

Article original

**Pollinisation de l'artichaut (*Cynara scolymus* L.)
par l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.)
en production de semences hybrides sous abris grillagés**

Nicolas MORISON^a, Bernard E. VAISSIÈRE^{a*}, Francis MARTIN^b,
Pierre PÉCAUT^b, Geneviève CAMBON^c

^a Laboratoire de Pollinisation Entomophile, INRA Station de Zoologie et d'Apidologie,
84914 Avignon Cedex 9, France

^b Station de Génétique et d'Amélioration des Fruits et Légumes,
INRA 84143 Montfavet Cedex, France

^c Laboratoire Paléoenvironnements et Palynologie, EPHE, CNRS UMR 5554, ISEM,
Université Montpellier-II, 34095 Montpellier Cedex 05, France

(Reçu le 12 février 1999 ; révisé le 27 août 1999 ; accepté le 30 septembre 1999)

Résumé – On a étudié le butinage des abeilles domestiques (*Apis mellifera*) et leur efficacité pollinisatrice avec 2 lignées mâle fertiles (MF) et 7 lignées mâle stériles (MS) d'artichaut (*Cynara scolymus*) sous cages « insectproof » pendant 2 ans. Les floraisons MF et MS étaient synchrones et la floribondité de toutes les lignées était comparable. Néanmoins, les densités de butineuses ont varié selon les lignées avec des extrêmes allant de 0,04 à 1,18 abeilles par capitule et le classement des lignées était similaire lors des 2 années. La proportion de capitules MS sans akène a varié de 23 à 100 % et elle était corrélée négativement avec la densité de butineuses, ce qui souligne l'importance de l'attractivité des lignées MS pour leur pollinisation. Le nombre d'akènes des capitules pourvus d'akènes était plus élevé pour les lignées MF que MS, mais il était uniforme pour toutes les lignées MS à chaque saison, ce qui suggère que l'efficacité pollinisatrice des visites d'abeilles était constante sur ces lignées.

pollinisation / *Apis mellifera* / *Cynara scolymus* / semences hybrides / butinage

1. INTRODUCTION

L'artichaut, *Cynara scolymus* L (Asteraceae), est une espèce aujourd'hui multipliée presque exclusivement par voie végé-

tative, ce qui entraîne de nombreux inconvénients limitant l'expansion de la culture : taux de multiplication faible, conditions de reprise et de développement des plantes

* Correspondance et tirés-à-part
E-mail : vaissier@avignon.inra.fr

irrégulières, dissémination des maladies [11, 15, 18]. La multiplication par semence, abandonnée du XVII^e siècle jusqu'à 1960, serait cependant une solution intéressante pour les généticiens comme pour les producteurs car elle permettrait une meilleure homogénéité de développement des plantes [21, 24, 25].

L'obtention de semences de lignées pures par autofécondation semble entraîner des pertes de vigueur, alors que les plantes issues de croisement entre lignées bénéficient d'effet d'hétérosis très marqué apportant une amélioration de la qualité et de l'homogénéité des capitules [9, 11, 17]. Ces croisements sont difficiles à réaliser par castration manuelle des fleurs hermaphrodites, mais l'on dispose aujourd'hui de 2 gènes récessifs de stérilité mâle [20, 22, 26]. L'existence de ces gènes associée à la possibilité de multiplier les lignées mâles stériles par voie végétative, rendent envisageable la production de semences hybrides F1 [19]. Cependant, la production de semences d'artichaut en plein champ pose des problèmes, en partie éliminés par l'utilisation de structures grillagées qui protègent les capitules des insectes ravageurs et des pluies génératrices de pourriture [8, 10, 12, 13].

L'artichaut n'est pas apomictique, ni parthénocarpique et le vent n'étant pas un vecteur de pollen efficace, la pollinisation entomophile constitue un élément essentiel pour obtenir des semences [8, 22]. En plein champ, les capitules sont visités par de nombreux insectes anthophiles recherchant pollen et nectar [1, 10, 25]. De nombreuses espèces d'abeilles telles que les bourdons (*Bombus* sp.), xylocopes (*Xylocopa* sp.), osmies (*Osmia* sp.), et andrènes (*Andrena* sp.) visitent les fleurs d'artichaut, mais l'abeille domestique, *Apis mellifera*, est généralement la plus abondante et elle assure une pollinisation satisfaisante [12, 13]. L'abeille domestique a été aussi communément employée sous cage pour obtenir des semences de lignées pures d'artichaut [8–10, 12, 21] et elle s'est révélée efficace pour la production des semences hybrides sous

cages chez d'autres espèces comme la carotte *Daucus carota* [28], le chou *Brassica oleracea* [14], l'oignon *Allium cepa* [3], et le tournesol *Helianthus annuus* [23].

Nous avons donc utilisé l'abeille domestique comme vecteur de pollen pour obtenir des semences hybrides d'artichaut sous abris grillagés. Les objectifs de notre étude étaient d'analyser et de mettre en relation les différentes étapes de la production de semences, à savoir, la floribondité, l'activité et les comportements de butinage, ainsi que les rendements grainiers.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Matériel végétal et conduite de la culture

L'étude a été conduite sur 2 années (1995 et 1996) à l'INRA d'Avignon dans le sud-est de la France (latitude N 43°54'37", longitude E 4°53'17", altitude 32 m) sur 2 parcelles (A et B) comprenant en période de floraison un tunnel grillagé (10 × 6 × 2,5 m de hauteur au faitage) adapté du dispositif de production de semences de Foury et al. [12]. Dans chacune des 2 parcelles, les plantes étaient disposées en 4 rangs de 12. Dans la parcelle A, une rangée intérieure correspondait aux plantes MF, tandis que dans B, les plantes MF étaient réparties sur 2 moitiés des 2 rangs intérieurs de façon à couvrir la longueur du tunnel. Au moment de la plantation l'été précédant l'étude, chaque parcelle comprenait 12 plantes de lignées mâle fertile (MF) et 36 de lignées mâle stériles (MS), mais il y a eu quelques mortalités pendant les 2 hivers, ce qui n'a pas affecté les proportions de plantes MF et MS sur l'ensemble des 2 parcelles (Tab. I). Les rejets de la première année ont constitué le matériel végétal de la deuxième année, de sorte que 9 des 10 lignées présentes en 1995 ont été conservées en 1996.

Par ailleurs, les lignées MS Violin 41–6 et Violin 41–14 étaient présentes dans les 2 tunnels lors des 2 années afin de servir de

Tableau I. Matériel végétal au moment de la floraison dans les 2 parcelles expérimentales d'artichaut.

