

En couverture:

Femelle de l'Andrène rousse (*Andrena fulva*). Cette belle Abeille printanière aime butiner les fleurs de groseilliers. Sa coloration contrastée permet de la reconnaître aisément: rousse sur le dessus du thorax et de l'abdomen, noire sur la tête, les pattes et le dessous du corps.

(photo: P. Rasmont)



Bourdon terrestre (*Bombus terrestris*) sur une inflorescence de trèfle incarnat cultivé. Les corbeilles des pattes postérieures sont chargées de pollen. (photo: P. Rasmont)

Editeur responsable: Unité de Zoologie générale et appliquée de la Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux

Nouvelle Imprimerie Duculot s.a., Gembloux

Dépôt légal D/1990/5662/1

Abeilles sauvages et pollinisation

Annie Jacob-Remacle



Ministère de la Région wallonne
Service de la Conservation
de la Nature

Faculté des Sciences agronomiques
de Gembloux
Zoologie générale et appliquée

***Abeilles sauvages
et pollinisation***

par Annie Jacob-Remacle*

Ministère de la Région wallonne
Service de la Conservation
de la Nature
Avenue Albert 1er, 187
5000 Namur

*Faculté des Sciences agronomiques
Zoologie générale et appliquée
(Professeur Ch. Gaspar)
Passage des Déportés, 2
5800 Gembloux

Table des matières

Quelques notions fondamentales	5
Incidence économique de la pollinisation par les insectes	6
Comment reconnaître les Abeilles ?	7
Un peu de classification...	7
Les Bourdons: les Abeilles les plus faciles à reconnaître	8
L'Abeille domestique	8
Et les Abeilles solitaires ?	8
Des insectes bien adaptés à la récolte du nectar et du pollen	10
Les pièces buccales sont modifiées pour la récolte du nectar	10
Des dispositifs facilitent la récolte et le transport du pollen	11
Une exception: les Abeilles-coucous	13
Cycle biologique	14
Ecologie	15
Relations avec les plantes	15
Nidification	16
Rôle dans la pollinisation de deux plantes cultivées	19
Le pommier	19
Le colza	26
Abeilles sauvages élevées en vue de leur utilisation agronomique	31
L'Abeille coupeuse de feuilles <i>Megachile rotundata</i>	32
Les Osmies	34
Comment favoriser les populations d'Abeilles sauvages ?	35
Pour en savoir plus...	38
Glossaire	39
Noms latins et parrains des espèces d'Abeilles citées dans le texte	40

A côté de l'Abeille domestique existent en Belgique plus de 350 espèces d'Abeilles sauvages qui jouent un rôle important dans la pollinisation de la flore spontanée; parmi elles, certaines interviennent de façon non négligeable dans la pollinisation de plantes cultivées.

Les principaux buts de cette plaquette sont:

- faire connaître ces Abeilles sauvages, c'est-à-dire les Bourdons et surtout les Abeilles solitaires, dont beaucoup ignorent l'existence,
- montrer leur rôle dans la pollinisation, particulièrement dans celle des plantes cultivées, en détaillant deux exemples, le pommier et le colza,
- donner quelques informations sur l'élevage de certaines Abeilles sauvages en vue de leur introduction dans les cultures,
- et, pour terminer, proposer des mesures destinées à favoriser les populations de ces Abeilles.

Quelques notions fondamentales

La pollinisation est le transfert du pollen produit par les anthères des étamines jusqu'au stigmate de la fleur (voir pages 19 et 26); elle sera en principe suivie par la fécondation de l'ovule grâce au grain de pollen qui "germera" sur le stigmate.

De façon simplifiée, on peut classer les plantes en deux catégories:

- les *plantes autogames*, dont les fleurs sont fécondées par leur propre pollen ou, par extension, par le pollen d'une autre fleur de la même plante (exemples: blé, pois, lin). On parle alors d'*autopollinisation*;
- les *plantes allogames*, dont les fleurs ne peuvent être fécondées par le pollen produit par les différentes fleurs de la plante (exemples: seigle, tournesol, trèfle blanc, nombreuses espèces fruitières). Elles nécessitent une *pollinisation croisée* qui assure un meilleur "brassage" génétique que l'autopollinisation.

La pollinisation croisée est obligatoire

. lorsque les plantes sont unisexuées* (exemples: saules, *Actinidia* ou kiwi, palmier-dattier);

. lorsque, dans le cas de plantes bisexuées*, il y a *autostérilité* c'est-à-dire que le pollen d'une plante ne peut "germer" sur les stigmates de la même plante (cas de nombreuses espèces fruitières).

La présence d'un vecteur de pollen (vent, insectes, eau,...) est donc indispensable aux plantes allogames, mais elle peut être aussi très profitable chez certaines plantes autogames, en permettant une fécondation la plus complète possible.

* Les mots suivis d'un astérisque sont brièvement expliqués dans le glossaire à la fin de la plaquette.

Dans nos régions, on distingue deux grands types de plantes en relation avec le mode de pollinisation.

- *Les plantes anémophiles*, dont l'agent de transport du pollen est le vent. Appartiennent à cette catégorie, outre diverses plantes sauvages, certaines céréales, de nombreux arbres forestiers, le noisetier, le noyer, le châtaignier,... Les plantes anémophiles émettent une grande quantité de grains de pollen; ainsi un chaton de noisetier peut en libérer quatre millions en un jour.

- *Les plantes entomophiles*, pollinisées par des insectes. Ces plantes, aux fleurs souvent bien colorées et parfumées, sont très nombreuses parmi la flore spontanée, mais aussi parmi les plantes cultivées: la majorité des arbres fruitiers à pépins et à noyau, les petits fruits (groseilliers, cassissier, framboisier, fraisier), certaines productions maraîchères (poivron, aubergine, melon, courgette,...), certaines plantes à graines oléagineuses* (tournesol), les cultures destinées à la production de semences de plantes entomophiles,...

Pour terminer, il faut insister sur la grande complexité des processus de pollinisation. En effet, beaucoup de plantes autogames peuvent présenter des taux d'allogamie* considérables, tandis que des plantes allogames peuvent être plus ou moins fortement autopollinisées.

Incidence économique de la pollinisation par les insectes

L'incidence économique de la pollinisation par les insectes est difficile à évaluer, mais est sans aucun doute extrêmement importante. Un tiers de notre alimentation est, dans nos régions, directement ou indirectement tributaire de l'activité des insectes pollinisateurs. Dans la CEE, l'apport économique de ces insectes est estimé en moyenne à 4,7 milliards d'ECU par an (soit environ 202 milliards de FB). Dans des pays comme la Belgique et la France, on a calculé que 20% de la valeur de la production des cultures entomophiles (tournesol,

arbres fruitiers, légumineuses,...) revient aux abeilles pollinisatrices. Par ailleurs, la valeur des services rendus par les insectes pollinisateurs est comprise, selon les auteurs, entre 10 et 30 fois la valeur des produits de la ruche.

De plus, il ne faut pas sous-estimer l'influence de la pollinisation sur la qualité des produits, ce qui est loin d'être négligeable, surtout pour les fruits. En effet, une pollinisation insuffisante est la cause non seulement de taux de nouaison* faibles et de chutes de fruits importantes, mais aussi de déformations (figure 1) et, dans certains cas, d'une moins bonne conservation.

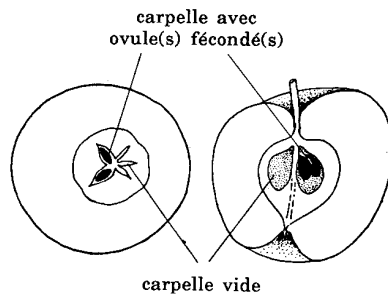


Figure 1. - Déformation d'une pomme suite à une fécondation insuffisante (d'après Free)

Vu le grand nombre de plantes entomophiles, l'appauvrissement d'une région en insectes pollinisateurs entraîne des conséquences catastrophiques, non seulement pour l'agriculture, mais aussi pour la flore en général qui voit sa diversité et son abondance subir une forte réduction.

Comment reconnaître les Abeilles ?

Un peu de classification...

L'Abeille domestique (aussi appelée Abeille des ruches, Abeille mellifère, Abeille à miel, Mouche à miel ou simplement Abeille), les Bourdons et les Abeilles solitaires font partie de l'ordre* des *Hyménoptères*. Ceux-ci se caractérisent par la présence de deux paires d'ailes membraneuses, couplées à l'aide de minuscules crochets alignés sur le bord antérieur de chaque aile postérieure (figure 2).

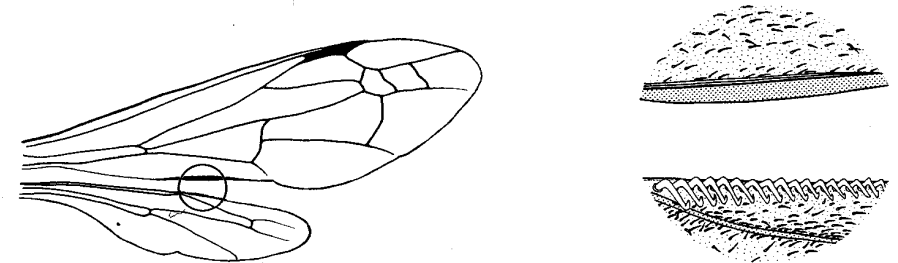


Figure 2. - Dispositif de couplage des ailes d'Hyménoptères (les ailes d'Hyménoptères présentent un nombre réduit de cellules* de grande taille) (dessin: J.-Y. Baugnée)

Les Abeilles au sens large sont regroupées dans la superfamille* des Apoïdes, subdivisée en un certain nombre de familles*. Sept d'entre elles ont des représentants en Belgique (figure 3): les Collétides, Andréniides, Halictides, Mélittides, Mégachilides, Anthophorides et Apides. En tout, quelque 370 espèces !

Les six premières familles rassemblent les Abeilles dites "solitaires", bien que certaines espèces d'Halictides soient sociales. Les Apides comprennent les Abeilles sociales: l'Abeille domestique et les Bourdons. Chez ces dernières, la reine ou fondatrice est à

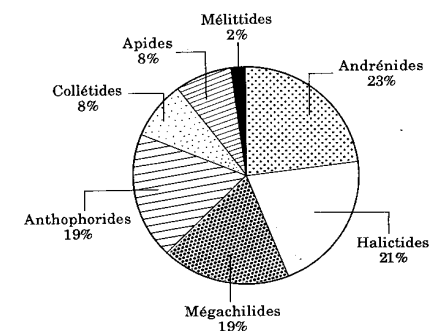


Figure 3. - Répartition des espèces belges d'Abeilles entre les différentes familles (nombre d'espèces belges: 372)

l'origine d'une famille comprenant parfois de très nombreuses ouvrières*, au contraire des Abeilles solitaires chez qui la femelle ne garde aucun contact avec sa descendance.

Les Abeilles se distinguent des Guêpes au sens large (près de 350 espèces en Belgique) par le régime alimentaire de leurs larves: celles-ci se nourrissent de pollen et de nectar chez les Abeilles, de diverses proies chez les Guêpes.

Les Bourdons: les Abeilles les plus faciles à reconnaître

Les Bourdons sont bien reconnaissables à leur pilosité très dense, généralement bi- ou tricolore (figure 4). Leur taille est très variable au sein de la même espèce selon qu'il s'agit d'une reine (la plus grande), d'un mâle ou d'une ouvrière.

