

PRINCIPES DE LA POLLINISATION ENTOMOGAME, ROLE DES BOURDONS (Hyménoptères, Apoidea, Bombinae, Bombus Latr.) PROBLEMES POSÉS PAR LA PROTECTION DE CES INSECTES

par A. POUVREAU

Dès 1852, DARWIN, dans «L'origine des espèces», montrait «quels rapports complexes relient entre eux des plantes et des animaux fort éloignés les uns des autres dans l'échelle de la nature». Pour cela, il a étudié les fleurs de trèfle violet et celles de la pensée et leurs rapports avec les Bourdons. «Le Bourdon visite seul le trèfle violet, parce que les autres apides ne peuvent pas en atteindre le nectar. Nous pouvons considérer comme probable que, si les bourdons venaient à disparaître, ou devenaient très rares en Angleterre, la pensée et le trèfle violet deviendraient aussi rares ou disparaîtraient complètement. Le nombre de bourdons dans un district quelconque dépend, dans une large mesure, du nombre des petits rongeurs qui détruisent leurs nids... Le colonel NEWMAN, qui a longtemps étudié les mœurs des bourdons, estime que plus des deux tiers de ces insectes sont ainsi détruits chaque année en Angleterre. Par ailleurs, chacun sait que le nombre des petits rongeurs dépend essentiellement de celui des chats, et NEWMAN ajoute : j'ai remarqué que les nids de bourdons sont plus abondants près des villages et des petites villes, ce que j'attribue au plus grand nombre de chats qui détruisent les petits rongeurs. Il est donc possible que la présence d'un chat dans une localité puisse déterminer l'abondance de certaines plantes, en raison de l'intervention des souris et des bourdons. HECKEL ajouta alors que le trèfle, abondant grâce aux chats, sert de nourriture principale au bétail, et que les marins mangent surtout de la viande de bœuf. Donc les chats contribuent à faire de l'Angleterre une grande puissance maritime. Thomas HUXLEY alla même plus loin en suggérant que les vieilles filles anglaises, en raison de leur amour immodéré pour les chats, sont à l'origine de la puissance de la marine anglaise». Si ces anecdotes sont évidemment exagérées, elles nous font cependant comprendre l'importance du vaste réseau d'interactions qui existent entre les Êtres vivants.

La pollinisation des plantes

La pollinisation est l'acte préliminaire de la fécondation ; elle est suivie de deux autres phases : la germination du grain de pollen et le trajet du tube pollinique à travers les tissus du carpelle et de l'ovule, et la fécondation proprement dite, c'est-à-dire la conjugaison des gamètes.

Le pollen est élaboré par les étamines - organes mâles - et contenu dans les loges de l'anthere située à l'extrémité d'un mince filet. Les ovules sont produits par l'ovaire, organe femelle surmonté du pistil. Ce dernier comprend un style à la pointe supérieure duquel se trouve le stigmate, gluant ou découpé en fines lanières afin de retenir les grains de pollen. Quand les ovules sont prêts à être fécondés, le stigmate devient réceptif.

La pollinisation est le transport des grains de pollen depuis l'anthere jusqu'au stigmate. Une fois sur celui-ci, les grains de pollen germent et chacun d'eux produit un long tube qui, passant par le style, pénètre dans l'ovaire : à ce moment, les noyaux mâles s'unissent à des noyaux de l'ovule. Cette fusion permet la transformation de l'ovule en graine et celle de l'ovaire en fruit.

La pollinisation s'opère essentiellement suivant deux modalités ; elle peut être autogame ou allogame. Dans le premier cas, elle s'effectue entre le pollen et le stigmate de la même fleur ou du même individu ; dans le second, pollen et stigmate appartiennent à deux individus distincts de la même espèce.

