

UNIVERSITE DE BORDEAUX

Mémoire de 1^{er} années : Master Biodiversité, Ecologie & Evolution

-

CHALET Thibaud

L'effet de la canopée sur la pollinisation :
Le cas du châtaignier européen (*Castanea sativa*)



Stage effectué à l'UMR Biogeco – Equipe ECOGERE (INRAE & Université de Bordeaux)
Sous la direction de Rémy PETIT et de Clément LARUE
Du 09/05/2022 au 29/07/2022

SOMMAIRE

I/ Introduction

- a) La pollinisation biotique : un mécanisme important
- b) La canopée : un facteur structurant des écosystèmes
- c) L'intérêt du châtaignier européen
- d) Problématique

II/ Matériels et méthodes

- a) Etat des lieux de la pollinisation du châtaignier européen
- b) Site d'étude
- c) Choix des arbres étudiés
- d) Le *canopy packing* comme proxy de l'effet écran de la canopée
- e) Protocole d'inventaire
- f) Analyses statistiques

III/ Résultats

- a) Indice de compétition
- b) Présentation du jeu de données
- c) Effet du *canopy packing*, de la fertilité et de la variété

IV/ Discussion :

- a) Indice de compétition
- b) Effet du *canopy packing*, de la fertilité et de la variété
- c) Conclusion

V/ Bibliographie

- a) Articles Scientifiques
- b) Packages R

Je tiens à remercier Rémy PETIT et Clément LARUE qui m'ont permis de réaliser ce stage et ainsi de compléter ma formation naturaliste tout en découvrant un nouveau pan de la recherche. Je les remercie aussi pour leur accueil, leur implication, ainsi que leurs précieux conseils concernant la méthodologie scientifique, les statistiques et la rédaction de ce présent rapport.

Merci aussi à Ariane LACROIX pour son aide sur le terrain et pour l'identification des insectes ainsi qu'à Grégoire PAULY pour son aide sur les statistiques et sur R.

Je remercie également Teresa BARRENECHE qui m'a permis d'en apprendre plus sur le fonctionnement de la recherche et sur l'INRAE et son histoire ainsi que Catherine BODENES pour son aide sur le terrain (et son thé !).

I/ Introduction

a) La pollinisation biotique : un mécanisme important

La pollinisation biotique (pollinisation effectuée par des animaux) joue un rôle fondamental dans nos écosystèmes, en permettant la reproduction d'une grande partie des plantes. En effet, on estime que 78% des espèces végétales sont pollinisées par des animaux dans les zones tempérées et que 85% le sont dans le monde (Ollerton *et al.* 2011). La pollinisation biotique est donc essentielle, aussi bien pour la pérennisation des écosystèmes qui nous entourent que pour la soutenabilité de notre production alimentaire qui en dépend à 35% (Klein *et al.* 2007). Parmi les écosystèmes importants en France on retrouve les forêts, qui recouvrent 41,2% du territoire français, et 33,5% de la France métropolitaine ("Territoire et climat. Forêt|Agreste, la statistique agricole" 2022). Il convient donc, dans le contexte des changements globaux, d'étudier les facteurs environnementaux qui influent sur la pollinisation, et plus particulièrement en forêt afin de préserver les écosystèmes.

b) La canopée : un facteur structurant des écosystèmes

Un effet environnemental structurant en milieu forestier est l'ouverture du milieu, qui peut se traduire par le recouvrement ou bien la densité de la canopée. Or ce facteur impact la pollinisation.

Tout d'abord, on retrouve dans la littérature une influence de l'ouverture du milieu sur le taux de visite des insectes sur les fleurs d'arbustes ou de plantes herbacées, avec des taux de visites plus importants quand le milieu est ouvert. Cela reste tout de même à nuancer : en effet seuls certaines espèces d'hyménoptères et de coléoptères sont influencées, d'autres groupes d'insectes pollinisateurs comme les diptères, ne le sont pas forcément (Hansen & Totland 2006 ; Kilkenny & Galloway 2008 ; Cao *et al.* 2017).

Ensuite, on retrouve une influence de l'ouverture du milieu sur la plante elle-même, avec une augmentation de la densité des bourgeons floraux en lien avec l'ouverture de la canopée (Eckerter *et al.* 2019). Au niveau des arbres composant la canopée, on retrouve aussi une influence de la densité de la canopée sur la distribution des bourgeons floraux dans la canopée, avec une diminution des bourgeons formés à mesure que la canopée se ferme (Kuroda & Chiba 2000).

Enfin, sur le mécanisme de la pollinisation en lui-même, on retrouve aussi un effet sur le taux de graines formées à partir des fleurs (taux de graines). Là aussi l'ouverture du milieu, ou plus précisément de la canopée, est corrélé positivement avec l'augmentation du taux de graines (Eckerter *et al.* 2019).

Ainsi l'ouverture du milieu ou de la canopée a un effet sur la pollinisation, affectant aussi bien l'efficacité de cette dernière, que la plante (formation des bourgeons floraux) ou les insectes pollinisateurs. Néanmoins la majorité des études se sont intéressées à l'effet de la canopée sur le sous-bois, mais non à l'effet de la canopée sur la pollinisation des arbres composant la canopée elle-même. C'est pour cela que nous avons décidé d'étudier l'effet de la canopée sur la pollinisation en utilisant comme modèle biologique le châtaignier européen (*Castanea sativa*).

c) L'intérêt du châtaignier européen

Tout d'abord, on retrouve des forêts de châtaignier européen dans presque toutes les régions de France, sauf dans le Nord-Est. Ces forêts recouvrent 750 000 ha en France et 2 millions d'hectares en Europe. Ils constituent ainsi la quatrième essence feuillue française et la huitième essence de bois prélevé ("Châtaignier" 2022; "IGN | PLANTE DES BOIS" 2022). Cela fait du châtaignier la première espèce d'arbre entomophile en France et un enjeu majeur pour la conservation des insectes concernés (Petit et Larue 2022). En plus de son exploitation forestière, il est aussi planté pour ses fruits, principalement dans le Sud-Est et le Sud-Ouest. Cette production représentait en 2020 un total de 8860 tonnes sur une surface de 8640 ha (Syndicat National des Producteurs de Châtaignes Français Eurocasta 2018; Larue 2021; "FAOSTAT" 2022). Quand les vergers de production vieillissent, les canopées des arbres voisins se recouvrent et influent négativement sur la production de fruits, posant des questions de conduite horticole de ces vergers.

