



Comportement de butinage de l'abeille domestique et des abeilles sauvages dans des vergers de pommiers en Belgique

A. Jacob-Remacle

Unité de zoologie générale appliquée (Pr. C. Gaspar), Faculté des Sciences agronomiques, B-5800 Gembloux, Belgique

(reçu le 16 mai 1988, accepté le 16 mars 1989)

Résumé — Au cours des printemps 1986 et 1987, l'auteur a étudié les Apoïdes pollinisateurs de la variété de Pommier Jonagold dans 4 vergers localisés dans la région de Waremmе-Hannut. Outre l'inventaire des espèces, cette recherche a pour but l'estimation de la densité à l'hectare des 3 groupes d'Apoïdes (Abeille domestique, Abeilles solitaires et Bourdons) et l'observation du comportement de butinage des principaux pollinisateurs. La méthode de comptage appliquée est celle du transect. A côté de l'Abeille domestique qui constitue selon les vergers de 73 à 99% des Apoïdes, les espèces les plus recensées sont *Andrena sabulosa* (Scopoli) et *A. haemorrhoea* (F.). D'après la vitesse de butinage, les pollinisateurs se répartissent en 4 catégories : *Andrena* : 2-4 fleurs/min; Abeille domestique : 6-8 fleurs/min; *Osmia* et *Anthophora* : 14-15 fleurs/min et Bourdons : 17-18 fleurs/min. Chez *Apis mellifera* L., l'écart entre le nombre de fleurs visitées par minute et le nombre de visites «pollinisantes» par minute varie selon les années.

Apoïdes — pollinisateur — comportement de butinage — densité de population — verger

Introduction

L'Abeille domestique (*Apis mellifera* Linnaeus) est, en Belgique comme ailleurs, le pollinisateur numériquement le plus important dans les vergers de Pommier.

La bibliographie traitant de la pollinisation du Pommier par cet insecte est abondante (Free, 1970; Klug, 1984). Le rôle joué par les Abeilles sauvages, Bourdons et Abeilles solitaires, a notamment été étudié par Brittain (1933), Boyle et Philo-

gène (1983) au Canada, Chambers (1946) en Grande-Bretagne, Anasiewicz et Warakomska (1971) en Pologne, Chan-sigaud (1972 et 1975) en France, Paarmann (1977) et Klug (1984) en Allemagne de l'Ouest, Schreck et Schedl (1979) en Autriche.

De nombreux facteurs interviennent simultanément dans la détermination de l'efficacité des espèces en tant qu'agents de pollinisation : la taille et la pilosité dont dépend la quantité de pollen transporté par le corps de l'insecte, la vitesse de

butinage, la fréquence des contacts avec les stigmates et les anthères lors des visites florales, le pouvoir germinatif du pollen transporté, la fidélité à l'espèce végétale concernée, la fidélité à la variété commerciale (pour les variétés cultivées nécessitant une pollinisation croisée), le seuil d'activité en relation avec les paramètres climatiques, la densité de population.

Les objectifs de la présente étude, qui s'intéresse à quelques-uns des facteurs précipités, sont l'inventaire des Apoïdes pollinisateurs du Pommier dans une région belge de production fruitière, l'estimation de la densité à l'hectare des 3 groupes d'Apoïdes (Abeille domestique, Abeilles solitaires, Bourdons), l'observation du comportement de butinage des principaux pollinisateurs et, pour terminer, l'estimation de la vitesse de butinage des pollinisateurs les plus abondants.

Matériel et Méthodes

L'étude a porté sur la seule variété Jonagold, variété triploïde issue d'un croisement entre Golden Delicious et Jonathan (De Coster, 1977; Gauthier, 1978). Cette variété récente est, à l'heure actuelle, la plus plantée en Belgique et est en passe d'y devenir la variété de Pommier dominante, Golden Delicious accusant une nette régression. Dans la région considérée, la floraison de Jonagold débute habituellement à la fin du mois d'avril. En 1986, elle a accusé un net retard (premières fleurs le 12 mai) et s'est déroulée dans des conditions météorologiques normales. Quant à la floraison de 1987 qui a commencé fin avril, elle s'inscrit dans un mois de mai très anormalement froid et nuageux (un seul jour à température maximale > 20 °C).

Les inventaires et observations des insectes pollinisateurs ont eu lieu en 1986 et 1987 dans 4 vergers situés près de Wareme et de Hannut, en Hesbaye liégeoise, région limoneuse de grandes cultures. Le système de

plantation est très intensif : 2 380 arbres/ha disposés en rangs doubles dans la parcelle de Rosoux-Crenwick, environ 3 700 arbres/ha disposés en rangs triples dans les parcelles des Waleffes, de Bovenistier et de Cras-Avernas. Le sujet porte-greffe est le M 9; les variétés pollinisatrices sont Idared, Gloster et Discovery, seules ou en mélange, à raison d'un arbre pour 11 ou 12 arbres de la variété commerciale. Un rucher très réduit est installé pendant la floraison à Cras-Avernas (5 ruches disposées au centre de la plantation de 9 ha).

La méthode de comptage appliquée est celle du transect (entre autres : Lecomte, 1962a; Pesenko, 1972; Taséi, 1976; Banaszak, 1980; Parker, 1981; Teräs, 1983), que nous avons adaptée aux cultures fruitières, plus difficiles à étudier que les cultures herbacées basses. Un transect global, long de 250 m, est constitué de 5 transects partiels de 50 m de longueur, disposés en diagonale dans la parcelle. L'observateur parcourt lentement les 5 portions de ligne en comptant les insectes butineurs par catégorie : abeilles domestiques, abeilles solitaires (y compris les Halictides, qui comportent certaines espèces sociales), bourdons, diptères... Dans la mesure du possible, il note l'espèce ou au moins la famille des exemplaires observés. Dans la plantation à rangs doubles, une seule rangée est observée lors des transects. Dans les plantations à rangs triples, le rang intérieur est observé en même temps qu'un rang extérieur afin de neutraliser le biais éventuel résultant du fait que les insectes pourraient davantage visiter les rangs extérieurs. Le nombre de comptages par verger est de 5 au minimum, étalés du début à la fin de chaque floraison.

