

Prévision des potentialités de production de miel à l'échelle d'un rucher au moyen d'un système d'information géographique¹

Xavier JANSSENS^a, Étienne BRUNEAU^{b*} et Philippe LEBRUN^c

^a Unité d'Environnement et de Géomatique, Faculté d'Ingénierie biologique, agronomique et environnementale, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 2, boîte 16, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

^b Centre Apicole de Recherche et d'Information (CARI), Croix du Sud, 4, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

^c Unité d'Écologie et de Biogéographie, Faculté des Sciences, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 4, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

Reçu le 7 septembre 2004 – révisé le 14 février 2005 – accepté le 2 septembre 2005

Résumé – Ce travail propose une méthode de prédiction de la production potentielle de miel d'un rucher à partir de son environnement. Les facteurs utilisés sont la période de floraison, la distance, le taux de recouvrement et la productivité spécifique en nectar des espèces florales entourant le rucher. Un modèle est validé par des inventaires floristiques et des données de production de miel pour 12 ruchers répartis en Wallonie (sud de la Belgique). Des simulations montrent l'importance d'un minimum de deux kilomètres dans l'estimation du rayon de butinage des abeilles. Outre l'introduction d'une notion d'attractivité comparée entre secteurs de butinage, ce travail apporte certaines précisions quant à la constitution de la valeur mellifère de l'environnement d'un rucher. Le modèle constitue un outil intéressant pour les apiculteurs soucieux d'évaluer les potentialités mellifères d'un site.

système d'information géographique / modélisation / production / miel / potentiel mellifère

1. INTRODUCTION

Prédire la production mellifère d'une région est un exercice complexe, que ce soit à des fins de productivité apicole ou dans le cadre d'un suivi de l'environnement. Le butinage des abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.) est une entreprise sociale dans laquelle de 10 000 à 25 000 butineuses par colonie (Buchmann et Shipman, 1991) travaillent étroitement ensemble pour trouver à exploiter de riches sources de nectar, miellat ou pollen. Une abeille ne butine généralement qu'une seule espèce de fleur par voyage (Marden et Waddington, 1981 ; Greggers et Menzel, 1993). Elle garde cette fidélité à l'espèce durant les voyages sui-

vants tant que son rendement énergétique reste supérieur ou équivalent à celui qu'offrirait le butinage d'une autre espèce florale (cf. *Bombus* sp., Osborne et al., 1999). Les récoltes réalisées par les butineuses au cours de l'année ne peuvent donc être quantifiées que sur la base des secteurs les plus attractifs. L'attractivité d'un site mellifère dépend directement du gain énergétique qu'une butineuse peut en tirer par rapport aux dépenses qu'elle devra faire en consommant de l'énergie lors de la manipulation des fleurs, lors de ses vols de fleurs en fleurs et lors de son retour chargée à la ruche (Seeley, 1985 ; Menzel et Mercer, 1987 ; Moritz et Southwick, 1992 ; Waddington et al., 1994).

* Auteur pour correspondance : bruneau@ecol.ucl.ac.be

¹ Éditeur de l'article : Bernard Vaissière

Les stratégies de butinage reposent sur un équilibre entre une optimisation de la récolte au niveau individuel et une exploitation des ressources disponibles grâce à un processus collectif de recrutement (Arruego, 1999). Lorsqu'une abeille découvre une parcelle de fleurs intéressantes, elle recrute ses congénères pour butiner celles-ci (Winston, 1993). Ce système assure une grande efficacité pour la colonie tout entière car la majorité des butineuses sont dirigées vers les endroits les plus rentables, et ce à des distances dépassant parfois 10 km (Bartholdi et al., 1993) et avec une rapidité permettant l'exploitation de ressources éphémères (Waddington et al., 1994). La distance de butinage d'une colonie dépend de la structure du paysage, de la saison et de la colonie elle-même (Buchmann et Shipman, 1991 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003). Sur la base de l'observation des danses de recrutement durant certaines saisons dans différents environnements, la distance médiane de butinage fut estimée entre 1,2 km (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003) et 6,1 km (Beekman et Ratnieks, 2000). Certains auteurs considèrent que la majorité des butineuses effectuent leurs récoltes dans un rayon de 2 km (Chauvin, 1968 ; Buchmann et Shipman, 1991).

Les facteurs influençant la quantité et la qualité de butinage d'un rucher sont nombreux. D'une part, le rendement d'une colonie dépend des ressources l'entourant : présence d'eau (Guerriat, 1996), abondance et diversité de fleurs mellifères, distances entre celles-ci et la ruche (Chauvin, 1968 ; Osborne et al., 1999). La sécrétion nectarifère, la concentration en sucres (Menzel et Mercer, 1987), la morphologie, l'accessibilité et le temps de manipulation des fleurs jouent un rôle également (Waddington, 1980 ; Waddington et al., 1981 ; Nunez, 1982 ; De Marco et Farina 2001). La production de nectar d'une espèce dépend elle-même de la période de floraison (Winston, 1993), de l'heure du jour (Herrera, 1990), des conditions climatiques et édaphiques (Crane, 1991), de l'âge et de la maturité de la plante, de la position des fleurs sur celle-ci (Durkee, 1983). D'autre part, la température (Winston, 1993), l'ensoleillement (Chauvin, 1968) et le vent doivent permettre le vol et le butinage des abeilles. Les risques de prédation, parasitisme et pollution (Porrini et al., 2003) sont à prendre en compte également. Enfin, la collecte de nectar et la pro-

duction de miel dépendent d'un grand nombre de paramètres internes à la colonie, liés ou non à la conduite de la ruche par l'apiculteur : l'état sanitaire, le patrimoine génétique de la reine et de sa descendance (Delaplane, 1997), la communication et les interactions sociales et hormonales entre ouvrières (Arruego, 1999), les besoins et la structure de la colonie (Ikeno et Ohtani, 2001), mais aussi les comportements individuels tels que la mémorisation de la localisation des ressources (de Vries and Biesmeijer, 1998), le choix des fleurs, la sensibilité au risque (Beauchamp, 1992).

Plusieurs modèles mathématiques ou conceptuels ont été créés pour caractériser le butinage. Certains prédisent la dynamique comportementale des butineuses, validée au moyen d'expériences sur des ressources alimentaires artificielles (Camazine et Sneyd, 1991 ; Seeley et al., 1991 ; de Vries et Biesmeijer, 1998). D'autres modélisent l'efficacité énergétique d'une ruche en relation avec un nombre élevé de sources théoriques de nourriture dont les gains et pertes énergétiques varient (Bartholdi et al., 1993 ; Dukas et Edelstein-Keshet, 1998). D'autres encore étudient l'évolution du nombre d'abeilles présentes dans une colonie en fonction de la durée de leurs vols de butinage et de besoins énergétiques variables (Beauchamp, 1992). La plupart d'entre eux expliquent le fonctionnement et démontrent l'efficacité du butinage chez l'abeille domestique, sans toutefois prédire la productivité d'un rucher.