Lignée	Effectif de plantes			
	Parcelle A		Parcelle B	
	1995	1996	1995	1996
Lignées mâle fertiles				
Popvert ¹	8	11		
Salambo ¹			11	11
Lignées mâle stériles				
Carole	4	5		
Sabine ¹	6	7		
Sara			6	12
Violin 41-6 ^{1,2}	3	5	5	5
Violin 41-14 ²	10	12	4	2
Volcan 8-10			4	5
Volute 5-11			4	
Volute 12			3	8

¹ Lignée utilisée pour des traitements de pollinisation sur des capitules de premier ordre en 1996.

² Lignée de référence présente dans les 2 parcelles.

lignées témoins pour vérifier l'homogénéité des 2 tunnels.

2.2. Conduite des colonies d'abeilles domestiques

Dans chaque tunnel, on a introduit une petite colonie d'abeilles domestiques (population estimée à 3 300–3 700 individus avec une reine de 1 an) quand au moins 10 % des capitules MF étaient épanouis (Fig. 1). Chaque colonie était disposée dans le coin au nord-est du tunnel et avec l'entrée orientée vers l'intérieur. Chaque tunnel disposait d'un abreuvoir et toutes les colonies ont reçu, en début d'expérience puis 2 semaines après, un nourrissage constitué de 0,4 dm³ de sirop de saccharose (1:1, poids/vol.) et 200 g de pollen en pelotes congelé déposé directement dans les rayons autour du couvain [30].

2.3. Suivi de la floraison

Pour évaluer le synchronisme des floraisons MS et MF, on a relevé le nombre de

capitules épanouis pour chaque lignée et dans chaque parcelle tous les 2 à 4 jours tout au long de la floraison. Un capitule était considéré comme épanoui lorsque les premiers fleurons étaient visibles et comme fané lorsque l'ensemble des fleurons étaient desséchés. On a également vérifié que les capitules MS étaient dépourvus de pollen. Le nombre de capitules récoltés sur chaque plante a servi à mesurer la floribondité des différentes lignées. La deuxième année, tous les capitules ont été étiquetés avec un code de couleur correspondant à chaque jour de suivi afin de pouvoir établir un lien éventuel entre la production d'akènes d'un capitule et sa période de floraison.

2.4. Activité et comportement de butinage

L'activité de butinage a été mesurée tous les 2 à 4 jours par dénombrement instantané des butineuses sur les capitules épanouis de chaque lignée et dans chaque parcelle. Ces mesures ont été faites à 10 h GMT (Greenwich Mean Time) au moment où la

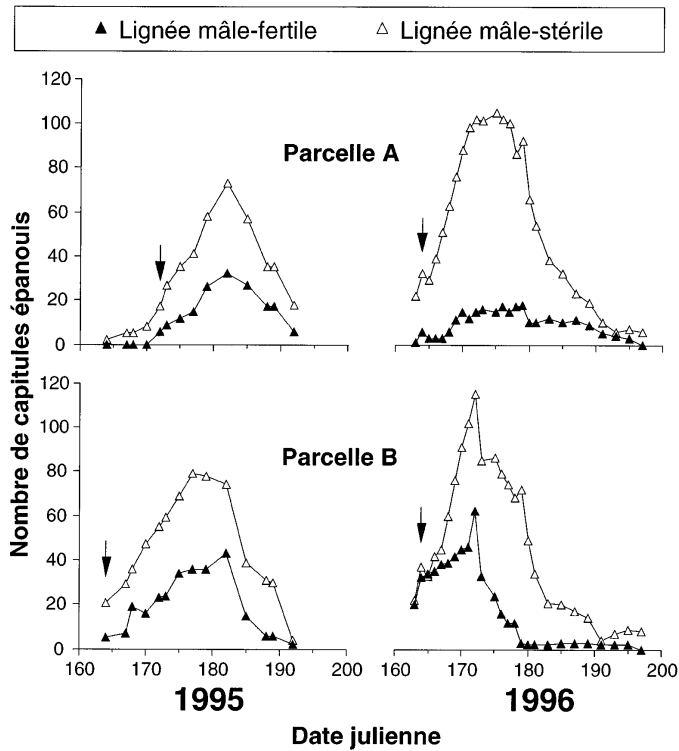


Figure 1. Évolution des floraisons des lignées mâle fertiles et mâle stériles d'artichaut dans les 2 tunnels expérimentaux. La flèche indique la date d'introduction des colonies d'abeilles domestiques dans chaque tunnel.

densité de butineuses est la plus élevée [13]. On relevait à cette occasion la présence ou l'absence de pollen dans leurs corbicules. Pour déterminer les durées de visite, les butineuses ont été chronométrées au moment de leur atterrissage sur des capitules des différentes lignées, ce dans les 2 tunnels et à 3 dates différentes. En particulier, pour les butineuses qui récoltaient du pollen, on a pris en compte l'ensemble des séjours sur le même capitule et des survols au-dessus de celui-ci pendant que l'abeille confectonnait ses pelotes. Pour déterminer le degré de fidélité des butineuses aux lignées MS et MF, on a noté aussi longtemps que possible la succession des capitules visités par une abeille. Le repérage a été effectué, entre 10h et 13h GMT, au hasard et plusieurs fois dans chaque parcelle en période de pleine floraison.

2.5. Traitements de pollinisation

La deuxième année, 4 traitements de pollinisation ont été effectués sur des capitules des 2 lignées MF et de 2 lignées MS (Violin 41-6 et Sabine) (Tab. I). Nous avons choisi des capitules de premier ordre, afin d'opérer sur un matériel homogène, nous les avons préparés selon la méthode de Foury [8] et isolés si nécessaire sous sachets de papier étanches au pollen juste avant l'anthèse des premières fleurs. Ces traitements consistaient en (1) une pollinisation libre avec les capitules exposés aux abeilles pendant toute leur floraison, (2) une auto-pollinisation passive obtenue par ensachage des capitules, (3) une pollinisation manuelle avec de l'auto-pollen obtenu par brossage au pinceau des capitules ensachés et (4) une pollinisation manuelle avec de l'allo-pollen

(même technique que 3). Les traitements 1 à 3 ont été réalisés sur un effectif de 4 capitules par lignée MF, et les traitements 1, 3 et 4 ont été effectués sur les lignées MS à raison de 2 capitules par traitement et par lignée dans chaque tunnel. Les capitules MS traités par pollinisation manuelle (3) correspondaient à des témoins positifs. Les brossages et les pollinisations manuelles ont été effectués avec des pinceaux de soies dures [22] entre 9 h et 11 h, ce qui correspond à la période usuelle de libération du pollen chez l'artichaut [10]. Les pollinisations manuelles ont commencé 24 h après l'apparition des premières lèvres stigmatiques sur les fleurs de la périphérie des capitules et elles ont été répétées 3 à 4 fois ensuite pendant la période de réceptivité stigmatique [8]. Pour obtenir des quantités suffisantes d'allo-pollen, on l'a prélevé au pinceau sur un grand nombre de capitules de lignées diverses cultivées en plein champ.