Mais bien souvent, lorsque le pollen d'une fleur est déposé sur le stigmate d'une fleur du même pied (pollinisation directe), il germe mal ou pas du tout ; la fécondation devient incertaine ; les graines, si elles se forment, sont petites et les fruits difformes. Ce phénomène, connu sous le nom d'auto-incompatibilité pollinique, a été observé chez un certain nombre d'espèces. Les causes de cette incompatibilité sont fort nombreuses, et sont en relation avec des caractères morphologiques, enzymatiques ou cytologiques liés à certains gènes. Pour qu'une plante de ces espèces puisse donner des fruits et des graines, elle doit recevoir le pollen d'une autre plante de la même espèce possédant des caractères différents. Cela suppose un transfert du pollen (pollinisation croisée).

Ce fut DARWIN (1859) qui souligna l'importance de la fécondation croisée dans l'évolution des végétaux ; en effet, ce mélange des caractères héréditaires favorise l'adaptation de l'espèce, autrement dit la sélection naturelle. De nombreuses expériences ont prouvé par la suite la supériorité de l'état hétérozygote sur l'état homozygote. Le brassage et le réarrangement des gènes qui se fait lors de la confrontation de deux patrimoines héréditaires distincts au cours d'une fécondation allogame est éminemment favorable à la diversification des organismes et à la création de lignées nouvelles. La pollinisation croisée se solde généralement par l'obtention de fruits de forme régulière et de taille normale, de graines à pouvoir germinatif plus élevé, et de descendants plus vigoureux.

D'après TASEI (1976), il existe 3 sortes de plantes :

a) Plantes autofertiles, s'autopollinisant, autogames, à plus de 90 %. Exemples : Pois (*Pisum* sp.) ; Haricot (*Phaseolus* sp.). Elles ne tirent pas profit de l'intervention de transporteurs de pollen.

b) Plantes autofertiles, s'autopollinisant, à taux d'allogamie relativement élevé améliorant la production quantitativement et qualitativement. Exemples : chou (*Brassica oleracea*) ; moutarde blanche (*Sinapis alba*) ; moutarde noire (*Brassica nigra*) ; ... Elles peuvent produire de la graine en l'absence de transporteurs de pollen, mais la récolte est améliorée s'il y a pollinisation croisée.

c) Plantes autofertiles, ne pouvant s'autopolliniser à cause de la différence de vitesse de maturation des organes mâles et femelles. Exemple : Tournesol (*Helianthus annuus*).

Plantes autostériles et allogames à 100 %. Exemples : de nombreuses espèces appartenant aux familles suivantes : Papilionacées, Rosacées, Crucifères,...

Elles ne peuvent produire de fruits qu'après intervention de transporteurs de pollen.

La plupart des plantes dépendent donc d'un agent intermédiaire qui se charge de la pollinisation croisée. Le vent, l'eau, les insectes, des oiseaux et d'autres animaux transportent du pollen. Le vent fut, sans nul doute, l'un des premiers agents pollinisateurs, et il continue à jouer ce rôle pour des plantes comme les Graminées. Mais ce sont les insectes qui pollinisent le plus grand nombre d'espèces végétales.

Les fleurs entomogames exercent un fort attrait sur les insectes par les couleurs souvent vives de la corolle, leur parfum et la provende qu'elles leur offrent, nectar et pollen. Le nectar est sécrété généralement à la base du pistil par des glandes spéciales appelées «nectaires». Souvent des repères tels que taches, lignes ou cercles colorés ornent la face interne des pétales jusqu'à ces réservoirs. L'insecte ne visite pas les fleurs dans le but de les polliniser, mais afin de s'y procurer de la nourriture. En cherchant sa nourriture, l'insecte pollinisateur se frotte contre les organes reproducteurs de la fleur ; il recueille ainsi, entre les poils de son corps, des grains de pollen sur les anthères d'une fleur et les laisse sur le stigmate d'une autre.

