

UNIVERSITE DE BORDEAUX

Mémoire de stage de M1 Biodiversité, Ecologie & Evolution

–

Grégoire Pauly

La pollinisation du châtaignier (*Castanea sp.*) :
Insectes impliqués et mécanismes



Stage effectué à l'UMR Biogeco – Equipe ECOGERE (INRAE & Université de Bordeaux)

Sous la direction de Rémy J. Petit et de Clément Larue

Du 03/05/2021 au 30/07/2021

SOMMAIRE :

Remerciements.....	3
Présentation de la structure.....	3
Introduction.....	4
Matériels & Méthodes.....	5
Résultats.....	7
Discussion.....	11
<i>Gradient forestier & abondance de téléphores fauves.....</i>	11
<i>Rôle des coléoptères et du téléphore fauve.....</i>	12
<i>Réévaluation du rôle des diptères ?.....</i>	13
Références.....	14
Résumé de l'étude.....	16

Remerciements :

Tout d'abord je tiens à remercier Rémy J Petit ainsi que Clément Larue qui m'ont offert la possibilité de réaliser un tel stage qui a été très épanouissant sur le plan professionnel et personnel. Grâce à cela j'ai pu utiliser mes compétences naturaliste en entomologie au service d'un projet très intéressant tout en progressant sur tous les plans. Je les remercie également pour l'ensemble de leurs conseils, leur soutien et leur bienveillance pendant le stage.

J'en profite également pour remercier l'ensemble des chercheurs, ingénieurs, techniciens et stagiaires qui ont travaillé sur ce projet (notamment sur le terrain) et avec qui j'ai pu apprendre des notions et compétences supplémentaires : Sarah Genter, Bérangère Curtit, Marie Rheinheimer, Javier Fernandez-Cruz, Céline Lalanne, Inge Van-Halder, Catherine Bodénès, Olivier Bonnard et Alice Bedani.

Présentation de la structure :

L'Institut national de recherche pour l'agriculture et l'environnement (INRAE) (issu de la fusion de l'INRA et de l'IRSTEA en 2020) compte plusieurs sites en France. Sur le site de recherche forêt-bois de Cestas-Pierroton qui dépend du Centre Nouvelle-Aquitaine-Bordeaux, se retrouvent plusieurs unités de recherche dont Biogeco où j'ai effectué mon stage. Biogeco (Biodiversité, Gènes & Communautés) est une unité mixte de recherche (UMR) créée en 2003 entre l'INRA et l'Université de Bordeaux. Dans cette unité plusieurs équipes de recherche analysent la structure, la fonction et l'évolution de la biodiversité terrestre afin de mieux gérer les milieux naturels. L'équipe ECOGERE est axée sur l'étude de l'écologie et la génétique des populations dans un cadre de conservation et restauration des milieux.

Introduction :

La castanéiculture constitue une part historiquement importante de l'agriculture française et européenne ; pourtant la pollinisation du châtaignier a longtemps été peu étudiée et mal comprise. Or le succès de la pollinisation est un déterminant important du rendement des productions fruitières. C'est la suspicion d'une mauvaise pollinisation en verger, à l'origine de déficits de rendement, qui a été le point de départ du programme de recherche conduit sur la pollinisation de cet arbre. Le châtaignier fait partie de la famille des Fagaceae où l'on retrouve aussi le chêne (*Quercus*) et le hêtre (*Fagus*). Cet arbre émet une quantité de pollen très élevée, tout comme le chêne et le hêtre, ce qui a fait que beaucoup d'anciens auteurs l'ont classé parmi les espèces anémophiles (ex : Sprengel 1811, Delphino 1868-1874). Groom (1909) et surtout Porsch (1950) ont ensuite proposé une nouvelle hypothèse : la pollinisation serait attribuable en partie au vent et en partie aux insectes, notamment aux coléoptères, nombreux sur les châtaigniers en fleurs. Le travail conduit par l'équipe de Biogeco a permis de synthétiser l'état de l'art sur le sujet, puis de décrire la pollinisation du châtaignier à l'aide de suivis sur le terrain des insectes pollinisateurs présents selon les stades de floraison, et enfin d'effectuer des expérimentations pour identifier les agents de la pollinisation de cet arbre et comprendre les mécanismes sous-jacents.

Les châtaigniers ont des inflorescences unisexuées comprenant uniquement des fleurs mâles et des inflorescences bisexuées comprenant des fleurs mâles associé à des fleurs femelles regroupées par trois aux styles dressés, inodores et sans récompenses (ni nectar ni pollen). Ces styles érigés représenteraient un cas de mimétisme des étamines, permettant ainsi aux fleurs femelles d'attirer des insectes par tromperie (Wilson et al. 1989 ; Larue et al. 2021). L'arbre a de plus une phénologie très particulière, dite duodichogame, avec deux pics de production de pollen : le premier correspond à la floraison des fleurs mâles situées sur les chatons unisexués (qui représentent 97% de la production du pollen, Larue et al. 2021) et le second correspond à la floraison des chatons mâles des rameaux bisexués. Lors de ce deuxième pic, mineur du point de vue de la production du pollen, les insectes sont attirés par les fleurs mâles produisant pollen et nectar à proximité immédiate des fleurs femelles. Une hypothèse est donc que ce pic jouerait un rôle dans la pollinisation des fleurs femelles (Larue et al. 2021).