2.6. Rendement en akènes

Tous les capitules ont été récoltés fin août à la fin du cycle végétatif des plantes, les akènes étant mûrs environ 50 jours après fécondation [8]. L'extraction des akènes a été réalisée manuellement par découpage et dépeçage du coeur de chaque capicule.

2.7. Analyse statistique

Les effectifs d'akènes par capicule et par plante ont été analysés après une transformation $\sqrt{X+1}$, la durée de butinage par capicule après une transformation Log, et les proportions après une transformation Arcsin $\sqrt{\cdot}$ pour stabiliser la variance entre les groupes [29]. Pour les autres variables telles que la densité de butineuses par capicule, on a utilisé des tests non paramétriques [2]. Les tableaux de contingence avec au moins 5 observations attendues par cellule ont été analysés avec des tests de G [29]. Sinon on a calculé la probabilité significative (P) avec 10 000 répétitions d'une simulation pour

calculer le rapport de vraisemblance (Test de Monte Carlo [4]). Pour les suivis de butineuses, afin de tester l'hypothèse d'un butinage aléatoire, on a comparé avec des tests de χ^2 les fréquences des vols entre chacun des 2 types de lignées aux fréquences calculées d'après les effectifs de capitules épanouis pour chaque type. Les moyennes sont rapportées avec leur erreur standard. Les valeurs sont indiquées comme étant significativement différentes si $P \leq 0,05$, sauf lorsque indiqué autrement.

3. RÉSULTATS

3.1. Floraison

Les floraisons des lignées MF et MS se sont déroulées de façon synchrone dans chaque tunnel chaque année ($r \geq 0,955$, $n = 14$ et $P < 0,0001$ en 1995 ; $r \geq 0,700$, $n = 26$ et $P \leq 0,0001$ en 1996 ; Fig. 1). Les proportions de capitules MF épanouis, par rapport au total des capitules épanouis simultanément, ont évolué de façon similaire entre les 2 tunnels chacune des 2 années ($P \geq 0,07$; tests de t en paire pour chaque date). L'importance relative de la floraison mâle était similaire dans les 2 tunnels en 1995 et lors des 2 années dans le tunnel B avec une moyenne de 25 % de capitules MF épanouis sur l'ensemble de la saison. Dans le tunnel A, en 1995 la lignée MF a représenté 29 % du total des capitules, et cette proportion était significativement plus faible en 1996 (15 %).

Pour chacune des lignées de référence (Violin 41-6 et 41-14), la floribondité était similaire dans les tunnels A et B en 1995 et en 1996. Sur la base de ces résultats, on a regroupé les données de chaque tunnel pour chacune des 2 lignées de référence et on a comparé la floribondité des différentes lignées sur l'ensemble des deux tunnels. Le nombre de capitules produit par plante a varié de 1 à 9 en 1995 et de 1 à 12 en 1996, et la floribondité a été similaire pour toutes les lignées avec une moyenne de $5,0 \pm$

0,3 capitules par plante. En particulier, la floribondité était similaire pour les types MF et MS et, au sein de chaque type, entre toutes les lignées.

En 1996, 12 capitules MS se sont épanouis bien après la floraison des capitules MF et sont restés dépourvus d'akène, confirmant de ce fait qu'il n'y a pas eu d'apomixie ni de parthénocarpie sur les lignées MS.

3.2. Activité et comportement de butinage

Les 38 relevés effectués sur les 2 années, ont montré un maximum de 10 abeilles en train de butiner sur un capitule. Les densités de butineuses enregistrées pour les lignées de référence étaient similaires dans les tunnels ($P \geq 0,530$; tests de Wilcoxon) et nous avons donc regroupé les données des 2 tunnels. Lors de chaque année, les densités de butineuses sur les lignées MF comme sur les lignées MS étaient similaires entre les différentes dates d'observation (tests de Friedman).

Les floraisons étaient légèrement décalées entre les 2 tunnels en 1995 de sorte que seules 4 dates d'observation sur 14 ont permis d'obtenir des données simultanément sur l'ensemble des lignées dans les 2 tunnels. En 1996, les lignées dans les 2 tunnels ont fleuri de façon plus synchrone et 17 dates d'observation sur 24 ont permis un relevé simultané sur toutes les lignées. Les densités de butineuses ont varié selon les lignées avec des moyennes saisonnières allant de 0,04 à 1,18 abeilles par capitule en 1995 et de 0,04 à 0,67 abeille par capitule en 1996 ($P < 0,001$; tests de Friedman sur 4 dates prises comme blocs et 10 lignées en 1995, et sur 17 dates et 9 lignées en 1996; Fig. 2). L'activité de butinage a été similaire lors des 2 saisons sur les différentes lignées, à l'exception des lignées Popvert et Salambo (MF) et Sabine (MS) pour lesquelles les densités de butineuses étaient plus élevées en 1995 qu'en 1996 (tests de Mann-Whitney;

Fig. 2). Les densités moyennes de butineuses sur les différentes lignées lors des 2 années étaient significativement associées (coefficient de corrélation de Spearman $r_s = 0,695$; $n = 9$; $P = 0,023$) et cette association existait aussi en considérant uniquement les lignées MS ($r_s = 0,703$; $n = 7$; $P = 0,041$).