Le châtaignier européen présente, du fait de sa biologie, divers avantages pour l'étude de la pollinisation. En effet, le châtaignier européen est caractérisé par des fleurs unisexuées mâles et femelles présentes sur un même individu (espèce monoïque). Ces fleurs sont portées par des inflorescences qu'on appelle communément les chatons. Ils peuvent être unisexués avec seulement des fleurs mâles, ou bisexués avec à leur base des fleurs femelles et à l'extrémité les fleurs mâles. Ces dernières produisent du nectar et du pollen qui sont des récompenses pour les insectes, tandis que les fleurs femelles ne produisent aucune récompense. Ainsi la détermination des pollinisateurs efficaces est facilitée dans la mesure où ces derniers doivent nécessairement visiter à la fois les fleurs mâles et les fleurs femelles (Larue 2021; Larue *et al.* 2021b). Autre particularité, de nombreux arbres sont mâle-stériles : c'est-à-dire que leurs fleurs mâles sont présentes mais n'ont pas d'étamines, ou des étamines plus petites, ne produisant pas de pollen mais continuant à produire du nectar. Cette variation étant naturelle et les châtaigniers mâle-stériles produisant des fruits en abondance (Larue 2021), on peut en déduire que les pollinisateurs efficaces du châtaignier visitent aussi bien les individus mâle-fertiles que ceux qui sont mâle-stériles, permettant là aussi de distinguer les vrais pollinisateurs de simples visiteurs (Larue 2021).

Ainsi l'utilisation du châtaignier comme modèle biologique présente ce double avantage de permettre une étude fondamentale de l'influence de la canopée sur la pollinisation tout en représentant un réel enjeu écologique et économique.

d) Problématique

Au cours de ce stage j'ai cherché à répondre à la problématique suivante : Quel est l'impact de la densité de la canopée sur la pollinisation du châtaignier ?

Pour répondre à cette problématique, j'ai étudié les communautés d'insectes qui visitent le châtaignier pendant sa floraison ainsi que la densité et le taux de remplissage des bogues (méthodes et résultats non présentés ici, la collecte des bogues s'effectuant à l'automne) en comparant des arbres mâles fertiles et mâles stériles dont la canopée environnante est dense et d'autres où elle est peu dense.

Ce stage s'inscrit dans un programme de recherche plus global portant sur la pollinisation du châtaignier associant l'INRAE et INVENIO, le centre de recherche et d'expérimentations sur les fruits et légumes en Nouvelle Aquitaine, afin d'améliorer la production de châtaigne et la conception des vergers. Ce projet de recherche a été initié durant le doctorat de Clément LARUE sous la direction de Rémy PETIT, et se poursuit aujourd'hui dans le cadre du post-doctorat de Clément.

II/ Matériels et méthodes

a) Etat des lieux de la pollinisation du châtaignier européen :

Bien que la pollinisation du châtaignier par les insectes soit désormais bien établie, l'efficacité pour la pollinisation des différents insectes visitant les châtaigniers continue d'être explorée (Larue & Petit 2022). On trouve sur le châtaignier de nombreux hyménoptères comme l'abeille domestique (*Apis mellifera*) et des coléoptères, principalement des téléphores fauves (*Rhagonycha fulva*) dans le verger de l'INRAE. Mais les abeilles visitent exclusivement les fleurs mâles, ces dernières étant les seuls à offrir une récompense (nectar et pollen). Les téléphores, eux, visitent à la fois les fleurs mâles et les fleurs femelles. Toutefois ils sont peu mobiles, restant sur le même arbre pour de longues périodes, et seraient donc surtout responsables d'événements d'autopollinisation (entraînant un avortement des ovules) (travaux en cours de l'équipe). A ce jour l'équipe considère que les principaux agents de pollinisation sont les mouches muscifères (brachycères, hors syrphes) que l'on retrouve fréquemment dans les vergers, bien qu'en abondance parfois inférieure aux téléphores fauves ou aux abeilles. Il est à noter que lors de la prospection d'une forêt naturelle de châtaigniers dans les Aldudes (Pays Basque) en 2021, les brachycères y étaient présents dans des proportions relatives bien plus grandes que les coléoptères et les hyménoptères (Larue 2021).

b) Site d'étude

Notre site d'étude est le verger conservatoire de châtaigniers INRAE présent sur le site de Villenave d'Ornon (Larue *et al.* 2021b). Ce verger a été créé dans les années 70 avant d'être agrandi dans les années 2000. Il se compose de nombreux hybrides interspécifiques et de variétés de châtaigniers européens provenant de différentes localités. Avec l'abandon par l'INRAE de certains programmes de sélection, dont le châtaignier, la collection a cessé d'être irriguée et a subi une forte mortalité à certains endroits (information de Teresa Barreneche, ingénieure INRAE gérant cette collection). On se retrouve ainsi avec un verger unique, où l'on retrouve d'une part de nombreuses copies clonales d'une même variété, ce qui nous permet de mieux étudier la variabilité génétique, tout en ayant des densités de canopée très hétérogènes au sein du verger, provoqué par la mortalité.

c) Choix des arbres étudiés

Nous avons décidé d'inventorier six couples d'arbres. Ces 12 arbres ont été choisis suivant quatre modalités :

- L'espèce : ils devaient appartenir au châtaignier européen (*Castanea sativa*), et ne pas être hybridé avec une autre espèce de châtaignier (japonais ou chinois).

