

Rôle des nectars de tournesol dans le comportement des insectes pollinisateurs et analyse qualitative et quantitative des éléments glucidiques de ces sécrétions

Caroline Fonta, Minh-Hà Pham-Delègue,
R. Marilleau et Claudine Masson

Laboratoire de Neurobiologie Sensorielle de l'Insecte,
I. N. R. A.-C. N. R. S. (C. N. R. S. : UA 483)

Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes Sociaux,
F 91440 Bures-sur-Yvette

RÉSUMÉ

Les paramètres quantitatifs et qualitatifs du nectar sont déterminants dans les choix alimentaires des insectes. Afin de préciser les caractéristiques des nectars de tournesol responsables des visites des insectes pollinisateurs (abeilles, bourdons), les sécrétions nectarifères de lignées parentales d'hybrides de tournesol ont été analysées (analyses quantitatives, concentration totale en sucres, compositions relatives en sucres). Des relations ont été mises en évidence entre, d'une part le comportement de butinage des insectes, et d'autre part, la quantité de nectar sécrétée (chez *Bombus terrestris*), et la concentration en saccharose du nectar (chez *Apis mellifica*). De tels critères, intervenant dans l'attraction et la visite des butineuses pourraient être pris en compte dans les plans de sélection des plantes à pollinisation entomophile.

MOTS-CLÉS : Comportement alimentaire - Nectar -
Glucides - Abeille - Bourdon - Tournesol.

ABSTRACT

Quantity and quality of nectar are determinative in the food choices of insects. In order to determine the characteristics of the sunflower nectars which are responsible for the visits of pollinators (honeybees, bumblebees), the secretions of the parental lines of sunflower hybrids have been analyzed (quantity, total sugar concentration, relative ratios of sugars). Relations have been set up between, on the one hand, the foraging behaviour of insects, and, on the other hand, secreted quantity of nectar (for *Bombus terrestris*), and/or sucrose concentration (for *Apis mellifica*). Such parameters evaluate the plant attractivity and could be taken into account in selection programs of the entomophilous vegetals.

KEY-WORDS: Feeding behaviour - Nectar - Glucids - Honeybee -
Bumblebee - Sunflower.

I. — INTRODUCTION

Le comportement de butinage des insectes pollinisateurs, et le choix des fleurs qu'ils visitent, résultent de l'association qui s'effectue, au niveau du système nerveux central de l'insecte, entre la valeur de l'aliment prélevé (nectar, pollen) et les divers signaux émis par le végétal et l'environnement.

Dans le cas de la production de semences hybrides de tournesol, composée à pollinisation entomophile, le butinage préférentiel de certaines lignées par les abeilles *Apis mellifica* et les bourdons *Bombus* spp. peut résulter de différences existant entre les génotypes, détectées par les insectes à distance et/ou au niveau des sources de nutrition. Les abeilles et les bourdons visitent les capitules de tournesol principalement à la recherche de nectar, le pollen étant habituellement peu récolté (DELAUDE *et al.*, 1979; PHAM-DELÈGUE *et al.*, 1985); la valeur du nectar représente de ce fait un élément déterminant dans la pollinisation du tournesol par ces insectes.

Les recherches menées sur le plan mondial ont montré qu'en général il existe une corrélation positive entre la productivité d'une lignée ou d'une variété et la sécrétion de nectar (BERBECEL *et al.*, 1964); une sécrétion nectarifère abondante et riche en sucres assure la fréquentation de la culture par les insectes et, par là-même, permet d'obtenir de meilleurs rendements en graines (CIRNU *et al.*, 1976; NIKOVITZ *et al.*, 1983) ainsi qu'une récolte de miel (SIMIDTCHEV, 1976). Les caractéristiques des nectars étudiées par divers auteurs (SIMIDTCHEV, 1976; GUIRNIK, 1976; TEPEDINO & PARKER, 1982; NIKOVITZ *et al.*, 1983) sont principalement la quantité sécrétée et la concentration en sucres des nectars. Dans le cas du tournesol, le rôle de la nature des sucres et de leurs proportions relatives sur le comportement de butinage des insectes pollinisateurs n'a pas été pris en compte jusqu'à ce jour.

Le but des travaux présentés ci-dessous est de mettre en évidence les relations existant entre l'ensemble des caractères quantitatifs et qualitatifs du nectar et les visites des insectes sur les lignées parentales des deux variétés Marianne et Mirasol, dont les rendements en semences certifiées diffèrent largement : 5 à 6 quintaux/ha pour Marianne, 10 à 13 quintaux/ha pour Mirasol; cet hybride qui présente un niveau de productivité élevé et régulier constitue l'hybride de référence vis-à-vis des nouvelles variétés inscrites, tandis que la production de Marianne est actuellement abandonnée en France.