En ce qui concerne les butineuses de pollen, les densités étaient similaires sur les 2 lignées MF lors des 2 années, mais il y avait moins de butineuses de pollen en 1996 ($P = 0,006$; test de Mann-Whitney). En 1995, on a noté une seule abeille pourvue de pelotes sur les 353 butineuses dénombrées sur les capitules MS et en 1996, on a

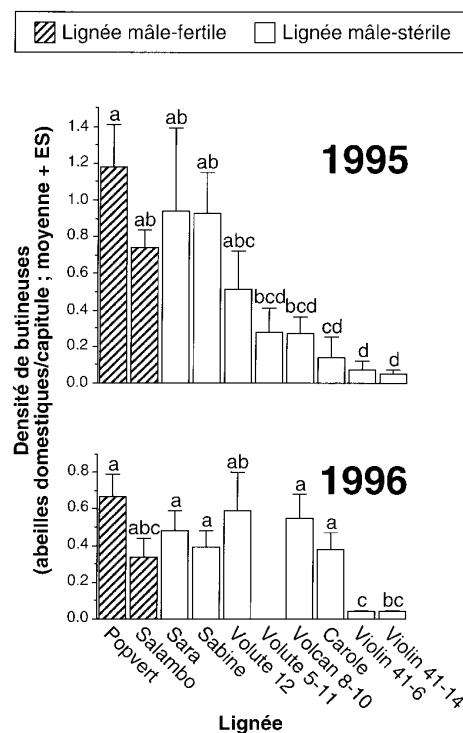


Figure 2. Effet de la lignée sur l'activité de butinage des abeilles domestiques sur artichaut entre 10 h et 13 h. Les moyennes surmontées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au sein d'une année au seuil d'erreur globale $P = 0,05$ (test de comparaison multiple des moyennes consécutif à un test de Friedman).

noté 2 abeilles avec pelotes sur les 671 observées sur des capitules MS ; ces proportions étaient similaires (moyenne de 0,3 %) et, pour chaque année, très significativement inférieures à la proportion de butineuses avec pelotes observées sur les lignées MF.

La durée moyenne de butinage sur un capitule était de 15 min et les 103 butineuses observées ont passé entre 2 s et 44 min sur un capitule. Les analyses de ces valeurs n'ont mis en évidence aucun effet significatif du type de lignée visitée, de la présence de pollen dans les corbicules, de l'année, de la date et ni de l'heure d'observation ($P \geq 0,155$).

Par ailleurs, sur l'ensemble des 2 jours de suivi de butineuses, on a observé 31 abeilles sans pelote qui ont effectué un total de 75 visites et 44 vols entre capitules. Les butineuses n'ont pas visité les 2 types de lignées de façon aléatoire ($P \leq 0,003$). Les vols entre capitules MF étaient 5 fois plus nombreux qu'attendu tandis que les vols entre capitules MS étaient deux fois moins nombreux qu'attendu sur la base des effectifs de capitules de chaque type. Globalement les fréquences de changement entre lignées MS et MF n'étaient pas significativement différentes des valeurs attendues sur la base des effectifs de capitules de chaque type.

3.3. Rendement de semences

Les résultats des 2 années en termes de nombre de capitules pourvus d'akènes et de rendement d'akènes par capitule pour les lignées de référence étaient similaires pour les tunnels A et B ($P \geq 0,15$) et les données de ces 2 tunnels ont donc été regroupées.

La proportion de capitules sans akène était homogène entre les différentes plantes au sein de chacune des lignées, mais elle a varié de façon très significative entre les types de lignée avec respectivement 7,5 % et 67,8 % de capitules sans akène pour les lignées MF et MS en 1995 et 18,3 % et

46,2 % en 1996 ($P < 0,001$). Lors de chaque saison, la proportion de capitules vides était similaire entre les 2 lignées MF ($P \geq 0,10$), mais elle a varié de façon considérable entre les lignées MS ($P < 0,001$; Tab. II). La proportion de capitules vides était similaire lors des 2 années pour toutes les lignées à l'exception Violin 41-14 et Carole, 2 lignées MS pour lesquelles il y avait plus de capitules vides en 1995 qu'en 1996 ($P \leq 0,002$). Si l'on ne considère que les capitules avec akènes, la production par capitule a varié en fonction du type de lignée lors des 2 années ($P < 0,001$) avec des extrêmes allant de 1 à 621 akènes pour les capitules MF et de 1 à 376 akènes pour les capitules MS. Au sein des lignées MS, les valeurs étaient similaires entre lignées lors de chaque année ($P \geq 0,07$; Tab. II). La production d'akènes par plante a varié selon le type de lignée entre 14 et 1 410 akènes pour les plantes MF et 0 et 466 akènes pour les plantes MS (Fig. 3). La production par plante était similaire pour les 2 lignées MF en 1995, mais pas en 1996, et pour les plantes MS, elle a varié entre les lignées lors des 2 années avec des moyennes allant de 0 à 180 akènes par plante ($P < 0,001$). Lors de chacune des 2 années, la production moyenne d'akènes par plante MS était corrélée négativement avec la proportion de capitules vides ($P \leq 0,03$), mais pas avec la floribondité moyenne de la lignée. Il y avait aussi une corrélation négative entre la proportion de capitules sans akène d'une lignée et l'activité de butinage évaluée sur la saison sur cette lignée aussi bien en 1995 qu'en 1996 (Fig. 4). Ces résultats suggèrent que l'activité de butinage constituait bien un facteur limitant de la production de semences pour certaines lignées MS.

3.4. Traitements de pollinisation

Les réponses des 2 lignées MF aux 2 traitements de pollinisation ont été différentes ($P = 0,008$ pour l'interaction traitement X lignée). La pollinisation manuelle avec de

Tableau II. Composantes du rendement en akènes pour les différentes lignées d'artichaut en production de semences hybrides.

Lignée	1995			1996		
	Nombre de capitules	Proportion de capitules sans akène (%)	Effectif d'akènes /capitule avec akènes	Nombre de capitules	Proportion de capitules sans akène (%)	Effectif d'akènes /capitule avec akènes
Lignées mâle fertiles						
Popvert	44	4,5 a ¹	77,1 ab	31	9,7 a	244,8 a
Salambo	49	10,2 ab	73,2 a	51	23,5 abc	63,3 b
Lignées mâle stériles						
Volcan 8–10	21	33,3 abc	9,9 bc	26	26,9 abc	30,1 bc
Volute 12	15	46,7 bc	19,1 abc	36	27,8 abc	37,0 bc
Sara	37	24,3 ab	10,0 c	69	24,6 abc	41,5 bc
Sabine	27	37,0 bc	6,9 c	44	40,9 bcd	26,0 bc
Carole	14	71,4 cd	3,8 c	31	22,6 abc	11,0 c
Violin 41–14	68	89,7 d	2,4 c	92	62,0 cd	16,6 c
Violin 41–6	38	97,4 d	1,0 c	48	91,7 e	15,2 bc
Volute 5–11	26	100,0 d	–	–	–	–

¹ Les moyennes suivies d'une lettre différente au sein d'une colonne sont significativement différentes de $P = 0,05$ (comparaisons des intervalles de confiance à 95 % établis pour des distributions binomiales pour les proportions et tests de comparaison multiple des moyennes de Tukey-Kramer pour les effectifs).