Sur de vastes étendues du globe, les insectes se comportent comme les agents pollinisateurs les plus actifs. C'est dans l'ordre des Hyménoptères que l'on trouve les insectes les plus doués pour la vie florale. Les plus évolués d'entre eux - Abeilles et bourdons - vivent en sociétés et comptent un nombre important d'individus disponibles pour le travail de pollinisation. Les produits qu'ils récoltent, nectar (glucides) et pollen (protéines, acides aminés, vitamines, lipides, sont destinés à

la fois à leur propre subsistance et à celle de leurs larves. A côté de ces insectes hautement spécialisés, existent de nombreuses autres espèces, vivant souvent de façon solitaire, et possédant des adaptations plus ou moins poussées à la vie florale (Mégachiles, Andrénes, Halictes, Osmies, Dasytodes, etc...).

Importance économique de la pollinisation

La modification souvent outrancière du milieu naturel par les techniques agricoles modernes et la transformation parfois profonde de la plante par les généticiens font découvrir le rôle et l'importance économique des Insectes pollinisateurs.

Un certain nombre de recherches montrent bien que les déficits de pollinisation ont des répercussions plus ou moins profondes selon l'espèce cultivée que l'on considère. Chez les plantes autostériles ou à tendance autostérile, l'absence d'insectes pollinisateurs réduit presque à néant l'espoir de récolter des graines ou des fruits. Quand il y a autofécondation la fructification est peu abondante, les fruits sont de petite taille et les graines de qualité inférieure. L'accroissement de la production est proportionnel, jusqu'à un certain point, à la densité d'insectes.

Pour estimer de façon convenable l'impact économique de la pollinisation par les insectes, il faudrait pratiquement passer en revue toutes les productions agricoles et déterminer pour chacune d'entre elles, outre sa valeur commerciale, l'importance de ses besoins en insectes pollinisateurs.

Espèce végétale	Superficies (en milliers d'ha)	Valeurs en 1980 de la production (en millions de F.F.)	% de la production attribués à la pollinisation par les insectes	Valeur ajoutée due aux insectes (1) (en millions de F.F.)
Poire	28,8	652,9	50	326,4
Pomme	91,3	2671,6	70	1870,0
Cerise	26,4	294,2	80	235,4
Prune	34,9	161,2	50	80,6
Pêche	36,1	862,8	20	165,4
Petits fruits (cassis, framboise groseille)	2,9	91,1	90	81,9
Fraise	8,9	793,4	80	634,7
Melon	14,0	458,4	90	412,5
Colza	280,2	685,1	10	68,5
Tournesol	52,4	167,3	70	117,1
Luzerne	41,7	45,5	100	45,5
Trèfle violet	9,4	20,3	100	20,3
Fèverole	18,6	70,8	20	14,1
Semences maraîchères	3,0	39,5	70	27,6

(1) Il s'agit de la valeur de la production liée directement à la pollinisation entomophile. Ce montant est égal au «manque à gagner» qui correspondrait à l'absence d'insectes pollinisateurs.

Une évaluation du rôle de l'abeille domestique dans la pollinisation des cultures alimentaires a été entreprise aux Etats-Unis ⁽¹⁾. D'après cette étude, 90 % des cultures «alimentaires» dépendent de l'abeille domestique comme agent pollinisateur. La valeur des récoltes de fruits, de légumes et de semences obtenues à la suite de la pollinisation par les abeilles est de 8.000.000 dollars. Un tiers environ des aliments destinés à la consommation humaine aux Etats-Unis sont fournis, directement ou indirectement, par les plantes entomogames.

En France, à l'exception des plantes maraîchères cultivées pour la graine, on compte un peu plus d'une trentaine d'espèces de plantes de grande culture dont les fleurs peuvent être visitées par les insectes pollinisateurs. Le tableau précédant donne, pour un certain nombre d'espèces de plantes, le bénéfice que celles-ci peuvent tirer de la pollinisation entomophile.