Une étude comparative du comportement de butinage d'abeilles et de bourdons a été menée en conditions de pollinisation contrôlée et est décrite par ailleurs (PHAM-DELÈGUE *et al.*, 1985); l'étude parallèle du rôle des sécrétions nectarifères, présentée ici, a été effectuée dans les mêmes conditions expérimentales.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les études ont été menées sous tunnel afin d'assurer une densité importante de pollinisateurs et d'en contrôler la distribution. Pour faciliter la production de semences, jusqu'à présent assurée dans des parcelles isolées géographiquement des sources de pollen étrangères, un tel dispositif pourrait prochainement être adopté.

II.1. MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les lignées parentales des hybrides Marianne et Mirasol sont cultivées par couple, selon le motif 2 rangs mâle fertile/6 rangs mâle stérile, les 2 rangs mâle fertile étant centraux et contigus. La densité par tunnel est de 240 plants mâle stérile et 80 plants mâle fertile. La couverture des tunnels (maille 0,3 mm) empêche la pénétration de pollen étranger.

La culture est faite sous tunnels de 42 m², sans intervention culturale particulière, sur les terrains de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes Sociaux (I. N. R. A.-C. N. R. S.) à Bures-sur-Yvette (Essonne).

II.2. LES INSECTES

La pollinisation des lignées de chaque hybride de tournesol est assurée parallèlement dans des tunnels indépendants par : une colonie d'abeilles *Apis mellifica* (*ligustica* × *caucasica*) × *mellifica*;

une colonie de bourdons *Bombus terrestris* L.; une colonie d'abeilles plus une colonie de bourdons. Les colonies sont introduites dans les tunnels en début de floraison. La population d'une colonie d'abeilles est de 10 000 à 15 000 ouvrières groupées autour d'une reine; celle d'un nid de bourdons comprend quelques centaines d'ouvrières.

Les insectes n'ont pas accès à l'extérieur des tunnels afin d'éviter les pollutions polliniques et l'effet compétitif d'autres végétaux.

II.3. ÉTUDE DES NECTARS

II.3.1. Prélèvements de nectar

Les prélèvements de nectars sont effectués à l'aide de micropipettes, méthode qui permet de recueillir des quantités de nectar supérieures à celles obtenues par la méthode de délavage de BONNIER (GUIRNIK, 1976) ou par centrifugation (MADEUF, comm. pers.). Les micropipettes ont une contenance de 5 μ l, leur diamètre externe est de 1 mm. Le diamètre moyen de la corolle des fleurons étant supérieur à 1,5 mm (CIRNU *et al.*, 1974), l'utilisation des micropipettes diminue les risques de lésion des fleurons. Pour chaque capitule, la récolte de nectar représente la sécrétion de 20 fleurons, les fleurons vides n'étant pas pris en compte. Dix capitules par lignée parentale sont couverts la veille des prélèvements par un sac en papier afin d'homogénéiser les conditions d'évaporation et d'empêcher le butinage des fleurons par les insectes. Les prélèvements sont faits quotidiennement, sur les mêmes capitules, à 15 h G. M. T.

II.3.2. Mesure de la production nectarifère

Lors du prélèvement, la quantité de nectar sécrétée par capitule et le stade de floraison du capitule correspondant sont enregistrés. En fin d'expérimentation, le regroupement des prélèvements effectués sur l'ensemble des capitules à un stade de floraison donnée (I, II, III) (*) permet d'estimer la sécrétion nectarifère moyenne de 20 fleurons en fonction de l'évolution de la floraison. Les micropipettes sont immédiatement stockées à - 25° C en vue des analyses.

II.3.3. Analyses des nectars

Deux types d'analyses sont effectués sur les échantillons de nectar prélevé selon la méthode décrite :

- concentration totale en sucres,
- concentrations relatives en sucres.

a) Concentration totale en sucres

La concentration totale en sucres est assimilée à la concentration en matière sèche des nectars, les sucres constituant au moins 99,97 % du poids sec des sécrétions nectarifères (HEINRICH, 1975). Elle est déterminée à l'aide d'un réfractomètre à main OPL, de Sopenem, pour chaque stade de floraison des lignées parentales.

b) Concentrations relatives en sucres

Pour chaque stade de floraison des 4 lignées de tournesol, des échantillons de 5 à 10 mg de nectar sont partiellement déshydratés sous vide pendant une nuit en présence d'anhydride phosphorique.

Des éthers triméthylsilylés sont préparés, selon la technique proposée par BROHST & LOTT (1966) et utilisée par BOSI (1973), en dissolvant l'échantillon déshydraté dans 1 ml de pyridine et en ajoutant successivement 0,9 ml d'hexaméthylidisilazane, et 0,1 ml d'acide trifluoroacétique. Le flacon est agité quelques minutes et laissé au repos douze heures environ pour obtenir une parfaite dérivation des trisaccharides.

(*) Pour un capitule limité aux fleurons tubulés :

- Stade I : floraison du tiers périphérique.
- Stade II : floraison des deux tiers périphériques.
- Stade III : floraison de la totalité du capitule.