A ce jour, les travaux réalisés au sein de l'équipe ont abouti à plusieurs conclusions importantes. En premier lieu, la pollinisation est assurée non pas par le vent ni par une combinaison vent et insectes, mais uniquement par les insectes. Cela a été mis en évidence par des expérimentation basées sur l'utilisation de filets bloquant le passage des arthropodes mais pas celui du vent. Les châtaigniers étant auto-incompatibles et certaines variétés étant mâle-stériles, la forte diminution du succès de la pollinisation en présence de filets (jusqu'à -90%) ne peut être interprété que par un effet très limité du vent. Les cas de fécondation résiduelles seraient plutôt dues soit à des cas d'autofécondation (rare mais

pas impossible) soit à des contaminations d'insectes touchant les fins styles des fleurs qui dépassent parfois du filet (j'ai participé à une nouvelle expérience conduite en 2021 avec des filets ayant des mailles différentes ou des doubles mailles, pour éviter ce problème). Les résultats des suivis (Larue et al. 2021), basés sur une seule année d'étude, confortent l'idée que la pollinisation est cantharophile (effectuée principalement par les coléoptères), comme déjà proposé par Porsch (1950). En effet sur le site d'étude INRAE le téléphore fauve (*Rhagonycha fulva*) représente à lui seul 39% des insectes vus sur l'arbre et 64% des insectes visitant les fleurs femelles (Larue et al. 2021). *A contrario* les apidés (bourdons et abeilles) ne seraient pas de bons pollinisateurs du châtaignier : ils représentent 14% des insectes présents sur l'arbre mais seulement 3% des insectes visitant les fleurs femelles (Larue et al. 2021). Ces résultats remettent donc en cause l'idée que ces insectes emblématiques seraient de bons pollinisateurs du châtaignier, comme avancé notamment par Abrol (2015) et Hasegawa et al. (2015).

Le premier objectif de la campagne de printemps de 2021 à laquelle j'ai participé était de confirmer la cantharophilie du châtaignier, en vérifiant si les coléoptères sont toujours les insectes les plus abondants une autre année et sur d'autres sites. Le deuxième objectif était d'étudier plus en détail le mécanisme de pollinisation du châtaignier par le téléphore fauve, en explorant notamment si les deux sexes de cette espèce sont également impliqués dans la pollinisation, ou si un des sexes assure l'essentiel de la pollinisation, comme chez plusieurs autres espèces d'insectes (Smith et al. 2019). En parallèle de la campagne d'observations de terrain à laquelle j'ai participé, des mesures de la charge pollinique de téléphores fauves mâles et femelles ont été effectuées (stage de M2 de Sarah Genter, juin 2021). J'ai contribué à ce travail (sexage des insectes) et citerai certains des résultats lors de la discussion.

Matériels & Méthodes

Pendant la floraison du châtaignier, du 1^{er} juin au 8 juillet, plusieurs mesures ont été effectuées, dans le verger conservatoire de châtaignier du site INRAE de Villenave d'Ornon, principalement en parcelle E (dû à des travaux de constructions en Parcelle A, où les observations de 2019 avaient en partie eu lieu). Nous avons suivi deux arbres en parcelle E pour chacune des quatre variétés suivantes : Bouche de Bétizac (variété astaminée), Marlhac (mésostaminée), Ca120 (mésostaminée), et Maridonne (longistaminée). Au moins deux passages ont été effectués par semaine (les mardi et les jeudi, généralement) par deux équipes de 2-3 personnes chacune, travaillant en parallèle et avec les mêmes protocoles.

La première évaluation concerne la phénologie des arbres. Une note générale est attribuée pour chaque arbre (comme dans Larue et al. 2021) et une évaluation plus précise (pourcentage de fleurs mâles ouvertes/fanées et nombre de fleurs femelles réceptives/fanées) est faite sur 20-30 rameaux par arbres. La mesure de la réceptivité des fleurs femelles repose sur l'examen des stigmates à la loupe.

La deuxième évaluation concerne les insectes. Pendant 10 minutes, les arbres sont inspectés et tous les insectes sont déterminés à vue puis comptés. Des photos sont prises de tous les taxons rencontrés pour confirmer les identifications sur ordinateur, à l'aide de ressources principalement disponibles sur internet (ex. <https://www.insecte.org/>). J'étais seul responsable de cette tâche. Le sexage des téléphores est fait sur le terrain à l'aide de critères (principalement morphologie du pygidium) définis grâce à une étude morphologique préalable par Berengère Curtit (Biogeco). Pour les observations effectuées à Pierroton, les relevés, plus longs (40 minutes) ont été séparés en périodes de 10 minutes chacune, pour les rendre comparables à ceux effectués ailleurs.

La troisième évaluation concerne le comportement des téléphores. Pendant cinq minutes maximum, un individu sexé est suivi et son comportement est noté (envol, nourriture, temps passé sur chaque organe de l'arbre...).

La quatrième évaluation porte sur les interactions des insectes avec les fleurs femelles de châtaigniers, qui ont été répertoriées et décrites (espèce d'insecte concerné, sexe si possible, stade phénologique de la fleur, temps passé par l'insecte sur la fleur, comportement de l'insecte...). Les données proviennent soit d'observations effectuées en « tout venant », soit lors de périodes dédiées de 10 minutes.