Pour l'étude de l'activité et du comportement de butinage, l'observateur note le but alimentaire des visites effectuées par les divers pollinisateurs (une seule visite par exemplaire); simultanément, il observe si l'insecte butineur touche ou non les stigmates de la fleur. Comme dans d'autres travaux sur la pollinisation, les visites avec contact stigmates-insecte seront qualifiées de visites pollinisantes ou positives dans la suite de ce travail. Toutefois, il faut insister sur le fait que le contact stigmates-insecte n'implique pas que la pollinisation soit efficace : l'origine variétale des grains de pollen transportés par l'insecte et éventuellement déposés sur les stigmates est en effet incon nue; de plus, la réceptivité des stigmates, de courte durée, disparaît chez une certaine proportion de fleurs.

L'étude de la vitesse de butinage a porté sur des individus suivis pendant au moins une minute. Les déplacements, enregistrés sur cassette, sont chronométrés ultérieurement et permettent notamment d'apprécier les 2 paramètres suivants : le nombre de fleurs visitées par minute et le nombre de visites positives par minute, qui permet de pondérer les densités de population estimées d'après les comptages systématiques (Taséi, 1976).

Résultats

Inventaire des Apoïdes pollinisateurs

D'après les résultats cumulés des comptages systématiques (Tableau I), l'Abeille domestique est largement majoritaire dans les 4 vergers au cours des 2 printemps. La proportion d'apoïdes solitaires est très faible dans les vergers de Rosoux-Crenwick et de Cras-Avernas (1,9-3,6%); dans les 2 autres parcelles, ces insectes interviennent pour un pourcentage plus important, particulièrement

en 1987 (maximum de 24,8%). Quant aux Bourdons, ils ne représentent qu'une fraction très négligeable des Apoïdes, surtout en 1986.

L'inventaire des Apoïdes sauvages comprend au moins 22 espèces, dont 10 Andrènes et 5 Bourdons (Tableau II). Dans la région de Waremme-Hannut, les 2 abeilles sauvages les mieux représentées dans les parcelles de Jonagold sont *Andrena sabulosa* (Scopoli) et *A. haemorrhoea* (Fabricius). En 1987, *Andrena chrysocephala* (Kirby) est abondante dans le verger des Waleffes et les *Bombus sensu stricto* (= *Terrestris*) sont observés plus régulièrement, surtout à Cras-Avernas. Les mâles d'Abeilles solitaires sont rarement observés sur les fleurs (moins de 3% des observations).

Densité des Apoïdes pollinisateurs

Le densité d'Apoïdes fluctue dans un même verger, notamment en fonction des conditions météorologiques et de l'intensité de la floraison, comme le montre

Tableau I. Nombre d'abeilles domestiques (AD), d'abeilles solitaires (AS) et de bourdons (B) observés lors des comptages dans les 4 parcelles en 1986 et 1987.

Années	Groupes d'Apoïdes	Les Waleffes		Bovenistier		Rosoux-Crenwick		Cras-Avernas		Total	
		N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1986	AD	471	90,8	227	84,4	92	97,9	373	96,4	1 163	91,6
	AS	48	9,2	41	15,2	2	2,1	14	3,6	105	8,3
	B	—	—	1	0,4	—	—	—	—	1	0,1
	Total	519	100	269	100	94	100	387	100	1 269	100
1987	AD	580	78,9	103	73,1	315	97,5	370	93,7	1 368	85,8
	AS	147	20,0	35	24,8	6	1,9	13	3,3	201	12,6
	B	8	1,1	3	2,1	2	0,6	12	3,0	25	1,6
	Total	735	100	141	100	323	100	395	100	1 594	100

Tableau II. Apoïdes sauvages comptabilisés lors des transects dans l'ensemble des 4 parcelles en 1986, 1987 et au cours des 2 années cumulées (nombre d'exemplaires N et pourcentages; * espèces observées sur fleurs de Jonagold en dehors des comptages).

Espèces	1986		1987		1986 + 1987	
	N	%	N	%	N	%
Andrenidae						
<i>Andrena chrysoscelis</i> (Kirby, 1802)	3	2,9	29	12,8	32	9,6
<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	6	5,6	5	2,2	11	3,3
<i>Andrena fulva</i> (Müller, 1766)	7	6,6	6	2,7	13	3,9
<i>Andrena gravida</i> Imhoff, 1832	—	—	1	0,4	1	0,3
<i>Andrena haemorrhoa</i> (Fabricius, 1781)	33	31,1	50	22	83	24,9
<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)	3	2,9	6	2,7	9	2,7
<i>Andrena sabulosa</i> (Scopoli, 1763)	39	36,8	67	29,5	106	31,9
<i>Andrena tibialis</i> (Kirby, 1802)	—	—	2	0,9	2	0,6
<i>Andrena varians</i> (Rossi, 1792)	4	3,8	16	7	20	6
* <i>Andrena</i> (<i>Micrandrena</i>) sp.						
<i>Andrena</i> sp.	6	5,6	13	5,7	19	5,7
Halictidae						
* <i>Halictus tumulorum</i> (Linnaeus, 1758)						
Halictidae indéterminés	3	2,9	2	0,9	5	1,5
Anthophoridae						
<i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	1	0,9	2	0,9	3	0,9
* <i>Anthophora retusa</i> (Linnaeus, 1758)						
* <i>Melecta albitrons</i> (Forster, 1771)						
<i>Nomada</i> sp.	—	—	1	0,4	1	0,3
Megachilidae						
* <i>Osmia cornuta</i> (Latreille, 1805)						
<i>Osmia rufa</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	1	0,4	1	0,3
Apidae						
<i>Bombus sensu stricto</i> (<i>Terrestribombus</i>)	—	—	19	8,4	19	5,7
* <i>Bombus t. terrestris</i> (Linnaeus, 1758)						
* <i>Megabombus pascuorum floralis</i> (Gmelin, 1790)						
* <i>Pyrobombus hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)						
<i>Pyrobombus l. lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	2	0,9	2	0,6
<i>Pyrobombus pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	1	0,9	1	0,4	2	0,6
Bombinae indéterminés	—	—	4	1,8	4	1,2
Total	106	100	227	100	333	100

l'exemple de la floraison de 1987, maximale le 6 mai (Tableau III).