L'Abeille domestique

L'Abeille domestique, *Apis mellifera*¹ (figure 4), n'est pas facilement reconnue par un non-initié qui la confond le plus souvent avec des Abeilles solitaires ou même avec certaines mouches (quelques Syrphides - figure 4 - lui ressemblent en effet). L'ouvrière d'Abeille est un Hyménoptère brun foncé d'environ 1,5 cm de longueur (antennes exclues), dont les anneaux de l'abdomen sont souvent frangés de poils plus clairs. Toutefois, la coloration des ouvrières est variable selon la race; vous remarquerez des individus dont les premiers anneaux de l'abdomen sont plus ou moins orangés. L'observation de la forme de l'abdomen (tronqué à l'avant) et des pattes postérieures (présence d'une corbeille et d'une brosse, comme le montre la figure 4) permet bien souvent de reconnaître une abeille. Sous le microscope, les yeux présentent de petits poils entre les facettes. Par ailleurs, le pollen transporté dans les corbeilles est humidifié de nectar, alors qu'il est visiblement sec et poudreux chez les femelles d'Abeilles solitaires.

Et les Abeilles solitaires ?

Il est impossible de donner une description brève et simple des Abeilles solitaires en raison du grand nombre d'espèces représentées en Belgique. Certaines sont densément poilues comme des Bourdons, d'autres sont par contre presque dépourvues de poils. Certaines sont brunes comme l'Abeille domestique, tandis que d'autres sont jaunes et noires comme des Guêpes sociales (figure 5), ou rouges et noires comme certaines Guêpes solitaires, ou encore noires avec des reflets bleutés,... Leur taille varie de 5 à plus de 20 mm et leur corps est; selon les espèces, trapu ou au contraire élancé.

¹ Les noms latins des Abeilles citées dans cette brochure sont repris à la page 40, avec, pour chaque espèce, indication du parrain (personne qui en a fait la première description) et des synonymes éventuels.

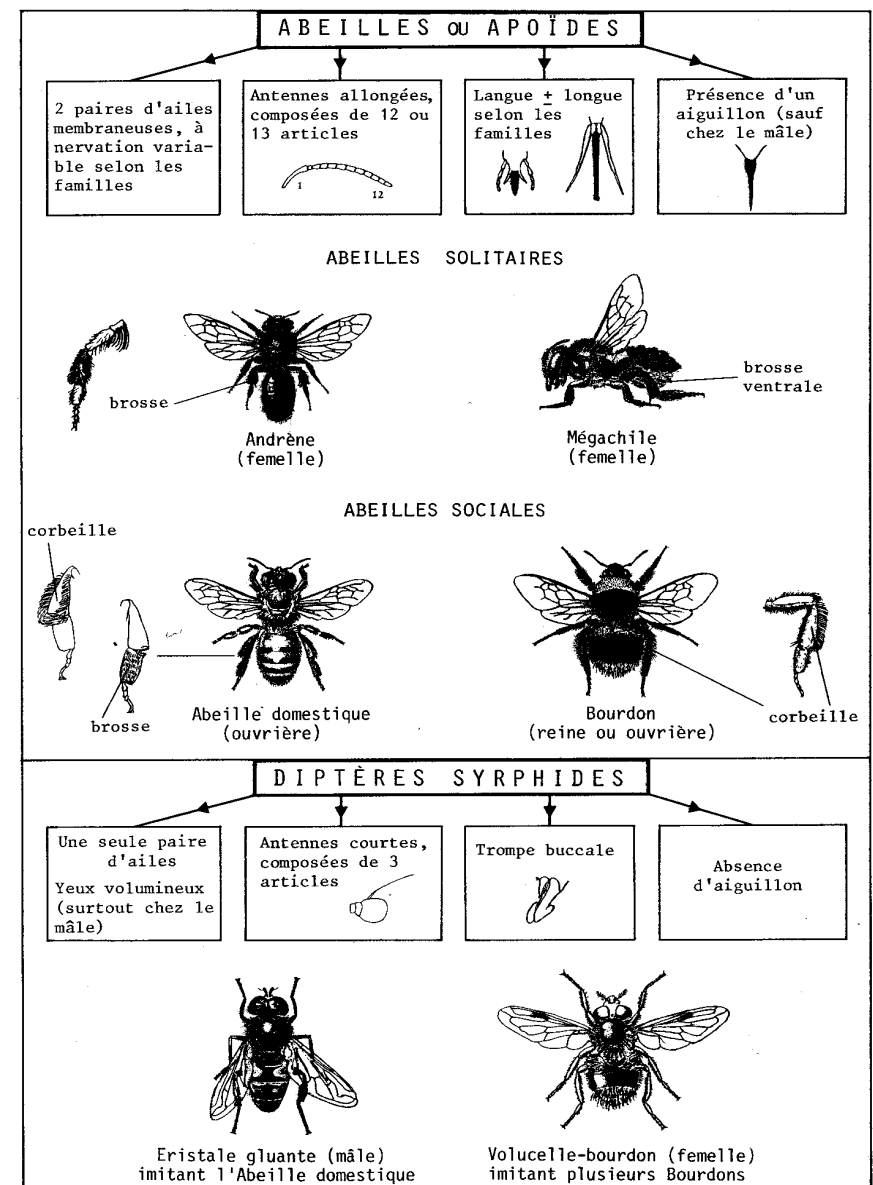


Figure 4. - Abeilles solitaires, Bourdons, Abeille domestique et Diptères Syrphides: principaux caractères distinctifs

Pour apprendre à distinguer les Abeilles solitaires des autres Abeilles, le mieux est de les observer, dans son jardin par exemple: elles se laissent en effet regarder assez aisément sur les fleurs. Si au cours d'une belle journée de printemps, vous vous postez près d'un saule en fleur, vous reconnaîtrez des abeilles domestiques, des reines de bourdons, différentes mouches; vous verrez aussi - c'est certain - des abeilles solitaires. Parmi elles, les femelles qui récoltent du pollen sont bien reconnaissables à leur brosse située soit sur les pattes postérieures, soit sous l'abdomen (figure 4). L'observation des arbres fruitiers, des pissenlits ou d'autres Composées (= Astéracées),... permet d'examiner les trois sortes d'Abeilles: Abeille domestique, Bourdons et Abeilles solitaires.



Figure 5. - Mâle de l'Abeille solitaire *Anthidium manicatum* (Mégachilide): tête, pattes et abdomen sont marqués de jaune (photo: R. Litt)

Il ne rentre pas dans le cadre de cette plaquette de détailler les caractères morphologiques nécessaires à la reconnaissance des différentes familles d'Apoïdes. On en trouvera une clé illustrée dans la brochure "Abeilles et Guêpes de nos jardins", publiée par l'Unité de Zoologie générale et appliquée de la Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux et le Service de la Conservation de la Nature du Ministère de la Région wallonne (Jacob-Remacle, 1989). Les personnes intéressées par l'identification des familles et des genres d'Abeilles pourront en outre consulter les ouvrages cités à la page 38.

Des insectes bien adaptés à la récolte du nectar et du pollen

Chez les Abeilles, seules les femelles (et les ouvrières* dans le cas des espèces sociales) s'occupent de l'approvisionnement de la progéniture; pour ce faire, elles présentent des dispositifs adaptés au butinage des fleurs, c'est-à-dire à la récolte de nectar et de pollen.

Les pièces buccales sont modifiées pour la récolte du nectar

Chez les Abeilles (mâles et femelles), les différentes pièces buccales sont allongées de façon à former un dispositif apte à lécher et à aspirer le nectar. La longueur de la langue (ou glosse), variable selon les familles (figure 6), est un caractère important qui va déterminer le choix des fleurs exploitées comme sources de nectar. Ainsi, certaines Abeilles (Collétides, Andréniides et

Halictides), considérées comme primitives par les spécialistes, se caractérisent par une langue courte. Les représentants de ces familles visitent par conséquent des fleurs à nectar facilement accessible: Ombellifères (= Apiacées), Composées (= Astéracées), Crucifères (= Brassicacées), Crassulacées,... Par contre, les Abeilles des autres familles (Mélittides, Mégachilides, Anthophorides et Apides) possèdent une langue plus longue qui leur permet d'atteindre le nectar sécrété au fond des corolles plus profondes des Labiées (= Lamiacées), Papilionacées (= Fabacées), Scrophulariacées,...

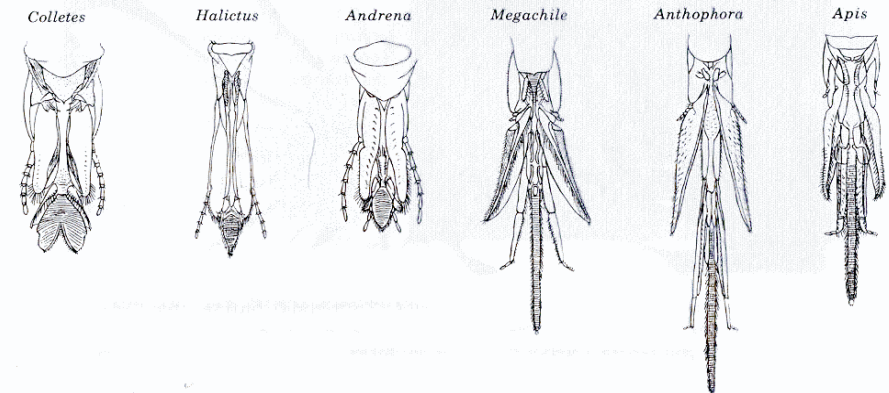


Figure 6. - Appareil buccal de quelques genres d'Abeilles, montrant la longueur et la forme de la langue ou glosse (pièce striée sur les dessins) (d'après Saunders)

Des dispositifs facilitent la récolte et le transport du pollen

Le corps des Abeilles, mâles (figure 7) ou femelles, est en général recouvert de nombreux poils qui, contrairement à ceux des Guêpes (au sens large), sont plumeux ou barbelés et retiennent particulièrement bien les grains de pollen.

Seules les femelles (et les ouvrières) possèdent un appareil de récolte et de transport du pollen (figure 4). Celui-ci est le plus souvent localisé au niveau des pattes postérieures (figure 8; voir aussi figures 11, 12, 17, 22 et 23); font exception les Mégachilides, dont la brosse à pollen est située sous l'abdomen (figures 4, 18 et 26). Par ailleurs, le genre *Hylaeus* (Collétides) semble dépourvu de brosse. Ces petites Abeilles, qui accumulent dans leurs nids des provisions semi-liquides (pollen additionné d'une proportion importante de nectar), absorbent pollen et nectar lors des voyages de butinage; le mélange, transporté dans le jabot, est ensuite régurgité dans le nid.

L'abeille qui récolte du pollen se reconnaît à son comportement particulier: elle gratte avec les pattes les anthères remplies de pollen, en s'aidant souvent des mandibules; le pollen est transféré au niveau des brosses, sur les pattes postérieures ou sous l'abdomen, ou dans la corbeille caractéristique des



Figure 7. - Un mâle d'*Andrena chrysothorax* (Andrénide) butine une fleur de pâquerette. Les pattes postérieures sont dépourvues de brosse; les grains de pollen retenus par la pilosité sont bien visibles sur le thorax. (photo: M. Paquay)



Figure 8. - Femelle de *Dasypoda hirtipes*, Méliittide qui butine préférentiellement les Composées jaunes. Cette Abeille se caractérise par des brosses très développées (voir aussi la figure 12) qui lui permettent de transporter de volumineuses charges de pollen. (photo: A. Deboutez)

Apides (Abeille domestique et Bourdons). De plus, l'abeille se nettoie régulièrement le corps pour décrocher les grains de pollen accumulés dans sa fourrure et les rassembler, selon les espèces, sur les pattes postérieures ou sous l'abdomen.