L'analyse par chromatographie en phase gazeuse est exécutée sur chromatographe Girdel type série 75, à colonne de verre pyrex 3 m × 2 mm de diamètre intérieur, à phase stationnaire OV 17 à 3 % sur Chromosorb WHP. La température de la colonne est programmée de 190° C à 280° C à raison de 3° C par minute. La température du détecteur est de 290° C. Le gaz vecteur est l'azote à la pression de 2 kg/cm² à 190° C. L'enregistreur est du type Houston omni-scribe, la vitesse de défilement est de 5 mm/minute. Les quantités injectées sont de 1 à 2 µl et plusieurs injections sont effectuées pour chaque échantillon.

Le calcul des pourcentages relatifs des différents composants d'un mélange peut être effectué par la formule suivante :

$$C_i \% = \frac{100 h_i f_i}{(h_1 f_1 + h_2 f_2 + \dots + h_n f_n)}$$

h_1, h_2, \dots, h_n étant les hauteurs de chaque pic et f_1, f_2, \dots, f_n les facteurs de correction des hauteurs respectives obtenus relativement aux hauteurs des pics d'un mélange témoin de plusieurs sucres à égale concentration (fructose, α et β glucose, saccharose, α et β maltose, α et β mélibiose, raffinose). La solution témoin est injectée après l'analyse de deux échantillons et les facteurs de correction sont systématiquement recalculés.

II.4. TRAITEMENT DES DONNÉES

Les différences de sécrétions nectarifères et de concentrations en sucres en fonction des lignées et des stades sont analysées par un test t de Student-Fisher.

L'existence de relations entre la densité des insectes pollinisateurs sur la culture et les quantités de nectar sécrétées et les teneurs en sucres est étudiée par le calcul du coefficient de corrélation; ce coefficient a été calculé pour chaque variété en regroupant les valeurs obtenues aux trois stades de floraison des deux lignées; sa signification statistique est testée en comparant les valeurs calculées aux valeurs de la table des coefficients de corrélation avec $(n - 2)$ degrés de liberté.

III. — RÉSULTATS

III.1. ÉTUDE DES SÉCRÉTIONS

III.1.1. Quantités de nectar sécrétées (tableau I)

Dans les conditions expérimentales décrites, les quantités de nectar sécrétées par les lignées parentales de Mirasol sont en moyenne 1,75 fois plus abondantes que celles sécrétées par les lignées parentales de Marianne.

Lignées de Marianne :

A chaque stade de floraison, les sécrétions nectarifères des deux lignées parentales sont statistiquement comparables. La sécrétion des deux lignées est significativement plus importante au deuxième stade de floraison (2,04 µl et 2,3 µl respectivement pour les lignées mâle fertile ($\alpha = 5\%$, ddl > 30) et mâle stérile ($\alpha < 1\%$, ddl > 40)).

Lignées de Mirasol :

La sécrétion nectarifère de la lignée maternelle diminue significativement au stade III (d'environ 4 µl aux stades I et II à 1,5 µl au stade III ($\alpha = 1\%$, 71 ddl)). Les quantités de nectar produites par la lignée mâle fertile diminuent du stade I au stade III, sans toutefois que les moyennes diffèrent statistiquement. Au stade II, la production nectarifère de la lignée maternelle est significativement supérieure à celle de la lignée mâle fertile ($\alpha = 1\%$, 67 ddl).

TABLEAU I. — *Quantités de nectar (exprimées en μl) produites par 20 fleurons.* (n) : nombre total de prélèvements effectués sur les 10 capitules. \bar{x} : moyenne des n prélèvements. σ : écart-type de la moyenne.

Lignées parentales \ Stades de floraison		Stade I		Stade II		Stade III	
		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
MARIANNE	mâle stérile	1,13 (13)	1,09	2,31 (35)	1,52	1,29 (48)	1,20
	mâle fertile	1,25 (8)	0,79	2,04 (22)	0,87	1,37 (50)	1,75
MIRASOL	mâle stérile	3,94 (17)	6,26	4,06 (33)	3,64	1,51 (40)	1,95
	mâle fertile	3,27 (3)	1,72	2,17 (36)	1,69	1,47 (31)	1,35

III.1.2. *Composition glucidique des nectars*a) *Teneur globale en sucres (tableau II)**Lignées de Marianne :*

Les concentrations en sucres des nectars des 2 lignées sont du même ordre de grandeur (entre 39 et 49 %), et elles ne varient pas statistiquement en fonction des stades de floraison.

TABLEAU II. — *Teneur en sucres (% poids frais) des nectars.* (n) : nombre de mesures effectuées. \bar{x} : moyenne des n mesures. σ : écart-type de la moyenne.