Afin de pouvoir comparer la pollinisation en verger et en forêt, une mission dans le Pays Basque a eu lieu du 28 au 30 juin ainsi que le 8 juillet (du fait de la phénologie plus tardive du châtaignier dans les sites d'altitude). La micro-région des Aldudes dans le Pays Basque est l'un des rares sites où se trouvent des populations de châtaigniers présumées naturelles, car elle constituait une zone refuge lors de la dernière glaciation (Krebs et al. 2004). Le but de cette campagne était d'étudier les types sexuels des arbres (existence ou non d'arbres mâle-stériles, astaminés ou mésostaminés) et de comparer les pollinisateurs avec le même protocole qu'en verger. De la même manière, des inventaires ont été effectués sur des châtaigniers plantés en bordure de lande sur le site INRAE de Cestas-Pierroton.

En amont à la campagne terrain, j'ai analysé la base de données Spipoll du Museum d'histoire naturelle (sciences participatives), en me concentrant sur toutes les collections où le téléphore fauve était présent, pour déterminer quelles étaient les plantes hôtes préférées de cet insecte. Critère définie par un ratio de collections avec téléphores / collections totales supérieur à 23%. De plus le nombre de collections totales devait être d'au minimum 20.

Les résultats présentés traitent principalement des inventaires d'insectes ainsi que des interactions avec les fleurs femelles sur la Parcelle E (site où il y a eu des relevés tout le long de la saison de floraison). Les

résultats sur la phénologie de l'arbre et sur le comportement des téléphores ne seront pas présentés ; ils seront néanmoins brièvement évoqués. Les analyses statistiques ont été faites avec logiciel R studio.

Résultats

Durant la saison de floraison 2021, 120 inventaires d'insectes floricoles ont été réalisés par 12 personnes différentes en équipe de deux à trois observateurs. Au total, 4480 insectes ont été comptés sur les arbres et 315 sur les fleurs femelles, représentant un total de 150 taxons.

Le bilan global pour les quatre sites, classés de gauche à droite selon un gradient de fermeture du milieu, est présenté dans la **Figure 1**. Les coléoptères dominent dans les milieux ouverts et les diptères dans les milieux les plus fermés (en forêt). Les hyménoptères (abeilles et fourmis, principalement) sont toujours minoritaires, ils ne dépassant jamais 15% du total dans un site, malgré la présence de ruches sur les sites de Pierroton et de Villenave d'Ornon.

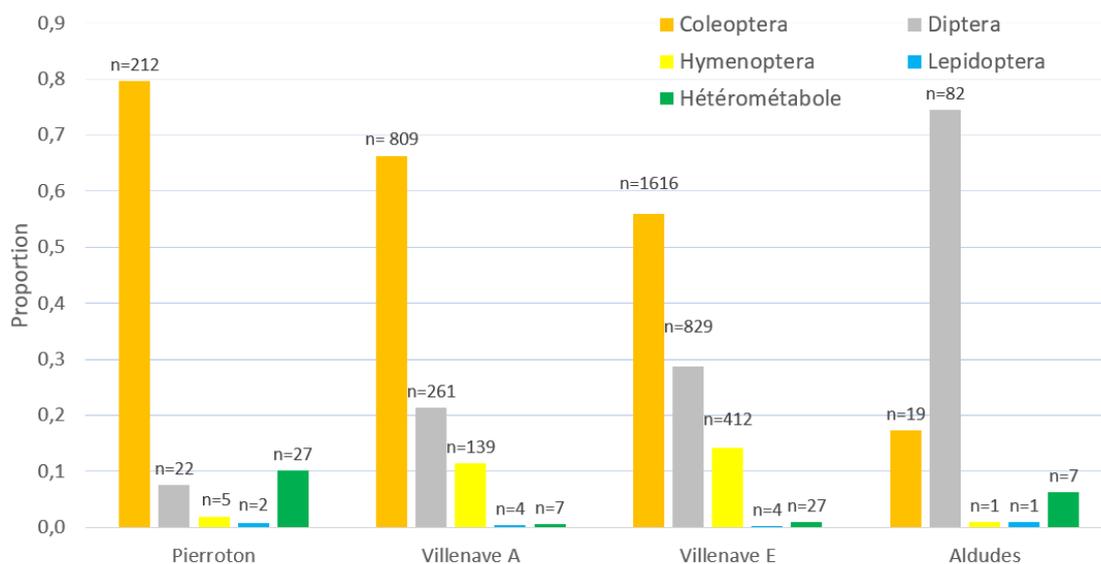


Figure 1 : Fréquence des différents groupes d'insectes dans chaque site d'étude, présentés du plus ouvert (Pierroton) au plus fermé (Aldudes)

La diversité taxonomique de chaque groupe d'insectes est illustrée dans la **figure 2**. Ce sont les diptères et les coléoptères qui dominent. En nombre de familles, la diversité est la même pour les diptères que pour les coléoptères, mais au niveau des genres, ce sont les diptères les plus riches. Les tendances sont sensiblement les mêmes si on ne considère que le site le plus intensivement suivi (parcelle E à Villenave d'Ornon) ou si on considère tous les sites combinés. Toutefois, les différences entre sites sont plus marquées chez les coléoptères que chez les diptères (plus grande diversité α chez les diptères, plus grande diversité β chez les coléoptères). Les diptères étant plus difficiles à identifier (42% des individus

indéterminés à l'échelle de la famille, contre <1% pour les coléoptères) sont de fait sous-estimés : la tendance observée en faveur d'une plus grande diversité des diptères est donc sous-estimée. Parmi les coléoptères, c'est de loin le téléphore fauve qui domine. Sur le site de Villenave d'Ornon, ils représentent 63% des coléoptères vus en parcelle A et 80% en parcelle E. En revanche sur le site de Cestas, les téléphores fauves représentent seulement 46% des coléoptères. Leur diversité est donc probablement sous-estimée. Parmi les coléoptères, c'est de loin le téléphore fauve qui domine. Sur le site de Villenave d'Ornon, ils représentent 63% des coléoptères vus en parcelle A et 80% en parcelle E. Sur le site de Cestas, ils représentent seulement 46% des coléoptères.