En 1987, la densité d'Abeilles domestiques est maximale dans la parcelle des Waleffes le 8 mai : 3 250 ouvrières/ha, densité atteinte nulle part ailleurs au cours des 2 années d'observation. Les Abeilles solitaires présentent une densité très faible à Cras-Avernas et à Rosoux-Crenwick; la densité maximale est atteinte aux Waleffes (870 exemplaires). Les transects ont révélé une densité en Bourdons très peu élevée, ne dépassant pas 50 individus/ha.

Comportement de butinage des Apoïdes

La morphologie florale des variétés de Pommier influence le comportement de butinage des Apoïdes : la position relative des stigmates et des anthères est, en effet, un caractère morphologique impor-

tant pour la pollinisation. Dans la fleur de Jonagold, les stigmates sont généralement situés un peu plus haut que les anthères des étamines les plus longues. A titre de comparaison, les stigmates de la variété Golden Delicious dominent très nettement les anthères, tandis que le contraire est observé chez d'autres variétés, comme Idared.

Abeille domestique

Son activité de butinage présente des différences entre les 2 années d'étude, comme le montre le Tableau IV relatif à l'ensemble des vergers : en 1986, 5,8% des visites observées correspondent à des prélèvements de pollen (avec ou sans nectar); en 1987, ce pourcentage (23,7%) est 4 fois plus élevé. Cet accroissement des visites pour le pollen en 1987 se remarque dans les 4 plantations (Fig. 1).

Dans les vergers de Hesbaye, le pourcentage de visites pollinisantes diffère for-

Tableau III. Densité à l'hectare des abeilles domestiques (AD), des abeilles solitaires (AS) et des bourdons (B) dans les 4 parcelles de Jonagold, estimée à partir des résultats des comptages de 1987 (pleine floraison le 6 mai). Le chiffre placé à gauche dans chaque case correspond à l'échelle suivante de température : 1 : 10° < t° ≤ 13°; 2 : 13° < t° ≤ 16°; 3 : 16° < t° ≤ 19°; 4 : 19° < t° ≤ 22°; 5 : 22° < t° ≤ 25°.

Vergers	Groupes d'Apoïdes	Densité à l'hectare estimée aux dates suivantes (mai 1987):												
		01	02	05	06	07	08	09	10	11	17			
Les Waleffes	AD	340	450	300		0	280		0	3250	2490	210		
	AS	90	280	80		80	120		90	870	260	100		
	B	0	10	20		30	10		10	30	0	0		
		4	2	2		1	2		1	3	5	3		
Bovenistier	AD	0		170		110				1080		0		
	AS	10		50		70				250		80		
	B	0		0		30				10		0		
		4		3		2				4		1		
Rosoux-Crenwick	AD	150		880		1560				2340		840		
	AS	0		0		60				40		20		
	B	0		0		0				20		20		
		4		3		2				5		3		
Cras-Avernas	AD	80		1400		670	1420				230		1180	
	AS	0		10		10	10				50		100	
	B	0		40		10	30				50		50	
		3		2		1	3			1		2		

Tableau IV. Répartition des visites effectuées en 1986 et 1987 par les Abeilles domestiques en fonction du produit floral récolté pour l'ensemble des 4 parcelles (N = nombre de visites observées; une seule visite par ouvrière).

Produit floral	1986		1987	
	N	%	N	%
Nectar (visites non pollinisantes)	751	70	459	35,8
Nectar (visites pollinisantes)	260	24,2	519	40,5
Pollen (visites pollinisantes)	42	3,9	176	13,8
Nectar + pollen (visites pollinisantes)	20	1,9	127	9,9
Total	1 073	100	1 281	100

tement entre les 2 années : 30% en 1986 et 64,2% en 1987 (Tableau IV et Fig. 1). Sur une fleur de Jonagold, les ouvrières prélevant du pollen ou à la fois du pollen et du nectar effectuent des visites positives. Les individus qui n'absorbent que du nectar n'entrent pas toujours en contact avec les stigmates, leur efficacité dépendant de leur position sur la fleur : les ouvrières qui prélèvent le nectar latéralement, posées sur les pétales ou à la fois sur les filets staminaux et les pétales, effectuent des visites presque toutes non pollinisantes; en revanche, celles qui se posent directement ou non sur le sommet de la colonne staminale et/ou sur les stigmates et introduisent la langue dans le cœur de la fleur (visites frontales) font des visites positives.

Apoïdes sauvages

D'après nos observations, les Apoïdes solitaires appartenant aux genres *Osmia* et *Anthophora* effectuent toujours des visites positives, que ce soit pour le pollen ou pour le nectar (visites frontales).

Les visites des Bourdons sont également pollinisantes (sauf rares excep-

tions); la majorité des individus récoltent du nectar (visites presque toujours frontales).

Quant aux visites effectuées par les andrènes, 95,7% sont positives (Tableau V). Certaines andrènes récoltant du pollen se posent directement sur le sommet de la colonne staminale; d'autres se placent d'abord sur les pétales puis grimpent sur

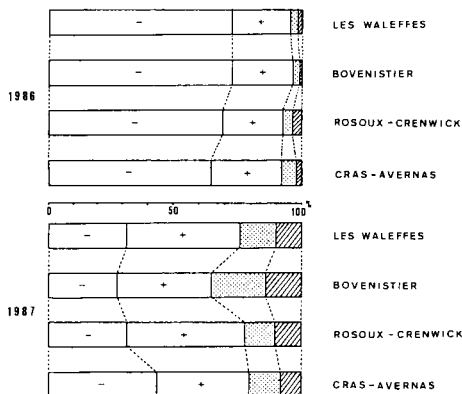


Fig. 1. Répartition (en pourcentage) des visites effectuées en 1986 et 1987 par les abeilles domestiques en fonction du produit floral récolté (blanc : nectar (visite non pollinisante -), visite pollinisante +); ponctué : pollen; hachuré : nectar + pollen) dans les 4 parcelles de Jonagold.