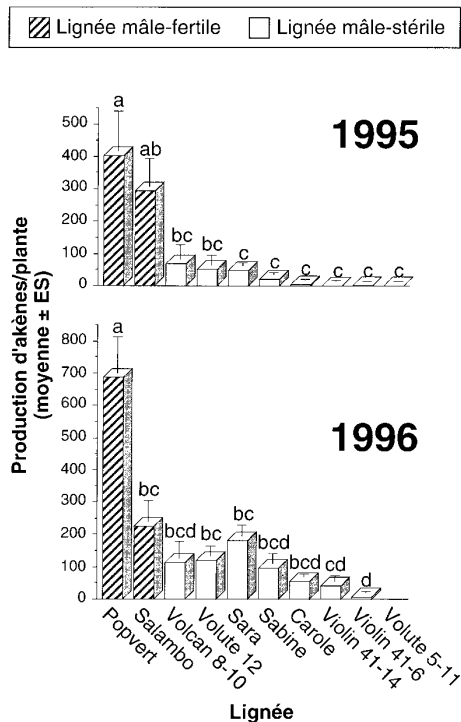


Figure 3. Effet de la lignée sur le rendement en semences des plantes d'artichaut. Les moyennes surmontées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au sein d'une année au seuil $P = 0,05$ (test de comparaison multiple des moyennes de Tukey-Kramer).

l'auto-pollen a donné une moyenne de 8 et 280 akènes par capitule chez Popvert et Salambo, respectivement ($P = 0,001$). Par contre, la pollinisation libre a donné des résultats similaires chez les 2 lignées avec une moyenne de 147 ± 54 akènes/capitules ($P = 0,605$). Ces résultats indiquent que les niveaux d'auto-fertilité des 2 lignées MF étaient différents, Popvert étant faiblement auto-fertile au contraire de Salambo, et cette variabilité du niveau d'auto-fertilité entre les lignées d'artichaut a déjà été observée [22].

Les capitules de Violin 41-6 ont réagi de façon similaire dans les 2 tunnels et l'on a donc regroupé les données des 2 tunnels

pour analyser les résultats. Tous les capitules MS en pollinisation manuelle avec de l'auto-pollen étaient vides d'akène, comme leur stérilité mâle le laissait supposer. Les réponses de Sabine et de Violin 41-6 aux 2 autres traitements de pollinisation étaient similaires avec un effet très significatif de la pollinisation manuelle par rapport à la pollinisation libre ($P < 0,0001$) et pas d'effet de la lignée. Les capitules en pollinisation libre n'ont donné que $0,7 \pm 0,5$ akène par capitule alors que ceux pollinisés manuellement ont produit 40 ± 10 akènes, ce qui montre à quel point la pollinisation libre a été inadéquate chez ces deux lignées MS.

DISCUSSION

Les capitules MF laissés en auto-pollinisation passive étaient sans akène, ce qui confirme les résultats d'études antérieures [8, 22] et démontre le rôle essentiel des insectes dans la pollinisation des lignées d'artichaut même pourvues de pollen. Les rendements d'akènes obtenus en pollinisation libre sur les lignées MF étaient similaires ou supérieurs à ceux obtenus en pollinisation manuelle avec de l'auto-pollen, ce qui confirme que l'abeille domestique est un bon agent pollinisateur de ces lignées. Mais il n'en a pas été de même pour toutes les lignées MS et nos résultats montrent que, même sous cage et donc en l'absence de compétition, certaines lignées MS d'artichaut n'ont pratiquement pas été visitées et leur production de semences a été faible à nulle. Ce résultat est comparable à celui obtenu par Erickson et al. [6] en production de semences hybrides de carotte sous cages avec des abeilles domestiques. Notre étude a été conduite sur 2 ans, mais la position des plantes dans les tunnels est un facteur que nous n'avons pas randomisé et qui s'est retrouvé confondu avec l'effet lignée puisque la majorité des lignées sont restées aux mêmes places durant les 2 années. Néanmoins les quantités d'akènes par plantes des lignées MS indiquent que leur position

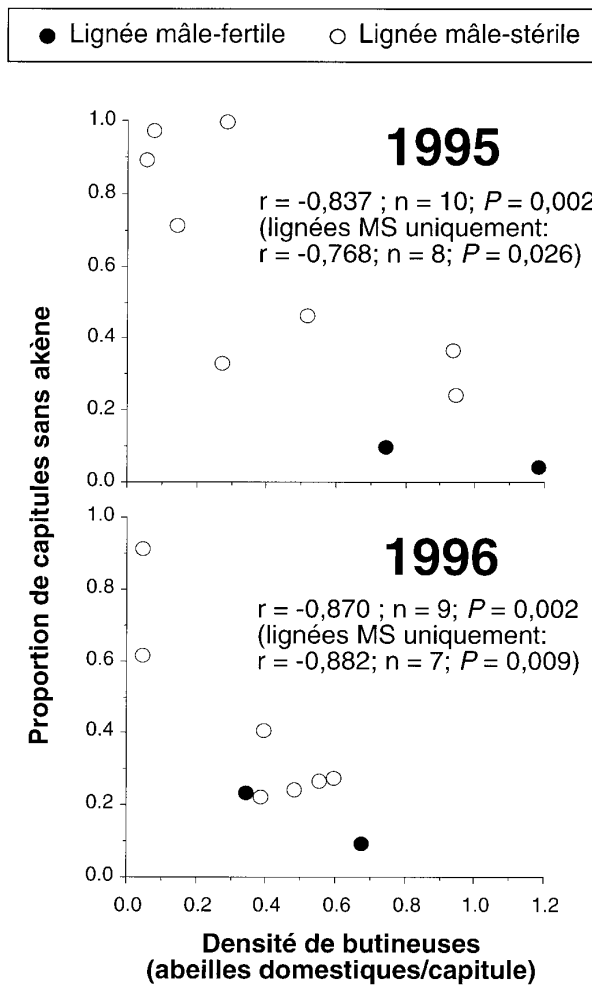


Figure 4. Relation entre la proportion de capitules sans akène et l'activité de butinage des différentes lignées chez l'artichaut.

relative par rapport aux plantes MF à l'intérieur des tunnels n'a pas eu d'effet sur leur pollinisation. En effet si l'on prend l'exemple des lignées Sara et Volute 12, dans le tunnel B pour les 2 années, les rendements d'akènes étaient similaires quelles que soient les positions relatives par rapport aux plantes MF. D'autres exemples analogues sont fournis dans le tunnel A pour la lignée Sabine et dans les tunnels A et B pour les lignées Violin 41-6 et 41-14. La variabilité des rendements d'akènes des différentes lignées MS et la constance du clas-

sement (en termes d'akènes par capitule ou par plante) de ces lignées lors des 2 années suggère que ces différences de production avaient bien une origine génétique et pas seulement environnementale.