Lignées parentales \ Stades de floraison		Stade I		Stade II		Stade III	
		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
MARIANNE	mâle stérile	42,5 (3)	6,9	48,3 (8)	9,7	39,4 (7)	11,3
	mâle fertile	43,2 (2)	5,2	47,2 (6)	13,3	42,8 (7)	10,3
MIRASOL	mâle stérile	23,4 (4)	2,9	26,6 (5)	2,2	34,9 (7)	8,5
	mâle fertile			28,7 (5)	5,5	29,8 (6)	8,3

Lignées de Mirasol :

La sécrétion nectarifère de la lignée maternelle est significativement plus concentrée au stade III (35 %) qu'aux stades I (23 %) ($\alpha = 1 \%$, 9 ddl) et II (27 %) ($\alpha = 5 \%$, 10 ddl). Ces concentrations sont comparables à celles des nectars de la lignée mâle fertile pour les stades II (29 %) et III (30 %). Les faibles quantités de nectar prélevées au stade I n'ont pas permis d'effectuer de mesures de teneur en sucres.

b) *Concentrations relatives en différents sucres*

L'analyse par chromatographie en phase gazeuse a permis de mettre en évidence dans les nectars de tournesol, les sucres suivants : saccharose, α et β glucose, fructose (fig. 1).

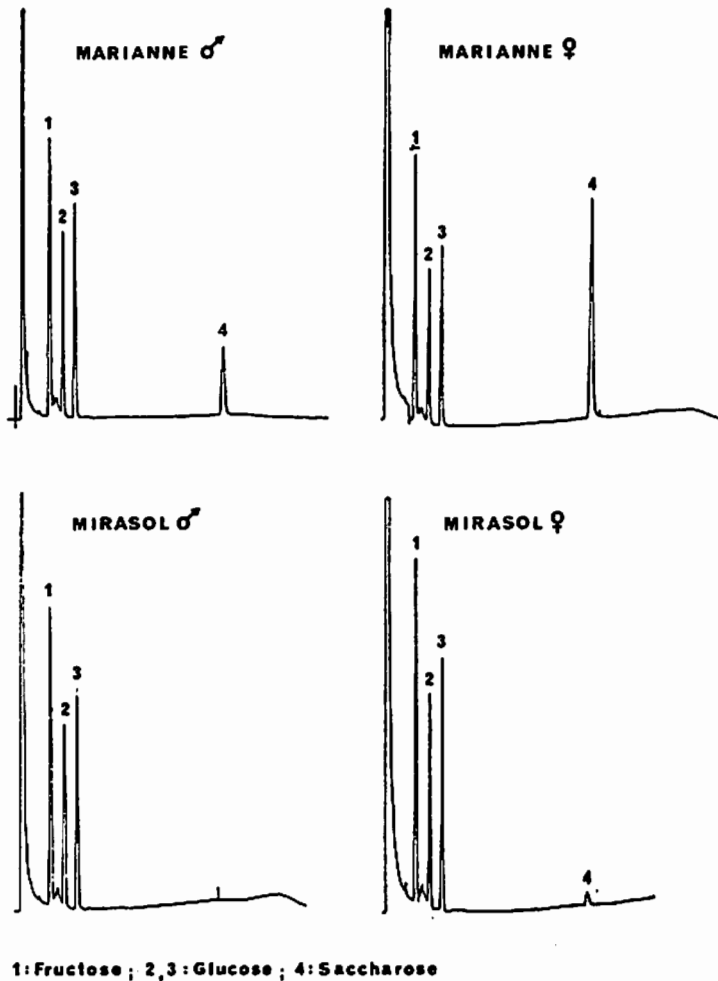


FIG. 1. — Chromatogrammes de la fraction glucidique des nectars des lignées parentales mâle fertile (♂) et mâle stérile (♀) de Marianne et de Mirasol.

Lignées de Marianne :

La concentration en saccharose des sécrétions de la lignée maternelle est nettement supérieure à celle de la lignée mâle fertile (environ quatre fois), tandis que fructose et glucose sont plus abondants dans le nectar de la lignée mâle fertile (environ deux fois) (tableau III). La composition en ces trois sucres des nectars de chacune des lignées est relativement constante au cours de la floraison. Les plus fortes variations de concentration (de l'ordre de 5 %) sont enregistrées pour le saccharose; ces variations, liées aux différentes injections d'un même échantillon, n'ont pas été testées statistiquement.

Lignées de Mirasol :

Le saccharose est absent ou présent à l'état de traces (pour la lignée femelle). Les nectars de la lignée mâle fertile sont sensiblement plus concentrés en fructose (3 % en moyenne) et en glucose (4 % en moyenne) que ceux de la lignée mâle stérile, et particulièrement au stade I de floraison (tableau III).

Ainsi, les nectars des lignées parentales des deux hybrides diffèrent principalement par leur teneur en saccharose (fig. 1, tableau III).

TABLEAU III. — Concentration en fructose, glucose, saccharose exprimée en % du poids frais de nectar.

n : nombre d'injections.

\bar{x} : moyenne des n injections.

σ : écart-type de la moyenne.