Quelques auteurs se sont appliqués à la caractérisation de l'intérêt mellifère d'une région. Balayer (1990) et Briane (1993) évaluent les potentialités mellifères saisonnières de certaines zones géographiques de France sur base de relevés floristiques, de classes de production pollenifère et nectarifère et d'estimations de valeurs de floraison basées sur l'état grégaire ou dispersé des espèces et le caractère groupé ou étalé des floraisons. D'autres cartographient de manière phénologique les ressources mellifères en utilisant des inventaires éco-phyto-sociologiques (Beguin, 1994 ; Beguin et Hegg, 2001). L'intérêt mellifère d'associations végétales est évalué sur base de leur surface de recouvrement (Balayer, 1990), ainsi que de classes d'abondances, de socialité et des degrés d'attractivité des espèces (Beguin et Hegg, 2001). Aucune de ces études ne semble cependant estimer les potentialités de production de

miel d'une région ou même d'une zone de butinage de manière quantitative. Seules des études comme celles de Crane et al. (1984) ou Crane (1991) caractérisent des potentiels mellifères quantitatifs d'espèces sur base de mesures de production nectarifère à l'échelle florale. Le potentiel mellifère d'une plante est alors défini par la production de miel en kilogrammes que des abeilles peuvent produire en butinant sur une surface d'un hectare recouverte entièrement par cette plante, durant toute sa période de floraison, et si toutes les conditions (climatiques, édaphiques, apicoles, ...) sont réunies.

Ce travail a pour objectif l'estimation de la qualité et de la quantité moyenne de miel qu'un apiculteur peut récolter tout au long de l'année en fonction de l'environnement floristique entourant son rucher. L'approche méthodologique utilisée combine relevés phyto-sociologiques et périodes de floraison tels qu'utilisés précédemment (Balayer, 1990 ; Briane, 1993 ; Beguin, 1994 ; Beguin et Hegg, 2001), valeurs quantitatives de potentiels mellifères (Jacobs et al., 1982 ; Crane et al., 1984 ; Ruppertshofen, 1995 ; Guerriat, 1996) et estimation d'attractivité, basée sur la distance et l'abondance des ressources florales (Seeley, 1985 ; Menzel et Mercer, 1987 ; Guerriat, 1999). Les intérêts offerts par une telle modélisation sont multiples : cartographier le butinage des abeilles et les potentialités de récoltes sur l'ensemble d'un territoire, orienter les transhumances, adapter la conduite du rucher aux périodes de miellées, localiser et protéger certains sites d'intérêt mellifère particulier.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Zones d'étude et inventaires de la flore mellifère

Douze ruchers d'une moyenne de 12,5 colonies, répartis sur le territoire de la Wallonie, sud de la Belgique (Fig. 1), à des altitudes comprises entre 50 et 450 m furent sélectionnés. Le choix de la sélection porta sur la disponibilité des données concernant chaque rucher (production mellifère et pollenifère), sur la variabilité de la structure du paysage d'un rucher à l'autre, et sur leur dispersion géographique évitant toute autocorrélation spatiale lors de la modélisation (distance minimale entre deux ruchers : 13 km).

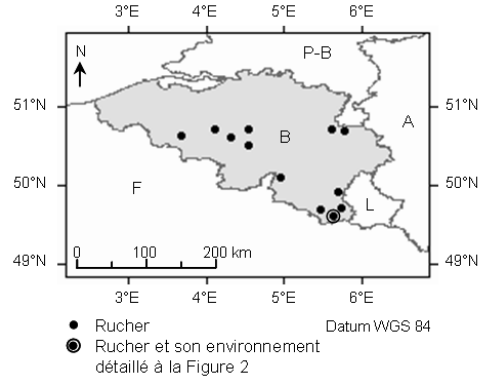


Figure 1. Répartition géographique des 12 ruchers étudiés. A = Allemagne, B = Belgique, F = France, L = Luxembourg, P-B = Pays-Bas.

Un inventaire systématique de la flore mellifère fut réalisé entre le 15 juin et le 15 août 2000 dans un rayon de 2 km autour de chaque rucher sélectionné. Cette distance de prospection, limitée par des contraintes temporelles, fut considérée comme suffisamment représentative de la distance de butinage de la majorité des butineuses (Chauvin, 1968 ; Buchmann et Shipman, 1991). Le territoire couvert par les 12 zones de butinage inventoriées fut parcouru à pied et divisé en secteurs constants au cours de l'année. Un secteur fut défini par un arbre isolé, un élément linéaire (haie, bords de route, ...) ou une parcelle de végétation homogène dans l'espace (prairie, forêt de feuillus, forêt de conifères, jardins, culture, ...) et le temps. Pour chaque secteur, la ou les espèces d'intérêt mellifère ou pollenifère et représentatives du butinage observé en Wallonie (Bruneau, 1998 ; Guerriat, 1996, 1999) furent inventoriées et le pourcentage de recouvrement moyen de leur végétation au sol fut estimé. Ces pourcentages de recouvrement se répartissent en cinq classes : 1-5, 5-25, 25-50, 50-75 ou 75-100 %, moyennés respectivement par 3, 15, 37,5, 62,5 et 87,5 %. La majorité des taxons utiles à des prédictions de production de miel furent considérés comme visibles et identifiables, au moins au stade végétatif ou fané, durant la période d'inventaire. La majorité des miellées ayant lieu en Wallonie entre les mois de mai et juillet (Guerriat, 1996), les espèces mellifères fleurissant avant ou après ces dates ne furent en conséquence pas considérées comme indispensables à la modélisation et leur non-observation fut négligée. Un total de 117 espèces ou taxons génériques (Tab. I) fut inventorié sur les 12 zones de butinage. Pour chaque taxon, la ou les périodes durant lesquelles la plante fleurit en Wallonie et leur potentiel mellifère (en kg/ha, d'après récolte de nectar ou miellat), furent tirés de la littérature (Tab. I ; Jacobs et al., 1982 ; Crane

Tableau I. Espèces mellifères ou pollenifères rencontrées (<> signifie « différent de »), périodes de floraison moyennes pour la Wallonie et potentiels mellifères (éventuellement à partir de miellat, symbolisé « m »). Les codes utilisés pour la caractérisation des périodes de floraison ont les significations suivantes : PV : pré-vernale, V : vernal, E : estival, EA : estivo-automnal, T : transition. Treize périodes furent définies par Guerriat (1996), par ordre chronologique : T1, PV1, PV2, T2, V1, V2, V3, V4, T3, E1, E2, T4 et EA, avec des durées moyennes respectives de 24, 23, 13, 10, 10, 11, 9, 11, 16, 13, 9, 10 et 11 jours (Guerriat, com. pers.). Cette succession ininterrompue de périodes de floraisons débute généralement à la mi-février et n'est prise en compte que jusqu'à la fin du mois de juillet, date de récolte du miel dans la majorité des ruchers en Wallonie. Les valeurs figurant dans ce tableau, valables pour la Belgique, ont été moyennées, voire grossièrement arrondies à des fins de modélisation. Les références utilisées sont les suivantes : 1. Jacobs et al. (1982) ; 2. Crane et al. (1984) ; 3. De Wilmars et al. (1989) ; 4. Ruppersthofer (1995) ; 5. Guerriat (1996) ; 6. Guerriat, com. pers.

