. La quantité mais aussi la qualité des graines produites sont améliorées par une pollinisation efficace (une teneur plus élevée en huile dans celles de colza et de tournesol par exemple) (VAISSIÈRE, 2006). La qualité du fruit y est également liée (quantité de sucre dans le melon...). Par ailleurs, en général, la taille du fruit est corrélée avec le nombre de graines qu'il contient (figure 27).

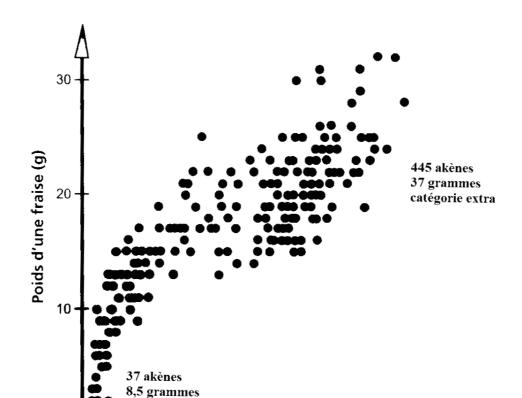


Figure 27: Incidence de l'intensité de pollinisation (sur 263 fraises Gariguette)

(VAISSIÈRE, 2006)

Nombre d'akènes fécondés

200

300

400

La fraise est un « faux-fruit » constitué du réceptacle floral hypertrophié qui porte les akènes. Ceux-ci sont les fruits, secs, à graine unique. On constate que lorsque la pollinisation est effective (c'est-à-dire que le nombre d'akènes fécondés est élevé) alors le poids de la fraise est plus élevé. Celui-ci peut être vendu sous la nomination « catégorie extra ». Au contraire, lorsque le nombre d'akènes fécondés est faible alors la fraise est petite et malformée. Elle ne pourra pas être vendue.

Ainsi, maîtriser la pollinisation contribue à améliorer la production végétale. C'est pourquoi on a assisté au cours du siècle dernier à un développement de la pollinisation des cultures par apport des ruches par l'homme.

c) Pollinisation dirigée par l'homme

déchet

100

Différentes espèces d'insectes sont actuellement utilisées pour la pollinisation des cultures (figure 28).

Figure 28: Les insectes utilisés pour la pollinisation en France ou à l'étranger (États-Unis, Canada, Japon)

	Elevage	Type de plante pollinisée
HYMENOPTERES		
Abeille domestique	+	Toute plante pollinifère ou nectarifère à fleu
(Apis mellifera)		pas trop profonde
Bourdons à langue longue		Papilionacées à fleur fermée ou profonde
		Trèfle violet, Fève
Bourdons à langue courte	+	Tomate
(Bombus terrestris)		Melon; Concombre
Xylocope		Fruit de la passion
Abeilles solitaires		•
Megachilidés	+	Luzerne, Tournesol, Pommier, Cerisier,
Halictidés	+	Amandier, Myrtille
DIPTERES		
Calliphoridés	+	Carotte porte-graine
Syrphidés	+	Poivron

(PIERRE et PHAM-DÉLÈGUE, 2008)

Ce sont surtout Apis mellifera et Bombus terrestris les pollinisateurs les plus utilisés notamment en Europe. Les Hyménoptères non sociaux se trouvent surtout sur les cultures d'Amérique du Nord. En Amérique du Sud, les abeilles mélipones sont également utilisées pour les besoins de la pollinisation de plantes cultivées (PIERRE, 2009).

Le choix de l'insecte dépend de la plante et des objectifs visés (production de semences pures ou hybrides, production de fruits, de semences à des fins de sélection....). Par conséquent, les conditions dans lesquelles la production s'effectue (en plein air ou en enceintes fermées) sont déterminantes. La morphologie de la fleur est également un critère pour définir le pollinisateur le mieux adapté. Sont évalués aussi la vitesse de butinage et l'efficacité pollinisatrice (nombre de grains de pollen viables déposés lors d'une visite). Ceci corrélé à la densité d'insectes par fleurs pollinisables par jour donne une estimation de l'intensité pollinisatrice journalière de la population de butineuse (PIERRE et PHAM-DÉLÈGUE, 2008).

Dans un contexte agronomique, un pollinisateur d'intérêt est défini comme celui qui augmente la valeur de la production par plus que ce que coûte sa gestion et mise en place (CORBET, 1987 d'après CORBET, 1996). Ainsi, si l'abeille domestique est largement répandue, son utilisation est désormais supplantée, pour certains types de production, par celles d'autres insectes (par exemple celles des bourdons (*Bombus terrestris*) en serres de tomates) qui sont plus efficaces et rentables. De nombreux auteurs ont par ailleurs comparé les performances des butineurs en termes de pollinisation, qu'ils soient sauvages ou implantés par l'homme (WILLIAMS, 1996; FREE, 1993; DELAPLANE et MAYER,

2000). En France, la pratique de pollinisation des cultures se répand et, dans certaines régions, participe au revenu des apiculteurs impliqués. Ainsi, en Aquitaine en 2008, une enquête réalisée auprès des exploitations apicoles membres de l'Association de Développement Apicole régional montrait que 60% d'entre elles réalisaient ce service. Il concernait les cultures fruitières (kiwi, prunier, pommier, poirier), maraîchères (melon, courgette, tomate, chou, carotte, chicorée, radis) ou encore semencières (tournesol, colza) (BENSA, 2009).

La pollinisation des cultures par les insectes est donc un atout agronomique et économique. Pour optimiser sa gestion (par des agents sauvages ou contrôlés), la connaissance du comportement de butinage des insectes impliqués est nécessaire. Aussi, l'attractivité des plantes vis-à-vis des insectes se doit d'être précisée à l'échelle spécifique pour une culture donnée pour évaluer son potentiel de pollinisation. Par ailleurs, l'influence du milieu environnant est source de variation qui complexifie l'approche de l'interaction entre la plante cultivée et le ou les insectes assurant sa pollinisation.

B. Attractivité des plantes cultivées

a) Comment évaluer l'attractivité d'une plante cultivée?

Quelle fleur est attractive pour l'abeille domestique ou pour tel autre insecte pollinisateur, et à quel degré? Cette question revêt toute son importance pour les plantes cultivées à pollinisation entomophile. Ceci est particulièrement vrai lorsque la plante d'intérêt n'est pas la seule espèce en floraison d'une zone donnée et qu'elle peut subir la concurrence d'autres fleurs plus attractives. Il s'en suit alors un défaut de pollinisation avec un impact sur la production, plus ou moins important selon la dépendance de celle-ci vis-à-vis des pollinisateurs (voir appendix 2, KLEIN et al., 2007).

Par ailleurs, l'apiculteur nécessite de connaître si l'emplacement des ruches qu'il choisit a un potentiel suffisant en ressources pour ses colonies. S'il produit un miel monofloral*, il devra veiller à ce que celui-ci ne soit pas contaminé si les abeilles butinent d'autres fleurs autant ou plus attractives. C'est par exemple le cas lorsque les fleurs d'acacia en fin de floraison se voient délaissées au profit de fleurs de colza fraîchement écloses. L'apiculteur peut donc effectuer la récolte avant que le colza ne fleurisse pour éviter une contamination du miel d'acacia suite au déplacement des abeilles vers les fleurs de colza, plus attractives

à cette période. La connaissance des fleurs attractives et du continuum des périodes de floraison par les apiculteurs s'acquièrent traditionnellement par transmission verbale et par observation. Toutefois, il est difficile d'estimer et de quantifier l'attractivité d'une fleur pour les butineuses de façon précise et définitive étant donné le nombre important de facteurs de variation existants. Une approche consisterait à évaluer si la plante produit du nectar et du pollen dont on sait qu'ils sont les motifs de visite aux fleurs. Néanmoins, encore faut-il savoir si la nature de ces deux éléments ne les rend pas répulsifs pour une raison donnée (taille ou rugosité du pollen par exemple). Il en va de même pour le volume produit par la plante dont l'évaluation reste approximative et inféodée à la période d'étude (PIERRE et EMIELLAT, 2009). Toutefois, une fleur produisant du nectar a une plus forte probabilité d'être attractive.

Mais ce n'est pas parce qu'une plante ne présente pas de nectar que les abeilles n'iront pas la butiner en grand nombre pour le pollen. Par exemple, le maïs (Zea mays) n'est pas producteur de nectar mais produit un pollen apprécié. Ainsi, la proportion de pollen de maïs dans le mélange de pollen entrant dans les ruches au moment de la floraison de celuici peut-être de 60 à 80% (groupe de travail abeilles, 2004). Ceci rejoint la notion de caractéristiques communes à de nombreuses plantes à pollinisation entomophiles. D'un point de vue finaliste, on peut envisager que les espèces végétales dont la pollinisation nécessite des insectes seront attractives puisque c'est une nécessité pour leur pérennité. Et ainsi, ces espèces se dotent généralement de fleurs productrices de nectar ou encore d'un pollen de grosse taille recouvert de sécrétions adhérant aux poils des insectes ou d'autres caractères précédemment énoncés (Deuxième partie). Connaître la biologie de la plante et de sa fécondation (FREE, 1993) donne donc un indice sur sa probabilité d'être attractive en postulant qu'une plante à pollinisation anémophile risque de ne pas l'être. Aussi, la part attribuable aux insectes, dans la pollinisation des plantes cultivées, a fait l'objet d'investigations scientifiques, notamment en comparant la production de fleurs n'ayant pas reçu de visites d'insectes, celles laissées en milieu libre et celles ayant été pollinisées manuellement. Le nombre de fruits produits, leur qualité et/ou leur poids, le nombre de graine et/ou leur qualité et/ou la quantité de pollen déposé permettent d'évaluer l'impact positif de la pollinisation par l'animal (KLEIN et al., 2007). Toutefois, là encore, une plante dont l'impact des pollinisateurs sur sa production est essentiel (avec une diminution de 90% en cas de leur absence) peut pourtant ne présenter qu'une attractivité limitée. C'est par exemple le cas du kiwi (Actinidia deliciosa) qui ne produit pas de nectar. La fécondation encadrée par l'homme des fleurs de kiwi nécessite donc un apport important de colonies par hectare (8 à 12 colonies par hectare d'après Hayward contre 1 à 5 pour le pommier) (VAISSIÈRE, 2006). Ces colonies auront pu être orientées vers une collecte de pollen selon diverses techniques apicoles (trappe à pollen, grande quantité de couvain non operculé...). Les études estimant le nombre de ruches à apporter par hectare de cultures (MAC GREGOR, 1976) peuvent aussi donner un aperçu de l'attractivité de celles-ci. Néanmoins, l'environnement sera déterminant et il faudra apporter plus d'insectes pour une même culture si celle-ci est entourée par d'autres plus attractives.

Ainsi, évaluer l'attractivité d'une plante pour les insectes n'est pas aisé, d'autant plus que celle-ci est soumise à de nombreuses variations. Différentes approches permettent d'estimer cette interaction fleur-insecte ainsi qu'un savoir empirique traditionnellement acquis par les apiculteurs. Si une évaluation adéquate se fait au cas par cas (selon le climat, l'environnement...), des données générales peuvent servir de base. C'est ainsi que l'on retrouve souvent dans la littérature, la description des plantes en termes de mellifères ou non. On appelle plantes mellifères celles qui produisent du nectar à partir de nectaires floraux ou extra-floraux et qui vont donc permettre la fabrication du miel. Par extension, on considère aussi comme mellifères les plantes qui fournissent du miellat par l'intermédiaire des pucerons et plus généralement, on regroupe sous ce terme toutes les plantes qui ont un intérêt pour l'abeille, qu'elles lui fournissent du nectar, de la propolis ou du pollen. Dans cette définition très vaste, on peut englober au minimum 436 phanérogames*. Toutefois, qui dit plante mellifère ne dit pas forcément fleur attractive et dont la visite par des insectes entraîne une pollinisation (car même la plus stricte définition réfère également aux nectaires extra-floraux).