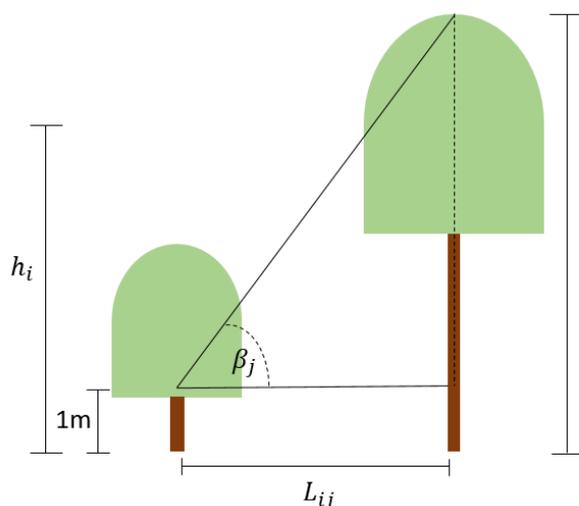
- La variété : pour chaque couple, les arbres devaient appartenir à la même variété, ce qui nous permet de mieux contrôler la variabilité génétique qui est présente entre variétés mais absente entre arbres d'une même variété, puisqu'il s'agit de variétés clonales multipliées végétativement par greffe.
- La fertilité de la fonction mâle : parmi les six variétés étudiées, trois sont mâle-fertiles et trois sont mâle- stériles.
- La différence d'ouverture de canopée devait être la plus grande possible entre les deux arbres d'une variété donnée.

Afin de prendre en compte l'espèce, la variété et la fertilité de la fonction mâle, je me suis basé sur les données de génotypage du verger obtenues par Clément lors de sa thèse (Larue *et al.* 2021b). Pour les différences d'ouverture de canopée, j'ai utilisé pour sélectionner les arbres les mesures d'ouverture de canopée calculés l'année précédente par Clément LARUE et Jason SCHOETERS sur l'ensemble du verger. Ces derniers avaient utilisé un buffer variant de de 2,5 m à 50 m autour des différents arbres cibles, et avaient regardé à l'aide de corrélations l'influence des arbres voisins sur le taux de remplissage des bogues (un proxy du *fruit set*). Cela a permis de mettre en évidence que l'influence directe de la canopée a lieu jusque dans la zone des 7,5m.

Néanmoins cette mesure d'ouverture de canopée est peu satisfaisante pour mon étude, puisqu'elle concerne la quantité de lumière qui arrive au sol et non sur la canopée elle-même. Je présente ci-dessous une autre mesure plus pertinente pour décrire l'effet des arbres voisins sur la canopée des arbres cibles.

d) Le canopy packing comme proxy de l'état de la canopée

La notion de *canopy packing* pourrait se traduire comme la densité de la canopée ou le degré d'imbrication des canopées. Elle peut s'étudier à l'échelle d'une parcelle forestière ou à l'échelle d'un arbre. Cette mesure permet de se représenter la canopée en trois dimensions. Elle permet notamment, à l'échelle des arbres, de mieux estimer l'influence des canopées voisines sur chaque arbre cible, en prenant en compte leur hauteur. Pour mesurer le *canopy packing* de nos 12 arbres, nous allons utiliser des indices de compétition (*CI*) qui traduisent l'ombre portée des arbres proche. Ce calcule ce base sur la somme des angles (β_j) des différents arbres voisins (Rouvinen & Kuuluvainen 1997).



$$CI_i = \sum \beta_j \text{ avec } \beta_j = \tan^{-1} \frac{h_j - 1}{L_{ij}}$$

Figure1 : Représentation de la méthode de calcul pour les angles à un 1m de hauteur de l'Indice de compétition : i est l'arbre cible et j un des arbre voisin (Rouvinen & Kuuluvainen 1997).

Le calcul précédant ayant utilisé la position du tronc de l'arbre voisin et non celle de sa canopée, j'ai pris en compte les arbres présents dans un tampon de 10m plutôt que 7,5 m afin d'intégrer ceux qui avaient une influence dans les calculs faits par Jason et Clément. La hauteur des différents arbres a été mesurée grâce à une perche de 10 m. Pour le calcul de l'angle, on a choisi la hauteur moyenne de 1 m, qui correspond à la zone d'observation lors des inventaires : entre 0 et 2m. La distance elle a été calculée grâce aux coordonnées des arbres (Larue *et al.* 2021b) en utilisant la formule $D = \sqrt{X^2 + Y^2}$ où X représente la longitude et Y la latitude.

e) Protocole d'inventaire

Pour effectuer les inventaires d'insectes, nous avons adaptés le protocole d'inventaire Spipoll : qui est un projet de science participative de suivi des insectes pollinisateurs (Deguines *et al.* 2012). Avant le relevé, nous notons la couverture nuageuse, la température, la force du vent ainsi que la phénologie des fleurs mâles des chatons unisexués, des fleurs femelles et des fleurs mâles des chatons bisexués. Toutes ces données peuvent influencer sur l'abondance et sur la composition des communautés d'insectes pollinisateurs (Faheem *et al.* 2004 ; Pauly 2022). Nos relevés durent 10 minutes et nos observations s'effectuent jusqu'à deux mètres de haut. Lors du relevé, on mesure l'abondance des insectes en les comptant ou en les estimant quand les insectes sont trop nombreux (> 15). De plus, on essaye de prendre en photo chaque taxon afin de pouvoir vérifier les identifications *a posteriori*.

La vérification de l'identification des insectes se fait à l'aide de photos de référence précédemment prises dont l'identification a été confirmée. Elles proviennent du site « le monde des insectes », en utilisant le forum et la galerie, ainsi que d'un album d'insectes photographiés en Gironde par Rémy Petit.

f) Analyses statistiques :

Les analyses statistiques ont été effectuées sous R_4.2.0 et les packages utilisés sont présentés dans la seconde partie de la bibliographie.

Tout d'abord, au vu du faible nombre d'individus pour certains genres ou espèces, j'ai regroupé les différents taxons étudiés par famille, faisant ainsi l'hypothèse qu'il existe une ressemblance écologique entre espèces au sein d'une famille, liée à des traits de vie communs hérités. J'ai supprimé les taxons ne participant pas de façon régulière et significative à la pollinisation des arbres (comme les fourmis) et les familles pour lesquelles il y avait moins de 15 observations, la puissance du test statistique étant alors jugé insuffisante pour en tirer une conclusion claire.