Taxons	Périodes de floraison	Potentiels mellifères moyens (kg/ha)	Références
<i>Abies alba</i>	E (m)	25 (m)	2, 4
<i>Acer campestre</i>	V2	800	1
<i>Acer platanoides</i>	V1	200	1
<i>Acer pseudoplatanus</i>	V2	200	2
<i>Aesculus</i> sp.	V2	100	1
<i>Ajuga reptans</i>	V	100	3
<i>Alliaria officinalis</i>	V	50	6
<i>Allium ursinum</i>	V	200	3
<i>Anemone nemorosa</i>	PV	0	5
<i>Angelica</i> sp.	E, T4	50	2
<i>Anthriscus sylvestris</i>	V2	25	5
<i>Arctium</i> sp.	E2	400	6
<i>Asperula odorata</i>	V	50	6
<i>Crepis, Leontodon ou Sonchus</i> sp.	E, EA	50	6
<i>Bellis perennis</i>	V	50	6
<i>Berberis vulgaris</i>	V	200	3
<i>Betula</i> sp.	V	0	3
<i>Borago officinalis</i>	E	200	2
<i>Brassica napus</i>	V1	200	2
<i>Brassica nigra</i>	E	100	2
<i>Calluna vulgaris</i>	EA	200	3
<i>Campanula</i> sp.	E	50	3
<i>Cardamine pratensis</i>	V, T2	50	6
<i>Carduus</i> sp.	E	100	6
<i>Castanea sativa</i>	E1	200	2, 3
<i>Centaurea</i> sp.	E1	200	5
<i>Cichorium intybus</i>	E, EA	100	6
<i>Cirsium</i> sp.	E	200	5
<i>Convolvulus</i> sp.	E, EA	50	6
<i>Cornus mas</i>	PV	100	3, 6

Tableau I. Suite.

Taxons	Périodes de floraison	Potentiels mellifères moyens (kg/ha)	Références
<i>Cornus sanguinea</i>	V	50	5
<i>Corylus avellana</i>	T1	0	3
<i>Crataegus</i> sp.	V	100	3
<i>Cytisus scoparius</i>	V2	50	3
<i>Daucus carota</i>	V	100	6
<i>Dipsacus</i> sp.	E, T4	200	6
<i>Echium vulgare</i>	E1	400	5
<i>Epilobium angustifolium</i>	E2	200	3
<i>Epilobium hirsutum</i>	E	100	3
<i>Erica</i> sp.	E	200	3
<i>Eupatorium cannabinum</i>	E, EA	50	3
<i>Filipendula ulmaria</i>	E2	0	3
<i>Frangula alnus</i>	E	200	3
<i>Galanthus nivalis</i>	T1, PV	50	5
<i>Glechoma hederacea</i>	PV	200	6
<i>Hedera helix</i>	EA	400	3
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	E	100	5
<i>Heracleum spondylium</i>	E	200	5
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	PV	50	3
<i>Knautia</i> sp.	E	50	5
<i>Larix decidua</i>	T3 (m), E, T4	25	2, 4
<i>Ligustrum vulgare</i>	E1	200	3
<i>Linum usitatissimum</i>	E	25	3
<i>Lotus</i> sp.	V	100	3, 5
<i>Lythrum salicaria</i>	E, T4	200	3
<i>Malus sylvestris</i>	V2	100	1, 5
<i>Malva</i> sp.	E	100	6
<i>Medicago lupulina</i>	V	100	3
<i>Medicago sativa</i>	E	200	2
<i>Melilotus</i> sp.	E, EA	200	3
<i>Mentha aquatica</i>	E, EA	100	5
<i>Mentha arvensis</i>	E	100	5
<i>Onobrychis</i> sp.	V	200	3
<i>Origanum vulgare</i>	EA, T4	200	5
<i>Papaver rhoeas</i>	E	0	0
<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	E, EA	200	3

Tableau I. Suite.

Taxons	Périodes de floraison	Potentiels mellifères moyens (kg/ha)	Références
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	E	400	2
<i>Picea abies</i>	V (m), T3	25 (m)	2, 4
<i>Pinus</i> sp.	V (m), T3	25 (m)	2, 4
<i>Pisum sativum</i>	V	100	3
<i>Polygonum</i> sp.	E	100	3
<i>Populus</i> sp.	PV	20 (m)	2
<i>Primula</i> sp.	PV	0	3
<i>Prunella vulgaris</i>	E	200	6
<i>Prunus</i> sp. (<> <i>P. spinosa</i>)	V, E2 (m)	100	3
<i>Prunus spinosa</i>	PV, T2	50	3
<i>Pyrus communis</i>	V1	50	3
<i>Quercus</i> sp.	T3 (m), E, T4	25 (m)	2, 4
<i>Ranunculus ficaria</i>	PV2	50	6
<i>Ranunculus</i> sp.	V	25	5
<i>Reseda luteola</i>	E	100	6
<i>Ribes rubrum</i>	PV	200	3
<i>Ribes uva-crispa</i>	V	200	3
<i>Robinia pseudoacacia</i>	V4	800	3
<i>Rosa canina</i>	V, T3	50	6
<i>Rubus</i> sp. (<> <i>R. idaeus</i>)	E, T3	200	5
<i>Rubus idaeus</i>	V4	200	5
<i>Salix</i> sp.	PV, T3, T4 (m)	100	2, 3, 4
<i>Salvia pratensis</i>	V	400	3
<i>Sedum</i> sp.	V	200	3
<i>Senecio fuchsii</i>	E	200	6
<i>Senecio</i> sp.	E, EA	100	6
<i>Sinapis arvensis</i>	V4	200	3
<i>Solidago canadensis</i>	EA	100	3
<i>Solidago virgaurea</i>	EA	200	6
<i>Stachys</i> sp.	E	100	3
<i>Succisa pratensis</i>	E, EA	200	6
<i>Symphoricarpos albus</i>	E	400	3
<i>Symphytum officinale</i>	V	100	6
<i>Tanacetum vulgare</i>	EA	50	6
<i>Taraxacum officinalis</i>	V1	200	5
<i>Teucrium scorodonia</i>	T4, EA	200	3

Tableau I. Suite.

Taxons	Périodes de floraison	Potentiels mellifères moyens (kg/ha)	Références
<i>Thymus pulegioides</i>	E	200	3
<i>Tilia cordata & platyph.</i>	E1	400	1
<i>Tilia tomentosa</i>	E1	200	1, 3
<i>Trifolium campestre</i>	E	100	6
<i>Trifolium hybridum</i>	E	200	3
<i>Trifolium incarnatum</i>	E	100	3
<i>Trifolium pratense</i>	V4	200	5
<i>Trifolium repens</i>	V, E	200	2, 3
<i>Tussilago farfara</i>	PV1	100	6
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V	50	3
<i>Valeriana sp.</i>	E	200	3
<i>Viburnum opulus</i>	V	50	6
<i>Vicia sp.</i>	E	100	5
<i>Vinca minor</i>	PV	50	6
<i>Zea mays</i>	E1	0	5

et al., 1984 ; Ruppertshofen, 1995 ; Guerriat, 1996). Comme introduits précédemment, ces potentiels mellifères sont très variables (Guerriat, 1996) d'une année, d'une région, voir d'une plante à l'autre. Ces valeurs furent en conséquences moyennées et arrondies en classes relativement grossières (0, 25, 50, 100, 200, 400 et 800 kg/ha ; d'après Jacobs et al., 1982).