Ainsi, l'attractivité des plantes, notamment celles cultivées, peut être évaluée selon différentes approches qui restent néanmoins approximatives et soumises à variations selon le contexte environnemental. Toutefois, de nombreuses informations existent à ce sujet, d'origines diverses (articles et revues agronomiques, apicoles, botaniques...). Elles permettent d'obtenir une représentation globale des caractères d'attractivité des plantes d'utilité dont la présentation ci-dessous garde le motif. Il s'agit de présenter en exemple quelques plantes cultivées, pour lesquelles l'attractivité a été approximativement gradée et selon quels critères.

b) Exemples

La production de nectar et de pollen ainsi que leur valeur en termes de butinage (visite par des insectes), notée ici «intérêt» sont présentées sous forme de tableau, avec commentaires et références. Les plantes cultivées sont classées selon leur attractivité ou potentiel méllifère (élévé, moyen et faible). Cette liste, qui se veut illustrative, n'est pas exhaustive. Les plantes choisies pour y figurer sont celles citées le souvent dans la littérature (figure 29).

Figure 29 : Exemples de données disponibles sur les productions en nectar, en pollen et les caractéristiques d'attractivité de quelques plantes cultivées.

Nom	Nom	Nectar	Pollen	Commentaires	Références			
commun	scientifique							
LES PLANT	LES PLANTES CULTIVÉES TRÈS ATTRACTIVES OU MELLIFÈRES							
Tounesol	Helianthus annuus	50 à 200 kg/ha. (2) Intérêt du nectar : bon d'après (4), note 2/3 d'après (5).	excellent d'après (4), noté 3/3 d'après (5).	certains génotypes se distinguent notamment dans leur composition en sucres) ou de résines (à l'origine de fluorescence et d'émissions volatiles) entre différents génotypes. Variation des émissions volatiles entre les génotypes limitée mais pouvant entraîner une discrimination par les abeilles domestiques. Variations de production de nectar entre les lignées parentales et les hybrides F1. Préférence pour le stade de fleuraison correspondant à la moitié du capitule* fleuri. Exploration des nectaires extra-floraux chez 10% des butineuses, ne contribuant pas à la pollinisation.	(1)PHAM- DÉLÈGUE, 1992 (2) ROYAN et ROTH, 1998 (3)VAISSIÈRE, 2006 (4)REEB, 2006 (5)FERT, 2006			
Colza	Brassica napus L	50 à 200 kg/ha. (2) 0,2 à 2,0 mg/fleur/jour avec 40 à 60% de sucres (3) Intérêt du nectar : bon d'après (4), note 2/3 d'après (5).	50 à 200 kg/ha (2) Intérêt du pollen : bon d'après (4), noté 2/3 d'après (5).	Sécrétions nectarifères moins abondantes chez certaines lignées mâles-stériles par rapport aux lignées fertiles (1) Cultures de colza classique et de colza hybride. Masse florale inférieure ou égale à 20 millions de fleurs/ha (3) PEP égale à 3 jours après anthèse (3).	(1) PHAM- DÉLÈGUE, 1992 (2) ROYAN et ROTH, 1998 (3) VAISSIÈRE, 2006 (4) REEB, 2006 (5) FERT, 2006			

Abricotier	Prunus armeniaca	5 mg/fleur/jour avec 25 à 35% de sucre. 1 à 50 kg/ha. (1) Intérêt du nectar : faible.(2)	pollen récolté. plus de 100 kg /ha (1) Intérêt du pollen : excellent.(2)	Production de miellat selon(1) et non selon(2). Masse florale inférieure ou égale à un million de fleurs/ha. PEP égale à 3-4 jours après anthèse*.	VAISSIÈRE, 2006 (1) ROYAN et ROTH, 1998 (2) REEB, 2006
Amandier	Prunus dulcis	1,1 à 4,3 mg/fleur/jour avec 29 à 35% de sucres. Intérêt du nectar : excellent d'après (1), noté 3/3 d'après (2).	Récolte de pollen Intérêt du pollen : bon d'après (1), noté 2/3 d'après (2).	Masse florale très importante (inférieure ou égale à plusieurs dizaines de millions de fleurs/ha). PEP égale à 3-4 jours après anthèse*. Floraison précoce. (1)	VAISSIÈRE, 2006 (1) REEB, 2006 (2)FERT, 2006
Cerisier	Prunus cerasus, avium	50 à 200 kg/ha. 2 à 5 mg/fleur/jour avec 20 à 60% de sucres (1) Intérêt du nectar : bon d'après (2), noté 2/3 d'après (3).	plus de 100 kg/ha pollen récolté (1) Intérêt du pollen : excellent d'après (2), noté 3/3 d'après (3).	Production de miellat et de propolis. Masse florale très importante (inférieure ou égale à plusieurs dizaines de millions de fleurs/ha). PEP égale à 2 jours après anthèse*(1). Floraison précoce.(2)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006 (2) REEB, 2006 (3) FERT, 2006
Pêcher	Prunus persica	1 à 50 kg/ha. Intérêt du nectar : nul.(2)	plus de 100 kg /ha 1,2 à 2,2 mg de pollen/fleur (1) Intérêt du pollen : bon.(2)	Production de miellat Masse florale inférieure à 1 000 000 de fleurs/ha (1). PEP égale à 3 à 5 jours après anthèse. Importante autopollinisation passive chez de nombreuses variétés. (1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006 (2) REEB, 2006

Pommier	Malus sylvestris	plus de 200 kg/ha. 3 à 7 mg/fleur/jour avec jusq'à 55% de sucres (1) Intérêt du nectar : excellent d'après (2), noté 3/3 d'après (3).	1 à 50 kg/ha 0,6 à 2,0 mg/fleur (1) Intérêt du pollen : faible d'après (2), noté 1/3 d'après (3).	Production de miellat. Masse florale inférieure ou égale à 5 à 10 000 000 de fleurs/ha. (1) PEP égale à 3 jours après anthèse (1) Certaines variétés sont parthénocarpiques (Golden Delicius) (1). La densité des plantations et l'abondance du nectar le rendent plus attractif, en période de floraison, que des poiriers voire que du colza avoisinant.(2)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006 (2) REEB, 2006 (3) FERT, 2006
Cognassier	Cydonia oblonga	nectar	pollen		VAISSIÈRE, 2006
Agrumes	Citrus sp.	Fleur riche en nectar			VAISSIÈRE, 2006
Sarrasin	Fagopyrum esculentum	50 à 200 kg/ha. 0,05 à 0,15 mg/fleur/jour avec 20 à 60% de sucres. (1)	1 à 50 kg/ha	Masse florale inférieure ou égale à plusieurs millions de fleurs/ha. Anthèse durant 1 seul jour. PEP égale à quelques heures après anthèse. (1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006
Melon	Cucumis melo	50 à 200 kg/ha. 1 à 2 mg/fleur avec 20 à 40% de sucres.(1)	50 à 100 kg/ha Faible production(1)	Masse florale inférieure à 100 000 fleurs/ha. PEP de quelques heures.(1) Nectar et pollen très accessible d'où l'attractivité élevée.(1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006
Concombre	Cucumis sativus	50 à 200 kg/ha.	50 à 100 kg/ha	Certaines variétés sont gynoïques* et forment donc des fruits par parthénocarpie uniquement.(1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006
Luzerne cultivée	Medicago sativa	plus de 200 kg/ha. 0,2 à 1,2 mg/fleur/jour contenant 20 à 80% de sucres.(1) Intérêt du nectar : excellent.(2)	1 à 50 kg/ha Intérêt du pollen : faible.(2)	Masse florale inférieure ou égale à plusieurs millions de fleurs/ha. PEP de près d'une semaine après anthèse. Autopollinisation passive rare. (1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006 (2)REEB, 2006

Radis	Raphnus sativus	Nectar récolté	Pollen récolté	Fleurs durant 3 jours.	VAISSIÈRE,
Choux	Brassica oleracea				2006
Scarole et frisée	Cichorium endivia	Nectar aisément accessible	Pollen aisément	Autopollinisation passive.	VAISSIÈRE, 2006
Endive	Cichorium intybus	accessible	accessible		
Sainfoin	Onobrychis viciifolia	50 à 200 kg/ha Intérêt du nectar : bon d'après (1), noté 2/3 d'après (2).	Valeur (presque) nulle en butinage Intérêt du pollen : nul d'après (1), noté 0/3 d'après (2).		ROYAN et ROTH, 1998 (1)REEB, 2006 (2)FERT, 2006
Lavande officinale	Lavandula angustifolia	plus de 200 kg/ha Intérêt du nectar : excellent d'après (1), noté 3/3 d'après (2).	1 à 50 kg/ha Intérêt du pollen : faible d'après(1), noté 0/3 d'après (2).		ROYAN et ROTH, 1998 (1)REEB, 2006 (2)FERT, 2006

LES PLAN	TES CULTIVÉES M	OYENNEMENT	ATTRACTIVES OU	J MELLIFÈRES	
Prunier	Prunus domestica	50 à 200 kg/ha 0,8 à 3,0 mg /fleur/jour avec 20 à 60% de sucres (1) Attractivé varie selon la concentration du nectar	1 à 50 kg/ha 0,4 à 2,0 mg/fleur (1)	Production de miellat. Masse florale inférieure ou égale à plusieurs millions de fleurs/ha. (1) PEP égale 3 à 4 jours après anthèse (1).	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006
Fève ou féverolle	Vicia faba	50 à 200 kg/ha 0,5 à 0,9 mg/fleur/jour (1)	1 à 50 kg/ha	Masse florale comprise entre 1 et 3 millions de fleurs/ha. (1) Autopollinisation passive parfois très importante chez certaines variétés (1). Récolte de nectar et de pollen mais difficultés des abeilles à ouvrir la carène*. Les nectaires extra floraux commencent leur sécrétion avant la floraison et sont visités par les abeilles. (1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006
Courge	Cucurbita sp. (Courge ou courgette: Cucurbita pepo, Potiron: Cucurbita maxima)	50 à 200 kg/ha 25 à 50 mg/fleur avec 18 à 42% de sucres (1)	50 à 100 kg/ha Très grande taille d'où l'importance des abeilles dans son transport (1)	Masse florale inférieure ou égale à 5 à 10 000 fleurs/ha.(1) PEP de quelques heures le matin de l'anthèse (1) Masse florale faible et difficulté des abeilles à façonner les pelotes avec le gros pollen pourvu de pointes d'où l'attractivité moyenne. (1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006
Fraisier	Fragaria x ananassa	0,6 à 0,8 mg/fleur/jour avec 26% à 30% de sucres	pollen récolté	Masse florale inférieure ou égale à 50 à 100 000 fleurs/ha. PEP : 5 à 6 jours. Nectar et pollen faciles d'accès mais faible sécrétion nectarifère d'où une attractivité moyenne.	VAISSIÈRE, 2006

Poivron ou piment doux	Capsicum annuum	2 à 10 mg/fleur avec 5 à 25% de sucres (uniquement glucose et fructose). Nectar facile d'accès mais peu appétant (absence de saccharose).	Pollen facile d'accès	Masse florale inférieure ou égale à 20 à 40 000 fleurs/ha. PEP de quelques heures. Autopollinisation passive par l'action mécanique du vent qui permet également la formation de beaux fruits.	VAISSIÈRE, 2006
Cassissier Groseillier à maquereaux (ou épineux)	Ribes nigrum Ribes grossularia	50 à 200 kg/ha (1 à 50 kg/ha pour Ribes rubrum) 1,4 à 2,7 mg/fleur/jour avec seulement 15 à 25% de sucres.(1)	50 à 100 kg/ha Faible production.(1) Intérêt du pollen: bon.(2)	Floraison précoce.(2)	ROYAN et ROTH, 1998 (1) VAISSIÈRE, 2006 (2) REEB, 2006
Groseillier à grappes (ou rouge)	Ribes rubrum	Intérêt du nectar : faible (pour <i>Ribes rubrum</i>).(2)			
Myrtille	Vaccinium myrtillus	nectar avec 21% de sucres.	Pollen récolté		VAISSIÈRE, 2006