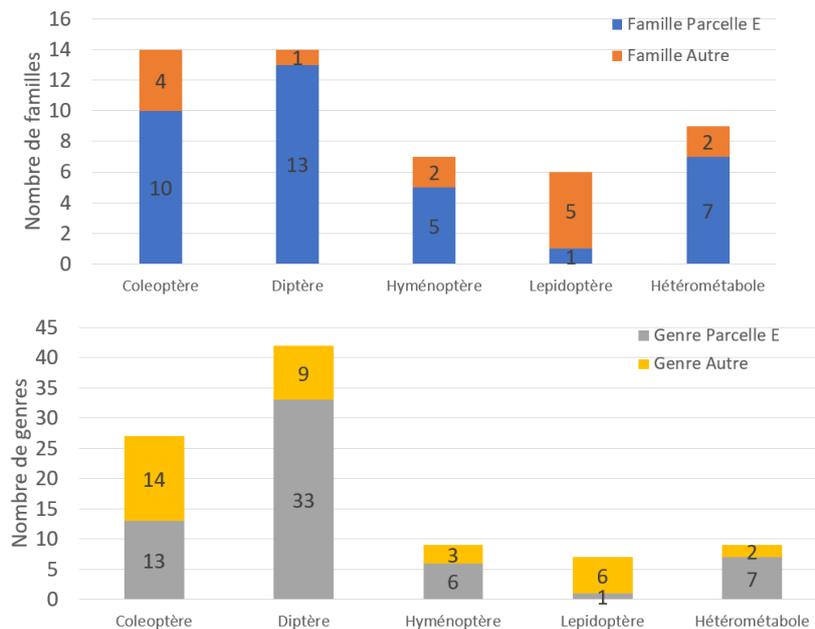


Figure 2 : Nombre de familles (en haut) et de genres (en bas) observés en parcelle E et nombre d'autres taxons observés sur les sites restant.

L'étude de la base de données Sipoll nous a permis de classer les plantes hôtes favorites du téléphore fauve selon la fréquence de visite de leurs fleurs par cet insecte, parmi toutes les plantes représentées par un nombre suffisant de collections (plus de 20). Chaque pourcentage est suivi du nombre de collections disponibles dans la base (n) : (1) *Euonymus japonicus* (67%, n=24) ; (2) *Torilis arvensis* (56%, n=25) ; (3) *Pimpinella major* (50%, n=28) ; (4) *Castanea sativa* (47%, n=47) ; (5) *Cirsium arvense* (47%, n=220) ; (6) *Sambucus ebulus* (46%, n=133) ; (7) *Heracleum sphondylium* (28%, n=228) ; (8) *Achillea millefolium* (23%, n=658) ; (8) *Daucus carotta* (23%, n=453). Toutes ces espèces sont caractérisées par de petites fleurs nectarifères regroupées en inflorescences, certaines comme le châtaignier sont odorantes, d'autres non. Le châtaignier fait donc partie des plantes-hôtes préférées de ce coléoptère mais il n'est pas le seul.

La dynamique temporelle du téléphore fauve au cours de la floraison du châtaignier est présentée dans la **Figure 3**. Le pic d'abondance a été observé durant les semaines 3 et 4 (du 15 au 24 juin). A cette période la plupart des arbres n'ont pas commencé leur second pic de floraison (résultats non présentés ici). Concernant les apidés (dont l'abeille domestique, qui représente plus de 97% des apidés), on note

une présence principalement en début de floraison, et une absence quasi totale dès la semaine 4. Concernant les diptères, qui sont globalement assez constants au cours du temps (**Figures 3 et 5**), on observe des successions de taxons, par exemple *Sphaerophoria scripta* ainsi que *Pollenia sp.* Le pic de *Pollenia* est tardif, à partir de fin juin et début juillet (semaines 4 à 6), à un moment où la plupart des arbres ont leurs chatons mâles des rameaux bisexués en fleurs (second pic de production de pollen).

