## **Description**

Les bourdons appartiennent à la famille des Apidés et à la sous-famille des Bombinés. Ce sont des insectes sociaux. Mais, comme chez les bourdons la reine est en mode « solitaire » pendant une partie du cycle annuel de la colonie, on les qualifie plutôt d'hyménoptères eusociaux primitifs. Les bourdons sont dociles et peu agressifs, bien que les femelles soient équipées d'un aiguillon comme chez la guêpe et l'abeille domestique. Le nom de genre *Bombus* provient probablement d'une onomatopée reproduisant le ronflement sourd de l'insecte. La plupart des bourdons se cantonnent dans les zones tempérées de l'hémisphère nord. Aussi, il n'y a pas de bourdons indigènes en Australie. Une douzaine d'espèces de bourdons sont communes dans l'Hexagone (*figures 1 et 2*). Ils butinent beaucoup de fleurs dont la corolle est en forme d'entonnoir, telles que les lamiers ou la digitale.

Le corps des bourdons est recouvert de longues soies plumeuses qui donnent une impression de fourrure bien fournie. Les bourdons peuvent stocker et transporter du nectar butiné dans leur jabot. Les pattes postérieures sont équipées de corbeilles pour la récolte de pollen.

Figure 3: Bombus terrestris ou bourdon terrestre

Le bourdon terrestre Bombus terrestris est très répandu (figure 3). Il est facilement reconnaissable à son corps noir traversé de deux bandes jaunes : l'une sur le thorax et l'autre sur l'avant de l'abdomen. La partie postérieure de l'abdomen est blanche ; d'où son sobriquet de « cul blanc ». Ces caractéristiques chromatiques n'apparaissent toutefois que quelques heures après son émergence. B. terrestris est un bourdon à langue courte (environ 8 mm de long) ; ce qui n'est pas si court que ça, si on la compare à celle de l'abeille domestique, qui mesure entre 6 et 6,5 mm ! C'est un bourdon précoce, qui peut apparaître dès le début du mois de mars, selon le climat régional et les conditions météorologiques. Il est hautement polylectique et établit habituellement son nid sous terre. Les colonies de bourdons peuvent compter plusieurs centaines d'individus. Pour la France, on a dénombré plus de 300 espèces végétales qui sont visitées par B. terrestris.

Figure 2 : Bourdon des champs sur fleur de chardon



Parmi les neuf sous-espèces de bourdons bien différenciées de *B. terrestris*, la sous-espèce *dalmatinus* est la plus utilisée par les éleveurs de bourdons.

# **Cycle biologique**

Dans des conditions naturelles, au sortir de sa période d'hibernation (diapause), la femelle, généralement fécondée par un seul mâle à la fin de la belle saison précédente, reprend de l'activité et se met en quête de nourriture pour parachever son développement ovarien. Pour ce faire, elle visite ardemment les chatons des saules et les fleurs de pissenlit ainsi que celles des arbres fruitiers. Après quelques semaines de copieux repas, la femelle revigorée se mue en une reine fondatrice. Elle se met alors en quête d'un site de nidification dont la nature est très variable, et parfois même surprenante selon l'espèce. Dans l'abri choisi et aménagé, elle commence par édifier des urnes à « miel » en cire pour y entreposer le nectar qu'elle récolte dans des fleurs puis régurgite : dans les faits, il s'agit d'un « genre » de miel, moins élaboré et plus hydraté que celui de l'abeille domestique. Soulignons que, contrairement à la reine de l'abeille domestique, celle des bourdons est pourvue de tous les équipements de butinage tels que la corbeille à pollen.

À côté de la réserve de glucides et d'eau que constitue l'urne à miel, la reine dépose une couche de pollen amalgamé avec du miel sur laquelle elle pondra une douzaine d'œufs environ (figure 4).

Le tout sera finalement recouvert d'une pellicule de cire. La reine réchauffe, si nécessaire, la logette de ponte grâce à des trémulations de ses muscles de vol. Elle cible une température avoisinant les 33 °C. L'hygrométrie des nids de bourdons se situe généralement entre 60 et 70 %. Les ouvrières émergent entre 22 et 25 jours après la ponte de l'œuf, les reines entre 30 et 32 jours et les mâles après 26 jours.