Céleri	Apium graveolens				
Fenouil	Foeniculum vulgare	Nectar récolté. Intérêt du nectar	Pollen récolté. Intérêt du pollen		VAISSIÈRE, 2006 (1) PHAM-
Persil	Petroselium crispum	(pour <i>Daucus</i> carota): faible.(2)	(pour <i>Daucus</i> carota): bon.(2)		DÉLÈGUE, 1992 (2) REEB, 2006
Carotte	Daucus carota			Sécrétions nectarifères moins abondantes chez certaines lignées mâles-stériles par rapport aux lignées fertiles (1)	(2) KEEB, 2000
Asperge	Asparagus officinalis	Nectar facilement accessible			VAISSIÈRE, 2006
Maïs	Zea mays	Intérêt du nectar : nul, noté 0/3 d'après(1).	Intérêt du pollen: bon, noté 2/3 d'après (1).	Attractif pour les abeilles car cultivé sur de grandes surfaces.	REEB, 2006 (1) FERT, 2006
Oignon	Allium cepa	Nectar facilement accessible.(1) Intérêt du nectar : faible.	Pollen facilement accessible.(1) Intérêt du pollen : bon.		REEB, 2006 (1) VAISSIÈRE, 2006
Noisetier	Corylus avellana	Valeur (presque) nulle en butinage Intérêt du nectar : nul d'après (1), noté 0/3 d'après (2).	50 à 100 kg/ha Intérêt du pollen : bon d'après (1), noté 2/3 d'après (2).	Production de miellat. Floraison très précoce.(1)	ROYAN et ROTH, 1998 (1)REEB, 2006 (2)FERT, 2006

LES PLAN	LES PLANTES CULTIVÉES FAIBLEMENT ATTRACTIVES OU MELLIFÈRES						
Kiwi	Actinidia deliciosa	Pas de nectar	Stérile et pratiquement vide. De faible qualité nutritive mais activement butiné.	Masse florale inférieure à 200 000 fleurs/ha. PEP : 5 à 6 jours après anthèse*	VAISSIÈRE, 2006		
Poirier	Pyrus communis	Faibles sécrétions: 0,8 à 1,2 mg/fleur/jour avec inférieure ou égale à 25% de sucres dont peu de saccharose. Intérêt du nectar: bon (Pyrus pyraster)(1)	0,6 à 1,9 mg /fleur Récolte essentiellement de pollen. Intérêt du pollen : faible(Pyrus pyraster).(1)	Masse florale inférieure ou égale à 5 à 10 000 000 de fleurs /ha. PEP 3 jours après anthèse Production parthénocarpique* importante chez plusieurs variétés (Conférence, Passe-Crassane, Williams). Production de miellat. Lors de sa floraison, les abeilles lui préfèrent souvent le colza ou l'acacia.(1)	VAISSIÈRE, 2006 (1)REEB, 2006		
Lin	Linum usitatissimum			Autopollinisation passive dominante.	VAISSIÈRE, 2006		
Pois	Pisum Sativum			Autopollinisation passive dominante.	VAISSIÈRE, 2006		
Soja	Glycine Max			Autopollinisation passive dominante.	VAISSIÈRE, 2006		
Tomate	Lycopersicon esculentum	Absence de nectar	Pollen accessible après vibration de la fleur (manœuvre non effectuée par l'abeille domestique)	Masse florale inférieure ou égale à 10 à 20 000 fleurs/ha. PEP : au moins 4 jours. Autopollinisation passive en plein air possible. Parthénocarpie chez certaines variétés.	VAISSIÈRE, 2006		

C. Facteurs de variations inhérents aux activités humaines

Les plantes, tout comme les insectes, sont fortement soumises aux contraintes de leurs écosystèmes. Par ailleurs, l'impact des activités humaines, à l'échelle planétaire, sur l'environnement s'accroît et y opère des changements. Ceux-ci peuvent donc influer sur les interactions entre la faune et la flore vivant dans certains milieux en particulier l'attractivité des plantes cultivées sur les insectes pollinisateurs.

a) Modifications du milieu

Pour répondre aux besoins nutritionnels d'un peu plus de 6,7 milliards d'individus, l'homme a façonné le monde rural, imposant des contraintes sur le milieu naturel d'autant plus fortes que l'exploitation est intensive. Celle-ci, organisée selon un objectif de rendement maximal, tend à favoriser les grandes parcelles adjacentes avec une prédominance des oléagineux sur les plantes fourragères. De là, on constate une destruction de la diversité de l'habitat, en particulier des surfaces interstitielles (haies, fossé, bordures de champs...) (RICHARDS, 2001; STEFFAN-DEWENTER et al., 2006 d'après DECOURTYE, 2007) qui fournissaient des lieux de nichage et d'alimentation en continu pour les insectes. Les zones interstitielles offrent la possibilité aux populations de pollinisateurs de coloniser les espaces cultivés, de zones en zones, tels des « couloirs biologiques » (KEARNS et al., 1998 d'après RICHARDS, 2001). Aussi, les modifications drastiques d'un milieu, étant défavorables pour certaines espèces, tendent à sélectionner les pollinisateurs. Ainsi, les populations d'insectes élevant un couvain et ayant un répertoire comportemental complexe, ne trouvant pas de site de nichage, tendent à diminuer. Au contraire, les espèces ayant de grandes aires de butinage, pouvant donc s'affranchir de la proximité entre un nid, situé dans un habitat semi-naturel, et les zones de récolte sont favorisées.

Toutefois, à chaque espèce correspond un comportement de butinage et qui peut ne pas être compatible avec la nature des plantes cultivées. Par exemple, le bourdon *Bombus muscorum* a un petit corps qui ne lui permet pas de voler sur de longues distances. Il ne peut donc pas polliniser les plantes cultivées de parcelles contigües. Or, c'est un insecte à longue langue dont les capacités à butiner et donc à polliniser certaines plantes cultivées (la fève [*Vicia faba*]...) ne pourront être remplacées par celles d'autres insectes plus puissants à courte

langue (*Bombus terrestris*) (WHALTER-HELLWIG et FRANKL, 2000 d'après RICHARDS, 2001).

Ainsi, les modifications des paysages en particulier en zones de cultures intensives déstructurent l'habitat et les zones d'alimentation des populations d'insectes y vivant (menant jusqu'à l'extinction de certaines populations locales (TORCHIO, 1991; KEARNS *et al.*, 1998 d'après RICHARDS, 2001). De l'implantation massive de plantes d'intérêt avec apport éventuel de pollinisateurs « domestiqués » s'en suit un appauvrissement de la diversité des plantes naturelles comme d'utilité (prédominance de certaines variétés) et des insectes pollinisateurs. Toutefois, certaines plantes cultivées sont nectarifères et/ou pollinifères (colza, tournesol par exemple) et constituent des ressources abondantes lors de leur période de floraison. Leur attractivité vis-à-vis des butineurs est importante mais un défaut de pollinisateurs adaptés à la culture en place peut nuire au rendement de celle-ci par défaut de pollinisation (CORBET, 1996).

b) Sélection variétale

Dans le cadre de pollinisation par apport de ruches, en particulier d'espèces sociales, un défaut de pollinisation peut survenir de part les caractéristiques de l'activité de butinage en elle-même. En effet, celle-ci peut s'effectuer aussi bien par les abeilles butineuses de pollen que de nectar. C'est le pollen sur le corps de l'abeille qui est répandu sur le stigmate. Les butineuses de pollen ne parviennent pas à retirer celui qui est disposé sur certaines parties de leur corps (FREE, 1993) et celui-ci est donc efficace en terme de pollinisation. Les butineuses de nectar si elles ne recherchent pas les fleurs ayant le plus de pollen, ont une efficacité pollinisatrice qui peut en revanche être supérieure à celles des butineuses de pollen selon la morphologie florale. En recherchant le nectar dans le tube de l'anthère, leur corps est saupoudré de pollen (FURGALA, 1954b; BAGNOLI, 1975 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Ainsi, selon la ressource convoitée et la morphologie florale, le butinage de l'abeille domestique sera plus ou moins vecteur de pollinisation. Une fleur ne produisant que du pollen (telle celle du kiwi (Actinidia deliciosa)) requerra pour sa pollinisation une attractivité importante vis-à-vis des butineuses de pollen. La technique de l'apiculteur veillera donc à implanter des ruches orientées vers cette récolte (couvain non operculé* en grande quantité, trappe à pollen, nourrissement au sirop...).

Cette caractéristique a des conséquences sur les plantes cultivées en production hybride. Par exemple, le colza naturel est autogame et présente une fleur hermaphrodite. La production de semences hybrides de colza s'effectue en alternant des bandes de plantes femelles (ou mâles stériles) et des plantes hermaphrodites. Seules les butineuses de nectar visitent les fleurs des deux lignées. Or les plantes mâles stériles -hormis celles obtenues par fusion des protoplastes*(MESQUIDA et RENARD, 1987; MESQUIDA et al., 1991 d'après PICARD-NIZOU, 1992)- ne fournissent que très peu de nectar (MESQUIDA et RENARD, 1987 d'après PICARD-NIZOU, 1992). Ils sont donc bien moins attractifs que les plantes femelles (ou mâles fertiles) qui en produisent plus. Les abeilles avaient donc tendance à ne butiner que les fleurs femelles d'où des difficultés à optimiser la production de semences. (PIERRE et PHAM-DÉLÈGUE, 2008; RENARD et MESQUIDA, 1987 d'après PICARD-NIZOU, 1992). Par ailleurs, les colzas en culture hybride ne sont que très peu pollinisés par le vent tandis que le colza classique en dépend pour la moitié de sa pollinisation. Ainsi, les différences entre variétés concernent des variations dans l'attractivité des insectes mais également dans leurs caractéristiques de pollinisation propre (PIERRE, 2009, communication personnelle).

Des différences d'attractivité entre des variétés de plantes cultivées ont été mises en évidence par plusieurs études et peuvent mener à des difficultés d'hybridation. Ainsi, des différences florales existant entre les lignées peuvent être à l'origine d'une discrimination par les abeilles qui peuvent se comporter vis-à-vis de ces lignées comme vis-à-vis d'espèces florales différentes (PERCIVAL, 1965; ERICKSON et al., 1979a d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Ces différences peuvent être très subtiles et concerner différents aspects de l'attractivité de la fleur (critères d'attraction visuels, olfactifs, etc. ou de « récompense » alimentaire d'origine florale) (ERICKSON, 1983 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Ainsi, les différences de sécrétions nectarifères des lignées mâles stériles ont été retrouvées chez la carotte ou le tournesol (FRANKEL et GALUN, 1977; MESQUIDA et RENARD, 1978, ERICKSON et PETERSON, 1979 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Chez le tournesol, la coloration des stigmates, la profondeur et la coloration des fleurons*, la coloration des ligules ou encore le diamètre du disque floral sont des caractères héritables et qui influencent l'attractivité d'une fleur (FICK, 1978 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). De même, les émissions volatiles (GRIFFITHS et ERICKSON, 1983 PHAM-DÉLÈGUE, 1992) ou encore la production de nectar (FUGALA et al., 1976 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992) et la composition du nectar (PHAM-DÉLÈGUE *et al.*, 1985 d'après PICARD-NIZOU, 1992) varient selon les lignées. Ceci a entraîné des différences de fréquentation entre les lignées observables (PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Les variations phénotypiques observées au sein de variétés d'une même espèce végétale peuvent ainsi être des facteurs de variations dans l'attractivité des insectes pollinisateurs.