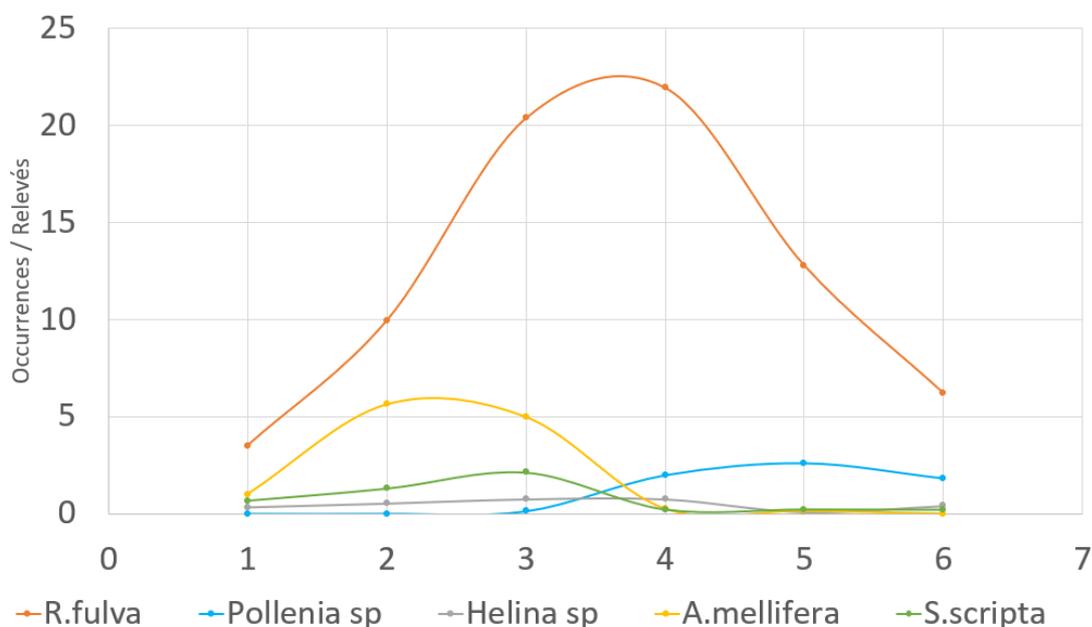


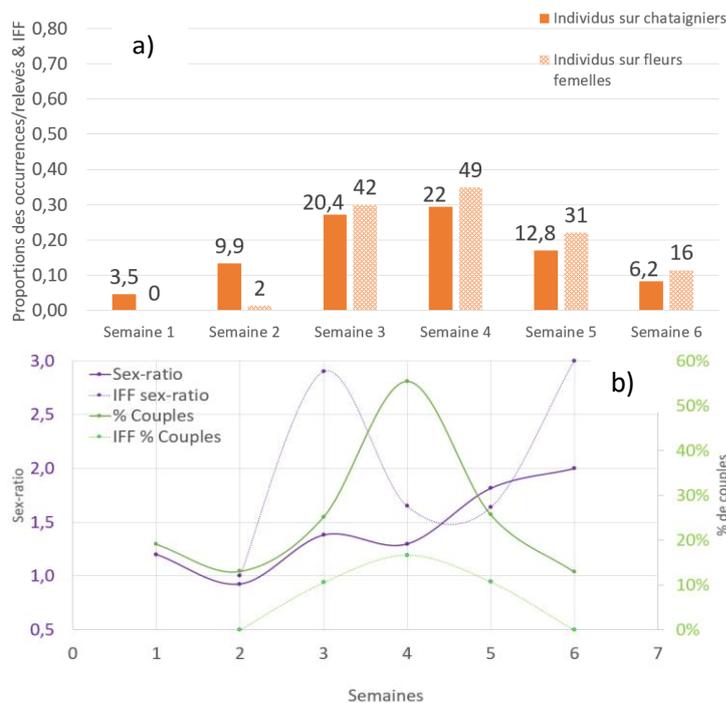
Figure 3 : Cinétique des principaux taxons (en nombre d'occurrences par relevé) durant six semaines en Parcelle E

L'étude des interactions des insectes avec les fleurs femelles (**Tableau 1**) vient préciser l'importance relative des différents ordres dans la pollinisation du châtaignier. Les hyménoptères (5%) et notamment les apidés (~1%) ne sont clairement pas fortement impliqués dans la pollinisation du châtaignier. En revanche les coléoptères (72%) et notamment le téléphore fauve (65%) sont les principaux visiteurs des fleurs femelles. Les diptères représentent aussi une proportion élevée des visiteurs des fleurs femelles (22% du total des visiteurs).

Tableau 1 : Nombre d'interactions avec les fleurs femelles observées par taxon dans la parcelle E

Taxons	Coléoptère	Diptère	Hyménoptère	Hétéroptère	Total
Sur l'arbre	1616 (56%)	829 (29%)	412 (14%)	27 (<1%)	2888 (Dont 4 lépidoptère)
Sur fleurs 🐝	155 (72%)	47 (22%)	11 (5%)	1 (<1%)	214 (100%)

La cinétique des visites des fleurs par le téléphone fauve suit globalement leur cinétique d'abondance (**Figures 4 et 5**). Ces visites des fleurs femelle sont principalement le fait des mâles, à la fois parce qu'il y a plus de mâles sur les arbres et aussi parce que les mâles ont plus tendance à visiter les fleurs femelles que les femelles (**Figure 4**). En semaine 4, le sex-ratio sur fleurs femelles chute. A ce moment, la proportion d'insectes accouplés est maximale.



A contrario, les interactions impliquant les diptères sont observées principalement en fin de floraison (semaines 4 à 6, du 21 juin au 1 juillet, **Figure 5**). Il n'y a pourtant pas d'augmentation globale de diptères mais leur composition a changé (plus de *Pollenia*, cf. **Figure 3**). La différence dans la répartition des interactions au cours du temps entre coléoptères et diptères est claire (test de χ^2 , $p < 10^{-6}$).