Figure 9. - Abeille-coucou de l'espèce *Nomada flava*: sa coloration jaune, noire et rougeâtre ainsi que sa faible pilosité la font ressembler à une guêpe solitaire. Cette *Nomada* est une espèce fréquente en Belgique au printemps: elle parasite des Andrènes printanières, notamment *Andrena sabulosa*. (photo: M. Paquay)



Une exception: les Abeilles-coucous

Les Abeilles parasites, aussi appelées Abeilles-coucous, n'édifient pas de nids, mais pondent dans ceux d'autres espèces d'Abeilles. Elles sont dépourvues d'appareil de récolte du pollen et leur pilosité est souvent très réduite. Les principales Abeilles-coucous sont les *Nomada* (figure 9) parasites des Andrènes, les *Sphecodes* parasites des Halictes, les *Coelioxys* et les *Stelis* parasites de Mégachilides, les *Melecta* parasites des Anthophores et enfin les *Psithyrus* parasites des Bourdons.



Figure 10. - Cellules d'un nid d'Osmie rousse *Osmia rufa* (Mégachilide) séparées par des cloisons en terre. Chaque cellule contient une larve en train de dévorer l'importante réserve alimentaire; la confection de cette provision, dont le poids varie de 100 à 370 mg selon les cellules, nécessite souvent une vingtaine de voyages de butinage. Le pollen accumulé dans une des cellules provient de deux plantes: l'une à pollen jaune, l'autre à pollen brun-rouge. Les particules noires sont des excréments. (photo: M. Paquay)

Cycle biologique

Bourdons

Contrairement aux colonies d'Abeille domestique, celles de Bourdons vivent une seule année. Les reines, fécondées en fin d'été, hivernent cachées dans un abri (terrier, fente, crevasse, litière, mousse,...). Au printemps, chaque future fondatrice recherche activement un site où elle va établir sa colonie; elle y constitue un amas de pollen, sur lequel elle pond les premiers oeufs, et construit un pot en cire pour le stockage du miel. Par la suite, les divers travaux (alimentation des larves, butinage,...) seront accomplis avec l'aide des ouvrières*, plus petites que la reine. Le nombre d'ouvrières par colonie peut varier considérablement d'une espèce à l'autre. Les mâles et les jeunes reines apparaissent en été, quand la population atteint une certaine densité. Dans les régions tempérées, les colonies disparaissent à l'automne avec la mort de la fondatrice, des ouvrières et des mâles.

Abeilles solitaires

Leur cycle est tout à fait différent. Elles passent l'hiver en diapause* au stade larvaire, parfois aussi au stade adulte, dans la cellule du nid où elles accomplissent tout leur développement. Au printemps pour les espèces printanières, en été pour les espèces estivales, mâles et femelles quittent les nids et s'accouplent. Les femelles édifient un ou plusieurs nids successifs, constitués chacun d'un certain nombre de cellules (rarement une seule) où elles pondent après y avoir emmagasiné suffisamment de nourriture pour tout le développement de la larve (figure 10). Trois cas peuvent se présenter:

- chez les *espèces monovoltines*, présentant une seule génération annuelle, le développement des individus de ces nouveaux nids est interrompu par une période de repos jusqu'au printemps ou jusqu'à l'été suivant; la majorité des Apoïdes solitaires suivent ce schéma de développement;
- chez les *espèces bivoltines*, présentant deux générations par an, les larves poursuivent leur développement, devenant ainsi des adultes qui constituent une deuxième génération; ceux-ci se reproduisent au cours de la même année;
- chez les *espèces partiellement bivoltines*, une partie des larves se développent au cours de la bonne saison, se transformant en adultes qui se reproduisent ensuite; les autres larves subissent un arrêt de développement jusqu'à l'année suivante (cf. figure 27).

Dans le cas de quelques Abeilles, comme l'Osmie *Osmia leaiana*, on constate, chez une certaine proportion d'individus, l'existence d'une diapause beaucoup plus longue qui retarde l'émergence d'un an, voire de deux ans.

Halictides

Qu'elles soient solitaires ou sociales, les femelles de cette famille sont fécondées à la fin de la bonne saison et, comme chez les Bourdons, sont les seuls individus hivernants puisque les mâles meurent à l'automne.

Ecologie

La majorité des Abeilles sauvages sont des insectes thermophiles*. Si elles se rencontrent dans tous les milieux, elles fréquentent davantage les habitats ouverts et ensoleillés. La présence d'une flore diversifiée leur est indispensable, de même que l'existence de sites de nidification appropriés.

La régression des populations d'Abeilles sauvages, importante dans certaines régions, peut notamment s'expliquer par l'appauvrissement considérable et généralisé de la flore et par la carence en lieux propices à la nidification. C'est le cas dans les régions intensivement cultivées comme la Hesbaye, où la flore entomophile est réduite à sa plus simple expression, refoulée aux bords des chemins et des routes, dans les bois résiduels, les prairies, les friches et les rares milieux semi-naturels. Au sein de tels paysages, les jardins peuvent prendre une grande importance dans la mesure où ils offrent une flore abondante et variée du début du printemps jusqu'à l'automne.

Relations avec les plantes

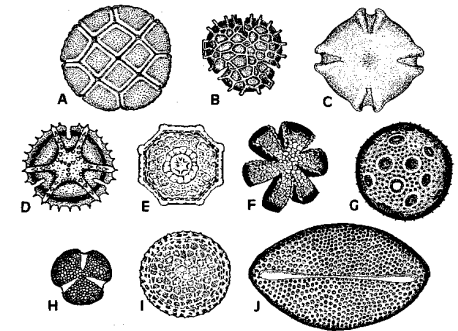
Contrairement aux Guêpes, les Abeilles dépendent entièrement des fleurs pour leur alimentation: les adultes consomment du nectar, tandis que les larves, végétariennes, se nourrissent de pollen additionné de nectar.

Alors que les femelles - à l'exception de celles d'Abeilles-coucous - récoltent de grandes quantités de pollen, ainsi que du nectar, pour l'alimentation de leurs larves, les mâles ne visitent les fleurs que pour satisfaire leurs besoins personnels; ils jouent par conséquent un rôle mineur dans la pollinisation.

L'analyse microscopique des pollens récoltés par les femelles constitue une méthode précise pour déterminer les préférences florales des Abeilles dans une région donnée

Grains de pollen de diverses plantes (grossissement variable):

A: mimosa; B: lilas; C: pensée sauvage; D: pissenlit; E: fumeterre officinale; F: romarin; G: Nielle des blés; H: cresson; I: giroflée du genre Matthiola; J: magnolia. Les principaux critères de reconnaissance des grains de pollen sont la taille, la forme, la structure et l'ornementation de la paroi, ainsi que la position, la forme et le nombre des apertures (surfaces de moindre résistance qui permettent la sortie du tube pollinique). (extrait d'Erdtman et de Pons)*



Les Abeilles peuvent être classées en trois catégories en fonction de leur spécificité alimentaire à l'égard du pollen:

- les espèces *polylectiques*, les plus nombreuses, s'approvisionnent en pollen sur un grand nombre de plantes appartenant à diverses familles (figure 11);
- les espèces *oligolectiques* récoltent du pollen sur un groupe de plantes appartenant à une même famille;
- les espèces *monolectiques* n'exploitent qu'un seul genre ou même une seule espèce florale.

Dans l'ensemble, les Abeilles, mâles et femelles, se montrent cependant plus éclectiques dans le choix des fleurs butinées pour le nectar que dans celui des fleurs visitées pour le pollen.



Figure 11. - Une femelle d'*Andrena flavipes* récolte du pollen sur une inflorescence d'aubépine. Cette Andrène polylectique présente deux générations; elle nidifie parfois en grand nombre dans les pelouses. (photo: J. Petit)

Nidification

Les Abeilles peuvent être réparties en trois catégories en fonction de la localisation de leurs nids:

- les espèces *terricoles* qui nidifient dans le sol (figure 12);

Figure 12. - Une femelle de *Dasygaster hirtipes* (Mélittide) creuse son terrier entre les dalles d'un trottoir dans l'agglomération bruxelloise; cette espèce peut former des agrégations de nids importantes. Elle se reconnaît facilement à la présence de brosses fort développées sur les pattes postérieures.

(photo: M. Loneux et E. Walravens)



- les espèces *xylicoles* qui abritent leur descendance dans du bois (mort ou ouvragé), dans des tiges creuses ou des rameaux à moelle;
- les espèces à *nids libres* entièrement construits par la femelle sur divers supports.

Selon les espèces, la femelle, qu'elle soit terricole ou xylicole, peut soit creuser elle-même sa galerie de nidification, soit adopter une cavité préexistante et l'aménager. Un certain nombre d'Abeilles terricoles ou xylicoles peuvent aussi nidifier dans les murs; ceux-ci constituent ainsi dans les agglomérations un important substrat de remplacement (figure 13).

Les nids d'Abeilles peuvent être dispersés, groupés en petit nombre ou même former de véritables bourgades (figure 14), souvent appelées à tort "colonies"; la densité de nids y est parfois impressionnante (par exemple, 40 nids par m²). Les bourgades, qui peuvent rassembler plusieurs espèces, apparaissent lorsque des conditions propices sont réunies sur une surface limitée, un talus bien exposé par exemple. De plus, on a pu mettre en évidence chez certaines espèces l'existence de "phéromones* d'agrégation" émises par les femelles, substances qui incitent d'autres femelles à nicher au même endroit.



Figure 14. - Nids d'une Andrène printanière, l'Andrène rousse *Andrena fulva* (photo de couverture); ceux-ci forment souvent des bourgades importantes
▼ (photo: J.-P. Jacob)



Figure 13. - L'Anthophore *Anthophora plumipes* est une Abeille commune au printemps que certains confondront avec un bourdon à cause de sa pilosité abondante. Cette espèce terricole nidifie souvent dans les talus et les murs (le mâle photographié ici s'abrite dans une cavité d'un mur de maison). (photo: M. Paquay)

Tous les Andrénides, Halictides et Mélittides (figure 12) sont terricoles, la femelle creusant ses propres galeries. Les sites recherchés par les autres

familles sont plus variés, particulièrement chez les Mégachilides: sol, talus, fentes de murs, bois mort, tiges creuses ou médulleuses*, cavités les plus diverses, pierres servant de supports,... et même coquilles d'escargots vides ! Certaines Abeilles Mégachilides se montrent très peu sélectives lors du choix du substrat de nidification; c'est notamment le cas des deux Osmies communes au printemps, l'Osmie cornue (*Osmia cornuta*) et l'Osmie rousse (*Osmia rufa*), qui installent souvent leurs cellules de terre dans les conduits d'écoulement d'eau des châssis de fenêtre ou encore dans les sections des revêtements de corniche en plastique.