J'ai ensuite effectué une régression « General Logistic Mixed Effects Regression » (GLMER) suivant une loi négative binomiale. Cette modélisation permet de tester sur des données l'influence de variables quantitatives et qualitatives. J'utilise pour le modèle une loi négative binomiale car les données sont sur-dispersées pour une Loi de Poisson. Dans ce modèle, l'indice de compétition, la fertilité et la variété sont des variables explicatives avec des effets fixes tandis que les arbres constituent des variables aléatoires (effets résiduels des différents arbres non pris en compte dans le modèle). Dans une famille donnée, si une ou 2 espèces représentent plus de 50% de l'effectif total, j'ai refait un test GLMER sur ce ou ces taxa seuls afin de vérifier si ces derniers ont la même réponse que leur famille aux variables étudiées.

J'ai aussi calculé le R^2 afin de connaître le pourcentage de variation expliquée par notre modèle. On retrouve dans le calcul de R^2 le R^2 marginal qui nous donne le pourcentage expliqué sans prendre en compte les arbres mis en variable aléatoire, et le R^2 conditionnel, soit le pourcentage de variation expliqué en prenant en compte les arbres comme variable aléatoire. Dans la mesure où notre modèle utilise une fonction logarithmique, nous relèverons les R^2 correspondant au trigamma.

III/ Résultats

a) Indice de Compétition

Pour chacun des 12 arbres, un indice de compétition a été calculé, comme expliqué dans le Matériel et Méthodes, en mesurant l'effet sur la canopée de l'arbre cible à 1m de haut (les observations d'insectes se faisant entre 0 et 2 m). La valeur la plus forte d'indice de compétition obtenue est d'environ 2,4 tandis que la valeur la plus faible est de 0,2. En moyenne on retrouve pour chaque couple d'arbre un ratio Close/Open de 3, néanmoins deux couples présentent des ratios faibles (< 2) : la variété C-38 et la variété C-48, qui ont respectivement un ratio de 1,2 et de 1,7 (Tableau-1)

Tableau 1 : Tableau avec chaque paire d'arbres en couleurs, représentant leur identifiant, leur variété, la modalité pour laquelle ils ont été choisis initialement ainsi que l'Indice de Compétition calculé et le ratio Close/Open des Indices de compétitions au sein des couples.

Arbre	Variété	Canopée	Indice de Compétition	Ratio C/O
E_82_Q	C-13	Close	1,9	2,1
E_76_I	C-13	Open	0,9	
E_43_C	C-14	Close	1,3	3,3
E_69_H	C-14	Open	0,4	
E_46_B	C-26	Close	2,4	4,0
E_63_F	C-26	Open	0,6	
E_40_R	C-29	Close	1,2	6,0
E_72_S	C-29	Open	0,2	
E_48_H	C-38	Close	2,4	1,2
E_54_F	C-38	Open	2	
E_76_G	C-48	Close	0,7	1,8
E_62_E	C-48	Open	0,4	

b) Présentation du jeu de données

Lors de notre campagne de terrain, nous sommes venus effectuer des relevés d'insectes huit fois sur les châtaigniers en fleurs, pour un total de 7 à 5 relevés effectués sur les 12 arbres suivis (en effet, seuls les arbres en fleur étaient inventoriés). Cela a permis d'inventorier 2163 insectes. Les données présentées sont illustrées dans la Figure 2. Dans ces inventaires on retrouve principalement des coléoptères, des diptères (essentiellement des brachycères), des hyménoptères et quelques rares hémiptères (punaises), lépidoptères (papillons) et néoptères (blattes).

Le premier ordre important en abondance est l'ordre des Coléoptères qui représente 44% des insectes inventoriés. Dans cet ordre on retrouve 88% de téléphores, 5% de coccinelles avec principalement la coccinelle asiatique et la coccinelle à sept points, et 5% de cistèles jaunes. Trois coléoptères n'ont pas pu être déterminés au-delà de l'ordre.

Vient ensuite l'ordre des diptères qui représente 32% des insectes inventoriés. On y retrouve 22% de Rhizophoridae, avec une large majorité de *Stevenia*, 21% de Sarcophagidae, 15% de Syrphidae, notamment *Sphaerophoria scripta* et *Syrirta pipiens*. Avec des effectifs inférieurs à 100, on trouve aussi 10% de Calliphoridae ainsi que 8% de Muscidae, 6% de Stratiomyidae et 4% d'Anthomyiidae. Au sein de cet ordre, 34 individus n'ont pas pu être identifiés plus précisément.

Enfin l'ordre des hyménoptères représente 23% des insectes inventoriés. On retrouve principalement les Apidae qui représente 77% des hyménoptères inventoriés, les abeilles domestiques en composant la grande majorité. On trouve aussi dans cet ordre 11% d'Halictidae, ainsi que 6% de Formicidae et 2% d'Ichneumonidae. Dans cette ordre deux individus n'ont pas pu être identifiés au-delà de l'ordre.