Par ailleurs, la variabilité génétique s'exprime *a fortiori* au sein de genres avec des espèces très proches (WOLF *et al.*, 1999). Ceci peut avoir une influence sur la réalisation de la pollinisation. En outre, au-delà de l'attractivité de la fleur, le comportement de butinage peut être également modifié. Par exemple, la morphologie florale de deux variétés de pommier ('Jonathan' et 'Topred'), comportant des différences dans l'emplacement des anthères entraîne une position de visite différente des abeilles et une efficacité de pollinisation variable entre les deux variétés (SCHNEIDER *et al.*, 2002).

Aussi, l'attractivité des plantes cultivées pour les insectes pollinisateurs a la particularité de présenter des variations interspécifiques au sein des variétés sélectionnées dans un but agronomique. Toutefois, la sélection de lignées pour leur capacité à attirer les insectes, favorisant ainsi la pollinisation, n'est pas très développée. Mais, par ailleurs, la sélection de lignées d'abeilles au sein de l'espèce *Apis mellifera* peut elle aussi influer sur cette interaction.

c) Sélection des abeilles

Dès 1965, NYE et MACKENSEN (1965, 1966, 1969 d'après BASUALDO *et al.*, 2007) ont sélectionné des lignées d'abeilles avec des préférences, basses ou élevées, pour le pollen de luzerne (*Medicago sativa*). En 2007, BASUALDO *et al.* calculaient l'héritabilité du caractère à avoir une forte tendance à récolter du pollen de tournesol (*Helianthus annuus*) et concluaient qu'il était possible de sélectionner des colonies sur ce trait pour améliorer la pollinisation du tournesol. Toutefois, l'orientation de la sélection en vue de la pollinisation des cultures n'est pas à l'ordre du jour.

d) Emploi de produits phytosanitaires ou à visée agronomique

L'homme modifie le paysage et l'habitat des pollinisateurs et opère une sélection, directe ou indirecte, sur les plantes et les insectes présents dans les zones de culture. De plus, les techniques agricoles ont très largement évolué au cours du siècle dernier et l'adjonction de molécules sur les plantes s'est répandue. Celles-ci, à visée phytosanitaires ou agronomiques, peuvent avoir des répercussions sur le butinage.

Les informations restituées ici, d'après des références bibliographiques variées mais non exhaustives, ont pour motif d'exposer globalement quelques unes des problématiques associées à ces pratiques. Il n'est pas fait d'analyse critique des informations qui sont reportées dans cette partie, l'objectif étant d'établir un panorama informatif des données disponibles.

-Les composés olfactifs- Ce peut être des attractants dont le but est de renforcer la pollinisation entomophile des cultures, ou des composés répulsifs dans le but de maintenir les pollinisateurs à distance des cultures ayant subi un traitement insecticide.

Les composés attractifs sont commercialisés notamment pour les végétaux dont les fleurs sont peu attractives (kiwi [Actinidia deliciosa]...) ou dont la période de floraison est très courte avec une pollinisation possible sur quelques jours seulement (pommier, cerisier..). Les formulations à base de sucres ne semblent pas avoir d'action notable sur le comportement des abeilles (LE METAYER et al., non publié). Celles à base de composés phéromonaux (phéromone de Nasanov, phéromone royale*) ont une efficacité variable (exemple avec Beescent® (composés phéromonaux) qui augmenterait l'attractivité et le taux de nouaison de façon non systématique pour certains (MAYER et al., 1988; LOPER et ROSELLE, 1991 d'après LE METAYER et al., non publié) tandis que pour d'autres, aucun effet significatif n'est noté sur la densité de butineuses et les rendements en fruits (VAISSIÈRE et al., 1991)). L'attraction que ces composés procurent n'est maintenue que si du nectar ou du pollen y sont associés comme récompense. Si l'application n'est pas concomitante à leur présence, le produit sera un leurre dont l'action ne sera efficace que peu de temps. Ainsi, l'efficacité des attractants est controversée; cette technique ne pourrait être utilisée que dans des cas ponctuels, à court terme et uniquement avec certains produits pour espérer augmenter l'attractivité des fleurs sur les insectes pollinisateurs de manière à améliorer la production.

Des composés odorants utilisés pour repousser les insectes existent également. De nombreuses molécules ont été identifiées comme répulsives pour les abeilles, selon leur concentration, que ce soient des huiles essentielles ou cétones (décylamine, 2-éthyl-1,3-hexanediol (ATKINS, 1975b); thymol, cyclohexanol, huiles essentielles de pin (HARPAZ et LENSKY, 1959 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Certains adjuvants de fabrication d'insecticides sont également répulsifs (BOS et MASSON, 1983, DELABIE, 1984 d'après PHAM-DÉLÈGUE, 1992). Toutefois, la rémanence des produits répulsifs devrait être équivalente à la durée de toxicité du produit insecticide pour qu'ils présentent un intérêt d'utilisation.

-les pesticides- L'application de pesticides sur les plantes cultivées peut avoir une influence directe ou indirecte sur l'activité de butinage. Tout d'abord, on entend par pesticides, les substances ou les préparations utilisées pour la prévention, le contrôle ou l'élimination d'organismes jugés indésirables (notamment d'un point de vue agronomique), qu'il s'agisse de plantes, d'animaux, de champignons ou de bactéries. L'observatoire des résidus de pesticides (ORP) inclut également dans cette définition, certains produits biocides et les antiparasitaires humains et vétérinaires. Les insectes peuvent entrer en contact direct avec ces composés ou encore être contaminés par le pollen ou le nectar si ceux-ci en contiennent. Des points d'eau contaminés, même à distance des zones de butinage, peuvent également être des vecteurs. La ruche entière est alors concernée suite à la consommation de pollen stocké ou de miel, aux échanges trophallactiques* et au brossage, par accumulation dans la cire...

La présence des pesticides sur les végétaux, en particulier en période de floraison, peut, dans certains cas, modifier les caractéristiques de ceux-ci, notamment l'odeur tel que l'on a vu précédemment. A titre d'exemple, un effet répulsif de l'endosulfan sur l'abeille domestique a été noté dès 1980 par PRAAGH.

En outre, des effets sublétaux délétères peuvent perturber l'activité de butinage des insectes pollinisateurs. On sait par exemple que les carbamates et les pyréthrinoïdes provoquent un découplage des muscles du vol de l'abeille. Certains organophosphorés empêchent les abeilles de communiquer l'emplacement de la source de nourriture aux autres ouvrières (INRA, 1992).

Les études sur les effets de l'exposition aux pesticides des colonies d'abeilles ne sont pas closes à l'heure actuelle. Au-delà de leur impact sur l'activité de butinage, leur toxicité potentielle pour les abeilles est encore à l'étude. En avril 2009, le rapport de l'AFSSA intitulé

Mortalités, effondrements et affaiblissements des colonies d'abeille, reprenait dans une étude multifactorielle les informations alors disponibles pour la France à ce sujet.

Il concluait que leur rôle dans la mortalité aiguë de colonies d'abeilles était rare, lié à des intoxications aiguës par différents produits phytosanitaires, en raison de mésusages agricoles de ces derniers.

Concernant l'exposition chronique des colonies d'abeilles à divers agents chimiques, les enquêtes conduites mettaient en évidence des doses très faibles de ces produits, assimilables à des traces de pesticides, d'origine tant agricole qu'apicole, dans l'ensemble des produits de la ruche. Toutefois, il n'était pas possible selon les auteurs, à l'heure de la rédaction de ce rapport, d'en estimer l'impact. Par exemple, l'une des principales hypothèses selon laquelle ces agents chimiques joueraient un rôle direct ou adjuvant vis-à-vis de pathogènes biologiques classiques des abeilles (prédateurs, parasites, bactéries, virus) ainsi que dans le syndrome d'effondrement des colonies reste à confirmer ou d'infirmer.

e) OGM (Organismes Génétiquement Modifiés)

Un autre facteur de variation potentiel de l'attractivité des plantes cultivées sur les insectes lié à l'homme est l'utilisation de plantes génétiquement modifiées. On en distingue actuellement plusieurs types: les plantes insectes-résistantes, herbicides-résistantes, champignons-résistantes ou bien mixtes. Chaque transgène* est spécifique à une cible donnée (sur le génome) et donc à une fonction cible. De ce transgène intégré au génome de la plante s'en suit l'expression d'une protéine entraînant les modifications cellulaires donnant la propriété nouvelle souhaitée. Toutefois, on ne peut exclure qu'une interaction avec les autres gènes n'entraîne des effets additionnels non prévus (PIERRE, 2007). C'est pourquoi des tests ont été menés, en champs ou en laboratoire, avec *Apis mellifera* ou *Bombus terrestris* visant à vérifier l'absence de toxicité directe de la protéine issue du transgène.

Cette protéine peut parfois se retrouver exprimée dans le pollen- ou le nectar dans une moindre mesure (faible taux protéique)- et donc être en contact direct avec les butineuses puis le reste de la colonie. Les effets indirects telle qu'une modification phénotypique de la fleur (forme, odeur...) doivent également être recherchés ainsi que leur impact sur le comportement de butinage. Les tests effectués tendent à montrer une variabilité importante des résultats entre les différents organismes génétiquement modifiés, qui doivent donc être étudiés au cas par cas. Certaines modifications génétiques n'ont pas de conséquences sur l'attractivité des fleurs

pour les abeilles domestiques (PHAM-DÉLÈGUE *et al.*, 2002). D'autres se révèlent toxiques (mortalité des larves...), en particulier pour les plantes génétiquement modifiées insectes résistantes (tels certains inhibiteurs de protéases* pour une plante donnée, non commercialisés actuellement).

Ces tests ne peuvent préjuger des effets sur le reste de la faune pollinisatrice dont les particularités de butinage peuvent être spécifiques. Ainsi, les plantes génétiquement modifiées peuvent entraîner des modifications de l'interaction plantes-insectes en modifiant les caractéristiques florales ou par atteinte de l'intégrité de l'insecte. Toutefois, les tests de mesure des risques effectués avant la mise sur le marché des plantes génétiquement modifiées visent à garantir l'innocuité vis-à-vis des abeilles. De plus, l'impact des organismes génétiquement modifiés et de leur gestion culturale sur l'écosystème des zones de grandes cultures (notamment concernant les zones de nichage des pollinisateurs) doit être relativisée par rapport à celui des autres systèmes d'exploitation (MORANDIN, 2008).

f) Transport et échanges

Avec la généralisation du commerce international, les abeilles importées peuvent être vectrices d'agents pathogènes et répandre des maladies (ANCHLING, 2000).

Des espèces ou sous-espèces néo-introduites compétitrices peuvent modifier l'équilibre local. On peut citer l'abeille hybride entre les abeilles européennes (*Apis mellifera ligustica* ou *A.m. iberiensis*) et africaine (*Apis mellifera scutellata*), qui s'est dispersée sur une partie du continent américain après s'être échappée accidentellement de sa ruche de création. De même, une origine anthropique de l'arrivée en France du frelon asiatique *Vespa velutina*, qui s'attaque aux abeilles domestiques, est fortement suspectée (HAXAIRE, 2006). De plus, des phénomènes de compétition peuvent survenir après introduction des espèces de pollinisateurs domestiqués vis-à-vis des populations locales d'insectes butineurs (WALTHER-HELLWIG *et al.*, 2006). Les perturbations engendrées sur l'activité de butinage modifient les caractéristiques d'attractivité d'une zone florale et l'activité pollinisatrice.

g) Autres

L'impact des activités humaines sur l'environnement n'est pas toujours aisément évaluable. Pour exemple, le réchauffement climatique global prédit et ce qu'il en est déjà observable pourrait être une atteinte indirecte de l'homme sur les insectes par modification du biotope, des agents pathogènes présents... Si l'abeille domestique est adaptable à différents milieux, l'on connaît actuellement sa fragilité avec les phénomènes de mortalité observés, sans doute liés à de multiples facteurs (MOLLIER *et al.*, 2009). Il est craint que le changement climatique puisse entraîner une combinaison de ces différents facteurs de stress dans certaines régions (LE CONTE et NAVAJAS, 2008) et accentuer le phénomène dans ces régions.