La variabilité de l'activité de butinage entre les lignées MS d'artichaut et la similarité du classement des densités moyennes de butineuses sur les différentes lignées lors des 2 années suggèrent que ces différences d'attractivité étaient aussi d'origine génétique. Le nectar constitue la seule ressource butinable dans les fleurs MS qui sont visitées

à plus de 99 % par des butineuses de nectar et les différences d'attractivité entre lignées MS pourraient refléter des différences de production nectarifère et/ou d'accessibilité ou de composition du nectar. De telles variations concomitantes de la production nectarifère et de l'attractivité vis-à-vis des abeilles domestiques ont été mises en évidence entre des lignées MS de carotte et de piment [5, 27] et Fonta et al. [7] ont démontré que la composition glucidique du nectar de tournesol pouvait varier selon les lignées parentales d'hybrides et affecter l'activité de butinage sur ces lignées. Il serait donc important, pour les sélectionneurs, de caractériser la production nectarifère des différentes lignées pour confirmer l'influence de ce facteur sur l'attractivité des capitules. Ceci d'autant que l'on a montré sur 2 saisons que la proportion de capitules sans akène d'une lignée était bien corrélée avec la densité de butineuses.

Suivant Vaissière et al. [31], nous avons postulé que (1) la proportion de capitules vides d'une lignée MS permet d'estimer l'activité moyenne de butinage sur cette lignée tandis que (2) le nombre d'akènes par capicule plein traduit l'efficacité pollinisatrice des visites reçues. Dans cette étude, nous avons mesuré la densité de butineuses sur les différentes lignées et constaté l'étroite relation entre la proportion de capitules vides d'une lignée MS et la densité moyenne de butineuses sur les capitules de cette lignée sur les 2 années de mesure, ce qui vient conforter *a posteriori* notre premier postulat. En 1995 comme en 1996, l'effectif moyen d'akènes par capicule plein des différentes lignées MS n'était pas corrélé avec l'activité de butinage, ni avec la proportion de capitules pleins. Ce qui ne va pas à l'encontre de notre deuxième postulat, à savoir que l'effectif moyen d'akènes des capitules pleins traduit bien l'efficacité pollinisatrice des visites reçues indépendamment de l'activité de butinage sur la lignée considérée. L'absence d'effet de la lignée MS sur l'effectif moyen d'akènes par capicule plein, aussi bien en 1995 qu'en 1996, suggère que l'efficacité pollinisatrice des visites reçues

était similaire pour toutes les lignées MS. Cette conclusion renforce l'importance de l'attractivité des capitules comme facteur d'amélioration de la pollinisation et de la production d'akènes des lignées MS chez l'artichaut en production de semences hybrides. La production plus importante d'akènes par capicule plein observée les 2 années chez les lignées MF par rapport aux lignées MS montre que l'efficacité pollinisatrice des visites était plus élevée sur les capitules MF.

Si l'on compare les productions d'akènes des lignées MS par capicule et par plante entre les 2 années, on remarque qu'elles ont été globalement plus élevées en 1996, ce qui nous laisse penser que les conditions de pollinisation des lignées MS ont changé. Parmi ces conditions, l'augmentation de la quantité pollen disponible peut être envisagée. La proportion de capitules MF par rapport aux MS est restée constante pour la lignée Salambo alors que pour Popvert cette proportion a diminué de moitié, ce qui laisse supposer que la disponibilité en pollen n'est pas responsable entre 1995 et 1996 de la meilleure production observée en 1996. L'activité de butinage a été similaire lors des 2 années sur les différentes lignées MS ce qui suggère que l'efficacité pollinisatrice des butineuses a été meilleure en 1996. Or en 1995 la moyenne saisonnière était de 0,1 abeille butineuse de pollen par capicule MF, soit 5 fois plus qu'en 1996. Les butineuses qui récoltaient du pollen ne visitaient pratiquement pas les capitules MS et elles emportaient à la ruche du pollen, qui n'était plus de ce fait disponible pour la pollinisation. Le pool de pollen disponible dans une enceinte grillagée est très limité et c'est pourquoi nous pensons que cette différence de comportement de butinage est suffisante pour expliquer la différence d'efficacité pollinisatrice entre les 2 années. Cette hypothèse reste à vérifier, mais elle souligne l'importance de la conduite des colonies d'abeilles domestiques pour obtenir une pollinisation satisfaisante de façon fiable en production de semences hybrides sous abri.

Au vu de nos résultats, il serait aussi intéressant d'essayer d'autres espèces d'insectes pollinisateurs. Le bourdon *Bombus terrestris* semble particulièrement indiqué puisqu'il butine couramment les capitules d'artichaut en plein air [10, 13, 25], et il a été utilisé avec succès pour produire des semences hybrides de tournesol sous abri [23]. L'efficacité pollinisatrice individuelle des bourdons est souvent élevée du fait de leur moindre fidélité à une lignée parentale donnée [7, 23] et des quantités importantes de pollen qu'ils peuvent transporter sur leur corps [16]. Néanmoins Parker [16] a montré que l'efficacité pollinisatrice individuelle des bourdons sur les lignées MS de tournesol en plein air était trois fois plus faible que celle des abeilles domestiques. Et Free & Williams [14] sur chou et Pham-Delègue et al. [23] sur tournesol ont observé que les préférences des lignées MS et MF étaient similaires pour les butineuses de *B. terrestris* et d'*A. mellifera*. L'efficacité pollinisatrice des colonies de bourdons reste donc à vérifier pour l'artichaut en production de semences hybrides sous abri.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient René Paris pour la préparation des colonies d'abeilles domestiques, Richard Rust et Monique Monfrin pour leur aide dans la réalisation de l'étude, et Jean Corre, Guy Rodet et Jean-Paul Torregrossa pour leur soutien.