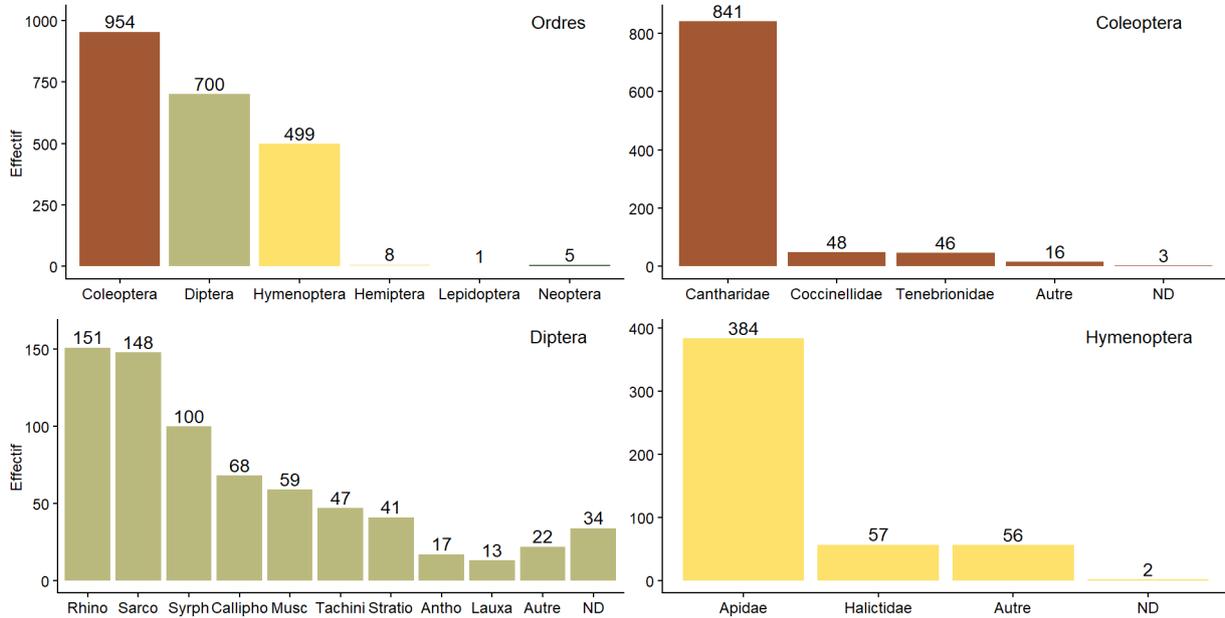


Figure 2 : Insectes inventoriés sur l'ensemble des inventaires en fonction des taxa. Autre : ensemble des taxa dont l'effectif < 10. ND : Non déterminés. Rhino : Rhinophoridae. Sarco : Sarcophagidae. Syrph : Syrphidae. Callipho : Calliphoridae. Musc : Muscidae. Tachini : Tachinidae. Stratio : Stratiomyidae. Antho : Anthomyidae. Lauxa : Lauxanidae.

c) Effet du canopy packing, de la fertilité et de la variété :

Les résultats sont détaillés dans le *Tableau 2* ci-contre :

Tableau 2 : Résultats des tests de l'effet des trois variables fixées ainsi que des R² de la glm par taxon. Les familles sont soulignées, tandis que les espèces dominantes au sein de ces familles sont en italique. De plus les coléoptères sont en orange, les brachycères en gris et les hyménoptères en jaune.

*Dans le tableau : *<0.05, **<0.01, ***<0.001, NS : Non Significatif et /: l'effet aléatoire des arbres n'est pas détecté.*

Taxa	Variables fixées			R2	
	Canopy packing	Fertilité	Variété	Marginal	Conditionnel
<u>Cantharidae</u>	***	***	***	0,35	/
<u>Coccinellidae</u>	*	NS	NS	0,06	/
<i>Coccinelle à 7 points</i>	*	NS	NS	0,04	/
<i>Coccinelle asiatique</i>	NS	NS	NS	0,77	/
<u>Tenebrionidae</u>	NS	NS	NS	0,73	/
<u>Anthomyiidae</u>	NS	NS	NS	0,02	/
<u>Calliphoridae</u>	NS	***	NS	0,09	/
<i>Lucilia sp.</i>	NS	**	NS	0,07	/
<u>Muscidae</u>	NS	NS	NS	0,06	0,09
<i>Helina reversio</i>	NS	NS	NS	0,08	/
<u>Rhinophoridae</u>	***	NS	NS	0,24	/
<u>Sarcophagidae</u>	NS	NS	NS	0,06	/
<u>Stratiomyidae</u>	NS	NS	NS	0,02	/
<i>Pachygaster atra</i>	NS	NS	NS	0,14	0,17
<u>Syrphidae</u>	NS	**	NS	0,52	/
<i>Syrphte piaulante</i>	NS	NS	NS	0,55	/
<i>Syrphte porte-plume</i>	NS	NS	NS	0,83	/
<u>Tachinidae</u>	NS	NS	NS	0,08	/
<i>Dexia rustica</i>	NS	NS	NS	0,05	/
<u>Apidae</u>	NS	***	NS	0,37	/
<i>Abeille domestique</i>	NS	***	NS	0,36	/
<u>Halictidae</u>	NS	**	NS	0,25	/

Chez les coléoptères, on observe un effet de ces trois variables sur les Cantharidae avec un R^2 de 0,34. L'abondance des Coccinellidae, et plus particulièrement celle de la coccinelle à sept points, est influencée par le *canopy packing*, contrairement à celle de la coccinelle asiatique qui n'est influencée par aucun des facteurs. L'abondance des Tenebrionidae n'est pas influencée par les trois variables étudiées. On observe néanmoins un R^2 important de 0,73. (Figure 3 et Tableau 2)

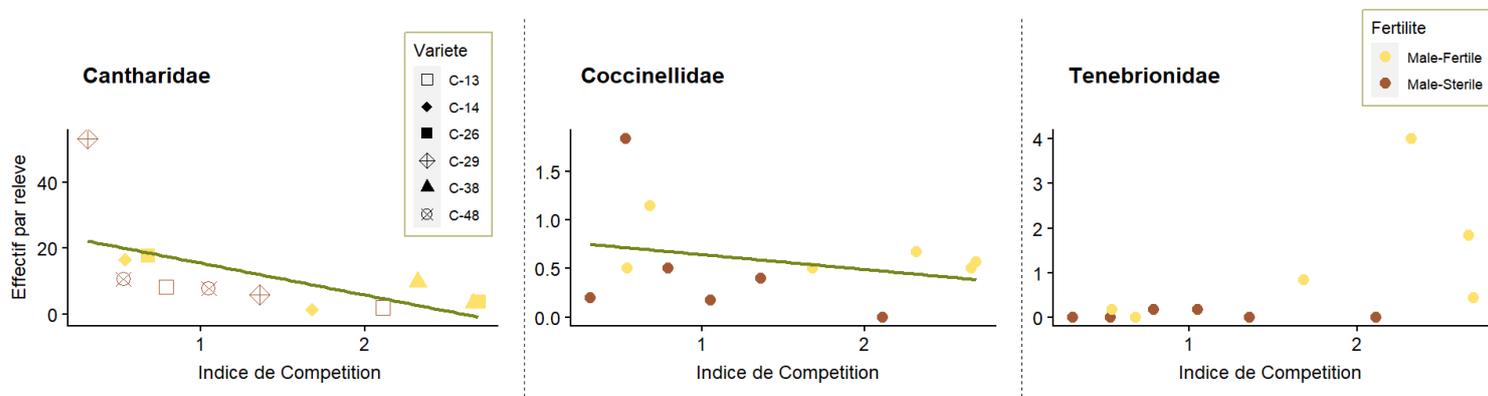


Figure 3 : Effectif par relevé en fonction de l'Indice de compétition puis de la fertilité de la fonction mâle pour trois familles de coléoptères : Cantharidae, Coccinellidae et Tenebrionidae.

