

**Étude comparée
du comportement de butinage d'insectes pollinisateurs
(abeilles domestiques *Apis mellifica* L.
et bourdons *Bombus terrestris* L.)
sur les lignées parentales d'hybrides
de tournesol *Helianthus annuus* L.**

Minh-Hà Pham-Delègue, Caroline Fonta, Claudine Masson, Ph. Douault
*Laboratoire de Neurobiologie Sensorielle de l'Insecte, INRA-CNRS (CNRS-ERA 740).
Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux. F 91440 Bures-sur-Yvette.*

RÉSUMÉ

L'étude comparée du comportement de butinage sous tunnels d'abeilles domestiques et de bourdons sur les lignées parentales de 2 variétés hybrides de tournesol (Marianne et Mirasol), a permis de mettre en évidence les points suivants :

i) l'activité des butineuses suit les fluctuations de température enregistrées au cours de la journée, les bourdons se montrant moins sensibles aux basses températures matinales;

ii) les abeilles se répartissent différenciellement sur les lignées parentales et visitent en majorité la lignée maternelle; cette tendance est moins marquée chez les bourdons;

iii) les abeilles se montrent fidèles à plus de 80 % à la lignée parentale butinée lors des vols de reconnaissance; cette constance se retrouve chez les bourdons dans une moindre proportion (70 %);

iiii) la vitesse de butinage des bourdons est environ deux fois plus rapide que celle des abeilles.

Ces résultats démontrent le caractère sélectif du comportement de butinage des abeilles notamment et permettent de mieux comprendre les raisons de certains déficits dans la production de semences hybrides de tournesol.

MOTS-CLÉS : *Comportement de butinage - Abeilles - Bourdons - Tournesol - Pollinisation.*

ABSTRACT

A comparative study of the foraging behaviour of honeybees and bumblebees on sunflowers enclosed in tunnels covered with plastic mesh has led to the following results:

i) foraging activity follows daily temperature, bumblebees being less deterred by low morning temperatures;

ii) honeybees are distributed differentially on the parental lines and mostly visit female lines; this tendency is less clear for bumblebees;

iii) more than 80 % of honeybees remain faithful to the line they visited during their first trips. This constancy reaches only 70 % for bumblebees;

iiii) bumblebees forage at twice as fast as honeybees.

These results, especially these on certain aspects of the foraging behaviour of honeybees, allow for a better understanding of some of the factors responsible for low seed yields of hybrid sunflowers.

KEY-WORDS: *Foraging behaviour - Honeybees - Bumblebees - Sunflower - Pollination.*

I. — INTRODUCTION

Le tournesol *Helianthus annuus* L. est une composée originaire du continent américain. Cette plante allogame est pollinisée essentiellement par les insectes, la pollinisation anémophile étant négligeable (PUTT, 1940; FREE & SIMPSON, 1964). De nombreux auteurs ont montré que la fécondation croisée effectuée par les insectes pollinisateurs assure une augmentation notable des rendements en graines, de la teneur en huile et de la capacité de germination des akènes (FURGALA *et al.*, 1979; RADFORD *et al.*, 1979; PARKER, 1981 a).

Des études visant à recenser la faune pollinisatrice du tournesol, il ressort que l'abeille domestique *Apis mellifica* L. est le principal pollinisateur de cette culture dans diverses régions (CRANE, 1972; LANDRIDGE & GOODMAN, 1974; MAC GREGOR, 1976; RADFORD *et al.*, 1979). Cependant d'autres apoïdes, tels que les bourdons, visitent les fleurs de tournesol et participent à leur pollinisation (LECOMTE, 1962; BENEDEK & MANNINGER, 1972; FREUND & FURGALA, 1982).