Par ailleurs, s'il est difficile d'évaluer l'influence des insectes pollinisateurs sur la flore sauvage, car peu d'études s'intéressent à son mode de reproduction, on peut cependant en soupçonner toute l'importance pour ce que l'on appelle les équilibres naturels ⁽²⁾.

Rôle des bourdons

Les bourdons jouent un rôle très important dans la pollinisation des plantes, soit que l'on considère leur action vis-à-vis des productions végétales sur le plan agronomique (cultures fruitières, fourragères, maraîchères, florales, industrielles), soit que l'on mette en valeur leur action vis-à-vis de la flore sauvage, élément essentiel de l'équilibre biocénotique, en particulier des chaînes trophiques.

Depuis longtemps, les observateurs ont remarqué les affinités naturelles qui existent entre Bourdons et fleurs de trèfle violet (*Trifolium pratense* L.). L'histoire de l'agriculture en Nouvelle Zélande fait état d'augmentations spectaculaires dans les rendements en graines de trèfle violet en rapport avec l'introduction de Bourdons (*Bombus hortorum*, *B. ruderatus*, *B. subterraneus*, *B. terrestris*), au siècle dernier.

Le trèfle violet est autostérile, et les fleurs exigent d'être fécondées avec du pollen provenant de fleurs d'un autre plant de la même espèce avant de pouvoir produire des graines. L'habitude des Bourdons de visiter seulement quelques fleurs sur une seule inflorescence de trèfle (6 à 10 fleurs en moyenne par inflorescence), avant de se poser sur une autre, semblerait être l'une des raisons qui fait des Bourdons des pollinisateurs efficaces du trèfle violet.

Des travaux effectués par PEDERSEN (1945), au Danemark, ont permis de donner une idée de l'importance des Bourdons dans la pollinisation du trèfle violet. Les observations de cet auteur ont montré qu'au début de la période de floraison, les Bourdons étaient responsables de 70 % de la pollinisation, les Abeilles domestiques de 30 %. Cette efficacité des Bourdons s'est encore affirmée au cours d'autres travaux du même auteur sur la pollinisation de la luzerne (*Medicago sativa* L.) : sur 6077 fleurs visitées par les abeilles domestiques, 98,1 % n'avaient pas subi de déclenchement (= «tripping») ⁽³⁾, alors que pour 1223 visites, les ouvrières de *Bombus terrestris* le provoquaient dans 93,7 % des cas.

(1) «le rôle de l'abeille mellifère dans l'alimentation du monde» Carla M. KOCH ; News Letter, A.B.F., 7-8 ; 1977.

(2) LECOMTE J., L'abeille, gardienne de la nature par la pollinisation des fleurs sauvages. (XXVème Congrès d'Apimondia. Grenoble. 1975).

(3) La fleur de luzerne (Papilionacée) comporte 5 pétales, un que l'on nomme l'étendard, une paire qui forme les 2 ailes, et une autre paire qui constitue la carène. Cette dernière renferme les étamines et le pistil. Pour qu'il y ait fécondation, la carène doit s'écarter et libérer les organes sexuels. Quant un insecte écarte les 2 pétales de la carène, les organes sexuels se relèvent brusquement et viennent frapper l'étendard avec force. Ce déclenchement est le phénomène connu des auteurs anglo-saxons sous le nom de «tripping». Au moment où la colonne sexuelle est libérée par un insecte butineur, une petite quantité de pollen est déposée à la base du proboscis de celui-ci. Le choc ressenti par l'Abeille domestique lors du déclenchement est considéré comme la cause principale du peu d'empressement mis par cet insecte à récolter le pollen de luzerne. Les butineuses de Bourdons ne sont pas rebutées par ce phénomène.

Les Bourdons sont plus aptes à la pollinisation de certaines plantes, notamment des variétés de trèfle, à cause de la longueur de leur langue (ou proboscis). En effet, celle-ci possède sur la langue de l'Abeille l'avantage d'être plus allongée, ce qui lui permet de puiser dans des nectaires situés plus profondément que ceux que la langue de l'Abeille atteint normalement.