Tableau V. Répartition des visites effectuées en 1986 et 1987 par les Andrènes selon le produit floral récolté (P : pollen; N : nectar) et efficacité pollinisatrice de ces visites (visites pollinisante +; visite non pollinisante -).

Espèces	Produit floral prélevé					Total des visites observées
	P-	N-	N+	P+	(N+P)+	
<i>Andrena sabulosa</i>	-	4	147	158	70	379
<i>Andrena haemorrhoa</i>	4	11	29	212	23	279
<i>Andrena flavipes</i>	-	-	11	63	15	89
<i>Andrena nitida</i>	-	1	5	44	7	57
<i>Andrena fulva</i>	1	2	-	30	13	46
<i>Andrena chrysocephala</i>	5	-	-	38	-	43
<i>Andrena varians</i>	1	6	6	16	2	31
<i>Andrena</i> sp.	-	5	4	10	-	19
Total	11	29	202	571	130	943
%	1,2	3,1	21,4	60,5	13,8	100

le sommet des étamines. Aidées de leurs mandibules, elles grattent ensuite les anthères avec leurs pattes. Il peut arriver que certaines femelles appartenant à des espèces de petite taille (*Andrena chrysocephala*, Halictides), et même que de très petites femelles d'*Andrena haemorrhoa* ou d'*A. fulva* (Müller) prélèvent du pollen en marchant sur les anthères sans jamais toucher les stigmates de la fleur (Tableau V). La majorité des prélèvements de nectar se font frontalement. Lors des prises latérales de nectar, l'andrène, posée en général sur les pétales, tourne plus ou moins longuement autour de la colonne staminale, en insérant à plusieurs reprises la langue et parfois la tête entre les filets des étamines. Chez une espèce, *Andrena varians* (Rossi), une position particulière a été observée plusieurs fois : posée sur l'extérieur de la corolle, la femelle fait passer sa tête par un des trous à la base des pétales et introduit sa glosse entre les filets staminaux.

Vitesse de butinage des principaux Apoïdes pollinisateurs

Sur base du nombre de fleurs visitées par minute (Tableau VI), on peut répartir les principaux pollinisateurs de Jonagold en 4 catégories : les Andrènes visitent 2-4 fleurs/min; l'Abeille domestique 6-8 fleurs/min; les Osmies et Anthophores 14-15 fleurs/min et les Bourdons 17-18 fleurs/min.

Le nombre moyen de fleurs visitées par minute ne donne pas d'indication précise sur l'efficacité pollinisatrice des visites; il convient pour cela de se baser sur le nombre moyen de visites pollinisatrices par minute (Tableau VI). C'est chez l'Abeille domestique que l'on observe le plus grand écart entre ces 2 paramètres, cet écart étant plus ou moins important selon les années.

Tableau VI. Vitesse de butinage des Apoïdes pollinisateurs de Jonagold; (N = nombre d'exemplaires observés pendant plus de 60 sec).

Espèces	N	Nombre moyen de fleurs/min	Nombre moyen de visites + /min
<i>Andrena fulva</i>	4	2,3 ± 0,9	2 ± 1
<i>Andrena haemorrhoa</i>	39	2,8 ± 1,7	2,6 ± 1,8
<i>Andrena nitida</i>	5	3 ± 1,9	3 ± 1,9
<i>Andrena sabulosa</i>	37	3,2 ± 1,8	3,2 ± 1,8
<i>Andrena flavipes</i>	11	3,8 ± 2,9	3,8 ± 2,9
<i>Andrena chrysoceles</i>	9	3,9 ± 2,7	3,3 ± 2,4
<i>Apis mellifera</i> (1986)	50	6,5 ± 1,9	1,7 ± 2,4
<i>Apis mellifera</i> (1987)	19	7,6 ± 2	6,1 ± 2,8
<i>Anthophora</i> sp.	4	14,1 ± 2,3	14,1 ± 2,3
<i>Osmia rufa</i>	3	15 ± 2,8	15 ± 2,8
Total des Bourdons	59	17,3 ± 4,5	17,3 ± 4,5
<i>Bombus sensu stricto</i> (= <i>Terrestrisbombus</i>)	38	18,1 ± 4,1	18,1 ± 4,1

Estimation de la participation des trois groupes d'Apoïdes à la pollinisation de Jonagold

Si l'on compare l'importance numérique et l'importance pollinisatrice des 3 groupes d'Apoïdes (Tableau VII), on peut conclure que près de 85% de la pollinisation de Jonagold par les Apoïdes a été assurée par l'Abeille domestique dans l'ensemble des 4 parcelles en 1986 et 1987. Dans la parcelle des Waleffes, la moins pauvre en Abeilles sauvages, ces dernières ont effectué en 1986 et 1987 respectivement 16,4 et 15% du total des visites pollinisantes.

Discussion

La proportion d'abeilles sauvages mise en évidence en 1987 dans les vergers de

Bovenistier et des Waleffes, respectivement de 26,9 et 21,1% (Tableau I), est plus élevée que celles obtenues ailleurs en Europe, soit de moins de 1 à 15% (Chansigaud, 1972; Schreck et Schedl, 1979; Bolchi Serini et Zuccoli de Meo, 1982; Klug, 1984; Klug et Bünemann, 1985). Les 2 *Andrènes* *Andrena sabulosa* et *A. haemorrhoa* figurent parmi les pollinisateurs importants du Pommier cités par plusieurs auteurs (Chambers, 1946; Chansigaud, 1972; Kendall, 1973; Schreck et Schedl, 1979; Klug, 1984).

La densité d'abeilles domestiques, de 3 250 ouvrières/ha au maximum, est faible, comparée aux densités obtenues dans certaines cultures, comme le Colza (jusqu'à 30 000 ouvrières/ha, d'après Taséi, 1984a) ou le Tournesol (jusqu'à 100 000 ouvrières/ha, d'après Lecomte, 1962b). Les densités maximales d'abeilles solitaires sont atteintes dans les vergers des Waleffes et de Bovenistier; l'environnement immédiat de ces 2 vergers — par-

Tableau VII. Comparaison, pour l'ensemble des vergers et pour la parcelle des Waleffes, de l'importance numérique des 3 groupes d'Apoïdes et de leur importance pollinisatrice en 1986 et 1987.