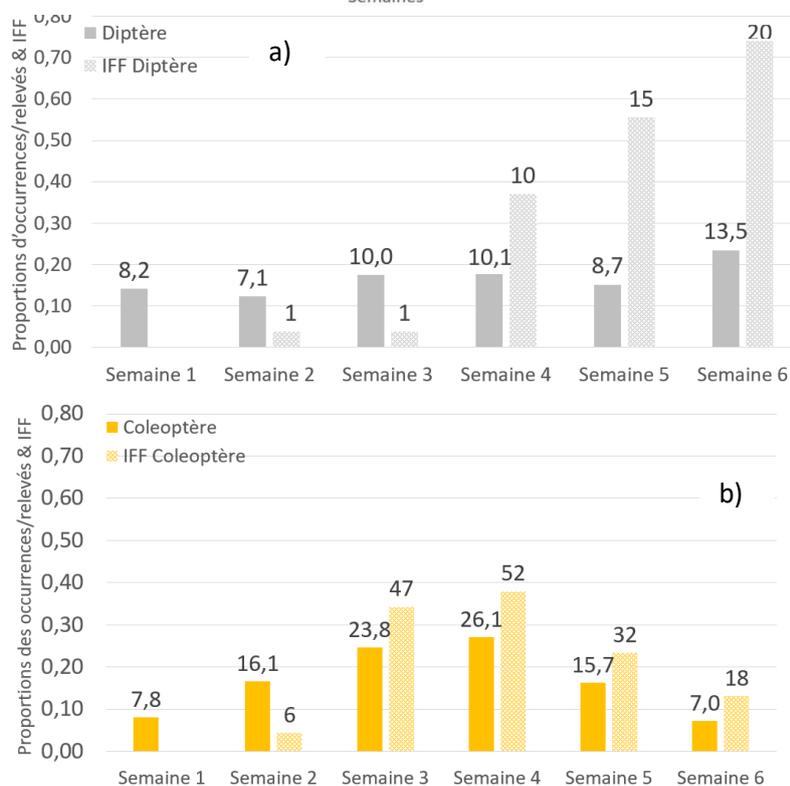


Figure 4 : Dynamique temporelle des téléphones pendant la floraison du châtaignier sur le site d'étude. a) Abondance moyenne des téléphones fauves par relevé et nombre d'insectes vus interagissant avec les fleurs femelles. b) Sex-ratio et proportion d'insectes accouplés sur arbre et sur fleurs femelles (IFF).

Figure 5 : Dynamique comparée des coléoptères et diptères au cours de la floraison des châtaigniers : a) Nombre moyen de diptères sur arbre par relevé et nombre total d'insectes vus sur fleurs femelles. b) Idem pour les coléoptères.

Discussion

Gradient forestier & abondance de téléphores fauves

Ces résultats nous conduisent à réévaluer nos conceptions sur la pollinisation du châtaigner. La comparaison des quatre sites échantillonnés suggère que les coléoptères floricoles trouvés sur les châtaigniers sont favorisés en milieu ouvert. Le fait que les diptères sont pratiquement seuls représentants en forêt, dans des conditions plus naturelles, suggère que leur rôle dans la pollinisation a peut-être été sous-évalué. Ce qui est particulièrement marquant, c'est l'absence presque totale des téléphores dans ces milieux fermés (6% des individus recensés). Cela n'est pas dû à un effet géographique car dans la vallée des Aldudes, en milieu ouvert (bords de route près d'un champ), nous avons dénombré de nombreux téléphores (16 soit 28% des insectes observés). Cette diminution des téléphores et plus largement des coléoptères en milieu fermé pourrait être dû à plusieurs facteurs : ressources limitantes au stade larvaire, compétition, cortèges différents, prédation, parasitisme, ou encore une composition de nectar différentes dû à l'environnement local (Chalcoff et al. 2017). Il reste à vérifier si la pollinisation est efficace en forêt : une campagne est prévue pour cela cet automne. Au sein de la parcelle E, on a constaté une diminution de téléphores sur les arbres les plus ombragés, indication à confirmer par des mesures plus ciblées. En Grande Bretagne, les téléphores fauves sont pourtant présents en milieu forestiers selon Rodwell et al. (2018). Toutefois, ces auteurs précisent qu'à l'émergence les insectes cherchent un endroit favorable pour se nourrir et se reproduire, grâce à leur très bonnes capacités de dispersion (plusieurs centaines de mètres). Ces résultats soulèvent donc la question de la réelle importance des téléphores dans la pollinisation des châtaigniers.

Les parcelles A et E, où les téléphores dominent, sont des milieux très anthropisés, peu diversifiés (monoculture alentours avec utilisations de produits phytosanitaires), alors qu'à Cestas-Pierroton nettement moins impacté par ces facteurs, on a observé une nette réduction de la dominance des téléphores. Cela pourrait signifier que cet insecte généraliste au stade larvaire où il est carnivore (Fitton 1975) serait peu sensible aux pressions anthropiques. Au stade adulte, notre analyse des bases de données Spipoll a montré que le téléphore est plutôt généraliste, visitant de nombreuses plantes hôtes, cas fréquent chez les insectes pollinisateurs (Fontaine et al. 2009). Dans les Aldudes, nous avons noté la présence de téléphores sur plusieurs de ces espèces hôtes, induisant peut être une préférence pour d'autres plantes hôtes en forêt collinéenne hautes ou un changement de pollinisateur pour le châtaignier (Simanonok et al. 2014). Ces plantes ont des petites fleurs odorantes et nectarifères avec une composition de nectar probablement similaire (moins de 50% de saccharose), apprécié par les coléoptères (Chalcoff et al. 2018). Leurs inflorescences constituent aussi une belle piste d'atterrissage pour le téléphore et un espace pour se déplacer à pattes afin de se nourrir mais également pour se

reproduire (Gaffney et al. 2018), comme devrait le confirmer les données que nous avons recueilli sur son comportement.