Lignées et stades		MARIANNE						MIRASOL					
		mâle fertile			mâle stérile			mâle fertile			mâle stérile		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
FRUCTOSE	\bar{x}	22,13	19,36	19,46	11,21	12,70	11,22	22,19	14,31	14,76	11,79	13,10	17,68
	σ	0,45	0,66	0,56	0,46	0,36	0,34	0,67	0,12	0,26	0,21	0,16	0,51
	n	5	6	5	7	6	7	5	5	5	5	5	5
GLUCOSE	\bar{x}	17,98	19,28	18,36	9,75	12,07	10,01	24,33	14,35	14,99	11,18	12,88	17,01
	σ	0,54	0,52	0,63	0,31	0,25	0,10	0,57	0,12	0,25	0,29	0,13	0,51
	n	5	6	5	7	6	7	5	5	5	5	5	5
SACCHAROSE	\bar{x}	3,03	8,46	4,97	21,52	23,54	18,17	0	0	0	0,62	0,44	0,21
	σ	0,18	0,37	0,22	0,61	0,43	0,49				0,06	0,05	0,04
	n	5	6	5	7	6	7				5	5	5

III.2. INFLUENCE DES SÉCRÉTIONS NECTARIFÈRES SUR LE COMPORTEMENT DE BUTINAGE DES INSECTES

Par le calcul des coefficients de corrélation, nous avons recherché l'existence de liaisons entre la fréquentation des capitules par les insectes (tableau IV) et les quantités sécrétées, la teneur en sucres et les concentrations relatives en différents sucres du nectar (tableau V).

TABLEAU IV. — Répartition des butineuses sur les lignées parentales de Marianne et Mirasol en fonction du stade de floraison des capitules.

(in PHAM-DELÈGUE *et al.*, 1985).

Hybrides	Combinaisons d'insectes	Stade I		Stade II		Stade III	
		Nbre visites/10 capitules mâle fertile	Nbre visites/10 capitules mâle stérile	Nbre visites/10 capitules mâle fertile	Nbre visites/10 capitules mâle stérile	Nbre visites/10 capitules mâle fertile	Nbre visites/10 capitules mâle stérile
MARIANNE	Abeilles	18,1	39,5	13,5	36,7	5,1	13,3
	Bourdons	15,8	0,4	8,8	14,9	4,2	8,6
	Abeilles avec Bourdons	0,8	7,0	0,8	12,0	2,0	5,1
	Bourdons avec Abeilles	4,8	2,8	7,5	8,0	2,5	5,3
HIRASOL	Abeilles	12,5	20,3	16,6	20,4	4,9	4,8
	Bourdons	-	1,1	10,4	4,0	0,9	2,4
	Abeilles avec Bourdons	11,5	33,0	15,4	23,2	3,8	5,1
	Bourdons avec Abeilles	2,1	1,5	1,4	4,9	0,4	2,3

TABLEAU V. — Coefficients de corrélation entre la fréquentation de la culture par les insectes et les paramètres quantitatifs et qualitatifs des nectars.

Ma : lignées parentales de Marianne.

Mi : lignées parentales de Mirasol.

* : corrélation statistiquement significative (risque $\alpha \leq 5\%$).

Variables	Abeilles		Bourdons					
	Abeilles		Abeilles en combinaison avec Bourdons		Bourdons		Bourdons en combinaison avec Abeilles	
	Ma	Mi	Ma	Mi	Ma	Mi	Ma	Mi
Visites d'insectes / quantité sécrétée (ddl)	0,08 (4)	0,88* (4)	0,35 (4)	0,75 (4)	0,42 (4)	0,04 (3)	0,85* (4)	0,83* (4)
Visites d'insectes / concentration totale en sucres (ddl)	0,32 (4)	-0,84 (3)	0,29 (4)	-0,89* (3)	0,40 (4)	0,02 (3)	0,69 (4)	-0,12 (3)
Visites d'insectes / taux saccharose (ddl)	0,76 (4)	0,62 (3)	0,90* (4)	0,84 (3)	-0,16 (4)	0,42 (3)	0,25 (4)	0,45 (3)
Visites d'insectes / taux glucose (ddl)	-0,65 (4)	-0,87 (3)	-0,75 (4)	-0,93* (3)	0,25 (4)	0,07 (3)	0,07 (4)	-0,19 (3)
Visites d'insectes / taux fructose (ddl)	-0,60 (4)	-0,84 (3)	-0,79 (4)	-0,86 (3)	0,33 (4)	0,01 (3)	0,03 (4)	-0,14 (3)

Comportement de butinage des abeilles

Le calcul des coefficients de corrélation permet de mettre en évidence les points suivants :

— Les taux de glucose et de fructose ont une incidence négative sur la fréquentation des lignées par les abeilles, particulièrement chez Mirasol; ces deux sucres étant en quantité majoritaire, notamment dans les nectars des lignées parentales de Mirasol (cf. tableau III), ce fait se traduit, pour cette variété, par une corrélation négative entre les visites des butineuses et la concentration totale en sucres du nectar.

— Au contraire, les taux de saccharose sont toujours positivement corrélés aux visites des butineuses.