Années	Groupes d'apoïdes	Ensemble des parcelles				Les Waleffes			
		N	%N	P	%P	N	%N	P	%P
1986	AD	1 163	91,6	1 977	85,6	471	90,8	801	83,5
	AS	105	8,3	315	13,7	48	9,2	158	16,5
	B	1	0,1	17	0,7	—	—	—	—
1987	AD	1 368	85,8	8 345	88,6	580	78,9	3 538	85
	AS	201	12,6	643	6,8	147	20	485	11,7
	B	25	1,6	432	4,6	8	1,1	138	3,3

(N = nombre total d'apoïdes comptabilisés pendant la floraison; P = nombre total de visites pollinisantes effectuées par les Apoïdes, obtenu en utilisant à la fois les nombres moyens de visites pollinisantes par minute (Tableau VI) et les effectifs des espèces recensées au cours des comptages).

ticulièrement celui des Waleffes — est plus diversifié que celui des parcelles de Rosoux-Crenwick et de Cras-Avernas, presque entièrement entourées de grandes cultures. La faible quantité de bourdons présente dans les plantations de pommiers, également constatée par plusieurs auteurs européens, s'expliquerait par la précocité de la floraison qui coïncide avec l'époque de fondation de la colonie par les reines hivernantes (Paarmann, 1977; Taséi, 1984b); les premières ouvrières apparaissent en fin de floraison de Jonagold.

La variabilité de l'activité de butinage de l'Abeille domestique selon les années (Tableau IV) peut s'expliquer par des différences climatiques : en 1987, le beau temps d'avril a favorisé l'activité des ruches; or, le pourcentage d'ouvrières récoltant du pollen dépend entre autres de la quantité de couvain présente dans les colonies (Free, 1967, 1970; Taséi, 1984b). Toutefois, même en 1987, le pourcentage de visites correspondant à des prélèvements de pollen est relative-

ment faible, conformément aux données de la littérature. Il faut préciser que ce pourcentage varie aussi en fonction des variétés (Free, 1960; Klug, 1984; Mayer, 1984; Williams et Brain, 1985).

La position des ouvrières d'Abeille domestique sur les fleurs lors de la prise de nectar est, d'après Free (1960), fonction de la variété, particulièrement de la structure des étamines (épaisseur, longueur, flexibilité); les variétés à étamines flexibles et étalées sont préférentiellement visitées par le haut. Mayer (1984) explique quant à lui cette différence variétale par le fait que la fleur de certains cultivars (Delicious, par exemple) présente à la base des étamines des interstices qui permettent aux abeilles d'insérer leur langue entre les filets staminaux et de prélever ainsi le nectar sans toucher ni les stigmates, ni les anthères. Par ailleurs, la proportion de visites pollinisantes parmi les visites frontales dépend de la morphologie florale du cultivar, plus précisément de la longueur relative des styles et des étamines. Parmi les butineuses de nectar,

Klug (1984) obtient 20,8% d'individus qui effectuent des visites positives sur Golden Delicious, 21,2% sur Jonathan et seulement 7,4% sur Cox's Orange. Robinson (1979) observe toutefois sur Golden Delicious 75,2% de prélèvements de nectar pollinisants.

Dans le cadre de notre étude, 53,1% des visites pour le nectar sont positives en 1987 contre seulement 25,7% en 1986, ce qui montre bien la variabilité du comportement de butinage d'*Apis mellifera* à l'égard d'une même variété.

Le comportement de butinage des Abeilles solitaires est peu abordé dans la littérature en raison du faible nombre d'exemplaires que l'on peut observer dans les vergers. Certains auteurs (Brittain, 1933; Klug, 1984; Klug et Büne-mann, 1985) ont signalé que les abeilles solitaires butinent surtout les fleurs en vue d'y prélever le pollen nécessaire à leur progéniture et que, ce faisant, elles touchent généralement les stigmates des fleurs. Nos résultats montrent toutefois que près de 25% des visites d'andrènes correspondent à une absorption de nectar.

Les nombres moyens de fleurs visitées par minute obtenus au cours de notre étude pour les principaux pollinisateurs sont du même ordre de grandeur que ceux cités le plus souvent (Klug, 1984; Bolchi Serini et Zuccoli de Meo, 1982) : 4-5 fleurs pour les Abeilles solitaires, 6-8 fleurs pour l'Abeille domestique, ≥ 10 fleurs pour les Bourdons. Toutefois, nos observations montrent qu'*Osmia cornuta* (Latreille), *Osmia rufa* (Linnaeus) et *Anthophora plumipes* (Pallas) butinent plus rapidement que les autres Abeilles solitaires.

Conclusion

Cette étude, basée sur les résultats de 1986 et 1987, met en évidence la variabilité annuelle du comportement de butinage de l'Abeille domestique dans les plantations de Jonagold. C'est ainsi que certaines années (1986), les ouvrières font, par unité de temps, moins de visites avec contact des stigmates que les femelles d'Abeilles sauvages, tandis que d'autres années (1987), elles visitent positivement, par unité de temps, plus de fleurs que les Andrènes mais toujours nettement moins que les Anthophores, les Osmies et les Bourdons. L'Abeille domestique reste toutefois le principal pollinisateur de Jonagold puisqu'elle intervient d'après nos observations, au cours des 2 années d'étude, pour près de 85% dans la pollinisation de cette variété (Tableau VII). Parmi les Abeilles solitaires présentes dans les vergers, les espèces appartenant aux genres *Osmia* et *Anthophora*, à vitesse de butinage supérieure à celle de l'Abeille domestique, sont extrêmement peu représentées, ce qui réduit la part de la pollinisation résultant de l'activité de ce groupe d'Apoïdes. La participation observée des Abeilles sauvages à la pollinisation de Jonagold (14,6% en 1986, 11,5% en 1987) nous semble cependant assez élevée, eu égard à l'environnement peu favorable des vergers dans la région étudiée. Dans le présent travail, il convient de considérer avec prudence les résultats relatifs à l'efficacité pollinisatrice des visites observées : comme nous l'avons souligné précédemment, les visites avec contact stigmates-insecte ne conduisent pas nécessairement à la pollinisation des fleurs visitées, l'origine du pollen transporté n'étant pas connue.