Les limites de tous ces secteurs furent numérisées au moyen d'un Système d'Information Géographique (SIG), *ArcInfo/ArcView GIS 3.1* (ESRI, 1996a) sur fond de cartes topographiques digitalisées à l'échelle du 1/25 000^e (Institut Géographique National belge). La superficie (ha) de chaque parcelle et la distance (m) entre le rucher et le centre de gravité de la parcelle furent calculées automatiquement en utilisant le même outil. Les arbres isolés furent encodés par des points. La superficie d'un arbre isolé en tant que secteur susceptible d'être fleuri fut évaluée comme étant la moitié de l'aire d'une sphère théorique de diamètre égal à celui de la cime de l'arbre. Pour un diamètre d , la surface de floraison potentielle de l'arbre fut donc $\pi d^2/2$. Dans ce cas de secteur défini par un arbre isolé, le coefficient de recouvrement de la végétation fut arbitrairement fixé à 87,5 %. Les éléments linéaires, à savoir les haies, les alignements d'arbres et les bandes herbacées, furent encodés par des lignes. Leur longueur, largeur et hauteur furent mesurées. Leur surface de floraison potentielle fut estimée par le produit de leur longueur

par leur largeur additionnée de deux fois la hauteur. Par exemple, une haie de 10 mètres de long, large et haute de 5 mètres, s'est vue attribuée une surface potentielle de floraison de 150 m². La surface de floraison potentielle d'une bande herbeuse fut considérée comme étant le produit de sa longueur par sa largeur moyenne.

2.2. Modélisation

La production potentielle annuelle d'un rucher fut prédite par la somme des productions potentielles au cours de chaque période de floraison définie pendant une année en Wallonie (Guerriat, 1996 ; Tab. I). Pour chaque période de floraison, et tant que certaines limites définies ci-dessous ne furent pas atteintes, quatre étapes répétées en boucle (algorithmes en langage *Avenue* sur *ArcView 3.1* ; ESRI, 1996b) définirent la prédiction : calcul de l'attractivité possible de chaque secteur en fonction des espèces y fleurissant durant cette période, sélection du secteur présentant l'attractivité la plus grande, calcul de la quantité potentielle de miel productible à partir de ce secteur et addition de cette quantité à la quantité totale de miel productible tout au long de la période de floraison. Le modèle considéra les secteurs comme des unités botaniques pérennes au cours de chaque période de floraison. Le chevauchement de ces périodes, bien que possible (Guerriat, 1996), fut considéré comme négligeable. Deux

formules empiriques furent construites : une formule d'attractivité A (Eq. (1)) et une formule de production potentielle P (Eq. (2)).

Le butinage d'un secteur étant décrit comme dépendant du gain énergétique qu'une butineuse peut en tirer (Seeley, 1985 ; Menzel et Mercer, 1987 ; Moritz et Southwick, 1992 ; Waddington et al., 1994), la distance entre le secteur et le rucher, le recouvrement des fleurs mellifères sur le secteur, et le potentiel mellifère de ces fleurs furent pris en compte pour évaluer l'attractivité de ce secteur en fonction d'une espèce y produisant du nectar ou du miellat durant une certaine période de floraison. D'autres facteurs, tels que la distance entre les plantes, la couleur et la morphologie de la fleur, l'accessibilité et la disponibilité du nectar, la mémoire de l'abeille influencent également le comportement de butinage (Chittka et al., 1999), mais ne purent être pris en compte. Les taux de recrutement des abeilles pour une source de butinage diminue linéairement si la distance entre cette source et la ruche augmente (Menzel et Mercer, 1987). En conséquence, l'attractivité d'un secteur fut supposée diminuant si la distance de butinage augmente, jusqu'à s'annuler pour une distance maximale de 10 000 m, calculée par Bartholdi et al. (1993). Enfin, Guerriat (1999) évalua l'attractivité d'un secteur en portant le taux de recouvrement des espèces mellifères présentes sur ce secteur au carré, de manière à favoriser les espèces les mieux représentées. L'équation suivante (1) en fut construite :

$$A_i = [1 - (D/10000)] \cdot R_i^2 \cdot pm_i, \quad (1)$$

où A_i = attractivité d'un secteur (kg/ha) en fonction d'une espèce i ,

i = espèce produisant du nectar ou du miellat sur le secteur considéré,

D = distance entre le centre de gravité du secteur et la ruche (m),

R_i = taux de recouvrement de l'espèce i (%),

pm_i = potentiel mellifère de l'espèce i (kg/ha).

La quantité potentielle de miel produite par secteur au cours d'une période de floraison fut estimée par la somme des potentiels mellifères de chaque espèce y produisant du nectar ou du miellat durant la période de floraison considérée. Chacun de ces potentiels fut pondéré par le taux de recouvrement de son espèce respective. Cette somme fut alors simplement multipliée par la surface du secteur et pondérée, en guise de coefficient énergétique, par la même relation linéaire que ci-dessus (Eq. (1)), dépendant de la distance à parcourir entre le secteur et le rucher (Menzel et Mercer, 1987) et d'une distance théorique maximale de butinage (10 km ; Bartholdi et al., 1993).

$$P = [1 - (D/10\ 000)] \cdot S \cdot \sum_i (R_i \cdot pm_i), \quad (2)$$

où P = production potentielle (kg) d'un secteur au cours d'une période de floraison,

D = distance entre le centre de gravité du secteur et la ruche (m),

S = surface du secteur (ha),

i = espèce produisant du nectar ou du miellat sur le secteur considéré,

R_i = taux de recouvrement de l'espèce i (%),

pm_i = potentiel mellifère de l'espèce i (kg/ha).

Deux limites s'imposèrent à la production potentielle. Premièrement, une quantité maximale de 500 kg de miel productible fut définie à partir d'une même espèce florale, par rucher étudié et par période de floraison. Cette limite approximative fut fixée à partir de valeurs moyennes de récolte quotidienne de miel (2 à 5 kg ; Winston, 1993) et de la durée moyenne des périodes de floraison en Wallonie (13 jours ; Guerriat, 1996). La restriction de cette limite par espèce florale fut choisie compte tenu des possibilités de changement de butinage au cours de la journée, en réponse aux heures de floraison de chaque espèce (Herrera, 1990). Deuxièmement, afin de tenir compte du temps que peuvent prendre les butineuses à visiter différentes parcelles de fleurs, un nombre maximal de 20 secteurs butinables fut fixé pour une même période de floraison (Seeley, 1985 ; Buchmann et Shipman, 1991 ; Schneider et McNally, 1993). Les facteurs climatiques et les paramètres internes aux colonies (état sanitaire, patrimoine génétique de la reine, techniques apicoles) ne furent pas pris en compte dans le modèle.