— Si l'on considère non plus la nature glucidique du nectar mais la quantité sécrétée, des différences apparaissent selon la variété : chez Mirasol, dont les lignées possèdent un nectar pratiquement dépourvu de saccharose (cf. tableau III), le caractère « quantité de nectar » est positivement corrélé à la fréquentation des abeilles, tandis que chez Marianne, dont la lignée femelle est riche en saccharose, aucune corrélation n'apparaît entre ces deux facteurs.

Comportement de butinage des bourdons

Dans les conditions expérimentales décrites, aucun des critères étudiés, se rapportant aux sécrétions nectarifères, ne paraît déterminant dans le comportement de butinage de ces insectes sur les lignées parentales de Marianne et Mirasol. Toutefois, en présence d'abeilles, la quantité de nectar sécrétée par les lignées favorise les visites des bourdons.

IV. — DISCUSSION

La relation plante-insecte pollinisateur (en particulier l'abeille) est fondée sur un conditionnement dans lequel le nectar joue le rôle de renforcement : en effet, les butineuses qui découvrent un aliment favorable y associent les différentes caractéristiques du végétal (localisation, arômes, couleur, forme), les mémorisent, et cet apprentissage conduit à un comportement de butinage sélectif. Il est à noter que le nectar, outre l'apport énergétique qu'il constitue, peut également émettre des signaux favorisant l'orientation des insectes butineurs (*e. g.* fluorescence (THORP *et al.*, 1975; WALLER & MARTIN, 1978) ou émissions odorantes (MAURIZIO, 1975; ERICKSON *et al.*, 1979)).

Dans ce travail nous nous sommes principalement attachés à l'étude des paramètres glucidiques du nectar, les sucres étant les constituants majoritaires des nectars et représentant le principal apport alimentaire énergétique pour les pollinisateurs. Toutefois d'autres éléments du nectar, tels que certains ions minéraux (WALLER *et al.*, 1972) et des acides aminés (BAKER, 1977) sont également susceptibles d'intervenir dans les choix alimentaires des abeilles; ils n'ont pas été pris en considération ici.

Pour les lignées étudiées, nous avons vérifié l'existence de variations saisonnières dans les productions de nectar, avec un déclin en fin de floraison, ainsi que des différences inter-génotypes avec des sécrétions plus abondantes des lignées mâle stérile par rapport aux lignées mâle fertile; de telles variations ont également été observées pour d'autres lignées de tournesol par SIMIDTCHEV (1976), TEPEDINO & PARKER (1982).

En ce qui concerne la concentration globale en sucres, assimilée à la teneur en matière sèche, le nectar sécrété par les lignées parentales de Marianne est plus concentré en sucres que ne l'est celui sécrété par les parents de Mirasol.

Les analyses par chromatographie en phase gazeuse ont permis de mettre en évidence la présence de *saccharose*, *glucose* et *fructose*, ainsi que l'avaient établi BOSI (1973) en utilisant la même technique d'analyse, et WYKES (1952 *a*) par une technique de chromatographie sur papier à une dimension; BOSI a décelé en outre la présence de quantités non négligeables de raffinose; ces différences peuvent être liées aux génotypes étudiés.

Les recherches de corrélation entre la fréquentation du tournesol par les insectes pollinisateurs et les sécrétions nectarifères, rapportées dans la littérature, ont jusqu'à présent porté sur les critères « quantités sécrétées » et « teneur globale en sucres ». Pour les lignées prises en compte dans le travail présenté ici, ces critères ne paraissent pas régulièrement déterminer les visites des butineuses. Toutefois les méthodes d'estimation quantitative de la sécrétion nectarifère que nous avons utilisées ne traduisent pas absolument la disponibilité réelle en nectar pour les insectes. En effet, la méthode de prélèvement adoptée ne permet pas de connaître la densité par capitule des fleurons délivrant du nectar. Or, plusieurs auteurs ont montré, par des dispositifs de fleurs artificielles, que l'arrangement de sources délivrant des quantités variables de solutions sucrées intervient dans le comportement de butinage des abeilles et des bourdons (KREMMER, 1981; ROBACKER & AMBROSE, 1981; WELLS *et al.*, 1981; REAL *et al.*, 1982). Par ailleurs, les quantités de nectar prélevées par micropipettes représentent la totalité de la sécrétion potentiellement disponible mais non pas forcément accessible aux insectes, la longueur de la langue des butineuses étant un facteur limitant à l'exploitation des fleurons.

Nous avons noté que c'est lorsque les sources alimentaires sont communes aux deux apoïdes que la disponibilité en nectar semble être un critère de choix pour les bourdons; ceci pourrait traduire un effet de compétition, de relations intergénériques de différentes natures pouvant s'établir (déplétion de nourriture, modification de la teneur en acides aminés des nectars consécutive aux prises alimentaires, perception visuelle des autres butineuses (BENEST, 1976; WILLMER, 1980)).