Pour les brachycères on observe un effet du *canopy packing* sur les Rhinophoridae, visible aussi chez les *Stevenia*. Les Calliphoridae, avec les *Lucilia*, et les Syrphidae sont influencées par la fertilité des arbres, avec respectivement un R^2 d'environ 0,08 et de 0,52. Néanmoins au sein des deux groupes majeurs des Syrphidae on n'observe aucun effet de la variété, malgré des R^2 tout de même importants : 0,55 pour la syritte piaulante et 0,83 pour le Syrphe porte-plume. Les autres clades, comme les Sarcophagidae (deuxième clade en importance au sein des diptères) ou les Muscidae ne présentent pas de réponses significatives vis-à-vis des trois variables étudiées (Figure 4 et Tableau 2).

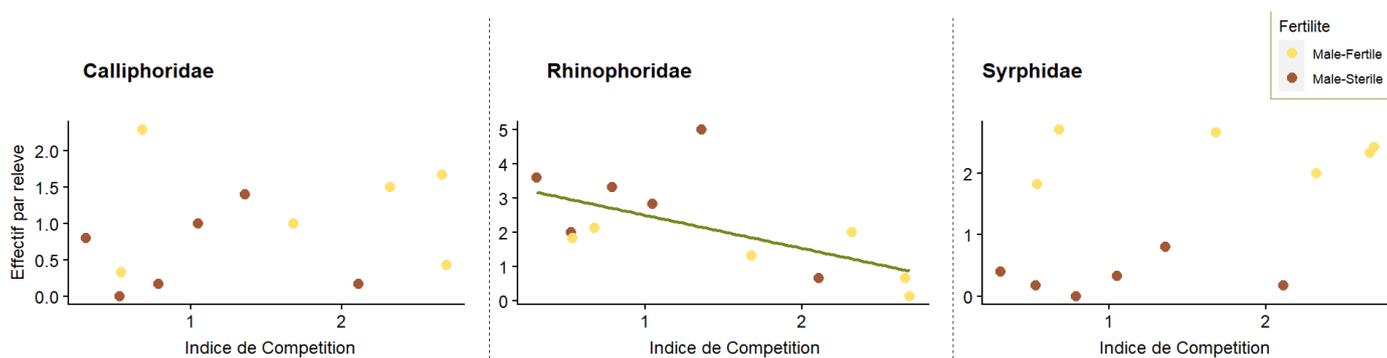


Figure 4 : Effectif par relevé en fonction de l'Indice de Compétition puis de la Fertilité de la fonction mâle pour trois familles de brachycères : Calliphoridae, Rhinophoridae et Syrphidae.

Enfin chez les Hyménoptères, on observe un effet significatif de la fertilité chez deux familles : les Apidae et les Halictidae, avec des R^2 de 0,35 et de 0,25. Les abeilles mellifères suivent bien la réponse des Apidae en général avec un effet significatif de la fertilité des arbres sur leur abondance (Figure 5 et Tableau 2).

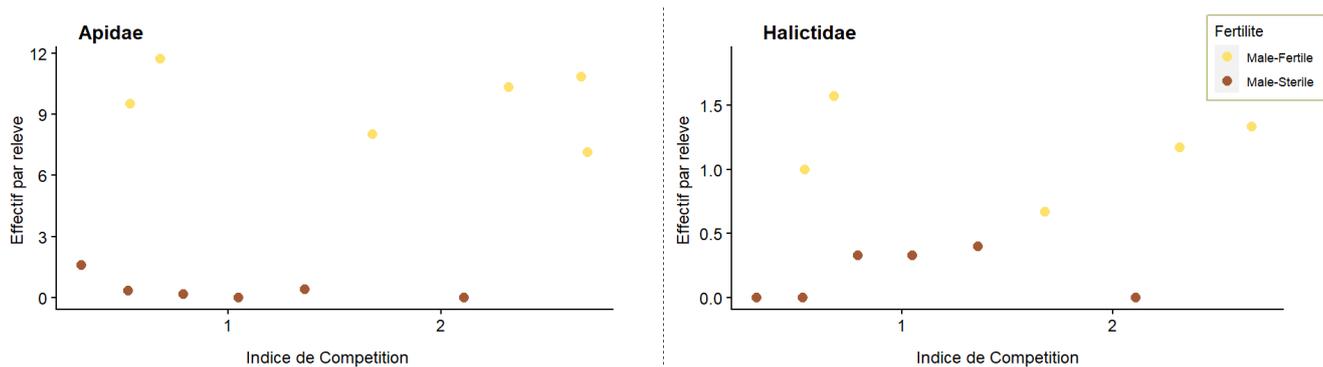


Figure 5 : Effectif par relevé en fonction de l'Indice de Compétition puis de la Fertilité de la fonction mâle pour deux familles d'Hyménoptères : Apidae (Abeilles et bourdons) et Halictidae.

IV/ Discussion :

a) Indices de Compétition :

En prenant en compte la densité maximale possible de 6 arbres voisins dans le verger et en faisant l'hypothèse que tous les arbres voisins aient la hauteur maximale mesurée sur le terrain, c'est-à-dire 9,3m : la valeur la plus haute qu'on puisse théoriquement trouver comme indice de compétition au sein de notre verger est de 4,8. La valeur maximale mesurée de 2,4, illustre le caractère assez ouvert du verger dû aux fortes mortalités observées. Il pourrait donc s'avérer intéressant de répéter l'expérience dans les groupes où aucun effet n'a été trouvé. Néanmoins nous avons pu disposer de couples d'arbres de la même variété présentant des valeurs bien contrastées.