Les larves éclosent au bout de 4 à 6 jours suivant l'ordre de ponte ; la ponte s'étalant sur deux ou trois jours. Dans le cas du bourdon terrestre, la reine distribue aux larves écloses une pâtée de pollen stockée dans une urne ouverte située à proximité de la chambre de ponte. Pour réaliser ce nourrissage, la reine, d'abord seule puis assistée de bourdons adultes, perce un trou dans l'enveloppe de la chambre larvaire et nourrit les larves, une à une, à la becquée, avec de la pâtée pollinique régurgitée. Une fois arrivées au stade pré-nymphal, les larves s'entourent d'un cocon pour opérer leur nymphose : c'est alors la fin de la pouponnière commune. Finalement les cocons distendent la chambre de ponte et deviennent apparents parce que la reine récupère la gangue de cire pour d'autres usages. Dans ce cadre, même des cocons vides nettoyés sont recyclés pour le stockage du nectar et du pollen.

Les premières ouvrières (infertiles) qui émergent prennent le relais de l'approvisionnement en nectar et en pollen de la colonie. Cela permettra à la reine de se consacrer davantage à la ponte pour faire grandir le peuple. Les premières ouvrières. en particulier, sont de bien plus petite taille que la reine (figure 5); les individus des générations suivantes seront plus grands. La colonie s'agrandit par paliers au gré des séries de pontes, différées dans le temps. Ces groupes de bourdons constituent des sortes de classes d'âge et de fonction.



Figure 5 : Reine (haut) et ouvrière (bas) de bourdon terrestre

Figure 4 : Les différents stades de développement du bourdon terrestre



Les mâles et les (plus grandes) ouvrières sont très ressemblants. Les jeunes ouvrières s'activent dans le soin et le nourrissage du couvain, alors que les individus plus âgés s'investissent dans le butinage pour la constitution des provisions. Comme chez l'abeille domestique, les œufs fécondés, avec du sperme stocké dans la spermathèque depuis le dernier automne, que pond la reine, donnent des femelles diploïdes, tandis que ceux qui ne sont pas fécondés se développeront en bourdons mâles haploïdes.

Notons que le nid des bourdons est beaucoup moins structuré que celui de l'abeille domestique (*figure 6*) et que les provisions de nourriture sont comparativement plus modestes.

Une fois que la colonie est complètement développée et qu'elle arrive à maturité, la reine commence à pondre des mâles et des femelles mieux nourries, qui pourront être fécondées. Les jeunes reines fraîchement fécondées butinent ardemment et, pour ainsi dire, se gavent pour constituer de solides réserves graisseuses corporelles avant de se réfugier, vers la mi-septembre, dans un abri hivernal ombragé et entrer en diapause. Les mâles et les ouvrières disparaissent avant l'hiver. Le cycle biologique des colonies de bourdons est donc annuel.

#### **Domestication**

Si les bourdons vivent en colonies moins nombreuses que l'abeille domestique, ils n'en demeurent pas moins des pollinisateurs efficaces. Ils butinent de l'aube au crépuscule et sont peu gênés par des conditions météorologiques défavorables. Connaissant le rôle majeur que jouent les pollinisateurs, il n'est donc pas étonnant que l'on se soit intéressé à cet insecte, aussi robuste que zélé, pour la fécondation de certaines de nos plantes maraîchères. La pollinisation par les bourdons de certains végétaux, comme les plants de tomates entre autres, offre effectivement trois avantages majeurs :

- $\sqrt{\text{Une diminution des coûts de production}}$ ;
- $\sqrt{\text{Une augmentation des rendements}}$ :
- √ Une meilleure qualité des fruits.

Il y a plus d'un siècle déjà, des expérimentateurs comme HOFFER en 1882, puis LINDHARD et SLADEN en 1912 ont entrepris des tentatives pour domestiquer les bourdons. En 1965, Alain POUVREAU avait mis au point une méthode d'élevage des bourdons à partir de reines capturées dans la nature.



Figure 6 : Organisation rudimentaire d'un nid de bourdons terrestres

À y regarder de plus près, on remarque que la mise au point de la méthode d'élevage des bourdons s'est faite en trois étapes :

- ① Captures de reines de bourdons dans la nature, puis installation dans des gites artificiels pour qu'elles y fondent des colonies.
- 2 Mises au point de techniques d'élevage fonctionnant tout au long de l'année.
- 3 Adaptation des élevages pour la commercialisation et le transport des colonies produites.