Extended summary – Pollination of globe artichoke (*Cynara scolymus* L.) by honey bees (*Apis mellifera* L.) to produce hybrid seed under enclosure. Globe artichoke is currently multiplied mainly by vegetative means, but the planting of seeds could lead to easier cropping practices and improved yields. This is especially true with hybrid seeds which could be produced using the two genetic male-sterility systems available. For two years, we studied the effectiveness of honey bees as pollinators to produce

hybrid seeds of globe artichoke under insect-proof enclosures. We used two adjacent 10 × 6 m tunnels covered with 1-mm mesh screen and planted with 2 male-fertile (MF) and 7 male-sterile (MS) lines (Tab. I). Each tunnel was provided with a colony of 3,500 bees at the onset of MF flowering. Flowering of MS and MF lines was well synchronized (Fig. 1), and the number of flower heads per plant was similar for all lines. Yet, there were over 10-fold differences in both years in the density of foragers that visited the various lines with extremes of 0.04 to 1.18 honey bees per head (Fig. 2). Some foragers collected pollen, but these were rarely seen on MS heads. The ranking of MS lines in terms of forager density was similar over both seasons, which suggests that the differences in attractiveness among these lines were of genetic origin and probably resulted from differences in nectar availability or composition. Yield of achenes per plant also varied significantly among lines (Fig. 3). The proportion of heads that were empty ranged from 23% to 100% among MS lines, and for each season was negatively correlated with the average forager density on each line (Fig. 4). The number of achenes per head in the flower heads which were not empty did not vary significantly among MS lines (Tab. II), which suggests that the pollination effectiveness of honey bee visits was similar among these different lines. This achene content was greater in MF heads, which is consistent with a greater pollination effectiveness of honey bees in this inflorescence due to the presence of pollen and some self-fertility in MF lines. The overall forager density was similar between the two seasons as was the proportion of empty MS heads, but the achene content of non-empty MS heads was significantly greater in the second year than in the first one (Tab. II). This suggests that the pollination effectiveness of individual visits was greater in the second year. Pollen availability was similar in both seasons, but there were 5 times fewer foragers collecting pollen in the

second year compared to the first one. The pool of pollen is limited when producing hybrid seed, especially in confined environments, and our results suggest that in these situations the level of pollen collection may negatively affect the pollination activity of honey bee colonies.

pollination / *Apis mellifera* / *Cynara scolymus* / hybrid seeds / foraging

Zusammenfassung – Bestäubung von Artischoken (*Cynara scolymus* L.) durch Honigbienen (*Apis mellifera* L.) zur Erzeugung von Hybriden unter Gitterzelten. Artischoken werden in der letzten Zeit hauptsächlich vegetativ vermehrt. Das Aussäen von Samen könnte zu einfacheren Erntemethoden und erhöhter Ausbeute führen. Das gilt vor allem für Hybridsamen, die man durch die Nutzung von zwei vorhandenen genetisch männlich sterilen Systemen erzeugen könnte. Zwei Jahre lang untersuchten wir die Leistung von Honigbienen als Bestäuber zur Erzeugung von Hybridsamen von Artischoken in für Insekten undurchlässigen Zelten. Wir benutzten 2 benachbarte 10 × 6 m lange Tunnel, die mit einem Gitternetz (Maschenweite 1mm) überzogen waren. Sie waren mit 2 männlich fertilen (MF) und 7 männlich sterilen (MS) Linien bepflanzt (Tab. I). Mit Beginn der MF Blüte wurde in jeden Tunnel ein Volk mit 3.500 Bienen gestellt. Die Blüte von MS und MF Linien war gut synchronisiert (Abb. 1), und die Anzahl der Blüten pro Blütenkopf war bei allen Linien ähnlich. Trotzdem ergaben sich Unterschiede im Bereich einer Zehnerpotenz in beiden Versuchsjahren in der Zahl der Sammlerinnen, die die verschiedenen Linien besuchten. Die Extremwerte lagen zwischen 0,04 und 1,18 Honigbienen pro Blütenkopf (Abb. 2). Einige Bienen sammelten Pollen, aber diese wurden selten auf den MS Blütenköpfen gesehen. Die Rangfolge der MS – Linien, ausgedrückt als Bienendichte, war in beiden Saisonen ähnlich. Daher sind die Unterschiede in der Attraktivität dieser Linien

wahrscheinlich genetisch bedingt und vermutlich auf Unterschiede im Nektarangebot oder seiner Zusammensetzung zurückzuführen. Die Ausbeute der Achänen (Schließfrüchte) pro Pflanze variierte ebenfalls signifikant bei den Linien (Abb. 3). Der Anteil der leeren Blütenköpfe schwankte zwischen 23 % und 100 % bei den MS – Linien und korrelierte in jeder Saison negativ mit der durchschnittlichen Bienendichte auf jeder Linie (Abb. 4). Die Anzahl der Samen pro Blütenkopf innerhalb der nicht leeren Gruppe unterschied sich nicht signifikant innerhalb der MS – Linien (Tab. II). Demnach war die Bestäubungsleistung der Bienenbesuche bei den verschiedenen Linien ähnlich. Die Zahl der Achänen war jedoch bei MF - Köpfen größer, dies stimmt mit der höheren Bestäubungsleistung der Honigbienen bei diesen Blüten auf Grund des vorhandenen Pollens und der Selbstbefruchtung bei MF - Linien überein.

Insgesamt war sowohl die Bienendichte während der beiden Saisonen als auch das Verhältnis der leeren MS – Köpfe ähnlich, aber der Inhalt an Achänen war im zweiten Jahr signifikant höher als im ersten (Tab. II). Daraus schließen wir, dass die Bestäubungsleistung der einzelnen Blütenbesuche im 2. Jahr größer war. Pollen stand in beiden Jahren in ähnlicher Menge zur Verfügung, aber es gab 5 mal weniger Pollensammlerinnen im 2. als im 1. Jahr. Die Pollenmenge ist bei der Erzeugung von Hybridsamen begrenzt, besonders unter abgeschlossenen Bedingungen. Unsere Ergebnisse legen den Schluss nahe, dass der Grad der Verfügbarkeit von Pollen die Bestäubungsaktivität der Bienenvölker negativ beeinflussen könnte.

Bestäubung / *Apis mellifera* / *Cynara scolymus* / Hybridsamen / Ausbeute

RÉFÉRENCES

- [1] Cirnu I., Artichoke (*Cynara scolymus*) and Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) – two valuable late sources of nectar and pollen, Apic. Rom. 63 (1988) 7–8 (in Rumanian).