Pour citer un autre exemple, on sait que le miel français contenait des éléments radioactifs après l'accident de la centrale nucléaire à Tchernobyl en 1989 et dont on retrouvait encore des résidus en 1999-2000 (DEVILLERS *et al.*, 2002). L'impact sur les abeilles mêmes reste indéterminé.

Aussi, les modifications que l'homme impose à son environnement et aux espèces qu'il domestique peuvent se traduire par des déséquilibres au sein des écosystèmes, menaçant leur intégrité. C'est en développant des adaptations à ces contraintes anthropiques, notamment dans le butinage, que les insectes vivant dans les milieux concernés peuvent réussir à se maintenir.

Les modifications du milieu, à diverses échelles, la sélection variétale des végétaux et insectes domestiques, l'emploi de composés phytosanitaires, les transports et échanges d'insectes (volontaires ou non), etc. sont des activités humaines à fort impact environnemental. Leur influence sur les insectes pollinisateurs peut concerner des variations de leur mode de vie ou de leur physiologie et modifier l'activité de butinage; les caractéristiques des végétaux peuvent également être changées. Aussi, les propriétés usuelles de telle ou telle culture se nuancent selon la gestion qui en est faite ainsi que de son environnement. Toute modification de la plante ou de l'insecte peut se répercuter sur l'interaction entre eux et altérer les caractéristiques générales décrivant l'attractivité des plantes pour les insectes. Cette attractivité est donc bien contextuelle. Dans le cas de *Apis mellifera*, l'abeille domestique, le

choix de l'emplacement de la ruche par les apiculteurs nécessite une évaluation du potentiel mellifère de la zone d'exploitation qui réponde à toutes ces contraintes.

La pollinisation des plantes cultivées dépend des insectes pour 87 des plantes les plus cultivées au monde. L'activité de butinage nécessaire pour sa réalisation est soumise aux caractéristiques propres des milieux de culture (forte densité de plantes identiques sur des périodes de floraison condensées...). Les diverses interventions humaines (modelage du paysage, emploi de produits phytosanitaires, sélection variétales...) ont un fort impact sur l'écologie de ces milieux, notamment sur l'activité de butinage. Connaître et évaluer l'attractivité des plantes cultivées s'avère donc contextuel, s'appuyant sur les données disponibles relative à chaque espèce végétale.

COMMENTAIRE

Le sujet de cette thèse se situe à l'interface entre les sciences agronomique et vétérinaire. Ce commentaire visera donc à mettre en relief l'intérêt de ce sujet au sein de la profession.

Tout d'abord, intrinsèquement, *Apis mellifera* est bel et bien une espèce animale domestique. Par exemple, elle fait l'objet d'une administration d'anti-parasitaires et d'antibiotiques (ce qui la fait figurer au tableau des espèces d'intérêt vétérinaires).

De plus, des maladies spécifiques de l'espèce sont pour certaines des maladies animales réputées contagieuses (nosémose, loque américaine, infestations (non présentes en France) par *Aethina tumida (Coléoptère)* et *Tropilaelaps claerae (Acarien ectoparasite)*).

Néanmoins, si la déclaration obligatoire des ruches permet le suivi des populations par les Directions Départementales de la Protection des Populations, il est vrai que peu de vétérinaires sont spécialisés en pathologie des abeilles (Diplôme Inter-Ecole d'Apiculture-Pathologie apicole des Ecoles Nationales Vétérinaires de Nantes (ONIRIS) et d'Alfort) et l'utilisation des médicaments cités préalablement est relativement autodidacte par les apiculteurs, avec l'aide des agents sanitaires apicoles.

Par ailleurs, l'application de produits vétérinaires sur les animaux de rente tels les antiparasitaires peut avoir des conséquences sur les insectes vivant au sein du même environnement, notamment sur l'abeille. On peut par exemple citer le cas d'intoxications de colonies d'abeilles par de la perméthrine, suspectée comme faisant suite aux campagnes de désinsectisation du bétail pour la lutte contre la Fièvre Catarrhale Ovine, en Ariège en 2009 (VIDAL-NAQUET, 2009).

Une vigilance des vétérinaires concernant les interactions entre la faune sauvage, ou l'abeille domestique, et les espèces de rente prévaut quelle que soit l'espèce.

C'est ainsi que *Apis mellifera* de par son comportement alimentaire hautement dépendant du milieu environnant permet l'étude indirecte de celui-ci. « L'abeille, sentinelle de l'environnement » est aussi devenu le mot d'ordre de plusieurs actions scientifiques, repris également par le syndicat UNAF (Union Nationale de l'Apiculture Française). Acteur important du milieu rural comme urbain (l'apiculture urbaine étant en pleine expansion), le vétérinaire peut jouer un rôle de sensibilisation au maintien de l'équilibre des milieux, clé de la préservation des espèces animales ou végétales. D'autant plus –s'il est besoin d'ajouter un

argument économique-, quand 35% de la production des cultures en volume provient de plantes dont la pollinisation est animale (KLEIN *et al.*, 2007).

Une parenthèse peut d'ailleurs être ouverte à ce sujet prenant pour exemple l'étude de DE MARCO et COELHO (2004) qui montraient une augmentation de 14,6% de la production de café de plants situés à proximité de bandes forestières par rapport à ceux isolés. Ainsi, cela rappelle le fait que les insectes pollinisateurs sauvages ont bel et bien un rôle dans la pollinisation des plantes cultivées (ceci d'autant plus pour les plantes qu'Apis mellifera ne butine pas). Leur préservation passe donc par le maintien de leurs zones de nichage, d'hivernage et de reproduction ainsi que par la possibilité de trouver des sources alimentaires alternatives quand les plantes de culture ne sont pas en fleur. La préservation de zones interstitielles (bords de champs, haies...) ou d'espaces naturels ou semi-naturels (bandes forestières, jachères...) à proximité des zones cultivées participe au maintien de la biodiversité animale comme végétale (DECOURTYE et al., 2007; TUELL et al., 2008). En cela, l'abeille domestique, dont le nichage, la reproduction et l'alimentation sont étroitement et facilement surveillées montre des limites en tant qu'espèce sentinelle puisqu'elle subit moins que les insectes sauvages les contraintes liées à la fragmentation des paysages et à la diminution de la diversité florale d'un milieu.

Par ailleurs, l'abeille domestique est également productrice de denrées alimentaires d'origine animale que sont le miel, le pollen et la gelée royale. Les apiculteurs doivent s'appliquer à remplir un registre d'élevage comportant les déclarations des ruchers, l'enregistrement des traitements effectués, des résultats d'analyse...Les suivis d'hygiène et de qualité sont l'objet d'études des spécialistes impliqués dans cette filière, notamment les vétérinaires. Le miel est d'ailleurs contrôlé dans le but de prouver son innocuité (absence de résidus, stabilité) ou sa qualité (pureté des miels monofloraux, détection des fraudes...). L'origine botanique d'un miel peut être estimée à partir de l'origine pollinique du miel (ou mélissopalynologie, méthode de référence pendant des années) ou d'autres méthodes plus récentes et plus précises, utilisées en routine ou pour la recherche (analyses biochimiques et méthodes d'analyse par chimiométrie (ARVANITOYANNIS et al., 2005), ELISA (BARONI et al., 2004), spectroscopie infrarouge (RUOFF et al., 2006)). Remarquons ainsi que l'origine florale d'un miel peut donner une indication des plantes à fleur attractives pour les abeilles, du moins pour les butineuses de nectar.

Enfin, on peut se poser la question de savoir si l'on peut estimer la quantité de résidus phytosanitaires potentiels d'un miel, en fonction du milieu dans lequel vivent les abeilles, connaissant leurs préférences alimentaires. Par exemple, si une plante cultivée dans une zone reçoit des traitements chimiques mais qu'elle est peu attractive, à la fois pour le nectar et pour le pollen, établir une limite maximale de résidus pour le miel issu de cette zone pourrait être inutile. Toutefois, il faut garder à l'esprit que l'abeille restreint sa sélectivité en cas de faibles apports alimentaires : une plante peu attractive dans un milieu d'abondance nutritionnelle sera sans doute butinée dans un milieu pauvre. Néanmoins, en cas de restrictions alimentaires dans un milieu, l'abeille peut également augmenter son aire de butinage pour chercher les plantes les plus attractives.

Ainsi, l'étude du comportement de butinage *d'Apis mellifera* participe à la connaissance de cette espèce domestique, d'intérêt majeur, à la fois en tant que pollinisatrice mais aussi en tant qu'espèce sentinelle de l'environnement. Son approche permet donc aux vétérinaires d'être sensibilisés au maintien de l'équilibre des milieux et également de participer aux contrôles des productions mellifères, notamment par l'intermédiaire des laboratoires vétérinaires départementaux.

CONCLUSION

L'abeille domestique est l'insecte le plus efficace et le plus utilisé en terme de pollinisation. Son activité de butinage répond aux besoins nutritionnels de la colonie, avec une optimisation du butinage. Ainsi, les fleurs attractives sont celles qui offrent une récompense nutritionnelle (pollen, nectar) de qualité pour un moindre coût énergétique (distance à parcourir, facilité de récolte...). Les « préférences » effectives d'une fleur à l'autre ne sont discutables que lorsqu'il y a une abondance des ressources et la possibilité d'un choix. Les caractères favorisant l'interaction entre la plante et l'abeille sont alors divers et soumis à de nombreux facteurs de variations (conditions climatiques, maladies...). Ceci fait donc que l'attractivité d'une plante pour l'insecte pollinisateur, notamment l'abeille domestique, est très contextuelle et dépend fortement du milieu environnant. Dans le cas des plantes cultivées, il alors est modelé par l'activité humaine. La disponibilité des ressources (abondance sur de courtes périodes dans le cas des monocultures), leur accessibilité et leur qualité (espèce végétale et variétés, applications de produits phytosanitaires...) sont aliénées aux pratiques culturales. Ceci influe fortement sur l'activité de butinage voire la survie des insectes pollinisateurs. Pourtant, 35% du volume des productions issues des plantes cultivées proviennent de plantes à pollinisation zoophile, essentiellement entomophile (majoritairement par Apis mellifera). S'il existe des données évaluant l'attractivité de ces plantes, basées principalement sur la quantité et la qualité des productions de pollen et de nectar, ces critères sont à adapter selon le milieu. Ainsi, estimer l'attractivité d'une plante pour les insectes pollinisateurs est donc un procédé nécessitant une prise en compte des différents facteurs pouvant avoir une répercussion sur leur environnement et influer sur l'activité de butinage. De ce point de vue, l'abeille, insecte domestiqué, à la fois en tant que productrice de denrées alimentaires (miel) mais aussi en tant que pollinisatrice des plantes cultivées, favorise notre prise de conscience de l'impact environnemental des activités humaines, notamment en milieu rural. Le vétérinaire aussi est concerné par la vigilance quant à la préservation des milieux, la santé de la faune y résidant en particulier des abeilles, tout comme la sécurité sanitaire de la filière productrice de miel.

LEXIQUE

Allogamie: Fécondation* d'une fleur par du pollen provenant d'une autre fleur de la même espèce, de la même variété ou du même cultivar, et portée ou non par le même pied.

Angiospermes: Plantes à graines encloses dans un fruit. Embranchement comportant plus de 200 000 espèces végétales. Ils ont la particularité de former des fleurs où les parties reproductrices (étamines, pistils) sont entourées de feuilles modifiées (pétales, sépales).

Anthères : Partie renflée d'une étamine dans laquelle s'élaborent les grains de pollen.

Autogamie: (ou fécondation directe) Fécondation* d'une fleur par son propre pollen.