Au contraire des critères quantitatifs évoqués précédemment, le critère « taux de saccharose » apparaît comme déterminant dans l'activité de butinage des abeilles : ainsi la préférence de ces insectes pour la lignée mâle stérile de Marianne par rapport à la lignée mâle fertile (PHAM-DELÈGUE *et al.*, 1985) est attribuable aux fortes teneurs en saccharose du nectar de la lignée maternelle; en l'absence de saccharose, comme c'est le cas pour les deux lignées parentales de Mirasol, la distribution des visites est sensiblement moins contrastée. A l'opposé, glucose et fructose jouent un rôle dissuasif dans l'activité des butineuses d'abeilles.

Cette orientation sélective des abeilles sur la base de la composition glucidique des sources alimentaires, mise en évidence ici par des observations comportementales en conditions naturelles, couplées à l'analyse chimique des échantillons prélevés sur le végétal, confirme les données obtenues par d'autres auteurs en conditions contrôlées : ainsi von FRISCH (1934), WYKES (1952 *b*), BACHMAN & WALLER (1977) ont démontré les préférences des abeilles pour des solutions contenant du saccharose par rapport au glucose et au fructose.

Par ailleurs, nos résultats indiquent que la qualité des sucres semble moins déterminante dans le choix alimentaire des bourdons butinant les lignées de tournesol. Ce fait va dans le sens des études menées par POUVREAU (1974) qui montre que la consommation de mélanges de 2 ou 3 sucres par les bourdons ne dépend pas de la nature des sucres du mélange (saccharose/glucose/fructose). Le bourdon, par son comportement de butinage moins discriminatif, se confirme comme un pollinisateur

efficace du tournesol, particulièrement en production de semences, ainsi que l'avaient déjà noté DELAUDE *et al.* (1979); cependant, le principal obstacle à l'utilisation de cet insecte pollinisateur reste la maîtrise de son élevage.

En conclusion, le nectar de tournesol, et particulièrement sa composition glucidique, joue un rôle déterminant dans la fréquentation des lignées de Marianne et Mirasol par les abeilles. L'existence de corrélations entre la nature des sucres du nectar et les visites de butineuses a depuis été confirmée pour une plus large gamme de lignées de tournesol (PHAM-DELÈGUE *et al.*, en préparation); parallèlement, des méthodes d'analyse des glucides du nectar appliquées aux mêmes lignées plusieurs années de suite et en des lieux différents (travaux actuellement en cours) devraient permettre de faire la part entre le déterminisme génétique et les facteurs pédo-climatiques dans la composition glucidique des nectars. Ainsi il est désormais possible d'envisager l'introduction d'un critère « nectar » dans le plan de sélection des lignées, ou pour le moins d'utiliser ce critère pour un criblage des lignées parentales d'hybrides, déjà retenues pour leurs qualités de production et en cours d'inscription au catalogue officiel français, afin de prévoir le caractère attractif de ces lignées vis-à-vis des abeilles.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHMAN W. W. & WALLER G. D., 1977. — Honeybee responses to sugar solutions of different compositions. *J. Apic. Res.*, 16, 4, 165-169.
- BAKER H. G., 1977. — Non-sugar chemical constituents of nectar. *Apidologie*, 8, 4, 349-356.
- BENEST G., 1976. — Relations interspécifiques et intraspécifiques entre butineuses de *Bombus* sp. et d'*Apis mellifica* L. *Apidologie*, 7, 2, 113-127.
- BERBECEL O. *et al.*, 1964. — *Contributii la cercetarile bioclimatice la floarea soarelui*. Culegere de lucrari ale Institutului meteorologic, Bucarest.
- BOSI G., 1973. — Méthode rapide pour la détermination par chromatographie en phase gazeuse des glucides du nectar : technique de prélèvement du nectar et de préparation des éthers triméthylsilylés en présence d'eau. *Apidologie*, 4, 1, 57-64.
- BROHST K. M. & LOTT C. E., 1966. — Determination of some components in corn syrup by gas-liquid chromatography of the trimethylsilyl derivatives. *Cereal Chemistry*, 43, 35-43.
- CIRNU I., DUMITRACHE V. & HOCIOTA E., 1974. — La pollinisation du tournesol (*Helianthus annuus* L.) par les abeilles, un facteur important pour l'augmentation de la production. *Vith Int. Sunflower Conf.*, 695-700.
- CIRNU I., DUMITRACHE V., HOCIOTA E. & AVRAMESCU P., 1976. — Variabilité de la production de nectar et du degré d'attraction des variétés et des hybrides de tournesol (*Helianthus annuus* L.) pour les abeilles. *Rev. fr. Apic.*, 344, 332-333.
- DELAUDE A., TASEI J. N. & ROLLIER M., 1979. — Pollinator insects of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in France. *Proc. IVth Int. Symp. Pollination, College Park*, 1978, 29-40.
- ERICKSON E. H., THORP R. W., BRIGGS D. L., ESTES J. R., DAUN R. J., MARKS M. & SCHROEDER C. H., 1979. — Characterization of floral nectars by high-performance liquid chromatography. *J. Apic. Res.*, 18, 2, 148-152.
- FRISCH K. von, 1934. — Über den Geschmackssinn der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, 21, 1-56.
- GUIRNIK D., 1976. — Productivité en nectar du tournesol. *Pchelovodstvo*, 8, 10-11.
- HEINRICH B., 1975. — Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 139-170.
- KREMMER F., 1981. — The regulation of the take-off-crop load of the honey-bee (*Apis mellifica*) *Zool. Jb. Physiol.*, 85, 249-265.
- MAURIZIO A., 1975. — How bees make honey. In: E. CRANE, ed., *Honey: a comprehensive survey*, London, Heinemann and IBRA, 77-105.
- NIKOVITZ A., MATRAY E., LAJKO L. & SZILI L., 1983. — Nectar and pollen yield of sunflower varieties and hybrids of different genotypes. *Int. Scientific Conf. Sunflower Production, Szekszard, Hongrie*, 55-56.