Les Abeilles sauvages jouent dans la pollinisation du Pommier un rôle complémentaire à celui de l'Abeille domestique, rôle d'autant plus important que la floraison se déroule par conditions météorologiques défavorables (Tableau III) (entre autres, Free, 1970; Chansigaud, 1975; Boyle-Makowski et Philogène, 1985). Il est en effet connu que certaines Abeilles sauvages, principalement les Bourdons (notamment Free, 1970; Paarmann, 1977; Pouvreau, 1984), *Osmia cornuta* (Taséi, 1984b) et *Andrena sabulosa* (Tableau III) (Chansigaud, 1975; Taséi, 1984b) présentent un seuil thermique d'activité inférieur à celui d'*Apis mellifera*. Ce rôle complémentaire des Abeilles sauvages ne peut toutefois se manifester que dans les plantations où leur densité de population est suffisamment élevée, comme dans le verger des Waleffes.

Pour survivre, les Abeilles sauvages doivent trouver non seulement des sources de nourriture adéquates mais aussi des substrats de nidification convenables. D'après nos observations, les vergers abritent une certaine quantité de nids creusés par des espèces terrioles (Halictes et Andrénes) dans le gazon ou la bande de sol nu sous les arbres. En revanche, les possibilités de nidification des Osmies à l'intérieur des vergers étudiés sont très réduites. Le maintien des espèces sauvages, dont la période d'activité est souvent plus longue que la floraison des pommiers, implique la présence d'une offre alimentaire continue à proximité immédiate du verger et nécessite certaines précautions de la part de l'arboriculteur, par exemple le choix des pesticides les moins toxiques possibles pour les abeilles, l'application de ceux-ci à des moments où les abeilles sauvages sont peu actives, le respect des colonies présentes dans le verger.

L'introduction d'une espèce facile à multiplier, comme *Osmia cornifrons*

(Radoszkowski) au Japon (Maeta et Kitamura, 1974, 1981; Yoshida et Maeta, 1988), *Osmia lignaria* Say aux USA (Torchio, 1976, 1982a et b, 1984a et b; Kuhn et Ambrose, 1984) et *Osmia cornuta* en Espagne (Asensio, 1984) et aux USA (Torchio et Asensio, 1985) peut se justifier dans certaines régions où la quantité de ruches disponibles est trop faible par rapport aux surfaces à polliniser. Les conclusions des travaux sur *Osmia cornifrons* dans les vergers japonais montrent bien la grande efficacité pollinisatrice des Osmies : selon Maeta et Kitamura (1981), une osmie est 80 fois plus efficace qu'une ouvrière d'Abeille domestique; le nombre de femelles nidificatrices nécessaire à l'obtention d'une production commerciale satisfaisante serait très faible : 129-214 osmies par hectare d'après ces mêmes auteurs, et seulement 80 osmies par hectare d'après une étude préliminaire effectuée par Yoshida et Maeta (1988).

Remerciements

Je remercie sincèrement les arboriculteurs qui m'ont permis de faire ces observations dans les 4 plantations fruitières étudiées, ainsi que Mr le Professeur C. Gaspar pour ses commentaires concernant le manuscrit, D. P. Rasmont pour l'identification des bourdons et Mr M. Thirion pour sa collaboration technique apportée en 1986. Je tiens aussi à mentionner l'aide apportée par le ministère belge de l'Emploi et du Travail (CST 30200 et TCT 53049).

Summary — Foraging behaviour of honeybees and wild bees in Belgian apple orchards. In spring 1986 and 1987, the author studied pollinating Apoidea of the apple variety Jonagold in four orchards located in the region of Wareme-Hannut (from 2,380 to 3,760 trees/ha

planted in double or triple rows according to the parcels). The objectives of the study were the inventory of pollinating Apoidea, the estimation of foraging Apoidea density and the observation of foraging behaviour and speed for the principal pollinators. The counting method applied was the "transect method" (e.g. Taséi, 1976; Banaszak, 1980) : the 250 m long complete transect was divided into five 50 m long partial transects disposed diagonally in the parcel. The alimentary aim of the visits and the frequency of contacts with stigmas were observed (only one visit per individual). The study of foraging speed concerned individuals followed over a period of at least one minute. In addition to the honeybee which contributed from 73 to 99% of Apoidea visitors according to orchards, the most recorded bees were *Andrena sabulosa* (Scopoli) and *A. haemorrhua* (Fabricius). Together these represented more than 50% of the wild bees visiting Jonagold flowers. The honeybee density estimated from systematic countings was relatively low : 3,250 workers/ha at most. The wild bee density reached a maximum of 900 individuals/ha in one of the orchards. Honeybee foraging activity showed differences between the two study years : 23.7% of the visits observed in 1987 corresponded to pollen foraging, as compared with only 5.8% in 1986; the percentage of pollinating visits increased from 30.0% in 1986 to 64.2% in 1987. Foragers collecting pollen or pollen and nectar always made pollinating visits. It was noted that the pollinating efficiency of nectar gatherers was dependent on their position on the flower. Nectar-gatherers standing on petals or both on petals and staminal filaments and inserting the proboscis or the head through the androecium generally made non-pollinating visits (lateral visits). However, nectar-gatherers standing on anthers and/or stigmas came into contact with stigmas of

blossoms (frontal visits). According to our observations, *Osmia* and *Anthophora* visits always result in pollination. Apart from some exceptions, the same was true for bumblebees. Of the visits made to flowers by *Andrena* females, 95.7% of them were pollinating visits. If we consider the number of flowers visited per minute, the principal pollinators are divided into four categories : *Andrena* : 2-4 flowers/ min; *Apis mellifera* : 6-8 flowers/min; *Osmia* and *Anthophora* : 14-15 flowers/ min and *Bombinae* : 17-18 flowers/min. For *Apis mellifera*, the difference between the number of flowers visited per min and the number of pollinating visits per min was variable according to the years. The honeybee is the principal apple pollinator because it is possible to easily modify its population density. However, when meteorological conditions are unfavourable, wild bees may play a non-negligible pollination role in blooming orchards where their density is high enough. Consequently, it is important to maintain wild bee populations at sufficiently high levels