Rôle des coléoptères et du téléphore fauve

Sur notre site d'étude principal (parcelle E du verger conservatoire INRAE), les principaux visiteurs du châtaignier sont les coléoptères et les diptères. Le rôle des hyménoptères semble clairement mineur, comme suggéré par leur faible abondance sur châtaignier et surtout par la rareté de leur visite aux fleurs femelles, confirmant ainsi les résultats de Larue et al. (2021). Les diptères en parcelle E sont les plus diversifiés taxonomiquement, alors que dans l'étude de Porsche (1950) en Autriche et dans notre inventaire plus sommaire à Cestas-Pierroton, ce sont les coléoptères qui étaient les plus diversifiés.

Les coléoptères restent a priori de bons candidats pour la pollinisation du châtaignier : ils sont impliqués dans la grande majorité des interactions avec les fleurs femelles. Toutefois, une seule espèce joue un rôle prédominant, le téléphore fauve. L'étude du comportement de cet insecte suggère qu'il ne vient pas chercher de récompense sur les stigmates. Leur comportement semble plutôt guidé par la volonté d'explorer tout l'espace, puisque le passage par ces fleurs femelles constitue un détour entre les sites de production de pollen et de nectar. Une fois sur les inflorescences, les téléphores s'arrêtent parfois pour agiter leurs antennes, peut-être pour identifier un partenaire sexuel. Il s'agit en effet surtout d'individus mâles, en raison non seulement d'un sex-ratio général biaisé vers les mâles, mais aussi d'une sur-représentation des mâles sur fleurs femelles, comme l'ont montré nos analyses. Il s'agit donc d'un cas de dimorphisme comportemental sexuel des pollinisateurs (Smith et al. 2019). Ces observations viennent nuancer l'hypothèse de l'auto-mimétisme (Larue et al. 2021), en faisant intervenir d'autres facteurs. Il y a aussi chez le téléphore une augmentation de la proportion de mâles vers la fin de la floraison. Cela pourrait s'expliquer par le fait que les femelles une fois suffisamment nourries (les femelles peuvent faire plus de trois fois le poids des mâles, Genter 2021) et fécondées, quittent le châtaignier pour aller pondre plus loin, sans doute dans le sol alors que les mâles restent sur l'arbre et continuent à chercher à s'accoupler. La présence durable des téléphores sur un même arbre (peu d'insectes suivis ont décollé, et souvent dans ce cas ils ont été vus se reposer peu après sur le même arbre) induit un grand risque d'apport d'autopollen sur les stigmates de l'arbre, confortant l'idée d'un service de pollinisation peu efficace malgré leur grand nombre, sauf sur les arbres mâle-stériles qui ne produisent donc pas de pollen.

Réévaluation du rôle des diptères ?

Suite à ces travaux, le rôle des diptères dans la pollinisation des châtaigniers doit être révisé.

Globalement, l'abondance des diptères fluctue assez peu au cours de la floraison du châtaignier, à la différence de ce qui est observé pour les coléoptères. Mais pour certaines espèces, notamment pour le syrphe porte-plume (*S. scripta*) et la mouche *Pollenia*, les visites sont circonscrites dans le temps. En particulier, chez *Pollenia*, le pic d'abondance se produit plutôt pendant le pic de la floraison des chatons mâles bisexués (semaine 4 à 6), donc à proximité des fleurs femelles. Les mouches du genre *Pollenia* ont d'ailleurs déjà été signalées comme impliquées dans la pollinisation des carottes cultivées, fonctionnellement proche des fleurs de châtaignier, par Howlett et al. (2016) en Nouvelle-Zélande.

Le nombre de visites n'est pas forcément un bon indicateur pour la pollinisation. Les coléoptères et en particulier les téléphores résident longuement sur chaque arbre et se déplacent énormément sur les rameaux, se chargeant en pollen issu de l'arbre lui-même, s'il s'agit d'un arbre mâle-fertile. Sarah Genter (stage M2, 2021) a étudié la proportion d'autopollen sur les corps de téléphores et est arrivée à la conclusion que les téléphores présents sur les arbres longistaminés charrient une grande proportion d'autopollen, confirmant ainsi des résultats obtenus au Japon par Hasegawa et al. (2015). Il faudrait pouvoir disposer de résultats similaires pour les diptères. Les résultats sur la chronologie de leurs visites (plus tardives) et leur comportement plus mobile et plus adapté (ils se perchent à l'extrémité des styles, la partie réceptive des styles), nous suggèrent toutefois déjà qu'ils pourraient constituer des pollinisateurs plus efficaces que les coléoptères. Les nouveaux résultats obtenus ce printemps nous obligent donc à réévaluer le rôle respectif des coléoptères et des diptères dans la pollinisation du châtaignier. Si les coléoptères sont plus abondants en verger et dans les milieux ouverts, leur service de pollinisation pourrait être de moindre qualité.

Il reste à mieux exploiter les résultats obtenus durant cette campagne de terrain. Il conviendrait notamment de comparer les fluctuations d'abondance des insectes sur chaque arbre en lien avec sa phénologie pour déterminer plus précisément la correspondance entre stade floral et visite des fleurs femelles. Il serait aussi souhaitable de déterminer pour les diptères la part d'autopollen et d'allopollen dans leur charge en pollen total, pour confirmer l'impression d'un meilleur service de pollinisation. En outre, il faudrait étudier l'impact de la fermeture de la canopée sur la communauté des insectes visiteurs sur un même site et évaluer les conséquences sur le succès de la pollinisation, afin de mieux comprendre les facteurs déterminant le succès de la pollinisation du châtaignier.