Auto-incompatibilité : L'une des barrières principales à l'autofécondation ; permet à l'organe reproducteur femelle de discriminer le pollen "soi" du pollen "non-soi" et de rejeter spécifiquement le pollen "soi".

Auto-stérilité : Résulte d'une maturité sexuelle décalée de la part des organes de reproduction. Elle est fréquente chez la plupart des pruniers, cerisiers, pommiers et poiriers.

Auto-fertilité: Provient de la faculté qu'ont les organes mâles et femelles d'arriver simultanément à maturité et de se féconder naturellement.

Biocénose: En écologie, une biocénose est un ensemble d'êtres vivants de toutes espèces, végétales et animales, coexistant dans un espace défini (le biotope), et qui offre les conditions extérieures nécessaires à leur vie. Un biotope et une biocénose constituent un écosystème.

Biotope : En écologie, un biotope est un ensemble d'éléments caractérisant un milieu physicochimique déterminé et uniforme qui héberge une flore et une faune spécifiques.

Bractée : Pièce florale en forme de feuille faisant partie de l'inflorescence.

Capitule : Type d'inflorescence, caractérisé par des fleurs sans pédoncules* regroupées sur un réceptacle*, entourées de bractées*.

Chitine: Polysaccharide contenant des polymères de N-acétylglucosamine. Elle forme des fibrilles résistantes mais souples, mais lorsqu'elle est liée à des protéines par l'intermédiaire de polyphénols, elle constitue des structures plus rigides, comme celles des cuticules* des arthropodes.

Clone: Plante multipliée par voie végétative à partir d'un seul individu initial.

Corolle : (ou corole) Partie de la fleur formée par l'ensemble de ses pétales, par opposition au **calice**, constitué par les sépales.

Couvain : Membres immatures d'une colonie, comprenant les œufs, les larves et les nymphes.

Couvain operculé: Couvain qui a été operculé ou scellé dans les alvéoles par les abeilles, avec parfois des opercules poreux, généralement à l'état de nymphose (passage de l'état larvaire à l'état adulte, voir nymphe*).

Couvain non operculé : Couvain non encore scellé par les abeilles. D'une manière générale le terme désigne les œufs et les larves.

Cultivar : Sous-espèce ou variété de végétaux obtenue par sélection.

Cuticule : Enveloppe ou pellicule superficielle d'un organisme. Chez les arthropodes, la cuticule est constituée de chitine et de protéines.

Déhiscence : Ouverture spontanée d'organes végétaux clos (anthères, fruits) suivant des zones définies, pour livrer passage à leur contenu. Adjectif : déhiscent.

Diploïde: Une cellule biologique est diploïde lorsque les chromosomes qu'elle contient sont présents par paires (2n chromosomes). Le concept est généralement à opposer à haploïde, terme désignant les cellules avec des chromosomes en simple exemplaire (n chromosomes). Un organisme ou une partie d'organisme sont dits diploïdes lorsque ses cellules sont ellesmêmes diploïdes.

Etamines : Organe mâle de la fleur produisant le pollen. L'ensemble des étamines constitue l'androcée.

Fécondation: Union du gamète* mâle et du gamète femelle pour former le zygote.

Fourragère : Se dit de plantes cultivées pour l'alimentation du bétail.

Gamètes : Cellules sexuelles mâles et femelles dont la fusion conduit à la formation de l'œuf, ou zygote.

Gamétophyte: Dans les cycles de vie des végétaux, on appelle sporophyte la génération qui génère les spores (le sporophyte est diploïde*) et gamétophyte la génération issue du développement des spores et qui produit les gamètes (le gamétophyte est haploïde).

Gelée royale: La gelée royale est le produit de sécrétion du système glandulaire céphalique (glandes hypopharyngiennes et glandes mandibulaires) des abeilles ouvrières, entre le cinquième et le quatorzième jour de leur existence (ouvrières qui portent alors le nom de nourrices). Elle est composée généralement de glucides (14,5%), lipides (4,5%), protides (13%) et d'eau (66%). On y trouve également des vitamines (notamment vitamine B5), des oligo-éléments dont une substance antibiotique. Elle sert à alimenter la reine et, en partie, les jeunes larves.

Glande de Dufour: (ou glande des gaines de l'aiguillon). Annexe de l'appareil vulnérant, elle secrète plusieurs substances dont certaines sont bactéricides et fongicides chez de nombreuses abeilles sociales ou solitaires (Cane et al., 1983; Hefetz, 1987; Roubik, 1989). Elle émet également chez l'abeille (bourdons, fourmis, etc...) une phéromone, ou plus exactement un complexe phéromonal à effet répulsif (Frankie et Vinson, 1977) pour l'alarme, la défense, le marquage des oeufs ou des fleurs visitées (Giurfa et Nùñez 1992; Giurfa, 1993; Goulson et al. 1998).

Glande de Koschevnikov: Elle libère une quarantaine de phéromones d'alarme très actives lorsque le dard libère son venin. C'est une glande associée à l'appareil vulnérant.

Glande (ou organe) de Nasanov: Elle est composée de plusieurs centaines de cellules se situant sous le sixième et dernier tergite (telson ou pygidium) de l'ouvrière (Snodgrass 1956). Elle permet l'émission d'un signal phéromonal utilisé par les abeilles quand elles découvrent une source peu odorante, comme de l'eau (Ribbands, 1955) ou une solution sucrée (Free et Williams I.H., 1972), mais aussi à l'entrée de la ruche pour que les autres abeilles la localisent mieux en cas de désorientation d'une partie de la colonie (Sladen 1901; Ribbands and Speirs 1953; Renner 1960; Butler et al., 1969), lors de mauvais temps, par exemple. D'autre part, l'association entre le fonctionnement de la glande de Nasanov et la marche des abeilles sur un support aurait un rôle de marquage (Winson, 1987; Cassier et Lensky, 1993).

Glandes tergales : Situées sous les tergites (segments dorsaux), elles assurent l'émission par la reine d'une phéromone entraînant une suppression du développement ovarien des ouvrières.

Gynécée : Pistil* ou ensemble des pistil d'une fleur.

Hémocoele : Ensemble des espaces extracellulaires des animaux qui ont un système circulatoire ouvert.

Hétérostylé: De hétérostylie, caractère d'une espèce végétale (primevère, par exemple) qui possède deux sortes de fleurs, les unes à style* court, les autres à style long.

Hybride: Croisement de deux individus de deux variétés, sous-espèces (croisement intraspécifique), espèces (croisement interspécifique) ou genres (croisement intergénérique) différents. L'hybride présente un mélange des caractéristiques génétiques des deux parents.

Inhibiteur de protéases : Les inhibiteurs de protéases agissent en bloquant des enzymes digestives (les protéases) chez l'insecte, ce qui entraîne sa mort. Certaines plantes génétiquement modifiées contiennent un gène entraînant la synthèse de ces inhibiteurs de protéases ; elles sont dites insectes résistantes.

Lignée pure : Une lignée pure est une lignée pour laquelle les caractéristiques morphologiques ou biologiques se retrouvent inchangées d'une génération à l'autre.

Miel monofloral : Miel élaboré à partir du nectar ou du miellat* provenant d'une espèce végétale unique ou prépondérante.

Miellée: En apiculture, la miellée correspond à un pic d'activité des essaims au cours duquel la production de miel est la plus intense. Le phénomène se produit au printemps et surtout à la fin de l'été, lorsque les ressources mellifères sont les plus abondantes et les conditions météorologiques favorables. Une miellée peut être caractérisée par la saison au cours de laquelle elle a lieu ou par les plantes en cours de floraison : miellée de printemps, miellée de pissenlit, de sapin.

Miellat: Le miellat est un liquide épais et visqueux, constitué par les excréments liquides, riches en sucres et en acides aminés, des Homoptères (pucerons) ou de cochenilles. Il est récolté par l'abeille en complément ou en remplacement du nectar afin de produire un miel plutôt sombre, moins humide que le miel de nectar, également appelé miellat (miel de sapin, miel de forêt, miel de chêne...).

Nycthémère : (ou nyctémère) Terme désignant une alternance d'un jour et d'une nuit et correspondant à un cycle biologique de 24 heures.

Nymphe : Stade non alimenté entre la larve et l'adulte, pendant lequel le développement vers la forme finale d'adulte s'accomplit.

Ommatidie: Un œil composé, ou œil à facettes, est constitué d'un ensemble de récepteurs sensibles à la lumière qui sont appelés des ommatidies.

Parthénogenèse: Multiplication à partir d'un gamète femelle non fécondé. Ce phénomène s'observe naturellement chez certaines espèces végétales et animales. La parthénogenèse est une reproduction monoparentale et permet la production d'un grand nombre d'individus sans la présence de l'organisme mâle.

Pédoncule : Pièce florale en forme de tige, parfois appelée queue, qui porte les fleurs, puis, après la fécondation, les fruits.

Pelote de pollen : L'abeille transforme le pollen en pelotes auxquelles elle mélange des enzymes qui vont permettre de dissoudre la solide enveloppe qui enferme les éléments nutritifs à l'intérieur de chaque minuscule grain de pollen.

Phanérogame: Un végétal phanérogame est une plante ayant des organes de reproduction apparents dans le cône ou dans la fleur. La dissémination est assurée par des graines (ou parfois dispersion par des ovules pollinisés ou non chez les Cycadales et le Ginkgo).

Phénotype : Le phénotype est l'ensemble des traits observables (caractères anatomiques, morphologiques, moléculaires, physiologiques, éthologiques) caractérisant un être vivant donné.

Phéromones royales: Phéromones émises par la reine (depuis les glandes mandibulaires, abdominales ou de l'extrémité des pattes) et dont le rôle est capital dans l'organisation de la colonie. Par exemple, la phéromone mandibulaire inhibe l'élevage royal. Lorsque la reine vieillit, sa production diminue et les ouvrières construisent des cellules royales en vue de son remplacement.

Pistil : Organe femelle de la fleur. Il comprend un ovaire (contenant un ou plusieurs ovules) surmonté d'un style* lui-même terminé par un ou plusieurs stigmates*.

Plaques cirières: Situées sur les 4ème à 7ème sternites* de l'ouvrière, dorsalement, par paire, elles abritent les glandes cirières qui sécrètent la cire.

Pollinisation: Transport du pollen des anthères* aux stigmates* de la même fleur (autopollinisation) ou à la fleur d'un autre individu de même espèce (pollinisation croisée).

Proline : Acide aminé (élément constitutif des protéines).

Propolis: La propolis est un complexe fabriqué par les abeilles à partir de leurs sécrétions et d'une série de substances résineuses, gommeuses et balsamiques recueillie sur certains végétaux.

Radiale (symétrie): Organisation morphologique autour d'un axe.

Réceptacle: Extrémité plus ou moins élargie du pédoncule floral sur laquelle sont insérées les pièces florales.

Sternite : Pièce du tégument formant la partie ventrale d'un arthropode.

Stérilité par fusion des protoplastes (exemple du colza): Les protoplastes, cellules végétales dépourvues de paroi, peuvent fusionner et régénérer une plante entière. Ici, il s'agit de fusionner un protoplaste de colza mâle stérile (à cytoplasme de radis) et un protoplaste de colza normal (à cytoplasme de colza). On obtient ainsi des colzas ayant des chromosomes de colza et un cytoplasme mixte colza/radis contenant le gène originaire du radis conférant la stérilité mâle. Pour plus d'informations, cf le site internet : http://www.inra.fr/presse/la_genetique_au_service_de_l_amelioration_du_colza

Stigmate : 1) Extrémité libre du style* surmontant le pistil*. Il est unique ou subdivisé. Sa surface, couverte d'une fine couche de liquide visqueux, est adaptée à la fixation du pollen et à sa germination.