Quatre règles furent enfin appliquées pour le bon fonctionnement du modèle. Tout d'abord, en cas d'attractivité identique de deux secteurs, le secteur promettant la plus grande production fut le premier pris en compte par le modèle. Ensuite, l'attractivité (mais pas la production potentielle) d'une espèce arborescente fut estimée avec un taux de recouvrement de 87,5 % qu'elle soit isolée ou non, afin de ne pas diminuer l'attractivité d'un arbre mellifère seul parmi d'autres essences non mellifères. De plus, un même secteur ne put être sélectionné plusieurs fois, durant une ou plusieurs périodes de floraison, que grâce à des espèces différentes ou grâce à des productions différenciées de nectar et de miellat. Enfin, un secteur ne fut sélectionné que par l'attractivité d'une espèce n'ayant pas déjà produit, pendant la même période de floraison, plus que la production potentielle maximale récoltable (500 kg).

2.3. Validation

Dans un but de comparaison des prédictions du modèle avec les productions réelles de miel, les quantités de miel récolté par chaque apiculteur à la fin des mois de mai et de juillet dans chaque rucher furent enregistrées pour les années 1998, 1999 et 2000. A titre d'indication, l'origine florale du

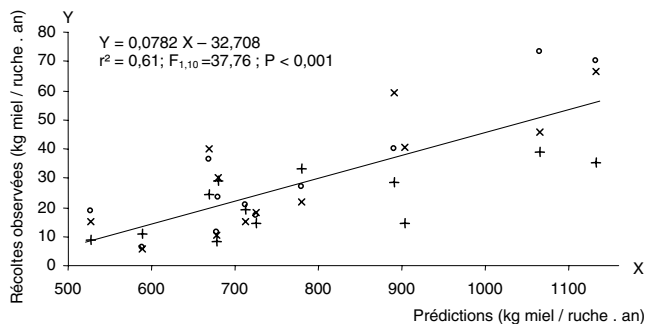


Figure 2. Relation entre les récoltes de miel observées en 1998 (o), 1999 (+) et 2000 (x) dans chacun des 12 ruchers étudiés et le potentiel mellifère annuel prédit pour ces ruchers. Aucune récolte ne fut réalisée en 1998 pour l'un des ruchers. Les statistiques et l'équation de la droite de régression linéaire figurent sur le graphique.

butinage de chaque rucher fut estimée sur la base d'analyses mélikso-palynologiques (Von Der Ohe et al., 2004) non systématiques et d'analyses de quelques pelotes de pollen ramassées sur le plancher des ruches entre les mois de mars et septembre des années 1999 et 2000. L'identification des grains de pollen fut réalisée après acétolyse (Gadbin, 1979).

De manière à tenir compte d'un éventuel décalage de la saison apicole par rapport aux périodes de floraison théoriques, le modèle ne prit en compte que les productions prédites pour les périodes délimitées après la date à laquelle l'apiculteur posa sa première hausse en l'an 2000 (et donc commença à emmagasiner du miel).

3. RÉSULTATS

Les productions quantitatives annuelles estimées pour chaque rucher ont tout d'abord été converties en production par ruche (12,5 ruches par rucher) et comparées aux récoltes réelles observées par ruche de 1998 à 2000 (Fig. 2). La distribution de ces valeurs n'était pas significativement différente de celle d'une loi normale (test de Kolmogorov-Smirnov ; $P = 0,20$). Les prédictions du modèle ont permis d'expliquer 60% de la variance des récoltes observées ($F_{1,10} = 37,76$; $P < 0,001$; $r^2 \text{ adj.} = 0,600$; Fig. 2 ; analyse en régression linéaire comprenant plus qu'une valeur de Y pour chaque valeur de X ; Sokal et Rohlf, 1995).

La Figure 3 représente, pour l'un des 12 ruchers étudiés (à l'extrême sud de la Belgique, Fig. 1), les principales espèces (ou taxons génériques) butinées prédites par le modèle, les secteurs responsables de leur plus grande production à chacune, ainsi que les productions potentielles de chaque parcelle, arbre isolé ou

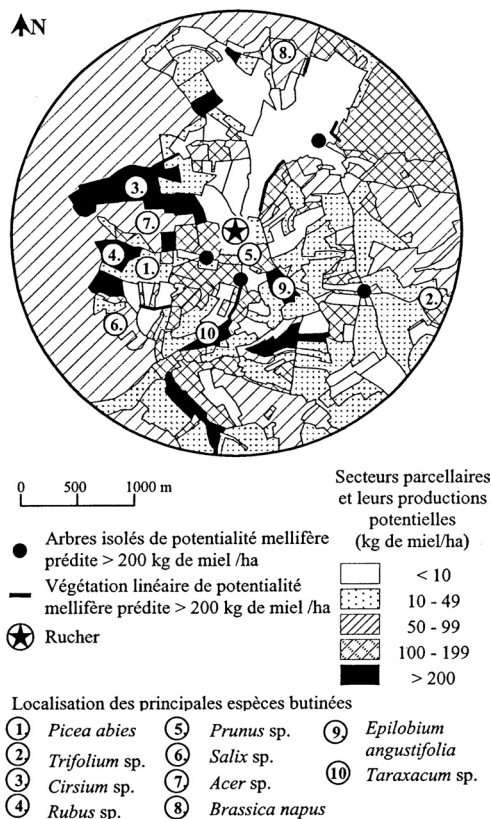


Figure 3. Prédiction des potentialités mellifères pour une zone de butinage inventoriée autour d'un rucher Lorraine belge (sud de la Wallonie). Délimitation des secteurs (limites constantes au cours de l'année) et localisation des principales espèces butinées sur ces secteurs.

élément linéaire. Les secteurs parcellaires présentant une production potentielle inférieure à 10 kg de miel/ha sont occupés sur la carte par

Tableau II. Sensibilité des résultats du modèle aux valeurs des principaux paramètres.

Paramètres du modèle			Coefficient de détermination r^2 (régression linéaire entre production de miel observée et prédite par le modèle)	$F_{1,10}$
Nombre maximal de secteurs visibles par période de floraison	Quantité max. productible par sp. durant la même période de floraison (kg)	Rayon maximal de butinage (km)		
10			0,328	1,80
15			0,480	10,99**
20	500	2	0,612	37,76***
50			0,623	15,76**
	300		0,570	3,33
	350		0,590	6,57*
20	400	2	0,602	14,88**
	450		0,620	31,77***
	600		0,547	13,47**
20	500	1	0,436	1,58
		1,5	0,498	7,73*

* $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

des zones fortement urbanisées ou des cultures non mellifères intensives. Des friches, des coupes forestières, des pâtures, des vergers et des cultures mellifères (colza *Brassica napus*) occupent les secteurs les plus mellifères. A titre indicatif, 77 % en moyenne des espèces identifiées dans les analyses polliniques de miel et de pollen ($n = 8$ à 17) ont été effectivement prédites par notre modèle comme butinées par les abeilles de chacun des 12 ruchers ayant servi à l'étude.

Différentes simulations ont été testées de manière à analyser la sensibilité du modèle à certains paramètres : nombre maximal de secteurs butinables par période de floraison, quantité maximale de miel productible par espèce durant la même période de floraison, rayon maximal de butinage (voir Tab. II). Les valeurs des coefficients de détermination augmentent avec le nombre maximal de secteurs butinables et le rayon maximal de butinage. La limite optimale en ce qui concerne la quantité de miel productible par espèce pour une même période de floraison est estimée entre 450 et 500 kg (Tab. II).