Apoidea — pollinator — foraging behaviour — population density — orchard

Zusammenfassung — Sammelverhalten von Honigbienen und Wildbienen in belgischen Apfelanlagen. Im Frühjahr 1986 und 1987 untersuchte die Autorin die bestäubenden Bienen (Apoidea) an der Apfelsorte Jonagold in vier Obstgärten der Region Waremme-Hannut (zwischen 2.380 bis 3.760 Bäume/ha gepflanzt in Doppel- oder Dreifachreihen je nach der Parzelle). Ziel der Untersuchung war eine Bestandsaufnahme der bestäubenden Apoidea, Schätzung der Dichte der sammelnden Apoidea und die Beobachtung von Sammelverhalten und Geschwindigkeit der wichtigsten Bestäuber.

Das angewandte Verfahren ist die "Transect-Methode" (Querschnitt-Methode) nach Tasei (1976) und Banaszak (1980) : der 250 m lange komplette Transect, diagonal durch die Parzelle gelegt, wird in fünf Teilabschnitte von je 50 m Länge geteilt. Es wurden das Ziel der Nahrungssuche (Pollen oder Nektar) und die Häufigkeit der Kontakte mit den Stigmen beobachtet (auf Grund eines Besuches per Individuum). Die Untersuchung der Sammelgeschwindigkeit bezog sich auf Individuen, die mindestens eine Minute lang verfolgt werden konnten.

Neben den Honigbienen, die je nach Obstgarten zwischen 73-99% der besuchenden Apoidea ausmachten, waren *Andrena sabulosa* (Scopoli) und *A. haemorrhoa* (Fabricius) die am häufigsten notierten Bienen. Diese beiden Arten stellten mehr als 50% der die Jonagold-Blüten besuchenden Wildbienen.

Die Dichte der Honigbienen, festgestellt durch systematische Zählungen, war relativ gering : höchstens 3.250 Arbeiterinnen/ha. Die Dichte der Wildbienen erreichte in einem der Obstgärten ein Maximum von 900 Individuen/ha.

Die Sammeltätigkeit der Honigbienen zeigte Unterschiede zwischen den beiden Beobachtungsjahren. Bei den im Jahre 1987 beobachteten Blütenbesuchen wurde in 23.7% der Fälle Pollen gesammelt, aber im Jahre 1986 nur in 5.8%; der Prozentsatz der Besuche mit Bestäubungserfolg stieg von 30.0% im Jahre 1986 auf 64.2% im Jahre 1987. Trachtbienen, die Pollen oder Pollen und Nektar sammelten, führten immer "bestäubende Besuche" aus. Der Effekt von reinen Nektarsammlern als Blütenbestäuber hing von ihrer Stellung in der Blüte ab. Nektarsammler, die auf den Blütenblättern oder sowohl auf den Blütenblättern und den Staubgefäßen standen und den Rüssel oder Kopf durch die Staubgefäße steck-

ten, machten gewöhnlich keine bestäubenden Besuche (laterale Besuche). Hingegen kamen Nektarsammler, die auf den Staubbeutel und/oder auf den Stempel standen, mit den Narben der Blüte in Kontakt (frontale Besuche).

Nach unseren Beobachtungen führten Besuche von *Osmia* und *Anthophora* immer zur Bestäubung. Von einigen Ausnahmen abgesehen, gilt dasselbe auch für Hummeln. Von den Blütenbesuchen von *Andrena*-Weibchen waren 95.7% bestäubende Besuche. Wenn wir die Zahl der Blütenbesuche pro Minute betrachten, so können die wichtigsten Bestäuber in vier Kategorien geteilt werden : *Andrena* : 2-4 Blüten/min; *Apis mellifera* : 6-8 Blüten/min; *Osmia* und *Anthophora* : 14-15 Blüten/min; Bombinae : 17-18 Blüten/min. Bei *Apis mellifera* ist der Unterschied zwischen der Zahl der Blütenbesuche und der Zahl der bestäubenden Besuche je nach dem Jahr verschieden.

Die Honigbiene ist der Hauptbestäuber der Apfelblüte, weil ihre Populationsdichte leicht verändert werden kann. Wenn aber die meteorologischen Bedingungen ungünstig sind, können Wildbienen in Obstgärten mit ausreichend hoher Population eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der Bestäubung spielen. Deshalb ist es wichtig, die Wildbienenpopulationen auf einem ausreichend hohen Stand zu halten.

Apoidea — Bestäuber — Sammelverhalten — Populationsdichte — Obstanlagen

Références

Anasiewicz A. & Warakomska Z. (1971) Analysis of pollen collected by wild Apoidea from fruit trees and bushes. *Ekol. Pol.* 19, 509-523