2) Orifice des trachées des insectes et des myriapodes. Il est rare que les stigmates soient toujours béants ; en général, ils sont pourvus d'un dispositif de fermeture sous contrôle nerveux.

Style: Dans les fleurs d'angiospermes*, partie de l'organe femelle de la fleur surmontant les ovaires.

Transgène: Un transgène est la séquence isolée d'un gène, transférée d'un organisme à un autre, (lors de la mise en œuvre de la transgénèse). Cette modification peut altérer le comportement génétique de l'organisme (ex. production d'une nouvelle protéine).

Trophallactique: De **trophallaxie**, mode de transfert de nourriture, et par extension d'informations, entre individus, utilisé par certains insectes sociaux.

Vernaculaire : Un nom vernaculaire est un nom usuellement donné à une ou plusieurs espèces animales ou végétales dans son pays ou sa région d'origine.

Zygomorphe: La zygomorphie est la caractéristique d'une fleur qui présente une symétrie bilatérale (par opposition aux fleurs à symétrie radiale, dont la morphologie est organisée autour d'un axe).

BIBLIOGRAPHIE

ALM J, OHNMEISS TE, LANZA J et al. (1990) Preferences of cabbage white butterflies and honey bees for nectar that contains amino-acids. *Oecologia*, **84**, 53-57.

ANCHLING F. (2000) Les importations d'abeilles : sources de parasites et d'agents pathogènes nouveaux. *L'Abeille de France*, n°857. *In* : RATIA G, *Apiservices* [en-ligne], [http://www.beekeeping.com/abeille-de-france/articles/importations_abeilles.htm] (consulté le 17 juillet 2011)

ARVANITOYANNIS IS, CHALHOUB C, GOTSIOU P, LYDAKIS-SIMANTIRIS N, KEFALAS P. (2005) Novel quality control methods in conjunction with chemometrics (multivariate analysis) for detecting honey authenticity. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, **45** (3), 193-203.

BARONI MV, CHIABRANDO GA, COSTA C, FAGUNDEZ GA, WUNDERLIN DA. (2004) Development of a competitive ELISA for the evaluation of sunflower pollen in honey samples. *J. Agric. Food Chem.*, **1**, 52 (24), 7222-6.

BASUALDO M, RODRIGUEZ EM, BEDASCARRASBURE E, DE JONG D. (2007) Selection and estimation of the heritability of sunflower (*Helianthus annuus*) pollen collection behavior in *Apis mellifera* colonies. *Genet. Mol. Res.*, **6**(2), 374-381.

BENSA L. (2009) L'aquitaine, pays de cocagne de l'apiculture. *Bull. Tech. Apic.*, **36**(1), 25-32.

BERTHET J. (2006) Dictionnaire de Biologie. De Boeck, 1034p.

BLANCHARD P et al. (2008) CE 1221/97 janvier 2008. AFSSA rapport interne, 25p.

BRUNEAU E. (2006) Les produits de la ruche in *Le traité Rustica de l'apiculture*. Rustica édition, 2è éd., 354-389.

BUSSIERAS J. (1990) *L'abeille domestique, biologie-élevage-pathologie*. Polycopié. École Nationale Vétérinaire d'Alfort, Service de Parasitologie-Zoologie appliquée. Maisons-Alfort, France, 47p.

CHAUVET M. (janvier 2007) C'est quoi une plante cultivée ? Liste de discussion sur tbethonobota. *In* : MATHIEU D, Tela botanica, le réseau des botanistes francophones. *Plantes cultivées et Plantes introduites* [en ligne], [http://www.tela-botanica.org/page : menu_428] (consulté le 10 septembre 2009)

CHAUVIN R. (1956) Vie et mœurs des Insectes. Payot, 223p.

CORBET SA. (1996) Which bees do plants need? *In:* MATHESON A, BUCHMANN SL, O'TOOL C et al., editors. *The conservation of bees.* Academic Press, 105-113.

DE LAYENS G., BONNIER G., 1987. Cours complet d'apiculture et conduite d'un rucher isolé. Paris: Belin, 382-414.

DECOURTYE A, DEVILLERS J, CLUZEAU S, CHARRETON M, PHAM-DÉLÈGUE MH. (2004) Effects of imidacloprid and deltamethrin on associative learning in honeybees under semi-field and laboratory conditions. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, **57**, 410-419.

DECOURTYE A, LECOMPTE P, PIERRE J, CHAUZAT MP, THIÉBEAU P. (2007) Introduction de jachères florales en zones de grandes cultures : comment mieux concilier agriculture, biodiversité et apiculture ? *Courrier de l'environnement de l'INRA*, n°54, 33-56.

DELAPLANE KS, MAYER DF. (2000) *Crop pollination by bees*. Wallingford, UK and New York, USA: CABI Publishing, 352 p.

DE MARCO P, COELHO FM. (2004) Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures' pollination and production. *Biodivers. Conserv.*, **13**, 1245-55.

DEVILLERS J, GHOUMA-TOUSELLA NB, DORÉ JC. (2002)Cesium-134 and Cesium-137 in French honeys collected after the Chernobyl accident. *In*: DEVILLERS J, PHAM-DÉLÈGUE MH. (2002)*Honey bee*: estimating the environmental impact of chemicals. London: Taylor& Francis, 151-160.

DUFUMIER M. (30 mars 2009) Quelle agriculture pour le développement durable? Émissions de Radio France culture. Bibliothèque Nationale de France [en ligne]. *In*: Wikipédia, l'encyclopédie libre. *Agriculture* [en ligne], mise à jour le 20 août 2009 [http://fr.wikipedia.org/wiki/Agriculture] (consulté le 10 septembre 2009).

Encyclopédie de le langue française, *Encyclopédie universelle de la langue française*[en ligne], mise à jour le 1 avril 2010 [http://www.encyclopedie-universelle.com/abeille1/abeillemenu.html](consultée le 10 août 2010).

ERHARDT A, RUSTERHOLZ HP. (1997) Effects of elevated CO₂ on flowering phenology and nectar production. *Acta Oecol.*, **18**, 3.

FERT G. (2006) Mieux connaître l'abeille & La vie sociale de la colonie in Le traité Rustica de l'apiculture. Rustica édition, 2è éd. pp 226-237.

FEWELL JH, WINSTON MK. (1995) Regulation of nectar collection in relation to honey storage levels by honey bees, *Apis mellifera*. *Behav. Ecol.*, **7**, 286-291.

FEWELL JH, ROBERT E, PAGE JR. (2000) Colony-level selection effects on individual and colony foraging task performance in honeybees, *Apis mellifera* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **48**, 173-181.

FREE JB, WILLIAMS IH. (1973) Genetic determination of honeybee (*Apis mellifera* L.) foraging preferences. *Ann. Appl. Biol.*, **73**, 137-141.

FREE JB. (1993) Insect pollination of crops. 2è éd. London : Academic Press, 684p.

GALLAI N, SALLES JM, SETTELE J, VAISSIERE BE. (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, **68** (3), 810-821.

GARDENER MC, GILLMAN MP. (2002) The taste of nectar- a neglected area of pollination ecology. *Oikos*, **98**, 3.

GRASSÉ J.P., DOUMENC D., 2000. « Invertébrés ». Zoologie. Paris : Dunod, coll. « Masson sciences », 6è éd, pp304.

Groupe de travail abeilles. (2004) Compte-rendu de la séance du 25 mars 2004 présidée par Monsieur TASEI JN. *In*: *Commission d'études de la toxicité des produits antiparasitaires à usage agricole et des produits assimilés, des matières fertilisantes et des supports de cultures.* (25 mars 2004), [en-ligne], [http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/gpeabeilles-2-2.pdf] (consultée le 20 juillet 2010).

HAGLER JR, BUCHMANN SL. (1993) Honey bee (Hymenoptera : Apidae) foraging responses to phenolic-rich nectars. J. Kans. Entomol. Soc., **66**(2), 223-230.

HAXAIRE J., 2006. Le frelon asiatique *Vespa velutina*, un nouveau prédateur de l'abeille ? *La Santé de l'Abeille*, **215** : 323-328.

INRA. (1992) Vue d'ensemble des connaissances en toxicologie de l'abeille. *In*: RATIA G. *Beekeeping, Dossier « Abeilles et produits phytosanitaires »*. [en-ligne], mis à jour le 03 avril 2004, [http://www.imkerei.com/spmf/sapmp/vue_toxicologie.htm] (consultée le 17 août 2009).

JAMIESON CA, AUSTIN GH. (1956) Preference of honeybees for sugar solutions. *In*: *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology*. Montréal, Canada, 4, 1059-1062.

KIM YS, SMITH BH. (2000) Effect of an amino acid on feeding preferences and learning behavior in the honey bee, *Apis mellifera*. *J. Insect. Physiol.*, **46**, 793-801.

KLEIN AM, VAISSIÈRE BE, CANE JH, STEFFAN-DEWENTER I, CUNNINGHAM SA, KREMEN C, TSCHARNTKE T. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B.*, **274**, 303-313.

KÖPPLER K, VORWOHL G, KOENIGER N. (2007) Comparison of pollen spectra collected by four different subspecies of the honey bee *Apis mellifera*. *Apidologie*, **38**, 341-353.

LECOINTRE G, LE GUYADER H. (2001) Classification phylogénétique du vivant. 3è éd.Paris : Belin, 559p.

LE CONTE Y. (2006) Mieux connaître l'abeille & La vie sociale de la colonie in Le traité Rustica de l'apiculture. Rustica édition, 2è éd. pp 12-83.

LE CONTE Y, NAVAJAS M.(2008) Climate change: impact on honey bee populations and diseases. *Rev. sci. tech. Off. Int. Epiz.*, **27** (2), 499-510.

LE METAYER M, RAYMONET C, TROUILLER J, PHAM-DÉLÈGUE MH. Revue des composés attractifs et répulsifs vis-à-vis de l'abeille. Non publié (archives INRA Le Rheu), 10p.

LIU FL, ZHANG XW, CHAI JP, YANG DR. (2006) Pollen phenolics and regulation of pollen foraging in honeybee colony. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **59**, 582-588.

LOUVEAUX J, ALBISETTI M, DELANGUE M, THEURKAUFF M. (1966) Les modalités de l'adaptation des abeilles (*Apis mellifica L.*) au milieu naturel. *Ann. Abeille*, **9**, 323-350.

MAC GREGOR SE. (1976) Insect pollination of cultivated crop plants. *In*: *USDA*, *Agriculture Handbook*, **496**, 93-98. [en-ligne], mises à jour disponibles pour quelques plantes cultivées [http://gears.tucson.ars.ag.gov/book/](consultée le 14 août 2010).

MANNING R. (2001) Fatty acids in pollen: a review of their importance for honeybees. *Bee world*, **82** (2), 60-75.

MASIAC Y. (1996) Guide pour mieux connaître les Insectes. Paris : De Vechi, p110.

MEYER S., REEB C., BOSDEVEIX R. (2008) *Botanique, biologie et physiologie végétale*. Maloine, coll. « Sciences fondamentales », 2è éd, 490p.

MOLLIER P, SARAZIN M, SAVINI I. (2009) Le déclin des abeilles, un casse-tête pour la recherche. *In*: DONNARS C et al. *INRA magazine*, **9**, 13-24.

MORANDIN LA. (2008) Genetically modified crops: effects on bees and pollination. *In*: JAMES RR, PITTS-SINGER TL, editors. *Bee pollination in agricultural ecosystems*. Oxford University Press, 203-218.

NAUG D, GIBBS A. (2009) Behavioral changes mediated by hunger in honeybees infected with *Nosema ceranae*. *Apidologie*, **40**, 595-599.

NUNEZ JA. (1982) Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *J. Apicult. Res.*, **21**, 139-150.

PANKIW T. (2007) Brood pheromone modulation of pollen forager turnaround time in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *J. Insect Behav.*, **20**, 173-180.