Dans le cas des Abeilles terricoles fouisseuses, c'est-à-dire qui forent elles-mêmes leurs galeries dans le sol, les matériaux de construction utilisés pour les nids proviennent du substrat même; en outre, les femelles de nombreuses espèces recouvrent l'intérieur des loges par une pellicule hydrofuge qui maintient un degré d'humidité correct dans les cellules des nids.

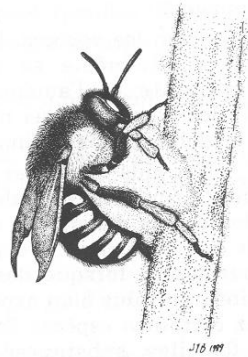


Figure 15. - Une femelle d'*Anthidium manicatum* (Mégachilide) récolte des poils d'une tige pubescente pour en tapisser les loges de son nid (dessin: J.-Y. Baugnée; d'après photo)

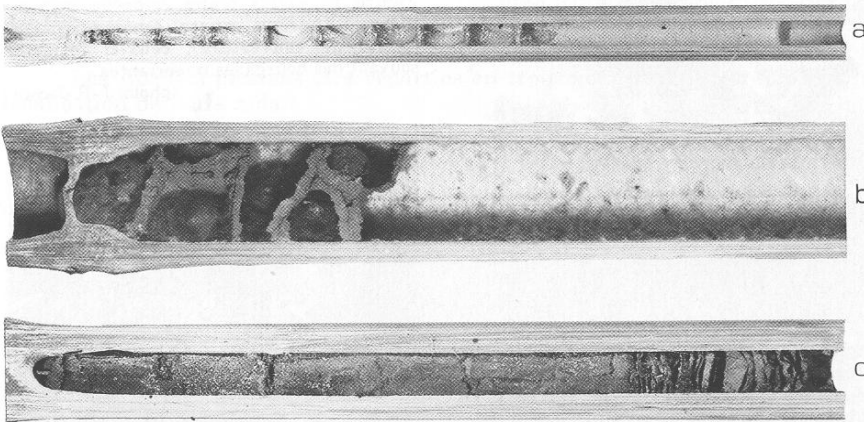


Figure 16. - Nids de trois espèces d'Abeilles: a. *Hylaeus communis* (Collélide): les cellules sont élaborées à partir d'une substance transparente sécrétée par la femelle; b. *Osmia cornuta* (Mégachilide): les cloisons sont en terre. Ce nid, édifié dans un fragment de bambou de large diamètre, présente une architecture particulière; quatre des cellules, au lieu d'être bien alignées, sont contigües deux à deux; c. *Megachile versicolor* (Mégachilide): cette Abeille coupeuse de feuilles construit ses cellules à partir de morceaux de feuilles découpés à l'aide des mandibules. (photos: J.-C. Hardy (a et c) et M. Lambot (b))

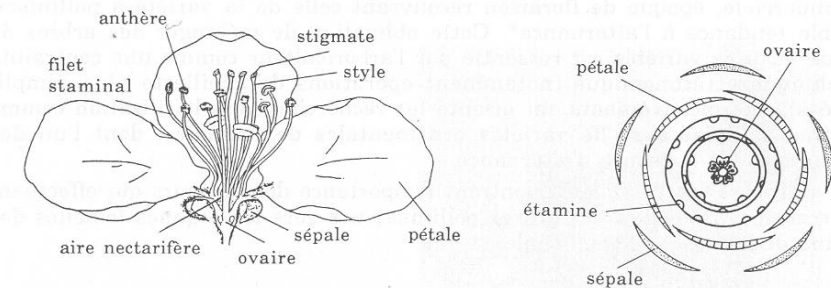
Chez les autres espèces, les matériaux employés ont des origines très variées: poils laineux de plantes (certains Mégachilides *Anthidium* - figure 15), terre (certaines Osmies - figure 16.b., certains *Chelostoma* (Mégachilides),...), résine (les Mégachilides *Anthidiellum* et *Heriades*), découpures de feuilles ou de pétales (les Mégachiles - figure 16.c.), "ciment végétal" obtenu par mastication de végétaux (certaines Osmies), substance salivaire qui devient une membrane semblable à de la cellophane (les Collérides - figure 16.a.),...

Rôle dans la pollinisation de deux plantes cultivées

Le pommier

Les vergers à basses tiges de pommier couvrent en Belgique une superficie d'environ 6 350 hectares, dont 7% se trouvent en Wallonie. L'assortiment variétal s'est diversifié au cours de ces 10 à 15 dernières années. Il comprend principalement, pour l'ensemble des plantations belges, Jonagold (40% de la superficie), Golden Delicious (20%), Belle de Boskoop (13%) et Cox's Orange Pippin (7%). Jonagold est depuis plusieurs années la variété la plus plantée; elle a ainsi supplanté Golden Delicious.

Fleur du pommier de la variété Jonagold: coupe (à gauche) et diagramme floral (à droite)



La fleur de Jonagold possède une corolle à 5 pétales blanc-rosé et un calice à 5 sépales. L'organe femelle est le pistil composé de l'ovaire, de 5 styles soudés à la base et terminés chacun par un stigmate papilleux auquel adhèrent facilement les grains de pollen. Les organes mâles de la fleur sont représentés par les étamines, au nombre de 20: 10 longues, situées vers l'extérieur, et 10 plus courtes, vers l'intérieur; chaque étamine comprend un filet staminal et une anthère, sorte de sac à pollen. La hauteur relative des stigmates et des anthères, variable selon les variétés, est, comme nous le verrons, un caractère morphologique important pour la pollinisation. (d'après Mc Gregor)

La floraison des pommiers commence, selon les variétés et les années, au cours de la seconde moitié d'avril ou au début de mai; elle dure en général de 12 à 20 jours pour une variété donnée. Les fleurs de pommier sont groupées

en inflorescences composées chacune de 5, 6 ou même 8 fleurs. Les stigmates sont réceptifs* avant la libération du pollen, lorsque la fleur est encore en bouton. Cette réceptivité est cependant de courte durée: elle se maintient en général pendant les trois jours qui suivent l'épanouissement de la fleur. La sécrétion du nectar débute avec l'ouverture de la fleur et se poursuit, chez certaines variétés, pendant la chute des pétales et même un peu après. Le nectar de pommier présente une concentration en sucres assez élevée, plus élevée que celui du poirier qui est peu visité pour ce produit floral. Les étamines fournissent un pollen abondant et très nutritif pour les Abeilles.

Quel est l'intérêt de la pollinisation par les insectes chez le pommier ?

La majorité des variétés de pommiers sont *autostériles**. On a donc peu de chance d'obtenir un fruit si l'on pollinise une fleur avec son propre pollen ou avec le pollen d'une fleur d'un arbre de la même variété (tous les arbres d'une même variété, multipliés par voie végétative, sont génétiquement identiques et peuvent par conséquent être considérés comme un même individu). Pour obtenir une bonne fécondation de la variété A, les fleurs doivent être pollinisées par le pollen d'une autre variété, B, appelée variété pollinisatrice.

Ceci démontre la nécessité de disposer, dans les parcelles d'une variété commerciale, une certaine proportion d'arbres d'une ou de deux variétés pollinisatrices sélectionnées en fonction des critères suivants: production de pollen abondant et compatible* avec les organes femelles de la variété commerciale, époque de floraison recouvrant celle de la variété à polliniser, faible tendance à l'alternance*. Cette obligation de mélanger des arbres de deux ou trois variétés est ressentie par l'arboriculteur comme une contrainte technique et économique (notamment opérations de cueillette plus compliquées). Ces inconvénients ont orienté les recherches vers l'utilisation comme arbres pollinisateurs de variétés ornementales de pommier, dont l'un des avantages est l'absence d'alternance.

Toutes ces précisions montrent l'importance des vecteurs qui effectuent le transfert du pollen des arbres pollinisateurs vers les organes femelles des fleurs de la variété commerciale.

Quels sont les insectes pollinisateurs du pommier ?

Grâce notamment à leur pilosité retenant bien les grains de pollen, les Apoïdes sont sans aucun doute les insectes les plus efficaces dans le transport du pollen d'un arbre à un autre. D'autres insectes interviennent également mais de façon mineure; la majorité d'entre eux sont des mouches ou Diptères dont les plus importants sont les Syrphides, notamment l'Eristale *Eristalis tenax* Linné (figure 4).

Les résultats présentés ici proviennent d'une étude personnelle réalisée dans quatre vergers intensifs de Hesbaye; elle porte essentiellement sur la variété Jonagold. Les arbres, de volume très réduit, sont disposés en lignes doubles ou triples de façon à obtenir une densité à l'hectare fort élevée (jusqu'à 3 500 arbres).



Figure 17. - Une femelle d'*Andrena haemorrhoa* prélève du nectar sur fleur de pommier: elle introduit la tête dans le coeur de la fleur, réalisant ainsi une visite frontale "pollinisante" (avec contact des stigmates). Cette espèce très commune au printemps se reconnaît notamment à la pilosité rousse du dessus du thorax et de l'extrémité de l'abdomen, ainsi qu'à la couleur jaune-orange des tibias postérieurs (photo: M. Paquay)



Figure 18. - Deux osmies rousses (*Osmia rufa*, anciennement nommée *Osmia bicornis*) après accouplement sur fleur de pommier. Cette photo montre bien le dimorphisme sexuel: brosse ventrale constituée de longs poils roux, face pourvue de deux "cornes" et couverte de poils noirs chez la femelle; taille inférieure, absence de brosse ventrale, face sans "cornes" couverte de poils blanchâtres et antennes plus longues chez le mâle. (photo: M. Paquay)

Les espèces d'Abeilles pollinisatrices observées dans ces vergers sont: 10 Andrènes (principalement *Andrena haemorrhoa* - figure 17 - , *A. sabulosa*, *A. varians*, *A. chrysoceles* - figure 7), 5 Bourdons (surtout *Bombus terrestris*), 4 Anthophorides (en majorité *Anthophora plumipes* - figure 13), 2 Halictides, 2 Mégachilides (*Osmia cornuta* et *O. rufa* - figure 18) et, bien sûr, l'Abeille domestique. Les deux espèces d'Abeilles sauvages les plus abondantes dans les vergers de la région étudiée sont *Andrena sabulosa* et *Andrena haemorrhoa* (figure 17).

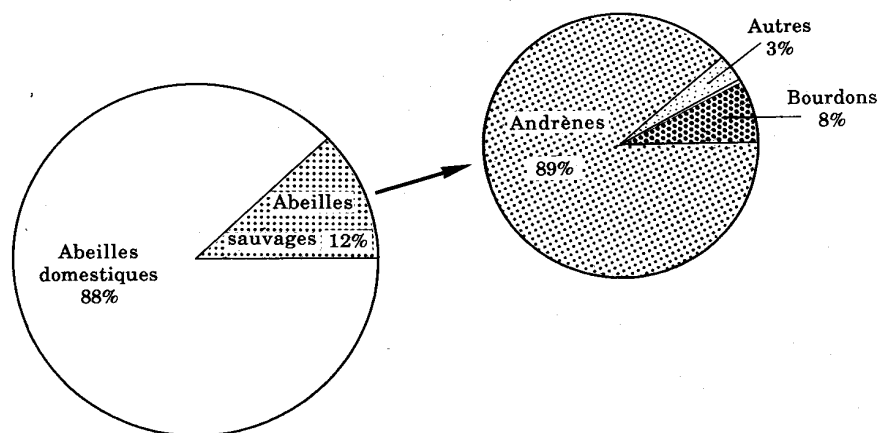


Figure 19. - Importance numérique des Abeilles observées lors des comptages dans l'ensemble des quatre parcelles de pommiers (1986 + 1987)

Pour les quatre vergers réunis, la proportion d'abeilles sauvages, obtenue grâce à des comptages systématiques, a été de 12% de l'ensemble des abeilles pollinisatrices, contre 88% pour l'Abeille domestique; les andrènes représentent 89% des abeilles sauvages comptabilisées (figure 19). La proportion d'abeilles sauvages est, comme le montre la figure 20, fort variable d'un verger à l'autre (de 2 à 25%).