Au Danemark, les Bourdons sont les agents pollinisateurs les plus importants du trèfle violet, et en Finlande, ils sont pratiquement les seuls insectes pollinisateurs, alors que les Abeilles domestiques ont un rôle occasionnel. En Suède, on a montré que les Bourdons pollinisent avec succès 78 % des fleurs de luzerne visitées, l'Abeille domestique moins de 1 % (1)

Le plus souvent, ce sont les reines de Bourdons qui sont disponibles pour visiter les fleurs d'arbres fruitiers ; toutefois, les ouvrières de certaines espèces précoces peuvent prendre part à la pollinisation d'espèces ou de variétés d'arbres fruitiers à floraison tardive. Il est bien connu que les fleurs de nombreuses variétés d'arbres fruitiers doivent recevoir le pollen d'une autre variété compatible avant de pouvoir produire des fruits. D'autres variétés, bien qu'elles soient capables de produire des fruits lorsque les fleurs sont fécondées avec leur propre pollen ou avec celui d'autres fleurs de la même variété, ont un rendement plus important si elles sont fécondées avec un pollen provenant d'une autre variété compatible.

Le pourcentage relativement faible de visites de Bourdons aux arbres fruitiers est partiellement compensé par le fait qu'ils visitent, pendant la même période, deux à trois fois plus de fleurs que les abeilles domestiques. La propension des Bourdons à visiter les fleurs d'un lieu ou d'une variété avec moins de constance que l'abeille domestique, leur ténacité à butiner même lorsque les conditions météorologiques sont inclementes, sont deux facteurs qui assurent l'importance des Bourdons dans la réussite de la pollinisation des arbres fruitiers.

Principales causes de la diminution des populations naturelles de Bourdons

Tout au long de leur cycle biologique, les Bourdons sont affectés par des prédateurs et des parasites. Au cours de l'hibernation, les reines de Bourdons sont la proie de prédateurs comme les Rongeurs, et constituent des hôtes pour des Nématodes comme *Sphaerularia bombi*, qui provoque une castration parasitaire. Au printemps, jeunes et adultes sont également détruits par des Rongeurs. Durant l'été, l'action de nombreux prédateurs et parasites peut entraîner la réduction des populations de Bourdons, du moins localement.

Les influences prédatrices et parasites constituent donc l'un des principaux facteurs d'appauvrissement de la faune des Bourdons.

Outre les facteurs biotiques de limitation naturelle des populations de Bourdons, il convient également de signaler les facteurs de contrôle artificiel, autrement dit les interventions humaines. Parmi celles-ci, l'emploi de produits phytosanitaires constitue un danger immédiat important pour la faune pollinisatrice. L'empoisonnement des insectes pollinisateurs, abeilles et bourdons notamment, est provoqué lorsque les insecticides sont appliqués durant la période de floraison des plantes. Les traitements chimiques présentent également d'autres inconvénients dans les cas suivants :

- Les pulvérisations d'insecticides sur des arbres fruitiers ou des cultures risquent de contaminer les plantes adventices en fleurs.
- Les insectes pollinisateurs peuvent absorber ou toucher de l'eau contaminée sur les feuilles et les fleurs.
- les insectes pollinisateurs peuvent récolter du nectar ou du pollen empoisonné. Certains insecticides (insecticides phosphorés, en particulier) possèdent une rémanence importante. Ces produits imprègnent les fleurs et les butineuses accumulent du pollen empoisonné, ce qui entraîne une mortalité importante du couvain.

(1) En général, selon NORGAARD HOLM (1966), il semble que dans les pays chauds et secs, l'Abeille domestique soit l'agent pollinisateur le plus important du trèfle violet et de la luzerne. Par contre, sous les climats frais et humides, les Bourdons se montrent les pollinisateurs les plus efficaces.