Grâce à la stérilité mâle cytoplasmique découverte par LECLERCQ (1969), la culture du tournesol a conquis la place de deuxième oléagineux mondial (BONJEAN, 1983). La production de semences hybrides, bénéficiant de l'effet d'hétérosis (homogénéité de la culture, rendements et teneur en huile améliorés, résistance aux maladies...), nécessite un transport physique de pollen par les insectes de la lignée parentale mâle restauratrice de fertilité (lignée mâle fertile) à la lignée femelle à stérilité mâle cytoplasmique (lignée mâle stérile). Les nombreux auteurs qui ont cherché à optimiser l'utilisation des abeilles domestiques pour la production de semences hybrides ont mis en évidence des différences d'attractivité des lignées parentales conduisant à une mauvaise fécondation de la lignée maternelle (SHEIN *et al.*, 1978; RADFORD & RHODES, 1978; PARKER, 1981 a, 1981 b; FREUND & FURGALA, 1982); les bourdons, qui jouent un rôle non négligeable dans la pollinisation de certaines lignées, seraient moins sélectifs (DELAUDE & ROLLIER, 1977).

Dans ce travail, nous avons cherché à quantifier, dans le cadre de la production de semences hybrides, l'attractivité de différentes lignées de tournesol, définie comme l'aptitude de la lignée à être visitée par des insectes pollinisateurs. Dans ce but, nous avons mené, en conditions de pollinisation contrôlées, une étude comparée des caractéristiques du comportement de butineuses d'abeilles et de bourdons.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. MATÉRIEL BIOLOGIQUE

1.1. Les insectes pollinisateurs

Abeilles Apis mellifica

Les travaux de FRESNAYE *et al.* (1974) et PHAM-DELÈGUE *et al.* (1984) ont montré les bonnes performances de butinage des abeilles hybrides obtenues par croisement de trois races (*ligustica* × *caucasica*) × *mellifica*. Des colonies sont constituées avec ces hybrides « 3 voies » et maintenues autour d'une reine d'un an dans des ruchettes à 5 cadres (1 à 2 cadres de couvain, 2 cadres de réserves). En conditions de tunnel, une fécondation régulière du tournesol étant obtenue avec une densité moyenne de 5 butineuses par capitule (J. L. MADEUF, comm. pers.), la population des colonies utilisées est d'environ 10 000 individus. Un complément d'alimentation protéique leur est fourni à l'intérieur de la ruche.

Bourdons Bombus

L'expérimentation est conduite avec des colonies de *Bombus terrestris* L. comprenant une centaine d'ouvrières. Cette espèce a été fréquemment observée sur tournesol en conditions naturelles, le cycle de développement de ces insectes correspondant à la floraison des capitules (DELAUDE *et al.*, 1979). De plus, *Bombus terrestris* L. appartient à un groupe de bourdons à langue courte (7,6 à 8,8 mm, POUVREAU, 1984), ce qui le rend comparable aux abeilles hybrides (6,8 mm) sur le plan de l'exploitation des fleurons.

1.2. *Le tournesol*

L'étude du comportement de butinage des insectes porte sur des lignées parentales d'hybrides inscrits au catalogue officiel français, Marianne et Mirasol, dont les rendements en production de semences certifiées diffèrent : 5-6 qx/ha pour Marianne et 10-13 qx/ha pour Mirasol (communication AMSOL).

L'expérimentation s'est déroulée pendant la floraison des capitules, au cours de 3 stades d'évolution définis de la façon suivante, si on considère les fleurons non ligulés d'un capitule :

Stade I : Floraison du tiers périphérique du capitule.

Stade II : Floraison des deux tiers périphériques du capitule.

Stade III : Floraison de la totalité du capitule.

Chaque fleuron présente en outre 2 stades de floraison successifs : un stade « 1^{er} jour » au cours duquel les étamines dépassent largement la corolle; le lendemain, au stade « 2^e jour », les lobes du stigmate s'écartent laissant apparaître leur face interne réceptrice de pollen et, lorsque la fécondation a eu lieu, la corolle se flétrit. Il est à noter que les lignées mâle stérile de Marianne et Mirasol ne produisent aucun pollen.

2. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

L'ensemble de l'expérimentation a été mené durant la seconde quinzaine de juillet 1982 sur les terrains de la Station de Recherches CNRS/INRA de Bures-sur-Yvette, sous des tunnels de 7 × 6 m, à armatures métalliques galvanisées de marque Filclair recouvertes de filet en crin polyéthylène à maille fine (0,3 mm). Ce type de couverture empêche le passage des insectes et limite l'entrée de pollens étrangers, un filet de maille 0,5 mm arrêtant à plus de 80 % la pénétration de pollen (J. L. MADEUF, comm. pers.).

En production de semences hybrides, le motif de semis adopté est de 2 rangs de plants mâle fertile pour 8 rangs de plants mâle stérile, ce motif 2/8 assurant une bonne productivité de semences à l'hectare (DELAUDE & ROLLIER, 1977). La dimension des tunnels et l'écartement respecté entre les rangs (75 à 80 cm) nous ont conduits à retenir un motif 2/6, les 2 rangs mâle fertile étant centraux et contigus. Sur un même rang l'espacement est de 20 cm et la densité par tunnel est de 240 plants mâle stérile et 80 plants mâle fertile.

La pollinisation des lignées parentales de chacune des variétés hybrides est assurée, dans des tunnels indépendants, par des abeilles et/ou des bourdons. Des relations intergénériques de différentes natures pouvant s'établir lorsque les sources alimentaires sont communes aux deux apoïdes (déplétion de nourriture, modification de la teneur en acides aminés des nectars consécutive aux prises alimentaires, perception visuelle des autres butineuses (BENEST, 1974, 1976; WILLMER, 1980)), nous avons pris en compte l'interaction éventuelle entre les deux pollinisateurs en introduisant dans un même tunnel une colonie d'abeilles et une colonie de bourdons.

3. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Dans chaque tunnel, 40 plants mâle fertile et 40 plants mâle stérile, à un stade de maturation similaire, sont choisis pour les observations.

Afin d'obtenir des renseignements sur le comportement individuel des insectes, on procède à un marquage des butineuses. Les bourdons sont marqués individuellement à l'aide de pastilles numé-

tées avant leur introduction dans les tunnels; lors des 1^{er} vols de butinage, les abeilles reçoivent sur le thorax une tache de peinture de couleur différente selon la lignée parentale choisie.

La répartition des populations de butineuses sur les différentes lignées parentales, ainsi que le comportement individuel de butinage, sont enregistrés selon les modalités suivantes :

Au cours de chaque observation, on note le nombre de butineuses par capitule et leur identité (couleur ou numéro), ainsi que le stade du capitule visité. Par ailleurs, on relève pendant 10 minutes, pour une dizaine d'insectes considérés individuellement, le type parental des capitules successivement visités, le stade du fleuron butiné, la durée du séjour par capitule, la nature de l'aliment prélevé (nectar-pollen).

Cet ensemble de notations est effectué simultanément pour les 3 combinaisons d'insectes pollinisateurs (abeilles, bourdons, abeilles et bourdons) et 3 fois au cours de la journée (7 h 30-11 h 30-13 h 30 GMT), un jour sur deux en alternance pour chaque variété de tournesol. Les données sont enregistrées au cours de 5 journées d'observations pour Mirasol et de 6 journées pour Marianne.

Chaque jour, les valeurs de la température et de l'hygrométrie à l'intérieur des enceintes sont relevées.

RÉSULTATS

I. CARACTÉRISTIQUES DU MATÉRIEL VÉGÉTAL

La floraison des lignées parentales de Marianne s'est échelonnée sur 10 jours, du 15 au 25 juillet 1982, celle des parents de Mirasol sur 8 jours, du 20 au 28 juillet; la quasi simultanéité des floraisons des 2 variétés a permis de bénéficier de conditions climatiques identiques pour les différentes lignées : en début de période d'expérimentation, les températures ont fluctué quotidiennement entre un minimum de 12° C à 6 h GMT et un maximum de 30° C entre 12 et 16 h GMT, avec une humidité relative de 100 % la nuit et de 20 à 30 % le jour; une diminution des maxima de température (22° C) et une augmentation de l'humidité relative (HR supérieure à 45 %) se sont produites en fin d'expérimentation.