4. DISCUSSION

Comme introduit précédemment, la production potentielle d'un rucher dépend de nombreux facteurs. La méthode de prédiction présentée dans ce travail ne tient pas compte de paramètres importants tels que les conditions climatiques ou édaphiques (Chauvin, 1968 ; Crane, 1991 ; Winston, 1993), certaines conditions spécifiques de floraison (Durkee, 1983 ; Herrera, 1990) ainsi que des conditions internes aux colonies (Arruego, 1999 ; Ikeno et Ohtani, 2001). Une validation parfaite de cette méthodologie aurait dû se faire sur base d'un échantillon de ruchers tous identiques, issus de la même lignée de reine (Delaplane, 1997), conduits par le même apiculteur dans les mêmes conditions environnementales et sous un climat identique. Quoi qu'il en soit, le modèle permet d'expliquer une proportion importante de la variance des productions réelles moyennes de miel d'un rucher au cours de trois années (Fig. 2). En plus d'une tentative novatrice de prédiction des quantités de miel productibles par un rucher en fonction de son environnement,

ce travail constitue un apport à la modélisation des potentiels mellifères d'une région (Balayer, 1990 ; Beguin, 1994 ; Beguin et Hegg, 2001), prenant notamment en compte l'attractivité de secteurs de butinage comme facteur conditionnant une récolte potentielle limitée par la distance et la durée des périodes de floraison.

Une différence d'un facteur de plus de 100 existe entre les valeurs observées (entre 5 et 73 kg de miel/ruche/an) et les valeurs attendues par le modèle (entre 527 et 1132 kg de miel/ruche/an ; Fig. 2). Cet écart s'explique principalement par le choix d'un paramètre volontairement élevé dans le modèle : une production de miel possible jusqu'à 500 kg par espèce pour un rucher. Cette quantité de miel se base sur des valeurs de productions réalistes pour un rucher d'une douzaine de ruches au cours d'une période de floraison de 13 jours de moyenne (2 à 5 kg de miel/jour/ruche ; Winston, 1993 ; Guerriat, 1996), mais provoque une production de miel exagérée dans le cas de butinage sur différentes espèces mellifères fleurissant chacune en abondance durant la même période. Ce butinage de plusieurs espèces durant une même période a lieu par exemple en cas de production de nectar différé entre chaque espèce au cours de la journée (Herrera, 1990).

Ce choix de 500 kg de miel productible dans un rucher d'une douzaine de ruches, par espèce et par période de floraison, se justifie par la nécessité de prédire la production d'un rucher aussi bien dans un paysage de faible diversité mellifère (composé par exemple de grandes parcelles agricoles comme c'est le cas des ruchers échantillonnés dans le centre de la Belgique, plateau Hennuyer-Brabançon), que dans un milieu diversifié constitué d'une multitude de petites parcelles très riches en espèces mellifères (cas de la Lorraine belge, sud de la Belgique). Dans le cas de paysages peu diversifiés mais pouvant néanmoins offrir des récoltes mono-spécifiques importantes (par exemple, le colza *Brassica napus*, et la phacélie *Phacelia tanacetifolia*), une diminution de la quantité maximale de miel productible par espèce (en dessous de 450 kg) provoque une sous-estimation des quantités relatives de miel mono-spécifique produites et conduit à des prédictions moins corrélées à la réalité (Tab. II). Le nombre maximal de 20 secteurs butinables par période de floraison fixé dans le modèle (Seeley, 1985 ; Buchmann et Shipman, 1991 ; Schneider et

McNally, 1993) permet, suivant la même logique, de tenir compte des paysages diversifiés. Diminuer ce nombre maximal de secteurs butinables permet de prédire des quantités de miel de même ordre de grandeur que celles observées dans la réalité, mais ne tient alors plus compte d'environnements dans lesquels de nombreuses petites parcelles de fleurs différentes contribuent à la récolte de miel au cours d'une même période. Il s'en suit des prédictions totalement non corrélées aux productions observées (Tab. II).

Limiter les prédictions en fonction d'un maximum de 50 secteurs visitables par les abeilles durant une période de floraison améliore légèrement la corrélation (Tab. II) sans augmenter fortement les productions prédites. Les mêmes résultats sont obtenus si le nombre maximal de secteurs butinables fixé tend vers l'infini. Dans le cas de cette étude limitée à un rayon de butinage de 2 km, la majorité des parcelles mellifères ont été butinées, même si la limite est fixée à 20 secteurs par période de floraison et si l'environnement autour du rucher est très diversifié et parcellé. Cette limite n'a donc pas beaucoup d'intérêt. Pour une étude floristique élargie à un rayon supérieur à 2 km, un modèle dont le nombre de secteurs exploitables serait illimité ne serait par contre probablement plus réaliste. Compte tenu des durées de floraison limitées dans la saison (Winston, 1993) et la journée (Herrera, 1990), et des capacités de récolte d'une colonie, il est peu probable que la majorité d'une zone de 10 km de rayon soit butinée par un unique rucher d'une douzaine de ruches. Il est donc préférable pour la cohérence du modèle et le réalisme de ses prédictions de conserver une limite dans le nombre de secteurs exploitables. Une méthode de prédiction tenant compte de la structure du paysage ainsi que de quantités maximales réalistes de miel productible pour un rucher devrait tenir compte des heures de sécrétion nectarifère de chaque espèce butinée, ainsi que des durées nécessaires au butinage et aux trajets entre les parcelles et le rucher.

Les inventaires de la flore mellifère dans un rayon de 2 km autour des ruchers se justifient par un compromis entre le souci de prédire le butinage de la manière la plus réaliste possible et la nécessité de réduire les coûts de ces recensements exhaustifs. Pour peu que le paysage soit peu diversifié et constitué de zones de

grandes cultures où l'appauvrissement des ressources augmente les distances de butinage, ces 2 km sont plus que probablement insuffisants pour modéliser la majorité du butinage (Crane, 1975 ; Deinzer et al., 1977 ; Beekman et Ratnieks, 2000). Ce butinage atteint, dans ce genre d'environnement et en fonction de la saison ou de la colonie (Buchmann et Shipman, 1991 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003), une distance médiane dépassant parfois les 6 km (Beekman et Ratnieks, 2000). Les prédictions des potentialités de production de miel sur base des données floristiques présentes à des rayons de 1,5 puis 1 km uniquement donnent des résultats de moins en moins corrélés aux productions observées (Tab. II). Deux kilomètres de rayon d'inventaire floristique semblent en conséquence nécessaires et, dans le cadre de cette étude échantillonnant des structures de paysage variées, probablement suffisants (Fig. 2) à une prédiction réaliste de la majorité du butinage (Chauvin, 1968 ; Buchmann et Shipman, 1991 ; Waddington et al., 1994).

Enfin, l'utilisation d'un SIG pour ce type de recherche permet non seulement un calcul immédiat des superficies et distances nécessaires à ce genre de modélisation, mais a de plus l'énorme avantage de permettre une visualisation géographique des résultats, comme l'ont fait Balayer (1990), Briane (1993), Béguin (1994) ou Beguin et Hegg (2001). Plusieurs renseignements particulièrement intéressants et précis peuvent être analysés et comparés grâce à notre type de carte (Fig. 3) : l'intérêt mellifère global et particulier de la zone, le nombre relatif et la répartition des secteurs les plus intéressants, la diversité des milieux sur la zone, la composition floristique mellifère des secteurs les plus intéressants pour les abeilles. Notons à ce propos que si les secteurs sont supposés constants dans le temps, ce peut ne pas être le cas d'une année à l'autre en cas d'évolution de la végétation ou en cas de modification de l'affectation du sol (par exemple : rotation de cultures). Une actualisation des relevés floristiques pourrait alors s'avérer nécessaire d'année en année.