Qu'en est-il de la densité à l'hectare de ces insectes pollinisateurs?

Les Abeilles solitaires présentent une densité très faible dans les deux vergers les plus entourés de grandes cultures (au plus 100 exemplaires à l'hectare). Un des vergers semble plus

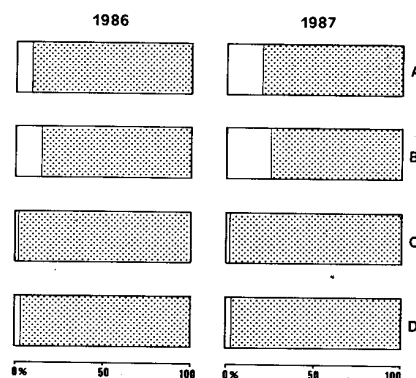


Figure 20. - Proportions d'abeilles sauvages (parties blanches) et d'abeilles domestiques (parties ponctuées) obtenues dans les quatre vergers au cours de deux floraisons successives

riche (au maximum 870 exemplaires à l'hectare), probablement en partie à cause de son environnement plus diversifié. Quant à la densité de Bourdons, elle est très peu élevée, ne dépassant pas 50 individus (en majorité des reines) à l'hectare. La faible quantité de bourdons présente dans les plantations de pommiers s'expliquerait en partie par la précocité de la floraison qui coïncide avec l'époque de fondation de la colonie par les reines hivernantes. Il est certain que des vergers situés dans des régions moins altérées devraient attirer, au moment de leur floraison, une entomofaune pollinisatrice sauvage plus abondante.

Les densités d'abeilles domestiques décelées dans les parcelles de Jonagold sont très variables selon les vergers, la température et l'intensité de la floraison. La densité maximale, atteinte par temps chaud et par pleine floraison, est comprise entre 2 000 et 4 000 ouvrières à l'hectare selon les vergers et les années. Cette densité est relativement faible, comparée aux densités importantes obtenues dans certaines cultures, comme le colza.

Comportement de butinage des Abeilles

a. Abeilles sauvages

Les Abeilles solitaires femelles - les mâles sont rarement observés sur les fleurs de pommier - prélèvent beaucoup de pollen pour approvisionner leurs nids; toutefois, elles absorbent aussi du nectar, pour elles-mêmes et pour leur progéniture (25% des visites d'Andrènes).

La majorité des visites de fleurs de Jonagold effectuées par les Abeilles sauvages sont *pollinisantes* (une visite est considérée comme pollinisante ou positive si l'insecte touche au moins un stigmate de la fleur).

Ainsi, les visites effectuées par les Andrènes sont pollinisantes pour 96%. Parmi les andrènes qui récoltent du pollen, certaines se posent directement sur le sommet de la colonne staminale, tandis que d'autres se placent d'abord sur les pétales, puis grimpent sur le sommet des étamines. Aidées de leurs mandibules, elles grattent ensuite les anthères avec leurs pattes. Il peut arriver que certaines femelles de petite taille prélèvent du pollen en marchant sur les anthères sans jamais toucher les stigmates de la fleur. Chez les variétés à stigmates nettement plus hauts que les anthères, de tels prélèvements de pollen, négatifs, se rencontrent davantage.

Les andrènes qui prélèvent du nectar peuvent adopter deux positions:

- placées sur le sommet des étamines et/ou sur les stigmates, elles introduisent la tête dans le centre de la fleur (figure 17): de telles *visites frontales* sont pollinisantes; ce type de visite est largement dominant chez les andrènes;

- posées sur la corolle, elles insèrent la langue entre les filets staminaux ou plus souvent écartent ces derniers avec la tête ou éventuellement avec les pattes antérieures. La majorité de ces *visites latérales* sont non pollinisantes chez Jonagold. Chez d'autres variétés, surtout celles dont les stigmates sont plus bas que les anthères les plus longues (exemple: Idared), un pourcentage plus élevé de visites latérales peuvent être pollinisantes.

Les Osmies, Anthophores et Bourdons effectuent quasiment toujours des visites frontales pollinisantes.

b. Abeille domestique

La majorité des visites effectuées par les ouvrières correspondent à des prélèvements de nectar, comme le montrent les diagrammes circulaires de la figure 21, relatifs à l'ensemble des quatre vergers en 1986 et 1987. On observe, d'une année à l'autre, une certaine variation du pourcentage de prélèvements de pollen. Ainsi, dans un verger suivi pendant quatre floraisons successives, ce pourcentage fut de 5% en 1986, 24% en 1987, 14% en 1988 et 10% en 1989. Un pourcentage élevé de prélèvements de pollen est à mettre en relation avec le volume de couvain* présent dans les ruches au moment de la floraison.

Dans les vergers considérés globalement, le pourcentage de visites pollinisantes peut différer fortement d'une année à l'autre: 30% en 1986 et 64% en 1987 (figure 21). Dans le verger suivi pendant quatre ans, ce pourcentage a été de 27% en 1986, 68% en 1987, 67% en 1988 et 86% en 1989.

Sur fleur de Jonagold, les ouvrières qui prélèvent du pollen ou à la fois du pollen et du nectar effectuent toujours des visites positives, ce qui n'est pas forcément le cas pour toutes les variétés de pommier. Celles qui ne prélèvent que du nectar effectuent des visites frontales pollinisantes ou des visites latérales généralement non pollinisantes.

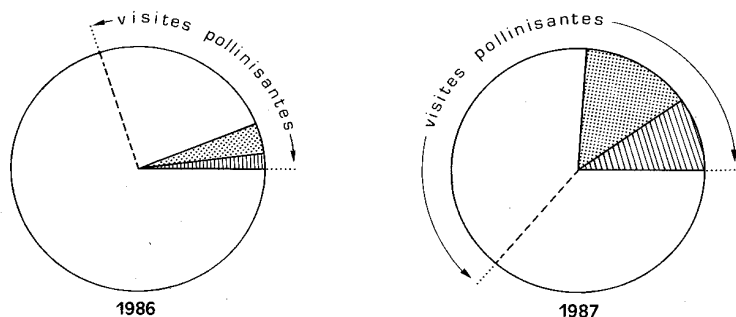


Figure 21. - Diagrammes circulaires illustrant le comportement de butinage des abeilles domestiques dans l'ensemble des parcelles en 1986 et en 1987 (prélèvement de nectar: blanc; pollen: ponctué; pollen et nectar: ligné)

Vitesse de butinage des Abeilles

D'après nos observations, les principaux pollinisateurs du pommier Jonagold peuvent être répartis en quatre catégories basées sur le nombre moyen de fleurs visitées par minute:

- Andrènes: 2 - 4 fleurs,
- Abeille domestique: 6 - 8 fleurs,
- Osmies et Anthophores: 11 - 15 fleurs,
- Bourdons: 13 - 20 fleurs.

Parmi les Abeilles sauvages, certaines "travaillent" donc lentement, tandis que d'autres sont très rapides, plus rapides même que l'Abeille domestique.

Pour comparer l'efficacité pollinisatrice des différentes Abeilles, il faut considérer le nombre moyen de visites pollinisantes plutôt que le nombre moyen de fleurs visitées par minute. Chez toutes les Abeilles sauvages, ces deux paramètres présentent des valeurs identiques ou en tout cas très proches. Par contre, chez l'Abeille domestique, l'écart entre les deux paramètres est plus ou moins grand selon les années: ainsi, en 1986, l'Abeille domestique effectuait en moyenne 1,7 visites pollinisantes sur les 6,5 fleurs visitées par minute; en 1987, son efficacité a été plus élevée: 6,1 visites pollinisantes sur les 7,6 fleurs visitées par minute, de même qu'en 1989: 6,9 visites pollinisantes sur les 7,9 fleurs butinées par minute.

En conclusion...

Si l'Abeille domestique reste le principal pollinisateur du pommier, les Abeilles sauvages sont cependant des agents pollinisateurs intéressants pour les raisons suivantes.

- Certaines Abeilles sauvages, principalement les Bourdons, l'Osmie cornue *Osmia cornuta* et l'Andrène des sables *Andrena sabulosa*, présentent un seuil thermique d'activité inférieur à celui de l'Abeille domestique. Les Bourdons sont à ce point de vue remarquables: on peut les observer dans les plantations par temps très frais et même sous la pluie.

- Leur activité et leur comportement de butinage sont constants d'une année à l'autre; lors des visites florales, la fréquence des contacts avec les stigmates est très élevée.

- La vitesse de butinage de certains genres (Osmies, Anthophores, Bourdons) est supérieure à celle de l'Abeille domestique.

- Les femelles d'Apoïdes solitaires transportent sur leur corps une quantité supérieure de grains de pollen de pommier par rapport à l'Abeille domestique; de plus, contrairement aux Apoïdes sociaux, elles n'humidifient pas le pollen qu'elles accumulent au niveau de leur appareil de récolte; ce pollen peut ainsi se détacher plus facilement lorsque la femelle est posée sur les organes reproducteurs de la fleur.

La contribution respective des Abeilles sauvages et de l'Abeille domestique dans la pollinisation du pommier, estimée en tenant compte de leur densité, de leur vitesse de butinage et de leur efficacité pollinisatrice, est de 12-15% pour les Abeilles sauvages et de 85-88% pour l'Abeille domestique dans l'ensemble des quatre vergers étudiés. La part de la pollinisation résultant de l'activité des Abeilles sauvages - relativement élevée eu égard à l'environnement peu favorable de ces vergers - serait plus importante encore si les Osmies et les Anthophores, dont la vitesse de butinage est supérieure à celle de l'Abeille domestique, y étaient plus abondantes.

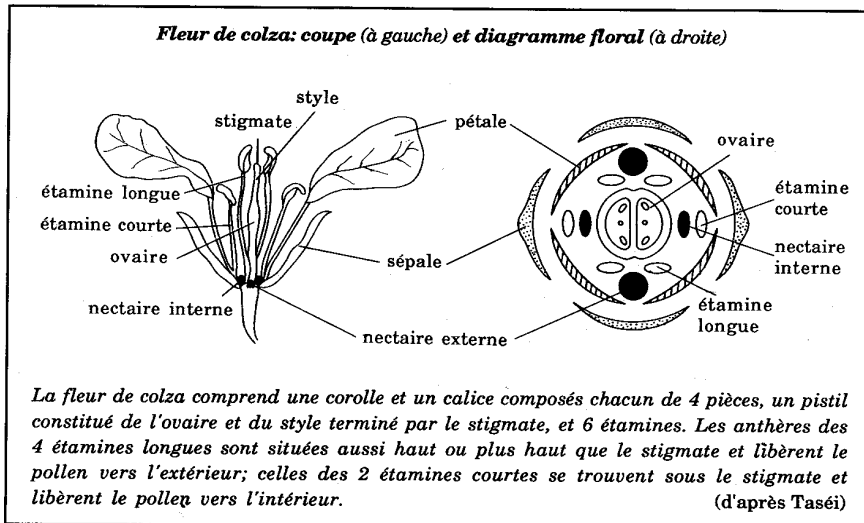
On peut donc affirmer que les Abeilles sauvages jouent un rôle complémentaire à celui de l'Abeille domestique dans la pollinisation du pommier, et ce rôle est d'autant plus important que la floraison se déroule dans

des conditions météorologiques défavorables. Leur rôle complémentaire ne peut toutefois se manifester que dans les plantations où leur densité est suffisamment élevée, c'est-à-dire dans les vergers situés dans un environnement permettant la survie et le développement de leurs populations.