PERNAL SF, CURRIE RW. (2002) Discrimination and preferences for pollen-based cues by foraging honeybees, *Apis mellifera* L.. *Anim. Behav.*, **63**, 369-390.

PHAM-DÉLÈGUE MH, MASSON C. (1985) Analyse par conditionnement associatif du mécanisme de reconnaissance de sources alimentaires par l'abeille. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **90**, 1216-223.

PHAM-DÉLÈGUE MH. (1992) Bases comportementales et chimiques de la relation insecte pollinisateur-plante : Le modèle abeille-tournesol en production de semences hybrides. Thèse Univ., Pierre et Marie Curie, Paris, 274p

PHAM-DÉLÈGUE MH, JOUANIN L, SANDOZ JC. (2002) Direct and indirect effects of genetically modified plants on the honeybee. *In:* DEVILLERS J, PHAM-DÉLÈGUE MH. (2002) *Honey Bees: estimating the environmental impact of chemicals.* London, UK: Taylor&Francis, 312-326.

PICARD-NIZOU AL. (1992) Études comportementales des interactions chimiques abeilleplante : application à l'évaluation de l'impact de colzas transgéniques (Brassica napus var. oleifera)sur l'abeille domestique (Apis mellifera L.). Thèse Univ., Orsay, Paris, 148p.

PIERRE J. (2003) Le marquage des fleurs visitées par les abeilles et les bourdons, une revue bibliographique. *Bull. Tech. Apic.*, **30**(1), 29-36.

PIERRE J, CHAUZAT MP. (2005) L'importance du pollen pour l'abeille domestique. *Bull. Tech. Apic.*, **32**(1), 11-28.

PIERRE J. (2007) Impacts des OGM sur les abeilles : revue bibliographique. *Bull. Tech. Apic.* **34** (4), 168-275.

PIERRE J, PHAM-DÉLÈGUE MH. (2008) Utilisation et protection des insectes pollinisateurs. *In*: *Ouvrage d'éthologie appliquée*, texte non publié (archives INRA Le Rheu), 13p.

PIERRE J, EMIELLAT R. (2009) Les variétés de colza actuelles sont-elles peu nectarifères pour les abeilles ? *Bull. Tech. Apic.*, **36**(1), 17-24.

PIERRE J. (2009) *Oléagineux Corps gras Lipides*, à paraître (INRA Le Rheu), nombre de page non définitif.

PIERRE J. (2009) Insectes pollinisateurs et pollinisation. *Cours agrocampus 2009*.UMR Bio3P, 92p.

POUVREAU A. (2004) *Les insectes pollinisateurs*. Delachaux et Niestlé, coll. « Bibliothèque du naturaliste », 192p.

PRAAGH J.P(VAN). (1980) Effets possibles des produits phytosanitaires non toxiques pour les abeilles, sur le comportement de pollinisation de l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.). *Gartenbauwissenschaft*, **45**(6),252-254.

RAVAZZI G. (2003) Abeilles et apiculture. Paris : De Vecchi, nouv.éd., 159p.

REEB C. (2006) Les milieux apicoles. *In : Le traité Rustica de l'apiculture*. 2è éd. Paris : Éditions Rustica, 170-225.

RICHARDS AJ. (2001) Does low biodiversity resulting from modern agricultural practice affect crop pollination and yield? *Ann. Bot.*, **88**, 165-172.

ROYAN C, ROTH L. (1998) *Des plantes utiles aux abeilles*. Paris : Association de Développement de l'apiculture d'ile-de-France éd., 33p.

RUOFF K, LUGINBUHL W, BOGDANOV S, BOSSET JO, ESTERMANN B, ZIOLKO T, AMADO R. (2006) Authentification of the botanical origin of honey by near-infrared spectroscopy. *J. Agric. Food Chem.*, **6**, 54 (18), 6687-72.

SCHEINER R, PAGE RE, ERBER J. (2004) Sucrose responsiveness and behavioral plasticity in honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, **35**, 133-142.

SCHMIDT JO. (1982) Pollen foraging preferences of honey bees. *Southwestern Entomologist*, **7**, 255-259.

SCHNEIDER D, STERN RA, EISIKOWITCH D, GOLDWAY M. (2002) The relationship between floral structure and honeybee pollination efficiency in 'Jonathan' and 'Topred' apple cultivars. *J.Hortic. Sci. Biotech.*, **77**, 48-51.

SEELEY TD, CAMAZINE S, SNEYD J. (1991) Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28**, 277-290.

Service presse INRA, *La génétique au service de l'amélioration du colza* [en ligne], mise à jour le 31 août 2006

[http://www.inra.fr/presse/la_genetique_au_service_de_l_amelioration_du_colza] (consultée le 25 juillet 2010).

SINGH S, SAINI K, JAIN KL. (2000) Quantitative comparison of lipids in some pollens and their phagostimulatory effects in honey bees. *J. Apicult. Res.*, **38**, 87-92.

SOUCHON C. (1965) Les Insectes et les plantes. « Que sais-je ? »n°1185, PUF, Paris, 128p.

TUELL JK, FIEDLER AK, LANDIS D, ISAACS R. (2008) Visitation by wild and managed bees (Hymenoptera: Apoidea) to eastern U.S. native plants for use in conservation programs. *Environ. Entomol.*, **37** (3), 707-718.

VAISSIÈRE BE, VINSON SB. (1994) Pollen morphology and its effect on pollen collection by honey bees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera : Apidae), with special reference to upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). *Grana*, **33**, 128-138.

VAISSIÈRE B. (2006) La pollinisation. *In : Le traité Rustica de l'apiculture*.2è éd. Paris : Éditions Rustica, 120-155.

VIDAL-NAQUET N. (rédigé le 8 février 2009) La lutte contre la FCO peut-elle être responsable de cas d'intoxication des abeilles? La question est posée après un possible cas d'intoxication d'abeilles à la Perméthrine en Ariège. *In : Apivet.eu.* [en-ligne], [http://www.apivet.eu/2009/02/la-lutte-contre-la-fco-peutelle-%C3%AAtre-responsable-decas-dintoxication-des-abeilles-la-question-est-p.html] (consultée le 17 août 2010).

VILLANUEVA-G R, ROUBIK DW. (2004) Why are African honey bees and not European bees invasive? Pollen diet diversity in community experiments. *Apidologie*, **35**, 481-491

WALLER GD, GORDON D. (1972) Evaluating responses of honey bees to sugar solutions using an artificial-flower feeder. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **65**(4), 857-862.

WALTHER-HELLWIG K, FOKUL G, FRANKL R, BÜCHLER R, EKSCHMITT K, WOLTERS V. (2006) Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie*, **37**, 517-532.

WCISLOW T, CANE JH. (1996) Floral ressource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored food by natural ennemies. *Ann. Rev. Entomol.*, **41**, 195-224.

WESTPHAL C, STEFFAN-DEWENTER I, TSCHARNTKE T. (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology letters*, **6**, 961-965.

WILLIAMS IH. (1996) Aspects of bee diversity and crop pollination in the European Union. *In*: MATHESON A, BUCHMANN SL, O'TOOL C et al., editors. *The conservation of bees*. Academic Pr, 63-80.

WOLF S, LENSKY Y, PALDI N. (1999) Genetic variability in flower attractiveness to honeybees (*Apis mellifera* L.) within the genus citrullus. *Hortsci.*, **34**, 860-863.

ZAHRADNIK J. (1985) Guide des abeilles, guêpes et fourmis. Les hymenoptères d'Europe. Hatier, coll. « guide de nature », 190p.

L'ABEILLE DOMESTIQUE (APIS MELLIFERA), EXEMPLE POUR L'ETUDE DE L'ATTRACTIVITÉ DES PLANTES CULTIVÉES SUR LES INSECTES POLLINISATEURS

ALLEAUME Charline

<u>Résumé</u>

Les insectes pollinisateurs ont un rôle primordial au sein des écosystèmes car ils permettent la reproduction d'un grand nombre de plantes à fleurs notamment de plantes de culture. L'abeille domestique, *Apis mellifera*, est l'un des plus efficaces de ces pollinisateurs et aussi l'un des insectes les plus étudiés. Elle constitue ainsi un exemple de choix dans l'étude de l'attractivité des plantes cultivées pour les insectes pollinisateurs.

Des préférences entre fleurs existent, principalement d'après la qualité et la quantité de leur nectar et pollen. Elles font l'objet d'un conditionnement associatif utilisant divers signaux mnésiques (forme de la fleur, parfum...) qui permettent aux insectes de distinguer plus rapidement les fleurs offrant une récompense (le pollen ou le nectar).

Néanmoins, dans un écosystème donné, le choix de ces ressources s'effectue par optimisation du butinage ; les fleurs attractives étant celles disponibles pour un coût énergétique rentable. De plus, l'insecte butineur voit son activité modifiée selon les nécessités du cycle biologique de son espèce, les maladies et les variables de son écosystème. Celles-ci sont particulièrement marquées dans les zones de cultures où les modifications du milieu et les pratiques culturales se répercutent sur la physiologie des plantes et/ou des insectes pouvant altérer l'interaction entre eux.

Dans ce contexte, connaître et évaluer l'attractivité des plantes cultivées s'avère donc être contextuel s'appuyant sur les données disponibles relative à chaque espèce végétale. La prise en compte des différents facteurs, notamment anthropiques, influant sur l'environnement et l'activité de butinage des insectes pollinisateurs favorise ainsi notre prise de conscience de l'impact environnemental des activités humaines.

Mots clés : PLANTE CULTIVEE, FLEUR ATTRACTIVE, BUTINAGE, POLLINISATION, POLLEN, NECTAR, PARFUM, ECOSYSTEME, ENVIRONNEMENT, INSECTE, INSECTE POLLINISATEUR, ABEILLE, ABEILLE DOMESTIQUE, APIS MELLIFERA

Jury:

Président: Pr.

Directeur : Dr. S. PERROT Assesseur : Pr. R. CHERMETTE Invitée : Mme V. POULSEN

THE DOMESTICATED HONEYBEE (APIS MELLIFERA), EXAMPLE FOR THE STUDY OF THE ATTRACTIVENESS OF CROPS ON INSECT POLLINATORS

ALLEAUME Charline

Summary

Insect pollinators have an essential role within the ecosystems as they allow the reproduction of a large number of flowering plants, in particular of crops.

The domesticated honeybee, *Apis mellifera*, is one of the most effective of these pollinators and also one of the most studied insects. It so constitutes an example of choice in the study of the attractiveness of crops for insect pollinators.

Preferences between flowers exist, mainly according to the quality and the quantity of their nectar and pollen. They are the object of an associative conditioning using diverse mnesic signals (shape of the flower, the perfume...) who allow the insects to distinguish more quickly flowers offering a reward (the pollen or the nectar).

Nevertheless, in a given ecosystem, the choice of these resources is made by optimization of the foraging; the attractive flowers are the ones available for a profitable energy cost. Furthermore, the foraging insect sees its activity modified according to the necessities of the biological cycle of its species, the diseases and the variables of its ecosystem. These are particularly marked in the zones of culture where the modifications of the environment and the cultural practices echo on the physiology of plants and\or insects which can alter the interaction between them.

In this context, to know and to estimate the attractiveness of crops thus turns out to be contextual, leaning on the available data relative to every botanical species. The consideration of the various factors, in particular anthropological, influencing the environment and the activity of foraging of the insect pollinators so favors our awareness of the environmental impact of the human activities.

<u>Keywords</u>: CROP, ATTRACTIVE FLOWER, FORAGING, POLLINATION, POLLEN, NECTAR, SCENT, ECOSYSTEM, ENVIRONMENT, INSECT, INSECT POLLINATOR, HONEYBEE, DOMESTICATED HONEYBEE, *APIS MELLIFERA*

Jury:

Président : Pr.

Director: Dr. S. PERROT

Assessor : Pr. R. CHERMETTE Guest: Mrs. V. POULSEN