Dans les 2 lignées parentales de Marianne, les pieds sont monocapitules ainsi que dans la lignée maternelle de Mirasol; la lignée mâle fertile de Mirasol présente de nombreuses ramifications portant des capitules secondaires de diamètre inférieur de moitié à celui du capitule principal. Dans le tableau I sont reportées les mesures

TABLEAU I. — Hauteurs et diamètres moyens des capitules (en centimètres).

Paramètres	Lignées parentales	MARIANNE		HIRASOL	
		mâle fertile	mâle stérile	mâle fertile	mâle stérile
Hauteur (*)	\bar{x}	79	133	155	150
	σ	10	8	16	19
Diamètre (**) capitule	\bar{x}	8,5	10,6	8,3	9,6
	σ	2,6	3,7	1,4	2,8

(*) Hauteur mesurée du sol à l'attache des capitules sur la tige,

(**) Diamètre mesuré sur des capitules limités aux fleurs tubulées, au stade II de floraison.

moyennes des hauteurs de pied et diamètres des capitules, relevées sur 20 pieds par lignée parentale. On remarque une différence de hauteur marquée entre les pieds mâle stérile (1,33 m) et mâle fertile (0,79 m) de Marianne, ainsi qu'une différence dans les diamètres des capitules (10,6 cm pour le parent femelle et 8,5 cm pour le parent mâle). Ces contrastes morphologiques sont susceptibles d'aider les insectes à effectuer une discrimination entre les 2 lignées parentales.

Pour l'hybride Marianne, la floraison a évolué de façon synchrone au sein des 2 lignées parentales et aucun effet « tunnel » ne s'est manifesté (fig. 1).

Dans le cas de la lignée mâle fertile de Mirasol, la floraison de capitules secondaires, consécutive à celle du capitule principal, explique la présence de capitules aux stades I et II de floraison en fin d'expérimentation (fig. 2).

2. COMPORTEMENT DE BUTINAGE DES INSECTES

2.1. Rythme d'activité journalière

Le rythme d'activité est établi à partir du nombre moyen de butineuses observées sur les 80 capitules choisis dans chaque tunnel, pour chacune des 3 périodes d'observation quotidiennes (7 h 30-11 h 30-13 h 30 GMT) (fig. 3).

Il apparaît que l'activité de butinage des abeilles, réduite lors de l'observation la plus matinale, augmente très sensiblement au cours de la journée, tandis que l'activité des bourdons se maintient à un niveau stable aux différentes heures d'observation. Le faible effectif moyen d'abeilles observé dans la combinaison abeilles + bourdons sur les lignées parentales de Marianne est dû à une absence de fréquentation de nombreux capitules au stade III ou déflorisés en fin d'expérimentation (fig. 1) et aux mauvaises conditions climatiques des derniers jours d'observation.

L'activité des insectes suit les fluctuations de température enregistrées au cours de la journée, les bourdons semblant être moins affectés par les basses températures matinales.

2.2. Distribution des insectes pollinisateurs

Les différences de fréquentation de la culture par les insectes, en fonction des lignées, ont été traitées par un test d'égalité de deux proportions (χ^2 à 1 ddl) et les différences de distribution en fonction du type d'insectes (abeilles-bourdons) ou de la combinaison (présence d'un seul type de pollinisateur ou des deux apoïdes simultanément) ont été traitées par un test d'indépendance dans le cas particulier où chacun des 2 critères de classification possède 2 variantes (χ^2 à 1 ddl). Les tests ont porté sur les effectifs totaux enregistrés sur l'ensemble de l'expérimentation (fig. 4).

— En fonction des lignées parentales :

Chez Marianne, abeilles et bourdons se répartissent de façon différentielle avec une préférence hautement significative pour la lignée femelle, tandis que leur distribution est aléatoire chez Mirasol.