Les fongicides, herbicides, acaricides, sont généralement utilisés dans des conditions telles que, même s'ils présentent pour les insectes une certaine toxicité, les risques d'empoisonnement sont peu importants. En revanche, si l'on considère les effets secondaires, il est certain que les herbicides ont une action non négligeable sur la faune pollinisatrice car ils font plus ou moins disparaître des végétaux producteurs de nectar et de pollen. En apiculture, selon LOUVEAUX (1979), les herbicides manifestent leur nocivité par une baisse des rendements en miel, au moins localement. En ce qui concerne les insectes pollinisateurs sauvages, ils sont d'autant plus exposés qu'ils ont un régime alimentaire plus étroit. Certains Apoïdes sont inféodés à un nombre très restreint d'espèces végétales. Si les herbicides les font disparaître, ils font du même coup disparaître les insectes associés.

L'évolution de l'urbanisation, la mise en cultures de friches, le bitumage des chemins, ont pour conséquences la disparition des haies et des bosquets, l'arasement des talus et des bords de route, la régression des paysages ruraux. La destruction de ces biotopes, qui constituent autant de lieux de nidification pour les Bourdons et pour un grand nombre d'Apoïdes pollinisateurs, entraîne la raréfaction ou la disparition des insectes autochtones.

La convenance de l'habitat comme abri, ou pour nicher, a une importance dominante pour les animaux. On a montré à plusieurs reprises que la couverture végétale déterminait pour un certain nombre d'insectes la capacité habitable d'un biotope, indépendamment de la relation de nutrition. L'abri est le besoin primordial des insectes à la période de reproduction.

La perturbation apportée à l'un des facteurs physiques, chimiques et biotiques composant la niche écologique d'une espèce animale peut amener une modification plus ou moins sensible du nombre d'individus ou de populations dans le sens d'une raréfaction, voire d'une disparition de cette espèce. Le défrichement intégral dans les régions à productions végétales importantes est en grande partie responsable de l'insuffisance ou de l'absence de la faune pollinisatrice.

En conclusion de l'action de l'homme, il est regrettable de constater que parfois les Bourdons font l'objet d'une chasse abusive, ceci presque toujours dans un but de collection ou d'échanges.

Cartographie des bourdons et d'autres apoïdes pollinisateurs

La protection des espèces et de leurs milieux commence avant tout par l'amélioration des connaissances les concernant et la réalisation d'un bilan du patrimoine naturel français dans son ensemble. Les inventaires contribuent fortement à l'amélioration des connaissances de ce patrimoine naturel.

La simple observation montre une grande hétérogénéité dans la distribution des Bourdons ; l'abondance et la composition des populations peuvent varier en fonction de différents facteurs qui sont essentiellement, la situation géographique de la zone étudiée, certaines conditions méso- ou micro-écologiques, les fleurs sur lesquelles est effectué le recensement, l'année et la date, etc..

Un programme de recensement des populations de Bourdons vient d'être mis sur pied. Il nous a semblé qu'il serait dommage de se limiter à une seule cartographie par tout ou rien et qu'il y aurait intérêt à inclure un essai de quantification de la masse des populations ainsi qu'une étude du rapport des espèces à l'intérieur de ces populations globales. De même, il paraît facile d'inclure dans l'enquête un certain nombre de données écologiques permettant grâce à un traitement mathématique ultérieur d'étudier les corrélations.

Cette enquête qui sera poursuivie pendant plusieurs années permettra sans doute de répondre en partie aux questions suivantes :

Répartition des espèces de Bourdons en France, composition et volume des populations, détermination des espèces dominantes, liaison entre les facteurs du milieu et des données précédentes. Evolution dans le temps des populations dans des zones ayant statut de réserve, de culture extensive, de culture intensive. Effet de reboisement en espèces résineuses, effet de l'arasement des talus, effet de différents types d'urbanisation, etc...