En 1985, Roland de JONGHE, un vétérinaire belge, fit les premières constatations sur l'intérêt des bourdons dans la pollinisation des tomates. Convaincu par ses observations, il élargit ses expérimentations en introduisant des bourdons dans une serre du sud des Pays-Bas. La méthode se révélant concluante, elle supplanta rapidement la pollinisation mécanique et se généralisa.

De nos jours, on emploie les bourdons à l'échelle mondiale pour l'agriculture et surtout pour la production de tomates sous serre.

Son usage commercial pour la pollinisation des plants de tomates a démarré en Europe en 1987 et en France en 1989. La commercialisation de colonies de bourdons a connu ensuite un essor fulgurant au point d'atteindre 1 million de ventes en 2004 à destination de tous les continents.

Figure 7 : Bourdon terrestre sur arbre fruitier

Bombus terrestris, le très reconnaissable « cul blanc » (figure 7), est le bourdon le plus utilisé pour l'élevage commercial.

Si l'on s'est donné tant de mal pour domestiquer des bourdons, et qu'on les utilise autant dans certaines cultures maraîchères, c'est qu'ils doivent remplir un rôle que d'autres pollinisateurs assurent moins bien. Cette particularité du bourdon sera abordée dans le prochain numéro...

### **Bibliographie**

- ► ALBOUY V. Le Bourdon. Éditions Belin, 2005.
- ► HABAY J. et RENNESON J.-L. Les bourdons et leur élevage, Insectes 193 : 3-7, 2019.
- ► INGS T. et coll. A failed invasion? Commercially introduced pollinators in southern France. Apidologie 41: 1-13, 2010.
- ▶ POUVREAU A. et LLACH J. Sur une méthode d'élevage des bourdons (Bombus) à partir de reines capturées dans la nature. Les Annales de l'Abeille, INRA Éditions 8(2): 147-159, 1965.
- ► VELTHIUS H. et DOORN A. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. Apidologie 37: 421-451, 2006. •

Texte et figures © Joseph HEMMERLÉ





Les bourdons présentent, depuis plusieurs décennies maintenant, un intérêt commercial certain à cause de leur capacité à polliniser efficacement des plantes cultivées sous serre. Parmi eux, le bourdon terrestre (*Bombus terrestris*) est particulièrement bien adapté parce qu'il accepte de fourrager en milieu confiné (une serre) et que ses colonies (d'élevage) peuvent compter jusqu'à une centaine d'individus. De plus, le bourdon visite les fleurs sur une large amplitude horaire (*figure 1*).

Indéniablement, l'utilisation des colonies de bourdons dans la culture de tomates sous serre a entraîné une augmentation du calibre des fruits et plus généralement du rendement de culture. L'introduction de la pollinisation entomophile contrôlée est également à l'origine de la production des tomates en grappes. En effet, seul l'insecte assure la pollinisation de l'ensemble des fleurs d'une inflorescence, dont la floraison est centrifuge et étalée dans le temps.

# La pollinisation par vibration

Environ 6 % des angiospermes possèdent des fleurs avec des anthères qui s'ouvrent à travers des pores ou fentes de petite taille. L'extraction du pollen de ce genre de fleurs est réalisée plus efficacement en faisant vibrer les anthères. Dans des conditions naturelles, les vibrations mécaniques, d'origine thoracique, produites par l'insecte pollinisateur à cet effet, sont transmises par contact direct aux étamines. Elles détachent, libèrent et éjectent les grains de pollen des anthères. Cela est rendu possible par le mécanisme de transmission du mouvement aux ailes qui sont des extensions de l'exosquelette thoracique. En effet, les muscles moteurs du vol, logés dans le thorax et attachés à l'exosquelette du bourdon, déforment périodiquement l'enveloppe thoracique. Et ce sont ces déformations du thorax qui animent le battement des ailes ; c'est pourquoi on qualifie cette transmission de « mécanisme de vol indirect ». Chez le bourdon, l'acte de pollinisation vibratile est composé de séguences vibratoires de quelques secondes à des fréquences comprises entre 270 et 330 hertz. À ce propos, une toute récente étude rapporte qu'il n'y a apparemment pas de relation entre l'amplitude des vibrations et la vitesse moyenne des grains de pollen projetés.