— En fonction du type d'insectes :

Si on compare la distribution des abeilles sur les lignées mâles et femelles, à celle des bourdons, aucune différence significative n'apparaît. Ceci indique que les préférences des deux apoïdes, lorsqu'elles existent, vont dans le même sens.

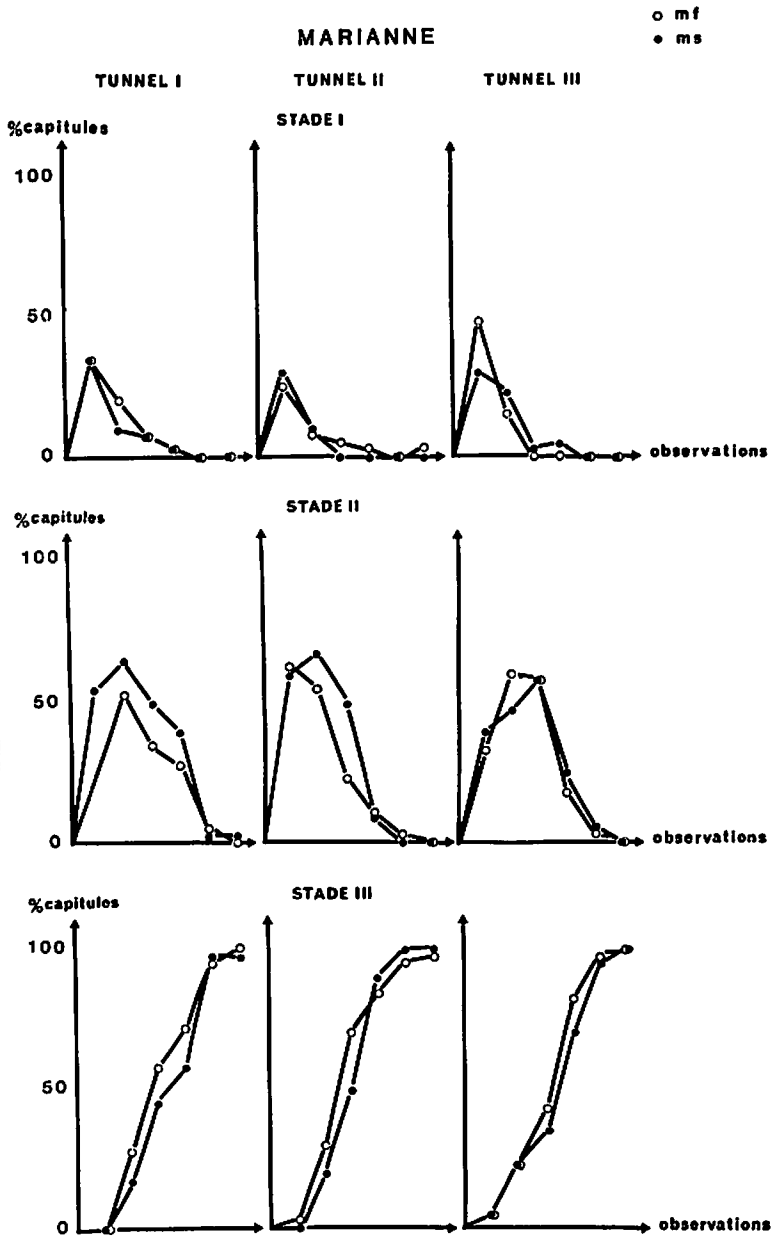


FIG. 1. — Évolution de la floraison des lignées parentales de Marianne : pourcentage de capitules aux différents stades au cours des observations.

Tunnel I : abeilles seules.

Tunnel II : bourdons seuls.

Tunnel III : abeilles + bourdons.

Stade I : Floraison du tiers périphérique du capitule.

Stade II : Floraison des deux tiers périphériques du capitule.