Dans le cadre de notre étude, les ruchers produisant le plus de miel sont ceux pour lesquels la zone de butinage est la plus diversifiée, tant en taxons mellifères qu'en structure paysagère. Certaines parcelles très attractives pour les abeilles, mais locales, subsistent cependant

dans certaines régions au paysage banalisé par l'agriculture, à savoir certaines cultures mellifères, des jardins, des vergers, des parcs et des bosquets. La prédiction des espèces florales butinées par les abeilles reste cependant à valider. La majorité des taxons retrouvés dans certaines analyses polliniques fut prédit par le modèle, mais des analyses melisso-palynologiques qualitatives et quantitatives systématiques (Von Der Ohe et al., 2004) devraient compléter la validation du modèle.

5. CONCLUSIONS

Outre une nouvelle méthode relativement précise d'estimation de l'intérêt mellifère de l'environnement d'un rucher, notre modèle propose un outil novateur d'estimation de la production de miel de ce rucher sur base d'une notion d'attractivité comparée entre secteurs de butinage et de variables telles que le potentiel mellifère et les périodes de floraison des espèces présentes. Ces prédictions permettent de cerner plus précisément ce qui contribue à la valeur mellifère d'un paysage. Les secteurs les plus importants pour le butinage s'avèrent être des parcelles diversifiées, éléments linéaires et arbres isolés occupés par des espèces mellifères aux taux de recouvrement élevé et à proximité du rucher. La conservation, la restauration ou l'aménagement d'habitats mellifères diversifiés reste primordiale pour l'apiculture, tout comme l'apiculture l'est pour la pollinisation et le maintien d'une harmonie entre le monde industrialisé et une culture de la terre plus respectueuse des besoins humains.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Dr. Bernard E. Vaissière, Hubert Guerriat et l'ensemble des apiculteurs et chercheurs du Centre Apicole de Recherche et d'Information (CARI) pour leur apport dans la réalisation de ce travail. X.J. fut financé par le CARI (l'unité d'Écologie de l'Université catholique de Louvain) et le FNRS (Fonds National de la Recherche Scientifique) en Belgique.

Abstract – Prediction of the potential honey production at the apiary scale using a Geographical Information System (GIS). The objective of this work was to develop a method to predict the honey production of an apiary by means of landscape

variables. A model was built using attractivity and productivity formulae based upon the flowering periods, the distances to the apiary, and the density and specific nectar productivity of the floral species surrounding the apiary. Honey harvests of 12 apiaries in Wallonie, Belgium (Fig. 1), were recorded from 1998 to 2000. The plant species, location and absolute percentage of cover of nectar-producing (melliferous) plants within a radius of two km of each apiary were surveyed during the summer 2000. These data were encoded and geo-referenced with a Geographical Information System (GIS). This software used tables containing data from field survey and the theoretical melliferous potentials of encountered plants (Tab. I). The model brought out the listing of foraged flowers and their potential honey productivity during flowering periods for each foraging area studied (e.g. Fig. 3). The predictions of honey production (kg/hive/year) were compared to the actual production and the model explained 60% of the variance of the observations ($F_{1,10} = 37.76$; $P < 0.001$; $r^2 = 0.60$; Fig. 2). Some tests of the sensitivity of the results to changing parameters showed the importance of a minimal 2-km radius to model the foraging range (Tab. II). Taking into account landscape diversity, the abundance of areas containing dense melliferous flora was also essential. This work improves our understanding of the melliferous value of the landscape around an apiary. This model represents an interesting tool for beekeepers that would like to evaluate the potential honey production of an area and represents progress in the cartography of regional beekeeping potential.

geographical information system / nectar plant / honey production / modelling / honey potential / prediction

Zusammenfassung – Vorhersage über die zu erwartende Honigproduktion auf einem Bienenstand durch das Geographische Informationssystem (GIS). Ziel der Arbeit war die Entwicklung einer Methode zur Abschätzung der Honigerzeugung eines Bienenstandes mittels verschiedener Kenngrößen der Landschaft. Es wurde ein Modell mit Formeln über Attraktivität und Produktivität erstellt und zwar auf Grund von Blühperioden, von der Entfernung vom Bienenstand und von der Dichte der Blütenarten mit spezieller Nektarerzeugung in der Umgebung des Bienenstandes. Die Honigernte von 12 Bienenständen in Wallonien, Belgien (Abb. 1) wurde von 1998 bis 2000 aufgezeichnet. Die Pflanzenarten, die Lage und der absolute Prozentsatz des Vorkommens von Bienenpflanzen in einem Radius von 2 km wurden im Sommer sorgfältig überwacht. Diese Daten wurden kodiert und mit dem Geographischen Informationssystem (GIS) auf die Geographie bezogen. Diese Software nutzte Tabellen mit Daten der Felderhebung und dem theoretischen Trachtpotential der aufgezeichneten Pflanzen (Tab. I). Das Modell erzeugt eine Liste mit

Trachtpflanzen und ihrem Potential für eine Honigproduktion während der Blühperiode für jedes untersuchte Gebiet (e.g. Abb. 3). Die Vorhersage für die Honigproduktion (kg/Bienenvolk und Jahr) wurde mit den realen Werten verglichen. Das Modell erklärt 60 % der Varianz in den Beobachtungen ($F_{1,10} = 37.76$; $P < 0,001$; $r^2 = 0,600$; Abb. 2). Einige Tests über die Empfindlichkeit der Ergebnisse auf wechselnde Parameter zeigten die Bedeutung eines kleinen Radius von 2 km auf, um das Nahrungsangebot zu beschreiben (Tab. II). Die Berücksichtigung der Diversität der Landschaft und der Häufigkeit von Gebieten mit dichter nektarhaltiger Flora war ebenfalls sehr wichtig. Diese Arbeit verbessert unser Verständnis für den Wert des Nektarangebotes im Landschaftsraum um den Bienenstand. Dieses Modell ist ein interessantes Werkzeug für Imker, die eine mögliche Honigproduktion eines Gebietes abschätzen möchten und ermöglicht einen Fortschritt in der Kartografie eines regionalen Potentials für Bienenhaltung.