- PHAM-DELÈGUE M.-H., FONTA C., MASSON C. & DOUAULT Ph., 1985. — Étude comparée des comportements des insectes pollinisateurs (Abeilles domestiques et Bourdons) sur les lignées parentales d'hybrides de Tournesol (*Helianthus annuus*). *Acta Oecologica/Ecol. Applic.* (sous presse).
- POUVREAU A., 1974. — Le comportement alimentaire des Bourdons (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus Latr.*) : la consommation de solutions sucrées. *Apidologie*, 5, 3, 247-270.
- REAL L., OTT I. & SILVERFINE E., 1982. — On the trade-off between the mean and the variance in foraging: effect of spatial distribution and color preference. *Ecology*, 63, 6, 1617-1623.
- ROBACKER D. C. & AMBROSE J. T., 1981. — Effects of partial reinforcement on recruiting behaviour in honeybees foraging near the hive. *J. Apic. Res.*, 20, 1, 19-22.
- SIMIDTCHEV T., 1976. — Production de nectar et de pollen de tournesol. La flore mellifère, base de l'apiculture. *Symp. Int. Apimondia, Budapest*, 139-149.
- TEPEDINO V. J. & PARKER F. D., 1982. — Interspecific differences in the relative importance of pollen and nectar to bee species foraging on sunflowers. *Environ. Entomol.*, 11, 246-250.
- THORP R. W., BRIGGS D. L., ESTES J. R. & ERICKSON E. H., 1975. — Nectar fluorescence under ultraviolet irradiation. *Science*, 189, 476-478.
- WALLER G. D., CARPENTER E. W. & ZIEHL O. A., 1972. — Potassium in onion nectar and its probable effect on attractiveness of onion flowers to honey bees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 97, 4, 535-539.
- WALLER G. D. & MARTIN J. H., 1978. — Fluorescence for identification of onion nectar in foraging honey bees. *Environ. Entomol.*, 7, 766-768.
- WELLS H., WELLS P. H. & SMITH D. M., 1981. — Honeybee responses to reward size and colour in an artificial flower patch. *J. Apic. Res.*, 20, 3, 172-179.
- WILLMER P. G., 1980. — The effects of insect visitors on nectar constituents in temperate plants. *Oecologia (Bul.)*, 47, 270-277.
- WYKES G. R., 1952 a. — An investigation of the sugars present in the nectar of flowers of various species. *New Phytol.*, 51, 2, 210-215.
- WYKES G. R., 1952 b. — The preferences of honeybees for solutions of various sugars which occur in nectar. *J. exp. Biol.*, 29, 4, 511-518.

COPYRIGHT

Reproduction in whole or in part without the permission of the author or his representative is prohibited (law of March 11, 1957, Article 40, line 1). Such reproduction by whatever means, constitutes an infringement forbidden by Article 425 and those following it, of the Penal Code. The law of March 11, 1957, lines 2 and 3 of Article 41, authorizes only those copies or reproductions made for the exclusive use of the copist, and not intended for collective use and such analyses and short quotations as are made for the purposes of an example or illustration.

© CNRS-INRA-ORSTOM-GAUTHIER-VILLARS 1985

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite (loi du 11 mars 1957, alinéa 1^{er} de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal. La loi du 11 mars 1957 n'autorise, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective d'une part et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration.

© CNRS-INRA-ORSTOM-GAUTHIER-VILLARS 1985

The appearance of the code at the bottom of the first page of an article in this journal indicates the copyright owner's consent that copies of the article may be made for personal or internal use, or for the personal or internal use of specific clients. This consent is given on the condition, however, that the copier pay the stated per-copy fee through the Copyright Clearance Center, Inc., Operations Center, 21 Congress St., Salem, Mass 01970, U.S.A. for copying beyond that permitted by Sections 107 or 108 of the U.S. Copyright Law. This consent does not extend to other kinds of copying, such as copying for general distribution, for advertising or promotional purposes, for creating new collective works, or for resale.

© GAUTHIER-VILLARS 1985

Le Directeur de la Publication : Jean-Manuel BOURGOIS