Stade III : Floraison de la totalité du capitule.

mf : lignée mâle fertile,

ms : lignée mâle stérile.

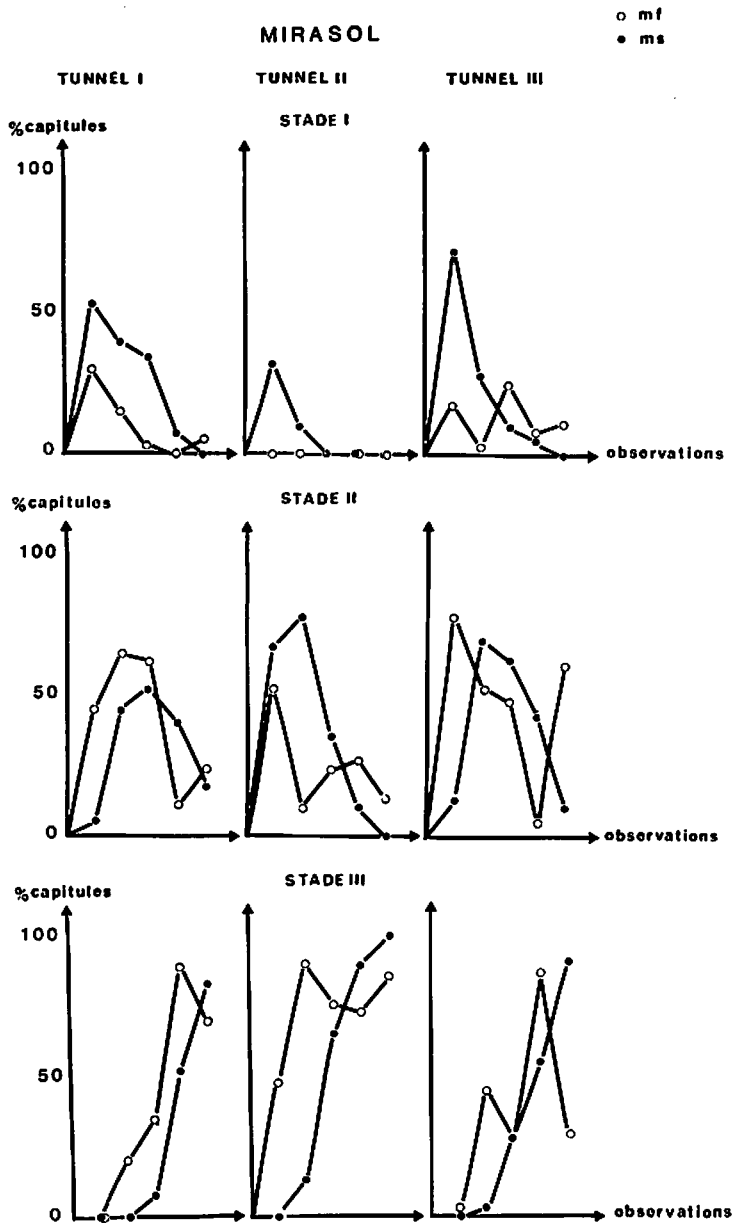


FIG. 2. — Évolution de la floraison des lignées parentales de Mirasol : pourcentage de capitules aux différents stades au cours des observations. Indications complémentaires dans la légende de la figure 1.