Geographisches Informationssystem (GIS) / Modellerstellung / Produktion / Honig / Potential für Bienenhaltung

RÉFÉRENCES

- Arruego X. (1999) Les facteurs influençant les stratégies de butinage de l'individu à la colonie, Bull. Tech. Apic. 26, 175–182.
- Balayer M. (1990) Évaluation des potentialités mellifères en Roussillon, Bull. Soc. Bot. Fr., Lett. Bot. 137, 157–171.
- Bartholdi J.J., Seeley T.D., Tovey C.A., Vate J.H.V. (1993) The pattern and effectiveness of forager allocation among flower patches by honey bee colonies, J. Theor. Biol. 160, 23–40.
- Beauchamp G. (1992) Effects of energy requirement and worker mortality on colony growth and foraging in the honey bee, Behav. Ecol. Sociobiol. 31, 123–132.
- Beekman M., Ratnieks F.L.W. (2000) Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L., Funct. Ecol. 14, 490–496.
- Beguín C. (1994) Contribution à la cartographie des potentialités mellifères du Haut-Jura ; exemple de variations spatio-temporelles autour d'un rucher à Chaumont/NE, Geographica Helvetica 3, 115–124.
- Beguín C., Hegg O. (2001) Carte des ressources mellifères de la Suisse, Rev. Suisse Apic. 3, 120–128.
- Briane G. (1993) La ressource mellifère en moyenne montagne : analyse floristique et cartographique (Pyrénées de l'Ariège et de la Haute-Garonne), Thèse de doctorat, Université de Toulouse-Le Mirail, Toulouse II.
- Bruneau E. (1998) Étude des miellées. Première partie : les espèces les plus mellifères, Abeilles Cie 64, 16–18.

- Buchmann S.L., Shipman C.W. (1991) Foraging distances flown by honey bee colonies: analyses using Mathematica software, *Am. Bee J.* 131, 771.
- Camazine S., Sneyd J. (1991) A model of collective nectar source selection by honey bees: self-organization through simple rules, *J. Theor. Biol.* 149, 547–571.
- Chauvin R. (Ed.) (1968) *Traité de biologie de l'abeille, Tome II: Système nerveux, comportement et régulations sociales, Tome III: Biologie appliquée*, Masson et Cie, Paris.
- Chittka L., Thomson J.D., Waser N.M. (1999) Flower constancy, insect psychology, and plant evolution, *Naturwissenschaften* 86, 361–377.
- Crane E. (1975) What makes a good honey plant? *Bee World* 56, 32–34.
- Crane E., Walker P., Day R. (1984) *Directory of important world honey sources*, International Bee Research Association, London.
- Crane E. (1991) *Bees and Beekeeping: Science, Practice and World Resources* Heinemann Newnes, Oxford.
- Deinzer M.L., Thompson P.A., Burgett D.M., Isaacson D.L. (1977) Pyrrolizidine alkaloids: their occurrence in honey from tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.), *Science* 195, 497–499.
- Delaplane K.S. (1997) Practical science – Research helping beekeepers 2. Colony manipulations for honey production, *Bee World* 78, 5–11.
- De Marco R.J., Farina W.M. (2001) Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50, 441–449.
- Dukas R., Edelman-Keshet L. (1998) The spatial distribution of colonial food provisioners, *J. Theor. Biol.* 190, 121–134.
- Durkee L.T. (1983) The ultrastructure of floral and extrafloral nectarines, in: Bentley B., Elias T. (Eds.), *The biology of nectarines*, Columbia Univ. Press, New-York, pp. 1–29.
- ESRI, Environmental Systems Research Institute (1996a) Arc View GIS, The Geographic Information System for everyone. Environmental Systems Research Institute, Inc, USA (<http://www.esri.com>).
- ESRI, Environmental Systems Research Institute (1996b) Avenue, Customization and Application Development for Arc View. Environmental Systems Research Institute, Inc, USA (<http://www.esri.com>).
- Gadbin C. (1979) L'intérêt de l'acétolyse en méliissopolynologie, *Apidologie* 10, 23–28.
- Greggers U., Menzel R. (1993) Memory dynamics and foraging strategies of honeybees, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32, 17–29.
- Guerriat H. (1996) Être performant en apiculture, Guerriat (Ed.), Soignies, Belgique.
- Guerriat H. (1999) Valeurs apicoles des haies dans l'Entre-Sambre-et-Meuse, *Abeilles Cie* 73, 24–28.
- Herrera C.M. (1990) Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub, *Oikos* 58, 277–278.
- Ikeno H., Ohtani T. (2001) Reconstruction of honeybee behavior within the observation hive, *Neurocomputing* 38–40, 1317–1323.
- Jacobs F.J., Franssen J., Rotthier B. (1982) *Drachtplanten voor honingbijen. Een praktische lijst voor plantsoendiensten en natuur-liefhebbers*, Koninklijke Vlaamse Imkersbond v.z.w., Gent, Belgium.
- Marden J.H., Waddington K.D. (1981) Floral choices by honeybees in relation to the relative distances to flowers, *Physiol. Entomol.* 6, 431–435.
- Menzel R., Mercer A. (1987) *Neurobiology and Behavior of Honeybees*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Moritz R.F.A., Southwick E.E. (1992) Bees as super-organisms, An evolutionary reality, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Nunez J.A. (1982) Honeybee foraging strategies at the food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow, *J. Apic. Res.* 21, 139–150.
- Osborne J.L., Clark S.J., Morris R.J., Williams I.H., Riley J.R., Smith A.D., Reynolds D.R., Edwards A.S. (1999) A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar, *J. Appl. Ecol.* 36, 519–533.
- Porrini C., Sabatini A.G., Girotti S., Fini F., Monaco L., Celli G., Bortolotti L., Ghini S. (2003) The death of honey bees and environmental pollution by pesticides: the honey bees as biological indicators, *Bull. Insectology* 56, 147–152.
- Ruppertshofen H. (1995) *Der Summende Wald. Waldimkerei und Waldhygiene, kombinierter biologischer Waldschutz*, Ehrenwirth Verlag, München.
- Schneider S.S., McNally L.C. (1993) Spatial foraging patterns and colony energy status in the African honey bee, *Apis mellifera scutellata*, *J. Insect. Behav.* 6, 195–210.
- Seeley T.D. (1985) *Honeybee Ecology, a study of adaptation in social life*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Seeley T.D., Camazine S., Sneyd J. (1991) Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 277–290.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. (1995) *Biometry*, 3rd ed., W.H. Freeman, San Francisco, CA.
- Steffan-Dewenter I., Kuhn A. (2003) Honeybee foraging in differentially structured landscapes, *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 1515, 569–575.
- Von Der Ohe W., Persano Oddo L., Piana M.L., Morlot M., Marton P. (2004) Harmonized methods of melissopolynologie, *Apidologie* 35, 18–25.

- Vries H. de, Biesmeijer J.C. (1998) Modelling collective foraging by means of individual behaviour rules in honey-bees, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44, 109–124.
- Waddington K.D. (1980) Flight pattern of foraging honeybees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar, *Oecologia* 44, 199–204.
- Waddington K.D., Allen T., Heinrich B. (1981) Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to variable versus fixed rewards, *Anim. Behav.* 29, 779–784.
- Waddington K.D., Visscher P.K., Herbert T.J., Richter M.R. (1994) Comparisons of forager distributions from matched honey-bee colonies in suburban environments, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35, 423–429.
- De Wilmars M., Bruneau E., Evrard M. (1989) Aménagements fleuris pour l'abeille, Centre apicole de recherche et d'information (CARI), Louvain-la-Neuve, Belgique.
- Winston M.L. (1993) La biologie de l'abeille, Nauwelaerts (Ed.), Beauvechain, Belgique, French translation of "The biology of the Honey Bee", Harvard University Press, 1987.