Le colza

Le colza est une plante annuelle cultivée pour ses graines riches en huile; celles-ci servent à la fabrication d'huile, d'une part, et de tourteaux destinés à l'alimentation du bétail, d'autre part.

Dans notre pays, les superficies emblavées en colza étaient tombées en 1975 à 330 hectares. Depuis 1982, la culture du colza d'hiver connaît un regain d'intérêt: 1 393 ha en 1982, 3 829 en 1983, 4 898 en 1984, 2 361 en 1985, 2 565 en 1986, 3 818 en 1987 et 3 382 en 1988. La baisse des emblavements à partir de 1985 s'explique par les faibles rendements de 1983 et de 1984 résultant des mauvaises conditions climatiques durant la floraison. La quasi-totalité des cultures est localisée en Wallonie, dans le Hainaut et surtout dans la province de Namur. Les variétés les plus plantées actuellement sont des variétés "double zéro" (pas d'acide érucique et faibles teneurs en glucosinolates): Liradonna, Lirabon et Darmor.



Les fleurs de colza sont groupées en grappes sur la tige principale, ensuite sur les ramifications secondaires et tertiaires. La floraison commence fin avril-début mai et dure près d'un mois. Comme dans la fleur de pommier,

le stigmate est réceptif* avant l'ouverture de la fleur, alors que les anthères ne sont pas encore mûres, et le reste jusqu'après la chute des pétales. Le cœur de la fleur possède 4 nectaires vert vif: deux à la base externe des deux paires d'étamines longues et deux à la base interne de chaque étamine courte. La sécrétion de nectar - surtout due à l'activité des nectaires internes - est très abondante; de plus, la concentration du nectar en sucres est très élevée. Quant au pollen, il possède une haute valeur nutritive. Le colza est une plante mellifère qui permet d'abondantes récoltes de miel.

Quel est l'intérêt de la pollinisation par les insectes chez le colza ?

Depuis l'extension de cette culture, de nombreux travaux - aux résultats parfois plus ou moins divergents - ont été publiés en Europe sur sa pollinisation. Chez le colza, la nécessité du butinage semble moins nette que chez le pommier.

- Les variétés actuellement cultivées sont *autofertiles**; l'autopollinisation est majoritaire, mais nécessite la présence d'insectes pour être réalisée sur un pourcentage très élevé de fleurs. La pollinisation croisée ne semble pas avoir d'effet significatif sur la production de graines.

- Certains auteurs constatent, en présence d'abeilles domestiques ou de bourdons, un certain accroissement du rendement grainier (jusqu'à plus de 20%), tandis que d'autres n'observent pas de différences significatives de rendement.

- Certains chercheurs ont démontré l'action pollinisatrice non négligeable du vent.

- On a mis en évidence chez le colza des phénomènes compensatoires au niveau du rendement grainier: un champ intensément pollinisé par les insectes présente un taux de nouaison* plus élevé (siliques* plus longues contenant davantage de grains), mais moins de fleurs qu'un champ à pollinisation déficiente; ce dernier montrera toutefois une floraison plus abondante et plus longue, et conduira finalement à une production grainière pratiquement équivalente à celle du premier champ.

Le principal avantage de la pollinisation du colza par les insectes est la réduction de la durée globale de la floraison, qui entraîne une maturation des siliques plus groupée dans le temps; les pertes à la récolte sont ainsi réduites au minimum.

Quels sont les insectes pollinisateurs du colza ?

D'après des études réalisées en France, les abeilles sauvages représentent de 3 à 20% des insectes pollinisateurs de cette culture, le pourcentage d'abeilles domestiques étant compris entre 80 et 97%.

Les résultats relatifs à la Belgique proviennent d'une étude réalisée par Delbrassinne et Rasmont en 1984 et 1985. Dans notre pays, l'Abeille domestique est aussi le pollinisateur numériquement le plus important. A côté de l'Abeille

domestique, les insectes pollinisateurs présents dans les champs étudiés sont: 10 espèces de Bourdons (surtout *Bombus lucorum* (figure 22), *B. terrestris* (verso de la couverture), *Pyrobombus lapidarius* et *Bombus cryptarum*), 10 Andrènes (en majorité *Andrena nitida* - figure 23), un Mégachilide (*Osmia rufa* - figure 18) et un Halictide. Les Diptères (surtout des Syrphides) sont observés en faible nombre.



Figure 22. - Bourdon (*Bombus lucorum*) sur fleur de colza: comme tous les bourdons, cette reine surmonte le style pour visiter le deuxième nectaire (photo: P. Rasmont)

Contrairement à ce que nous avons observé sur pommier, les bourdons, en majorité des reines, sont les abeilles sauvages dominantes sur colza; les andrènes, qui représentaient 89% des abeilles sauvages pour l'ensemble des parcelles de pommier, semblent très faiblement représentées sur colza (3%).

A partir d'échantillonnages systématiques, Delbrassinne et Rasmont ont estimé la densité de bourdons et d'abeilles domestiques; celle des autres abeilles sauvages, rarement observées, est négligeable, ce qui n'est pas le cas partout. Ainsi, dans l'ouest de la France, la densité d'abeilles sauvages atteint parfois 2 000 exemplaires à l'hectare, en majorité des andrènes ! La densité des bourdons est toujours nettement inférieure à celle des abeilles domestiques, sauf par conditions météorologiques défavorables à l'activité de ces dernières. La densité maximale a été de 1 900 bourdons à l'hectare (à Dourbes); dans les trois autres champs prospectés (région de Florennes), leur densité maximale n'était que de 260 exemplaires. Quant à la densité d'abeilles domestiques, elle atteint par temps chaud et pleine floraison des maxima de plus de 13 000 ouvrières à l'hectare. Durant les journées froides, leur densité peut devenir très faible, voire nulle.

Comportement de butinage des Abeilles

a. Abeilles sauvages

Tous les Bourdons montrent le même comportement: ils effectuent des visites frontales (figure 22), par le dessus, comme lors du butinage de la fleur de pommier. Ils insèrent la langue à plusieurs reprises, en restant dans la même position, pour exploiter tous les nectaires. Ce faisant, ils touchent le stigmate de chaque fleur avec la tête ou le thorax.

Les Andrènes effectuent des visites pollinisantes de type "surmontant" (figure 23): posées sur la corolle, elles exploitent le premier nectaire interne, puis elles passent au-dessus du stigmate pour visiter le deuxième nectaire interne (les nectaires externes, peu productifs, sont souvent délaissés); près de la moitié des andrènes observées récoltaient à la fois pollen et nectar. Le comportement de butinage des autres Abeilles solitaires n'a pu être étudié par Delbrassinne et Rasmont, à cause de leur rareté dans les champs.



Figure 23. - Femelle de l'Andrène *Andrena nitida* sur fleur de colza: comme les bourdons, elle surmonte le style pour atteindre le deuxième nectaire. De nombreux grains de pollen sont retenus par sa pilosité. (photo: P. Rasmont)

b. Abeille domestique

La grande majorité des ouvrières ne récoltent que du nectar, les autres prélevant à la fois pollen et nectar. Les visites effectuées par les abeilles domestiques - qui exploitent presque exclusivement les nectaires internes - ne sont pas toutes pollinisantes, comme nous l'avons aussi constaté pour le pommier. Trois types de comportement de butinage sont observés:

- type "surmontant", déjà décrit à propos des Andrènes (visites pollinisantes);
- type "contournant": l'ouvrière exploite le premier nectaire comme lors du type "surmontant", mais elle se déplace vers le deuxième nectaire en marchant sur la corolle, sans toucher les stigmates (visites non pollinisantes);

- type "insérant": l'abeille se pose à l'extérieur de la fleur, à la base des sépales, et insère la langue latéralement entre les pétales (visites non pollinisantes).

Il faut signaler que les ouvrières tendent à maintenir le même type de comportement de butinage lors des visites successives. Dans les champs prospectés de la région de Florennes, avec rucher à l'intérieur, le pourcentage de visites pollinisantes est compris entre 12 et 14%. A l'opposé, dans le champ de Dourbes dépourvu de ruches, 75% des visites sont pollinisantes.

Vitesse de butinage des Abeilles

D'après l'étude réalisée en Belgique, les pollinisateurs du colza peuvent être classés comme suit selon le nombre de fleurs visitées par minute:

- Andrènes: 3 - 9 fleurs,
- Bourdons parasites (Psithyres): 8 - 9 fleurs,
- Abeille domestique: 10 - 14 fleurs en fonction de la température (12 fleurs en moyenne),
- Bourdons: 30 - 38 fleurs.

En conclusion...

Malgré leur densité souvent faible, les Bourdons sont en Belgique des agents pollinisateurs du colza très importants: leur butinage est extrêmement rapide et toujours efficace; de plus, ils "travaillent" tôt le matin et tard le soir et même par conditions météorologiques défavorables. La figure 24 tente de synthétiser la contribution des Bourdons, de l'Abeille domestique et des autres insectes dans la pollinisation du colza, en prenant en compte la densité, la

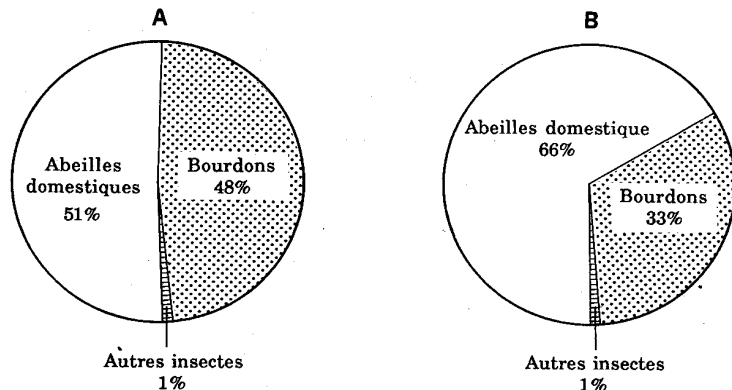


Figure 24. - Diagrammes circulaires illustrant la contribution respective des Bourdons, de l'Abeille domestique et des autres insectes à la pollinisation du colza dans trois champs avec ruches (A) et dans un champ dépourvu de ruches (B) (d'après Delbrassinne & Rasmont)

vitesse de butinage et l'efficacité pollinisatrice (= proportion de visites pollinisantes) des trois groupes de pollinisateurs.