# La pollinisation des plants de tomates

La tomate (*Solanum lycopersicum*) est une plante d'origine péruvienne. Sa domestication aurait eu lieu au Mexique. Après la conquête de ce pays d'Amérique centrale par les Espagnols en 1519, elle fut introduite en Europe, mais comme plante ornementale. Ce n'est qu'à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle qu'elle trouva sa place dans la cuisine française. On compte aujourd'hui des milliers de cultivars de tomates.

La fleur de tomate est hermaphrodite et compte six étamines dont le filet est court. Ses anthères sont attachées ensemble par l'entrelacement d'alignements de poils épidermiques latéraux (trichomes) et forment un tube qui se termine en un cône de petite ouverture (figure 2).

L'ABEILLE de France - n°1114 Juillet/Août 2023



Figure 2 : Système d'attachement des anthères entre elles. Pistil visible à l'intérieur du cône ouvert

Chez la fleur de tomate mature, le cône d'anthères enfermant le pistil est proéminent par rapport aux pétales qui se rabattent vers le pédicelle (*figure 3*).



Figure 3 : Cône d'anthères de la fleur de tomate

La libération du pollen se fait du côté adaxial des anthères, par des fentes longitudinales (internes au tube staminal) dont l'extrémité distale se dilate pour former une ouverture en forme de pore. Lorsque les anthères sont secouées, du pollen éjecté se dépose sur le pistil.

La tomate est une plante à fécondation majoritairement autogame ; le pistil étant enfermé dans un cône formé par les anthères. Cette particularité explique la conservation de nombreuses variétés fixées, donnant une descendance qui conserve les mêmes caractéristiques.

Avant le recours aux bourdons, les plants de tomates cultivés sous serre étaient pollinisés par... l'Homme, qui se servait soit d'une hormone végétale, l'auxine, soit d'un vibreur électrique (figure 4).



Figure 4 : Vibreur électrique de fleurs de tomates

Le vibreur électrique a pour rôle de « secouer » les fleurs pour en libérer les grains de pollen et ainsi provoquer leur autopollinisation (*figure 5*).

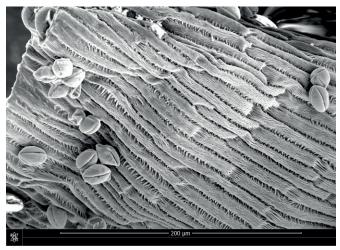


Figure 5 : Grains de pollen de tomate libérés

Finalement, la diminution de l'utilisation des produits phytosanitaires a permis d'introduire le bourdon à cet effet.

Si la tomate orne les étals toute l'année, c'est grâce à sa culture sous serre. La possibilité d'offrir le légume-fruit hors saison, lorsque les cours du produit sont élevés, en fait une culture très lucrative. Reste le problème de la pollinisation entomophile, la plus efficiente, à une période où les insectes pollinisateurs ne sont pas naturellement présents... Néanmoins, la mise au point de l'élevage de colonies de bourdons en toutes saisons a permis d'employer ces insectes comme pollinisateurs de nombreuses plantes cultivées sous serre, et notamment de la tomate. Les fleurs de tomate offrent effectivement une généreuse quantité de grains de pollen aux pollinisateurs qui les visitent. En revanche, les fleurs ne produisent pas de nectar.

Les fleurs de tomate ayant été visitées par un bourdon présentent des marques brunes sur le cône d'anthères. Ces traces résultent de l'accrochage du bourdon avec ses pièces buccales à l'organe mâle de la fleur (figure 6).

Figure 6 : Bourdon des champs accroché aux anthères d'une fleur de tomate



#### Les ruchettes de bourdons

Depuis que l'on sait contrôler l'état des reines de bourdon hibernantes en les plaçant à basse température pendant plusieurs mois et depuis qu'on a mis au point, en 1985, un traitement au dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) pour inhiber la diapause mais aussi sortir les reines de leur état d'hibernation, il est possible d'élever des colonies de bourdons toute l'année en milieu artificiel (*figure 7*). Le bourdon terrestre est l'espèce majoritairement élevée pour la pollinisation des cultures sous serre.



Figure 7 : Ruchette pour bourdons d'élevage

On estime, grosso modo, qu'une petite dizaine de colonies, contenant chacune près d'une centaine de bourdons, est nécessaire et suffisante pour polliniser un hectare de culture sous serre. Une colonie de bourdons est opérationnelle pendant 6 semaines environ (*figure 8*).