b) Effet du canopy packing, de la fertilité et de la variété

Chez les coléoptères, nous avons démontré que le téléphore fauve, l'espèce la plus abondante sur les châtaigniers en fleurs dans le verger étudié, préfère les arbres isolés, confirmant l'hypothèse de Grégoire Pauly durant un précédent stage (Pauly 2021). Le type sexuel du châtaignier et la variété impactent aussi l'abondance des téléphores fauves, avec une légère préférence du téléphore pour les arbres mâles-stériles. A noter toutefois, même si cette covariable a été prise en compte dans le modèle, un biais dans le choix des arbres, puisque les individus des variétés mâles stériles (C-13, C-29 et C-48) ont un indice de compétition moyen de 0,88, contre 1,49 pour les individus des variétés mâles fertiles (C-14, C-26 et C-38). Cet insecte est celui qui visite le plus souvent les fleurs femelles (Lacroix 2022), mais il est peu mobile et induit principalement de l'événement d'autopollinisation (Larue 2021). Chez les coccinelles, la coccinelle à 7 points est plus abondante sur les arbres isolés, ce qui semble correspondre à la littérature montrant qu'elle préfère les milieux ouverts (Schellhorn *et al.* 2005; Semyanov 2006). Au contraire, l'abondance de la coccinelle asiatique n'est pas impactée par le *canopy packing*. Enfin, les coccinelles en général ne sont pas impactées par la fertilité de l'arbre, ce qui semble assez logique dans la mesure où ces insectes prédateurs se nourrissent principalement d'autres insectes et non de nectar ou de pollen (Giorgi 2022). Du côté des cistèles jaunes aucun effet n'a été trouvé, ce qui va à l'encontre des observations qui ont pu être faites où un effet de la fertilité était observé (Larue *et al.* 2021a). Toutefois, vu le R^2 important on peut supposer qu'un effet de la fertilité existe mais que nous avons un effectif trop faible pour le détecter (seulement 46 individus observés). Des investigations

supplémentaires sont donc nécessaires pour conforter l'hypothèse d'un effet de la fertilité de l'arbre sur ce taxon.

Ensuite, au sein des brachycères, les espèces de la famille des Rhizophoridae sont les mieux représentées sur les châtaigniers en fleurs, quel que soit le sexe de l'arbre. Néanmoins leur abondance fluctue en fonction du *canopy packing* (ils sont plus abondants sur arbres isolés). A noter toutefois qu'on les retrouve proportionnellement peu en interaction avec les fleurs femelles (Lacroix 2022). La deuxième famille la plus représentée, les Sarcophagidae, n'est impactée par aucune des variables étudiées. Cela pourrait en faire des pollinisateurs intéressants du châtaignier, puisqu'ils sont présents de façon indifférente quel que soit l'environnement lumineux de l'arbre et la fertilité mâle des arbres. Cela est confirmé par d'autres observations, puisque ces diptères visitent proportionnellement plus souvent les fleurs femelles (Lacroix 2022). A noter que les espèces de ces deux familles sont des pollinisateurs importants d'autres plantes, par exemple des Apocynacea (Pisciotta *et al.* 2011). L'abondance des espèces de Syrphidae et de Calliphoridae (genre *Lucilia* essentiellement) est fortement influencée par la fertilité mâle de l'arbre, avec une plus grande abondance au sein des arbres mâles fertiles. Ceci est cohérent avec la littérature qui montre que les espèces appartenant à ces deux familles se nourrissent de pollen. Cela pose cependant la question de leur efficacité en tant que pollinisateurs, dans la mesure où les châtaigniers mâle-stériles, évités par ces insectes, sont au moins aussi bien pollinisés que les arbres mâle-fertiles (Larue 2021). Le genre *Lucilia sp.* est très bien représenté dans les interactions avec les fleurs femelles (Lacroix 2022). Enfin, il faut souligner que la famille des Tachinidae, bien qu'ayant des effectifs assez faibles (>50), est proportionnellement bien représentée dans les interactions avec les fleurs femelles et ne semble influencée par aucune variable, ce qui pourrait en faire un pollinisateur assez efficace (Lacroix 2022).

Enfin, pour les Hyménoptères, les insectes appartenant aux Apidae et aux Halictidae ne visitent quasiment exclusivement que les individus mâle-fertiles. Ces résultats confortent les études menées notamment lors du stage de M1 de Grégoire Pauly, qui avait montré que les Hyménoptères sont intéressés principalement par le pollen du châtaignier (Pauly 2021).

c) Conclusion :

Pour conclure, j'ai montré que l'abondance sur châtaigniers en fleurs de trois groupes d'insectes est affectée négativement par l'ombre portée par la canopée des arbres voisins : Cantharidae, *Coccinella septempunctata* et Rhizophoridae. Par comparaison, le type sexuel des arbres affecte l'abondance d'un plus grand nombre d'insectes (Apidae, Calliphoridae, Cantharidae, Halictidae, Syrphidae), et ceci de façon souvent plus marquée. D'une façon générale, les insectes affectés par ces conditions (lumière, type sexuel de l'arbre) ne semblent pas devoir constituer des pollinisateurs majeurs car ils ne visitent pas efficacement tous les arbres, or tous les arbres sont pollinisés et produisent des fruits. Ceux qui sont plus indifférents aux conditions environnementales (lumière) ou au type sexuel des arbres constitueraient donc de meilleurs candidats : il s'agit principalement de diptères.

Ces résultats doivent encore être mis en lien avec le taux de remplissage des bogues calculé à l'automne afin de s'assurer qu'ils ont un effet sur l'efficacité de la pollinisation.

V/ Bibliographie :

a) Articles scientifiques :

Cao, G.-X., Wu, B.-X., Xu, X.-J., Wang, X. & Yang, C.-P. (2017). The effects of local variation in light availability on pollinator visitation, pollen and resource limitation of female reproduction in *Hosta ventricosa*. *Bot. Stud.*, 58, 24.

Châtaignier. (2022). *Site Internet CNPF*. Available at: <https://www.cnpf.fr/chataignier>. Last accessed 5 July 2022.

Deguines, N., Julliard, R., Flores, M. de & Fontaine, C. (2012). The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. *PLOS ONE*, 7, e45822.

Eckerter, T., Buse, J., Förschler, M. & Pufal, G. (2019). Additive positive effects of canopy openness on European bilberry (*Vaccinium myrtillus*) fruit quantity and quality. *For. Ecol. Manag.*, 433, 122–130.