Suite à l'observation dans les champs avec ruches d'un comportement de butinage des abeilles domestiques peu favorable à la pollinisation, Delbrassinne et Rasmont se demandent s'il est réellement utile de placer des ruches à l'intérieur même des champs; de plus, à cause de l'effet répulsif des ruches sur les bourdons, l'éloignement des ruches à quelques centaines de mètres permettrait sans doute de bénéficier d'une population de bourdons plus importante, ce qui s'avère particulièrement intéressant en cas de mauvais temps pendant la floraison.

Abeilles sauvages élevées en vue de leur utilisation agronomique

Un certain nombre d'Abeilles sauvages sont actuellement élevées en vue de leur introduction dans des cultures peu ou mal pollinisées par l'Abeille domestique. Il arrive en effet que cette dernière n'effectue pas de façon satisfaisante le travail de pollinisation attendu, ceci pour deux raisons principales: 1) sa mauvaise adaptation à la morphologie florale de certaines plantes (exemple: luzerne), 2) son activité réduite lors de floraisons très hâtives survenant lorsque la température est basse (exemple: amandier).

Les principales Abeilles sauvages élevées sont les suivantes:

- L'Abeille coupeuse de feuilles *Megachile rotundata*, pollinisatrice de la luzerne, dont il sera question ci-après.
- Le petit Halictide *Nomia melanderi*, qui fait l'objet d'élevages intensifs aux Etats-Unis et en Nouvelle Zélande en vue de la pollinisation des luzernières. Cette Abeille terricole vit en "colonies" dans des terrains salés et alcalins, ce qui lui a valu le nom américain d'"Alkali Bee". A proximité des champs de luzerne à polliniser, on aménage des sites de nidification artificiels (figure 25).

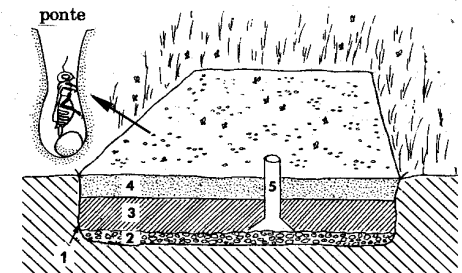


Figure 25. - Structure d'un site de nidification artificiel pour *Nomia melanderi*. 1: fond avec film plastique étanche, 2: couche de gravier, 3: terre normale, 4: couche superficielle de sol salé, 5: bouche pour arrosage permettant de maintenir le sol humide. (d'après Taséi)

- Les Osmies, élevées principalement pour la pollinisation des cultures fruitières, comme nous le verrons ci-dessous.

- Les Bourdons, qui constituent des agents très efficaces pour assurer la pollinisation de certaines cultures, notamment sous abris. Les procédés d'élevage ont récemment connu des améliorations très importantes.

Un peu partout dans le monde, des études sont réalisées en vue de rechercher le meilleur agent pollinisateur de diverses plantes cultivées. De telles recherches sont également menées par les sélectionneurs et les généticiens qui ont besoin de pollinisateurs adéquats pour faciliter leur travail en champ, en serre ou en cage. Deux exemples d'Abeilles élevées à des fins économiques sont détaillés ci-après.

L'Abeille coupeuse de feuilles *Megachile rotundata*

La culture de la luzerne pour la production de graines pose dans de nombreux pays des problèmes de pollinisation dus à la faible efficacité pollinisatrice de l'Abeille domestique. C'est pourquoi de multiples recherches ont eu - et ont encore - pour but d'accroître artificiellement les populations de certaines Abeilles sauvages plus performantes. Le cas de "domestication" le mieux réussi concerne l'Abeille coupeuse de feuilles ou Mégachile *Megachile rotundata* (figure 26), pour laquelle les premiers dispositifs de nidification contrôlée furent mis en place dès 1960 aux Etats-Unis. Actuellement, cette Mégachile fait l'objet en Amérique du Nord d'une véritable industrie et d'un commerce intense portant sur plusieurs dizaines de millions de cocons. Le Canada est le plus gros producteur et le plus grand exportateur de cocons. En Europe, plusieurs pays se sont aussi lancés dans cet élevage, principalement la France, l'Espagne et certains pays de l'Europe de l'Est.



Figure 26. - Femelle de l'Abeille coupeuse de feuilles *Megachile rotundata* sur fleur de sainfoin. Chez cette espèce, la brosse ventrale, bien visible sur la photo, est claire. Lors du prélèvement de nectar par l'abeille, les organes reproducteurs de la fleur sortent de la carène et entrent en contact avec la brosse de récolte. (photo: P. Rasmont)

Les nichoirs utilisés sont constitués de blocs de bois perforés ou plus souvent d'une série d'éléments en bois ou en polystyrène, cannelés et empilés de façon à offrir aux abeilles des conduits tubulaires d'environ 5-6 mm de diamètre et 8-11 cm de profondeur. L'utilisation de nichoirs démontables permet l'extraction manuelle ou mécanisée des cellules, ce qui est important pour le contrôle des parasites. Toutefois, les cellules libres, non protégées, peuvent davantage subir les effets létaux des températures excessives et des taux d'humidité défavorables.

Les abris sont de plusieurs types. Les plus petits, utilisés notamment en

France ont les dimensions suivantes: 2,5 m de large, 1 m de profondeur et 1,5 m de hauteur; ils peuvent abriter 7 000 nids. Les plus gros abris peuvent offrir 200 000 à 400 000 conduits de nidification, contenant 50 000 à 100 000 femelles. Il s'agit d'abris montés sur roues que l'on déplace d'un champ à l'autre. La pollinisation d'un champ par une population d'abeilles aussi importante ne nécessite en effet qu'une dizaine de jours. Les auteurs américains préconisent l'utilisation de grands abris bien voyants (marques de peinture), plus faciles à repérer que de nombreux petits abris dispersés dans les champs.

Le nombre de femelles qu'il convient d'introduire par hectare est de 2 000 - 3 000, ce qui correspond à 8 000 - 12 000 cocons. Toutefois, dans certaines régions d'Amérique du Nord pauvres en insectes pollinisateurs sauvages, on en arrive à quadrupler ces densités (jusqu'à 50 000 mégachiles à l'hectare) !

Plusieurs techniques d'élevage sont employées. Un des procédés les plus sûrs est décrit brièvement ci-contre (figure 27). Pendant l'hiver, les cocons contenant les larves en diapause* sont placés, après extraction des nichoirs, dans des chambres froides ou des réfrigérateurs à 5-10° (phase d'hibernation). Avant la floraison de la luzerne, les cocons sont disposés dans une enceinte chauffée à 29-30° et légèrement humidifiée pendant 20 jours (phase d'incubation). Lorsque les premiers individus sortent de leur cocon, on place tous les cocons dans les abris de nidification. Pendant l'incubation, il est important de pouvoir baisser la température à 15° pendant quelques jours, pour retarder l'émergence des mégachiles en cas de mauvais temps ou en cas de floraison de la luzerne plus tardive que prévu.

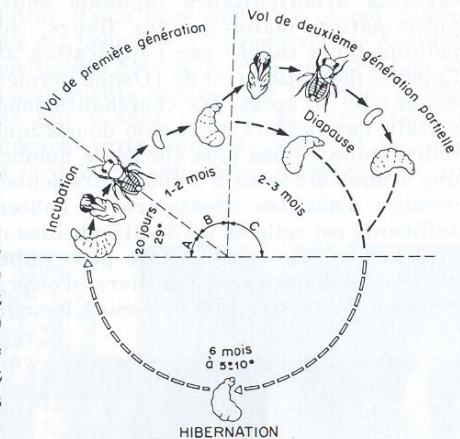


Figure 27. - Cycle annuel de l'Abeille coupeuse de feuilles *Megachile rotundata* (extrait de Taséi)

Plusieurs problèmes se posent dans de tels élevages: le parasitisme par divers Hyménoptères et Coléoptères, la mortalité des larves suite au développement de moisissures, la prédation par les oiseaux (qui nécessite souvent la pose d'un treillis sur les abris) et les risques de mortalité dus à l'emploi d'insecticides toxiques pendant la floraison.

En France, l'utilisation de mégachiles dans les cultures porte-graines de luzerne conduirait à une augmentation de rendement de 350 à 500% par an ! De plus, la vente des cocons excédentaires et la location des "ruches" procurent aux agriculteurs un revenu supplémentaire non négligeable. Des chercheurs français ont estimé à plus de 40 000 FB par hectare le supplément de gain obtenu par un agriculteur qui utilise des mégachiles par rapport à celui qui ne les a pas adoptées.

Les Osmies

L'introduction d'élevages d'osmies se révèle efficace:

- dans certaines régions où le nombre de ruches disponibles est insuffisant par rapport aux surfaces fruitières à polliniser; c'est le cas dans certains états des U.S.A. (par exemple, la Californie) ou encore au Japon;
- dans les vergers d'arbres fruitiers dont la floraison, très hâtive, a lieu à une époque de l'année où les abeilles domestiques risquent d'être peu actives (exemple: vergers d'amandiers en Espagne et aux U.S.A.).

Les espèces déjà utilisées ou encore à l'étude diffèrent selon les régions.

Au Japon, c'est l'Osmie *Osmia cornifrons* qui est commercialisée pour la pollinisation des plantations de pommiers. Depuis une vingtaine d'années, certains arboriculteurs japonais sont en effet obligés d'effectuer une pollinisation manuelle des fleurs, suite à la régression des insectes pollinisateurs causée par l'application abusive d'insecticides. L'utilisation de l'Abeille domestique ou de l'Osmie permet de réduire le coût de cette opération essentielle. D'après des chercheurs japonais, l'osmie présente un avantage certain par rapport à l'abeille domestique grâce à son efficacité pollinisatrice individuelle 80 fois plus élevée (le nombre de fleurs pollinisées en un jour par une osmie s'élèverait à 2 450 contre seulement 30 pour l'abeille domestique). Le nombre d'abeilles nécessaires à l'obtention d'une production de pommes suffisante est estimée à 130-215 abeilles nidificatrices par hectare pour l'Osmie et 2 à 3 colonies par hectare pour l'Abeille domestique (une ruche contient plusieurs dizaines de milliers d'ouvrières). Les auteurs recommandent d'introduire de 500 à 600 osmies femelles à l'hectare et de disposer de façon régulière les nichoirs à l'intérieur du verger, les osmies s'éloignant en effet moins de leur nid que les abeilles de leur ruche.

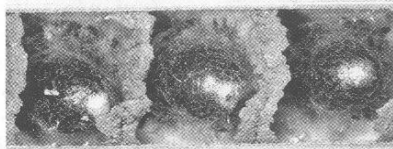


Figure 28.- Oeufs, larves (avec excréments noirâtres) et cocons de l'Osmie rousse *Osmia rufa* (photos: M. Paquay)

Aux Etats-Unis, l'Osmie *Osmia lignaria*, proche de l'*Osmia cornifrons* du Japon et des Osmies européennes *O. cornuta* et *O. rufa*, fait l'objet d'études intensives dans les vergers d'amandiers et surtout de pommiers.

En Espagne, les expérimentations réalisées avec *Osmia cornuta* concernent surtout les vergers d'amandiers. Cette Osmie présente l'avantage d'être très précoce et d'avoir un seuil thermique d'activité assez bas.