Références :

- Abrol D. P. , 2015. Nuts. In: D. P. Abrol, ed. *Pollination Biology*, Vol. 1: Pests and pollinators of fruit crops. Cham: Springer International Publishing, 177–207
- Chalcoff, V. R., Gleiser, G., Ezcurra, C., & Aizen, M. A. (2017). Pollinator type and secondary climate are related to nectar sugar composition across the angiosperms. *Evolutionary ecology*, 31(4), 585-602.
- Delpino, F. , 1868-1874. Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Buchausgabe, Milano.
- Fitton, M. G. (1973). *Studies on the biology and ecology of cantharidae (coleoptera)*.
- Fontaine, C., Thébault, E., & Dajoz, I. (2009). Are insect pollinators more generalist than insect herbivores?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3027-3033.
- Gaffney, A., Bohman, B., Quarrell, S. R., Brown, P. H., & Allen, G. R. (2018). Frequent insect visitors are not always pollen carriers in hybrid carrot pollination. *Insects*, 9(2), 61.
- Groom, P. , 1909. *Trees and their life histories*. Cassell and company, London
- Hasegawa, Y., Suyama, Y., & Seiwa, K. (2015). Variation in pollen-donor composition among pollinators in an entomophilous tree species, *Castanea crenata*, revealed by single-pollen genotyping. *PLoS One*, 10(3), e0120393.
- Howlett, B. G., Davidson, M. M., Pattemore, D. E., Walker, M. K., & Nelson, W. R. (2016). Seasonality of calliphorid and sarcophagid flies across Canterbury arable farms requiring pollinators. *New Zealand Plant Protection*, 69, 290-295.
- Krebs, P., Conedera, M., Pradella, M., Torriani, D., Felber, M., & Tinner, W. (2004). Quaternary refugia of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.): an extended palynological approach. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(3), 145-160.
- Larue, C., Austruy, E., Basset, G., & Petit, R. J. (2021). Revisiting pollination mode in chestnut (*Castanea* spp.): an integrated approach. *Botany Letters*, 1-25.
- Porsch, O. (1950). Geschichtliche lebenswertung der kastanienblüte. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 97(3), 269-321.

Rodwell, L. E., Day, J. J., Foster, C. W. and Holloway, G. J. (2018) *Daily survival and dispersal of adult Rhagonycha fulva (Coleoptera: Cantharidae) in a wooded agricultural landscape*. *European Journal of Entomology*, 115. pp. 432-436. ISSN 1210-5759

Simanonok, M. P., & Burkle, L. A. (2014). Partitioning interaction turnover among alpine pollination networks: spatial, temporal, and environmental patterns. *Ecosphere*, 5(11), 1-17.

Sprengel, C. K. 1811. *Die Nützlichkeit der Bienen und die Notwendigkeit der Bienezucht, von einer neuen Seite dargestellt*. Reprint (A. Krause, ed.) by F. Pfenningdorff, Berlin, 1918

Smith, G. P., Bronstein, J. L., & Papaj, D. R. (2019). Sex differences in pollinator behavior: patterns across species and consequences for the mutualism. *Journal of Animal Ecology*, 88(7), 971-985.

Willson M. F. et Ågren, J. , 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos*, 55 (1), 23–29

Résumé :

La pollinisation du châtaignier a souvent été considérée, à tort, comme anémophile ou ambophile. Des travaux précédents conduits à Biogeco ont montré que cette pollinisation était en réalité entomophile avec comme principal pollinisateur le téléphore fauve (*Rhagozycha fulva*). Les hyménoptères en général et l'abeille domestique en particulier visitent le châtaignier mais pas ces fleurs femelles, et ne sont donc pas des candidats potentiels pour la pollinisation du châtaignier (Larue et al. 2021). La campagne terrain de 2021 visait à confirmer ces résultats mais également à les étoffer avec une analyse du comportement du téléphore et une observation plus poussée des interactions entre insectes et fleurs femelles, une condition nécessaire pour assurer le succès de la pollinisation. A l'issue de la nouvelle campagne de terrain, le rôle négligeable des hyménoptères dans la pollinisation du châtaignier est confirmé. Par contre, le rôle des diptères doit être réévalué à la hausse. En milieu forestier naturel, dans des conditions de milieux beaucoup plus fermés, les diptères sont pratiquement les seuls insectes représentés sur les fleurs de châtaignier. Même en verger, où les téléphores fauves dominent largement, la présence croissante de diptères sur les fleurs femelles à la fin de la floraison du châtaignier, au moment où fleurissent les chatons bisexués du châtaignier, suggère que les diptères pourraient jouer un rôle plus important qu'attendu. Les chatons bisexués ne produisent que 3% du pollen total (Larue et al. 2021), ce qui pourrait limiter l'autopollinisation qui peut être néfaste (avortement des ovules) tout en rapprochant les visiteurs de pollens des fleurs femelles. A contrario, les coléoptères sont abondants lors du premier pic de production de pollen, induisant un fort risque d'autopollinisation. Les coléoptères ne seraient donc pas les seuls ni même peut être les principaux agents de la pollinisation croisée des châtaigniers, même si cette hypothèse doit être confirmée par des analyses supplémentaires.