Signalons que, contrairement à l'abeille domestique, les colonies de bourdons ne sont pas infestées par le varroa. Effectivement, le cycle biologique annuel et le mode de reproduction du bourdon (*Bombus*) ne se prêtent pas à l'installation du parasite. En revanche, on trouve dans les nids de bourdons, mais aussi accrochés aux corps des hyménoptères, de minuscules acariens du genre *Parasitellus*, qui sont des associés obligatoires des bourdons (*figure* 9).

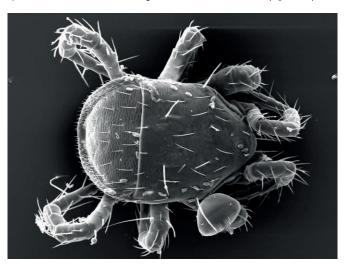


Figure 9 : Acarien des nids de bourdons

Les femelles de ces cleptoparasites se nourrissent de la pâtée de pollen stockée par les bourdons. Étant donné que les colonies de bourdons ont un cycle de vie annuel, les acariens passent l'hiver sur des femelles hibernantes de bourdons.



Figure 8 : Bourdons en activité dans leur nid

Comme la monoculture de tomates sous serre ne satisfait pas tous les besoins alimentaires de la colonie de bourdons, on fournit du nourrissement aux pollinisateurs pour leur ôter l'envie de quitter la serre. Les bourdons d'élevage sont abreuvés avec une solution sucrée et nourris avec une pâtée de pollen (de pelotes d'abeilles). Notons qu'une publication datant de 2006 indiquait que plus de 200 tonnes de pollen récolté par des abeilles étaient utilisées annuellement à travers le monde pour l'élevage des bourdons.

Idéalement, chaque pays devrait élever les colonies dont il a besoin en utilisant des espèces locales. Cela éviterait d'introduire de nouvelles espèces de bourdons dans des zones géographiques qui en étaient dépourvues et d'induire des hybridations incontrôlées. À cet égard, une étude réalisée en 2010 avait analysé l'impact de l'importation, pour la pollinisation de cultures sous serre, d'une sous-espèce sarde de *Bombus terrestris* dans le sud de la France. Bien que des individus de l'espèce importée aient été retrouvés dans l'environnement deux ans après la cessation de leur importation, la présence dans la nature de ces bourdons était restée discrète : la sous-espèce importée n'était pas devenue invasive. Toutefois, les chercheurs n'excluent pas de possibles transferts de gènes vers les sous-espèces indigènes.

Étant conscients des potentiels risques de compétition avec des espèces endémiques et de transmission de parasites et/ ou pathogènes à de nouveaux hôtes, on préfère aujourd'hui la production locale de bourdons autochtones par rapport à

l'achat de colonies provenant de régions éloignées. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, la coopérative *Savéol* basée dans le Finistère a créé une ferme aux insectes où elle élève sur 6500 mètres carrés, entre autres insectes auxiliaires, les bourdons nécessaires à la pollinisation des plants de tomates cultivés sous serre par ses maraîchers.

#### **Bibliographie**

- ► BONNER L. et DICKINSON H. Anther dehiscence in Lycopersicon esculentum: Structural aspects. New Phytologist 113:97-115, 1989.
- ▶ De LUCA P. et coll. Variability in bumblebee pollination buzzes affects the quantity of pollen released from flowers. Oecologia 172: 805-816, 2013.
- ► GILGENKRANTZ S. Histoire de la tomate à travers son génome. Médecine/Sciences 28(11): 1000-1002, 2012.
- ▶ LIU S. et coll. Simulation and experiment of tomato pollen particles release and motion characteristics based on optical flow tracking method. Computers and Electronics in Agriculture 198: 107106, 2022.
- ► MARIN VALLEJO M. Buzz pollination: studying bee vibrations on flowers. New Phytologist 224: 1068-1074, 2019.
- ➤ RODRIGUÈS J. et SRIVASTAVA H. Rôle des substances de croissance dans la floraison, la nouaison, le développement des fruits, leur maturation et leur comportement pendant la conservation. Fruits 21(7): 352-361, 1966. •

Texte et figures : © Joseph HEMMERLÉ