Les documents photographiques de la figure 28 se rapportent à une espèce proche des espèces précitées, l'Osmie rousse, *Osmia rufa* (figure 18), très commune en Belgique. Quelques chercheurs ont tenté d'élever cet insecte

en vue de son introduction éventuelle dans les vergers d'Europe occidentale. En Belgique, cette Osmie serait susceptible d'être élevée si le besoin s'en faisait sentir, ainsi que l'espèce proche *Osmia cornuta*. Ces deux Abeilles solitaires acceptent facilement les nichoirs artificiels et s'y multiplient en général rapidement. Toutefois, les nids sont souvent parasités par de petites mouches de la famille des Drosophilés, *Cacoxenus indagator* Loew, qu'il faut absolument éliminer des élevages.

Comment favoriser les populations d'Abeilles sauvages ?

Les Abeilles sauvages bénéficient d'une flore diversifiée et abondante tout au long de la belle saison. L'installation d'une flore mellifère et pollifère recommandée pour l'Abeille domestique est favorable à de nombreuses Abeilles sauvages. On trouvera par exemple une longue liste de plantes apicoles dans le travail de Joly et dans le guide "Aménagements fleuris pour l'Abeille" publié en 1989 par le CARI. Les conseils qui y sont donnés se rapportent à l'aménagement des espaces publics (espaces verts, bords de routes et de voies ferrées), des prairies, forêts, haies et jardins; ils sont aussi valables pour un grand nombre d'espèces sauvages.

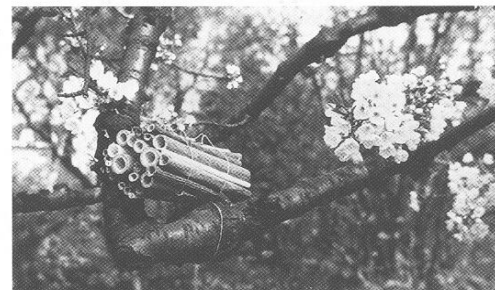


Figure 29. - Nichoir à Abeilles solitaires constitué de divers rameaux creux (photo: A. Jacob-Remacle)



Figure 30. - Bloc de bois perforé servant de nichoir à Abeilles et Guêpes solitaires (photo: A. Jacob-Remacle)

Toutefois, les Abeilles sauvages doivent aussi trouver des sites de nidification appropriés en quantité suffisante. Un point important est de sauvegarder dans la mesure du possible les sites existants, qui abritent souvent des agrégations de nids de plusieurs espèces. De plus, il est possible d'accroître les disponibilités en substrats de nidification: plantation de haies et d'arbustes à rameaux creux ou à moelle que l'on taillera de façon à laisser un peu de bois mort, création de tas de bois (branches, souches, troncs,...), arbres morts

laissés sur pied, création dans des endroits bien exposés de tas de terre et de zones de terre nue non travaillée, placement de nichoirs à Abeilles (figures 29 et 30). Tous ces moyens sont décrits en détail dans la plaquette "Abeilles et Guêpes de nos jardins" (Jacob-Remacle, 1989), publiée par l'Unité de Zoologie générale et appliquée de la Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux et le Service de la Conservation de la Nature du Ministère de la Région wallonne.

L'utilisation la plus rationnelle et la plus limitée possible des produits phytosanitaires sera profitable à l'Abeille des ruches, mais aussi à nos Abeilles sauvages (en résumé: priorité aux produits les plus sélectifs et aux produits les moins dangereux pour les insectes pollinisateurs; si cela s'avère absolument indispensable pendant la floraison, emploi de produits non dangereux pour les pollinisateurs et application en dehors des heures de butinage ou exceptionnellement de jour, lorsque les conditions météorologiques sont défavorables au butinage). Toutefois, il faut savoir que l'action des pesticides sur les Abeilles sauvages n'est pas la même que sur l'Abeille domestique. Des essais ont montré que les Mégachiles sont plus sensibles que l'Abeille domestique, elle-même plus sensible que les Bourdons; il semble qu'il y ait une corrélation directe entre la sensibilité et le rapport surface/volume de l'insecte. En dehors de la floraison de la plante cultivée, le traitement de certaines cultures, comme les vergers, avec des produits dangereux pour les abeilles peut causer de graves pertes à l'entomofaune pollinisatrice si des plantes adventices sont en fleur à ce moment (figure 31). Quant au désherbage chimique, il supprime de nombreuses ressources florales, accentuant ainsi l'appauvrissement global de la flore.



Figure 31. - Femelle de l'Andrène *Andrena haemorrhoa* sur un capitule de pissenlit. Cette Abeille est abondante dans certains vergers; le traitement des arbres fruitiers avec des produits dangereux pour les abeilles peut provoquer la mort de cet insecte pollinisateur en train de butiner la flore adventice. (photo: M. Paquay)

Chacun de nous peut aider les Abeilles sauvages à survivre dans notre environnement de plus en plus dégradé. Le soutien actif de tout un chacun est en effet nécessaire à la conservation effective de notre patrimoine vivant, que ce soit au niveau des milieux naturels, des talus, des bords de chemins et des jardins. Ces derniers constituent un terrain d'action privilégié qui permet d'agir immédiatement en faveur des Abeilles sauvages. Nous pouvons en effet leur offrir une flore appropriée et abondante, préserver les sites de nidification existants et même en créer de nouveaux, utiliser le moins possible de pesticides, réduire le rythme des tontes des pelouses de façon à laisser fleurir des dicotylées et à favoriser leur implantation, conserver un coin de jardin peu entretenu où vont s'installer diverses plantes sauvages, planter des haies mixtes incluant des arbustes à moelle,...

Pour en savoir plus...

- *Berland L., 1976. - *Atlas des Hyménoptères de France, Belgique, Suisse*. Tome II. Boubée, Paris, 198 p.
- *Chinery M., 1976. - *Les insectes d'Europe*. Elsevier Séquoia, Paris-Bruxelles, 380 p.
- Delbrassinne S. & Rasmont P., 1988. - Contribution à l'étude de la pollinisation du Colza, *Brassica napus* L. var. *oleifera* (Moench) Delile, en Belgique. *Bulletin des Recherches Agronomiques de Gembloux*, 23: 123-152.
- Free J.B., 1970. - *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, London & New York, 544 p.
- Jacob-Remacle A., 1989. - Comportement de butinage de l'abeille domestique et des abeilles sauvages dans des vergers de pommiers en Belgique. *Apidologie*, 20: 271-285.
- Joly C., 1968. - *L'apiculture belge. Son avenir*. Thèse Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat, Gembloux, 229 p.
- Martin P., 1989. - *Abeilles, bourdons et Cie*. Centre Nature de Borzée, 45 p.
- Mc Gregor S., 1976. - *Insect pollination of cultivated plants*. Agricultural Handbook n° 496, Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, 411 p.
- Mertens de Wilmars A., Bruneau E. & Evrard M., 1989. - *Aménagements fleuris pour l'abeille*. CARI, Louvain-la-Neuve, 85 p.
- Pesson P. & Louveaux J. (éditeurs), 1984. - *Pollinisation et productions végétales*. INRA, Paris, 663 p.
- Plateaux-Quénu C., 1972. - *La Biologie des Abeilles primitives*. Masson, Paris, 200 p.
- Proctor M. & Yeo P., 1973. - *The pollination of flowers*. Collins, London, 418 p.
- *Prys-Jones O.E. & Corbet S.A., 1987. - *Bumblebees*. Naturalists' Handbooks 6. Cambridge University Press, 86 p.
- Richards K.W., 1987. - Alfalfa leafcutter bee management in Canada. *Bee world*, 68: 168-178.
- Stephen W.P., 1981. - The design and function of field domiciles and incubators for leafcutting bee management (*Megachile rotundata* (Fabricius)). Oregon State University, Agricultural Experiment Station Bulletin 654, 13 p.
- Taséi J.N., 1984. - Cultures à graines oléagineuses des régions tempérées in Pesson & Louveaux: 309-330.
- Taséi J.N., 1984. - Arbres fruitiers des régions tempérées in Pesson & Louveaux: 349-372.
- Taséi J.N., 1984. - Biologie et écologie des mellifères sauvages solitaires in Pesson & Louveaux: 577-593.
- Westrich P., 1985. - *Wildbienen-Schutz in Dorf und Stadt*. Arbeitsblätter Naturschutz 1, Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, 23 p.

* Les ouvrages précédés d'un astérisque contiennent des clés d'identification.

Glossaire

- allogamie**: fécondation d'une fleur par le pollen d'une fleur portée par un autre pied (ou, dans le cas de nombreuses variétés cultivées, par le pollen d'une autre variété).
- alternance**: chez les arbres fruitiers, phénomène qui provoque une faible floraison au cours du printemps suivant une forte récolte.
- autofertile**: se dit d'une espèce (ou d'une variété) de plante dont les fleurs d'un pied donné (ou d'une variété donnée) peuvent être fécondées par le pollen produit par ce pied (ou par cette variété).
- autostérile**: se dit d'une espèce (ou d'une variété) de plante dont les fleurs d'un pied donné (ou d'une variété donnée) ne peuvent être fécondées par le pollen produit par ce pied (ou par cette variété).
- bisexuée** (plante): plante dont les pieds possèdent des organes reproducteurs mâles et femelles fonctionnels.
- cellule** (de l'aile): partie de l'aile délimitée par des nervures. Le nombre et la forme des cellules alaires sont des caractères utilisés dans la détermination de nombreux insectes.
- compatible** (pollen): pollen dont la germination sur le stigmate et la pénétration dans le style ne sont pas inhibées par la fleur réceptrice.
- couvain**: ensemble des oeufs, des larves et des nymphes d'une colonie d'un insecte social.
- diapause**: arrêt de développement obligatoire qui se produit chez un insecte à un stade précis de son développement.
- famille**: voir à "ordre".
- médulleux**: se dit des rameaux qui ont une moelle abondante. Le sureau, par exemple, est une plante à rameaux médulleux.
- nouaison**: transformation de l'ovaire d'une fleur en un jeune fruit.
- oléagineuse** (graine): riche en huile.
- ordre**: un des échelons de la classification des êtres vivants. L'exemple suivant, relatif à l'Andrène rousse *Andrena fulva*, montre les différents échelons de la classification des insectes: classe: insectes → ordre: Hyménoptères → superfamille: Apoïdes → famille: Andréniides → genre: *Andrena* → espèce: *fulva*.
- ouvrière**: femelle dont les organes reproducteurs sont atrophiés.
- phéromone**: substance comparable à une hormone mais sécrétée à l'extérieur du corps, son action s'exerçant à distance sur les autres individus de la même espèce.
- réceptif** (stigmate): état du stigmate lorsqu'il est apte à retenir les grains de pollen et à permettre leur germination.
- réceptivité** (d'un stigmate): voir à "réceptif".
- silique**: fruit typique des Crucifères (= Brassicacées), sec et plus ou moins allongé, s'ouvrant par des fentes longitudinales.
- superfamille**: voir à "ordre".
- taux d'allogamie**: pourcentage de fleurs subissant la fécondation croisée.
- taux de nouaison**: pourcentage de fleurs nouées, c'est-à-dire dont l'ovaire se transforme en un jeune fruit.
- thermophile**: qui vit de préférence dans les biotopes chauds.
- tube pollinique**: sur le stigmate, le grain de pollen "germe" après s'être hydraté: il émet un tube qui pénètre dans le pistil jusqu'à l'ovaire.
- unisexuée** (plante): plante dont les fleurs mâles et les fleurs femelles sont portées par des pieds différents.