- Asensio E. (1984) *Osmia* (*Osmia cornuta* Latr.), pollinisateur potentiel des arbres fruitiers en Espagne (Hymenoptera, Megachilidae). 5^e Symposium international sur la pollinisation, Versailles. Colloq. INRA 21, 461-465
- Banaszak J. (1980) Studies on methods of censusing the numbers of bees (Hymenoptera, Apoidea). *Pol. Ecol. Stud.* 6 (2), 355-366
- Bolchi Serini G.B. & Zucchi de Meo G.Z. (1982) Attività impollinatrice di *Apis mellifera* L. nei meleti valtellinesi. *Frutticoltura* 44 (1), 23-33
- Boyle R.M.D. & Philogène B.J.R. (1983) The native pollinators of an apple orchard : variations and significance, *J. Hortic. Sci.* 58, 355-363
- Boyle-Makowski R.M.D. & Philogène B.J.R. (1985) Pollinator activity and abiotic factors in an apple orchard. *Can. Entomol.* 17, 1509-1521
- Brittain W.H. (1933) Field studies in the role of insects in apple pollination. *Bull. Dep. Agric. Can.* 162, 91-157
- Chambers V.H. (1946) An examination of the pollen loads of *Andrena* : the species that visit fruit trees. *J. Anim. Ecol.* 15 (1), 9-21
- Chansigaud J. (1972) Répartition des vols d'abeilles sauvages dans quelques vergers de la région parisienne au cours des années 1969 et 1970. *Apidologie* 3 (3), 263-273
- Chansigaud J. (1975) Etude du comportement d'*Andrena carantonica* Perez au cours de la floraison des pommiers de la variété Golden Delicious. *Apidologie* 6 (4), 341-359
- De Coster J. (1977) Les nouvelles variétés de pommes en Belgique. *Fruit Belge* 45, 223-231
- Free J.B. (1960) The behaviour of honeybees visiting the flowers of fruit trees. *J. Anim. Ecol.* 29 (2), 385-395
- Free J.B. (1967) Factors determining the collection of pollen by honeybee foragers. *Anim. Behav.* 15, 134-144
- Free J.B. (1970) *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, London, New-York
- Gauthier M. (1978) *Les Espèces Fruitières*. Hachette, Paris
- Kendall D.A. (1973) The viability and compatibility of pollen on insects visiting apple blossom. *J. Appl. Ecol.* 10 (2), 847-853
- Klug M. (1984) *Der Beitrag solitärer Bienen zur Bestäubung der Kernobstblüten in Südhannover*. Diss. Universität Hannover
- Klug M. & Bünemann G. (1985) Die Leistungsfähigkeit solitärer Bienen als Bestäuber von Kernobstblüten. I. Das Verhalten der Bienen beim Blütenbesuch. *Gartenbauwissenschaft* 50 (5), 212-216
- Kuhn E.D. & Ambrose J.T. (1984) Pollination of "Delicious" apple by Megachilid bees of the genus *Osmia* (Hymenoptera : Megachilidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 57 (2), 169-180
- Lecomte J. (1962a) Techniques d'étude des populations d'insectes pollinisateurs. *Ann. Abeille (Paris)* 5 (3), 201-213
- Lecomte J. (1962b) Observations sur la pollinisation du tournesol (*Helianthus annuus* L.). *Ann. Abeille (Paris)* 5 (1), 69-73
- Maeta Y. & Kitamura T. (1974) *How to Manage the Mame-Kobachi*, *Osmia cornifrons* Radoszkowski for Pollination of the Fruit Crops. Ask Co. Ltd.
- Maeta Y. & Kitamura T. (1981) Pollinating efficiency by *Osmia cornifrons* Radoszkowski in relation to required number of nesting bees for economic fruit production. *Honeybee Sci.* 2 (2), 65-72 (in Japanese)
- Mayer D.F. (1984) Behavior of pollinators on Malus. 5^e Symposium international sur la pollinisation, Versailles, Colloq. INRA 21, 387-390
- Paarmann W. (1977) Untersuchungen zur Bedeutung von Hummeln (*Bombus* spp.) für die Bestäubung blühender Obstbäume. *Z. Angew. Entomol.* 84, 164-178
- Parker F.D. (1981) Sunflower pollination : abundance, diversity and seasonality of bees and their effect on seed yields. *J. Apic. Res.* 20 (1), 49-61
- Pesenko Y.A. (1972) A method of counting pollinating insects. *Ekologiya* 3 (1), 89-95 (in Russian)
- Pouvreau A. (1984) Biologie et écologie des bourdons. In : *Pollinisation et Productions Végétales* (Pesson P. & Louveaux J., ed.) INRA, Paris, pp. 595-630
- Robinson W.S. (1979) Effect of apple cultivar on foraging behaviour and pollen transfer by honeybees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 104, 596-598
- Schreck E. & Schedl W. (1979) Die Bedeutung des Wildbienenanteils bei der Bestäubung von Apfelblüten an einem Beispiel in Nordtirol. *Ber. Naturwiss. -Med. Ver. Innsbr.* 66, 95-107
- Tasei J.N. (1976) Les insectes pollinisateurs de la féverole d'hiver (*Vicia faba equina* L.) et la pollinisation des plantes mâle-stériles en pro-

duction de semences hybrides. *Apidologie* 7 (1), 1-38

Taséi J.N. (1984a) Cultures à graines oléagineuses des régions tempérées. In : *Pollinisation et Productions Végétales* (Pesson P. & Louveaux J., eds). INRA, Paris, pp. 309-330

Taséi J.N. (1984b) Arbres fruitiers des régions tempérées. In : *Pollinisation et Productions Végétales* (Pesson P. & Louveaux J., eds). INRA, Paris, pp. 349-372

Teräs I. (1983) Estimation of bumblebee densities (*Bombus* : Hymenoptera, Apidae). *Acta Entomol. Fenn.* 42, 103-113

Torchio P.F. (1976) Use of *Osmia lignaria* Say (Hymenoptera : Apoidea, Megachilidae) as a pollinator in an apple und prune orchard. *J. Kans. Entomol. Soc.* 49 (4), 475-482

Torchio P.F. (1982a) Field experiments with the pollinator species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards : I, 1975 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 55 (1), 136-144

Torchio P.F. (1982b) Field experiments with the pollinator species, *Osmia lignaria propinqua*

Cresson, in apple orchards : II, 1976 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 55 (4), 759-778

Torchio P.F. (1984a) Field experiments with the pollinator species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards : III, 1977 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 57 (3), 517-521

Torchio P.F. (1984b) Field experiments with the pollinator species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards : IV, 1978 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 57 (4), 689-694

Torchio P.F. & Asensio E. (1985) The introduction of the european bee, *Osmia cornuta* Latr. into the US as a potential pollinator of orchard crops and a comparison of its manageability with *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera : Megachilidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 58 (1), 42-52

Williams R.R. & Brain P. (1985) Honey-bee activity when visiting flowers of the apple cultivars Cox's Orange Pippin and Golden Delicious. *J. Hortic. Sci.* 60, 25-28

Yoshida A. & Maeta Y. (1988) Utilization of *Osmia cornifrons* (Radoszkowski) as a pollinator of apples in south-western Japan. *Honey-bee Sci.* 9 (1), 1-6 (in japanese)