- [2] Daniel W.W., Applied non-parametric statistics, Houghton Mifflin, Boston, MA, 1978.
- [3] Dowker B.D., Currah L., Horobin J.F., Jackson J.C., Faulkner G.J., Seed production of an F1 hybrid onion in polyethylene tunnels, *J. Hortic. Sci.* 60 (1985) 251–256.
- [4] Engels W., Monte Carlo $2 \times N$ and $R \times C$ contingency table test, Genetics Department, Univ. Wisconsin. Madison, WI, 1988.
- [5] Erickson E.H., Peterson C.E., Asynchrony of floral events and other differences in pollinator foraging stimuli between fertile and male-sterile carrot inbreds, *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 104 (1979) 639–643.
- [6] Erickson E.H., Peterson C.E., Werner P., Honey bee foraging and resultant seed set among male-fertile and cytoplasmically male-sterile carrot inbreds and hybrid seed parents, *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 104 (1979) 635–638.
- [7] Fonta C., Pham-Delègue M.H., Marilleau R., Douault P., Masson C., Pouvreau A., Relations entre le comportement de butinage d'*Apis mellifica* L. et *Bombus terrestris* et la composition glucidique des nectars de tournesol, in: Taséi J.N. (Ed.), Proc. 5th Int. Symp. Pollination, INRA, Paris, 1984, pp. 39–50.
- [8] Foury C., Étude de la biologie florale de l'artichaut (*Cynara scolymus* L.) ; application à la sélection, 1^{ère} partie : données sur la biologie florale, *Ann. Amélior. Plantes* 17 (1967) 357–373.
- [9] Foury C., Martin F., Etude des possibilités de création et d'utilisation de variétés d'artichaut issues de semences, in: Atti 2^o Congr. Int. sul carciofo. 22–24 November 1974, Bari-Italia, Ed. Minerva Medica-Torino, 1974, pp. 667–679.
- [10] Foury C., Delage C., Possibilités de l'utilisation de l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.) pour la production de semences d'artichaut (*Cynara scolymus* L.) et de cardon (*Cynara cardunculus* L.), in: Taséi J.N. (Ed.), Proc. 5th Int. Symp. Pollination, INRA, Paris, 1984, pp. 329–333.
- [11] Foury C., Pécaut P., Quelques aspects du développement de l'artichaut (*Cynara scolymus* L.) : problèmes posés par la substitution de la reproduction sexuée à la multiplication végétative, *C. R. Acad. Agric. France* 5 (1988) 85–92.
- [12] Foury C., Martin F., Imperiali M., Remarques sur la production des semences d'Artichaut (*Cynara scolymus* L.), *Ann. Amélior. Plantes* 28 (1978) 45–60.
- [13] Frediani D., Pinzauti M., Osservazioni sull'impollinazione entomofila del carciofo, *Apic. Mod.* 74 (1983) 83–88.
- [14] Free J.B., Williams I.H., Foraging behaviour of honey bees and bumble bees on brussels sprout grown to produce hybrid seed, *J. Apic. Res.* 22 (1983) 94–97.
- [15] Le Saint J.P., Corre J., Les artichauts de demain, Aujourd'hui et Demain 43 (1994) 1–5.
- [16] Parker F.D., How efficient are bees in pollinating sunflowers?, *J. Kans. Entomol. Soc.* 54 (1981) 61–67.
- [17] Pécaut P., Globe artichoke *Cynara scolymus* L., in: Kalloo G., Bergh B.O. (Eds.), Genetic improvement of vegetable crops, Pergamon Press, Oxford, 1993, pp. 737–746.
- [18] Pécaut P., Les artichauts, *Sauve qui Peut Sauve qui Veut* 32 (1995) 6–7.
- [19] Pécaut P., Foury C., L'artichaut, in: Gallais A., Bannerot H. (Eds.), Amélioration des espèces végétales cultivées : objectifs et critères de sélection, INRA Paris, 1992, pp. 460–470.
- [20] Pécaut P., Martin F., Recherches sur l'artichaut, INRA Editions, Paris, 1994, pp. 9–13.
- [21] Pécaut P., Foury C., Rico F., Martin F., Bilan d'un premier cycle de sélection de variétés d'artichaut à semer, in: 3^o Congresso internazionale di studi sul carciofo, Bari, 1981, pp. 615–627.
- [22] Perrino P., Pacucci G., Indagine su alcune tecniche di autofecondazione e di incrocio nel carciofo (*Cynara scolymus* L.), *Sementi Elette* 20 (1974) 3–10.
- [23] Pham-Delègue M.H., Fonta C., Masson C., Douault P., Étude comparée du comportement de butinage d'insectes pollinisateurs (abeilles domestiques *Apis mellifica* L. et bourdons *Bombus terrestris* L.) sur les lignées parentales d'hybrides de tournesol *Helianthus annuus* L., *Oecol. Applic.* 6 (1985) 47–67.
- [24] Pochard E., Foury C., Chambonnet D., Il miglioramento genetico del carciofo, in: Atti 1^o Cong Intern. sul Carciofo, Bari, Italia, 20–24 November 1967, Ed. Minerva Medica, 1968, pp. 117–143.
- [25] Porcelli S., Miglioramento genetico del carciofo attraverso l'incrocio intervarietale, in: Atti I Congr. Inter Studi sul Carciofo, Bari, Italia, 20–24 November 1967, Ed. Minerva Medica, 1968, pp. 175–179.
- [26] Principe J.A., Male-sterility in artichoke, *HortSci.* 19 (1984) 864.
- [27] Rabinowitch H.D., Fahn A., Meir T., Lensky Y., Flower and nectar attributes of pepper (*Capsicum annuum* L.) plants in relation to their attractiveness to honey bees (*Apis mellifera* L.), *Ann. Appl. Biol.* 123 (1993) 221–232.
- [28] Rodet G., Torre Grossa J.P., Bonnet A., Foraging behavior of *Apis mellifera* L. on male-sterile and male-fertile inbred lines of carrot (*Daucus carota* L.) in gridded enclosures, *Acta Hort.* 288 (1991) 371–375.
- [29] Sokal R.R., Rohlf F.J., Biometry, 3d. ed. Freeman, San Francisco, 1995.
- [30] Taber S., Rearing honey bees when you need them, *Am. Bee J.* 118 (1978) 408–411.
- [31] Vaissière B.E., Moffett J.O., Loper G.M., honey bees (*Apis mellifera* L.) as pollinators for hybrid cotton seed production on the Texas High Plains, *Agron. J.* 76 (1984) 1005–1010.