Faheem, M., Aslam, M. & Razaq, M. (2004). POLLINATION ECOLOGY WITH SPECIAL REFERENCE TO INSECTS- A REVIEW, 15.

FAOSTAT. (2022). . Available at: <https://www.fao.org/faostat/fr/#data/QCL>. Last accessed 5 July 2022.

Giorgi, J.A. (2022). *The evolution of food preferences in Coccinellidae | Elsevier Enhanced Reader*. Available at: <https://reader.elsevier.com/reader/sd/pii/S1049964409001455?token=623E8350B3A41409A4F4118A319841E16F8884CA3E21C91E3519F48A7C0EB66487D6EEAA1A0C1A31F3D22A3BD85749E6&originRegion=eu-west-1&originCreation=20220811143622>. Last accessed 11 August 2022.

Hansen, V.-I. & Totland, Ø. (2006). Pollinator visitation, pollen limitation, and selection on flower size through female function in contrasting habitats within a population of *Campanula persicifolia*. *Can. J. Bot.*, 84, 412–420.

IGN | PLANTE DES BOIS. (2022). . Available at: <https://inventaire-forestier.ign.fr/essence/chataignier/>. Last accessed 5 July 2022.

Kilkenny, F.F. & Galloway, L.F. (2008). Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia*, 155, 247–255.

Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., *et al.* (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 274, 303–313.

Kuroda, H. & Chiba, K. (2000). Effect of planting density on flower bud formation of “starking delicious” apple trees grafted on dwarfing and semi-dwarfing rootstocks. *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.*, 69, 298–307.

Lacroix, A. (2022). La pollinisation et les pollinisateurs du châtaignier : pourquoi les insectes visitent-ils les fleurs femelles ?, 22.

Larue, C. (2021). De la pollinisation à la formation des graines : le cas du châtaignier. phdthesis. Université de Bordeaux.

Larue, C., Austruy, E., Basset, G. & Petit, R.J. (2021a). Revisiting pollination mode in chestnut (*Castanea* spp.): an integrated approach. *Bot. Lett.*, 168, 348–372.

Larue, C., Barreneche, T. & Petit, R.J. (2021b). An intensive study plot to investigate chestnut tree reproduction. *Ann. For. Sci.*, 78, 1–5.

Larue, C. & Petit, R.J. (2022). *Self-interference and female advantage in chestnut* (preprint). Ecology.

Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.

Pauly, G. (2021). La pollinisation du châtaignier(*Castanea* sp.) : Insectes impliqués et mécanismes, 16.

Pauly, G. (2022). *Evidence that male sex appeal enhances female fitness in animal-pollinated plants*. Mémoire Master 2.

Pisciotta, S., Raspi, A. & Sajeve, M. (2011). First records of pollinators of two co-occurring Mediterranean Apocynaceae. *Plant Biosyst. - Int. J. Deal. Asp. Plant Biol.*, 145, 141–149.

Rouvinen, S. & Kuuluvainen, T. (1997). Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. *Can. J. For. Res.*, 27, 890–902.

Schellhorn, N.A., Lane, C.P. & Olson, D.M. (2005). The co-occurrence of an introduced biological control agent (Coleoptera: *Coccinella septempunctata*) and an endangered butterfly (Lepidoptera: *Lycaeides melissa samuelis*). *J. Insect Conserv.*, 9, 41–47.

Semyanov, V.P. (2006). On the change of biotopes by aphidophagous coccinellids (Coleoptera, Coccinellidae). *Entomol. Rev.*, 86, 249–251.

Syndicat National des Producteurs de Châtaignes Français Eurocasta. (2018). La production de châtaignes en France.

Territoire et climat. Forêt/Agreste, la statistique agricole. (2022). . Available at: <https://agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web/disaron/GraFra2021Chap1.3/detail/>. Last accessed 26 June 2022.

b) Package R :

Douglas Bates, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
doi:10.18637/jss.v067.i01

Mollie E. Brooks, Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Maechler and Benjamin M. Bolker (2017). *glmmTMB*

Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400

John Fox and Sanford Weisberg (2019). *An {R} Companion to Applied Regression*, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL:

<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

Bartoń K (2022). *_MuMIn: Multi-Model Inference_*. R package version 1.46.0,

<https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.

Auguie B (2017). *_gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics_*. R package version 2.3, <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>

Wilke C (2020). *_cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for 'ggplot2'_*. R package version 1.1.1, <https://CRAN.R-project.org/package=cowplot>

Bache S, Wickham H (2022). *_magrittr: A Forward-Pipe Operator for R_*. R package version 2.0.3, <https://CRAN.R-project.org/package=magrittr>

Wickham H, Hester J, Chang W, Bryan J (2022). *_devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier_*. R package version 2.4.4, <https://CRAN.R-project.org/package=devtools>

Blake KS (2022). *_NatParksPalettes: Color palette package inspired by National Parks._*. R package version 0.1.0, <https://github.com/kevinsblake/NatParksPalettes>

Résumé :

Ce rapport de stage de Master 1 porte sur l'impact de la densité de canopée sur la pollinisation, et plus particulièrement de son impact sur les communautés d'insectes en prenant comme modèle d'étude le châtaignier européen (*Castanea sativa*). Le châtaignier européen présentant la particularité d'avoir des individus mâle-fertiles et mâle-stériles, j'ai comparé l'effet de l'ombre portée sur la canopée avec ceux de la fertilité mâle et de la variété. L'effet de canopée utilise la notion de *canopy packing* mesurée grâce à un indice de compétition. Des « General Logistic Mixed Effects Regression » ont permis de mettre en évidence un impact de la canopée sur le téléphore fauve et la coccinelle à 7 points (Coléoptères), ainsi que sur les Rhizophoridae (Diptères). Ces modèles ont aussi permis de mettre en évidence un impact de la fertilité-mâle sur le téléphore fauve et sur les Calliphoridae et les Syrphidae (Diptères) ainsi que sur les Apidae et les Halictidae (Hyménoptères). Un effet de la variété a été trouvé seulement sur le téléphore fauve (Coléoptères). Les pollinisateurs les plus efficaces semblent être des diptères. Ces données devront être mis en lien avec les mesures de taux de remplissage à l'automne.