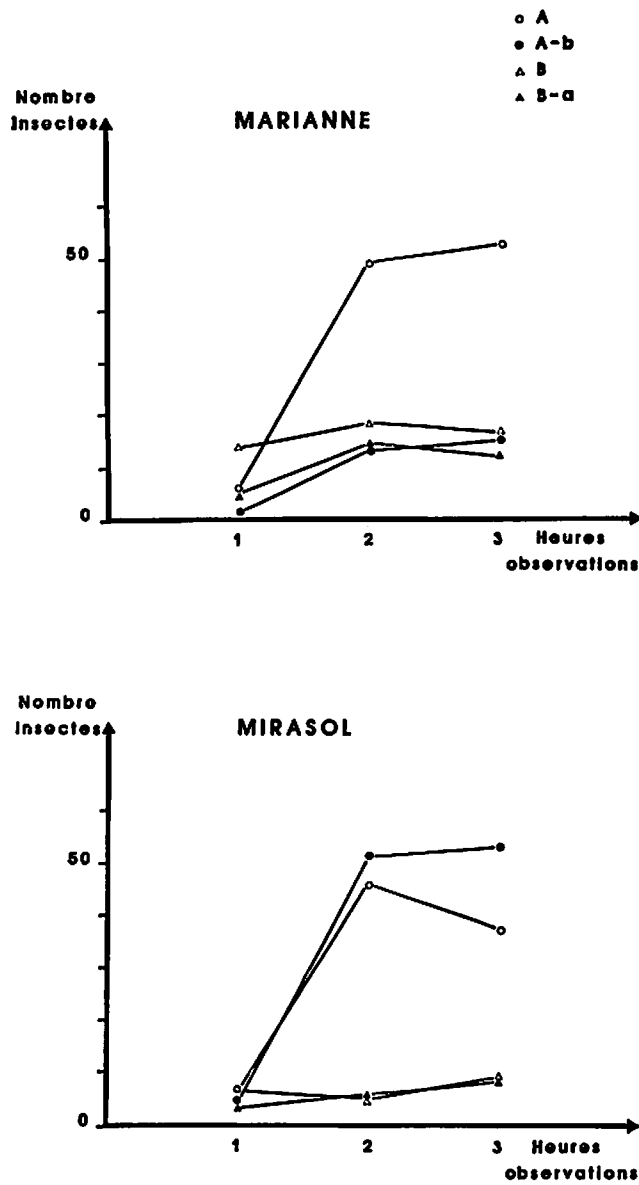


FIG. 3. — Rythme d'activité journalière des insectes.

Heures d'observation (GMT) : 1 : 7 h 30, 2 : 11 h 30, 3 : 13 h 30.

A : Abeilles,

A-b : Abeilles en présence de bourdons,

B : Bourdons,

B-a : Bourdons en présence d'abeilles.

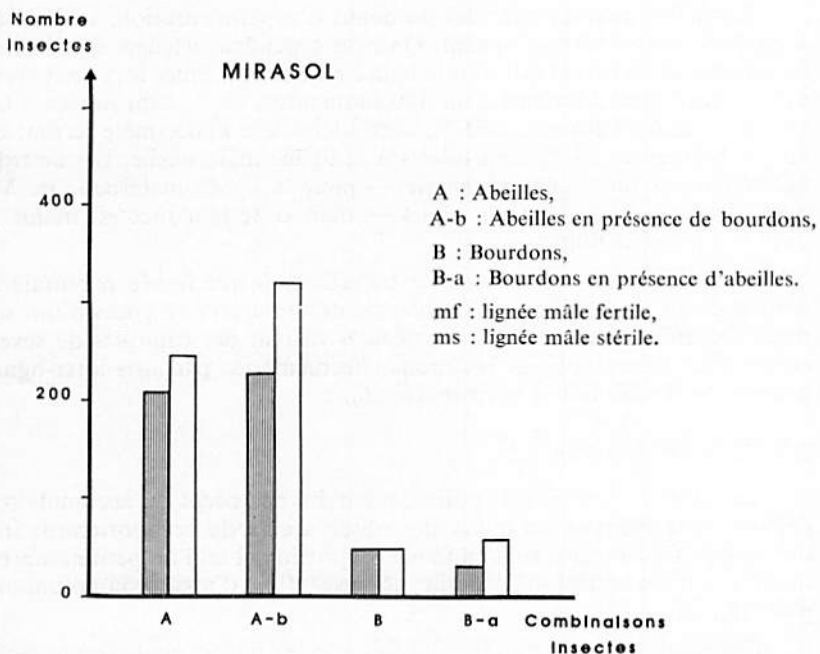
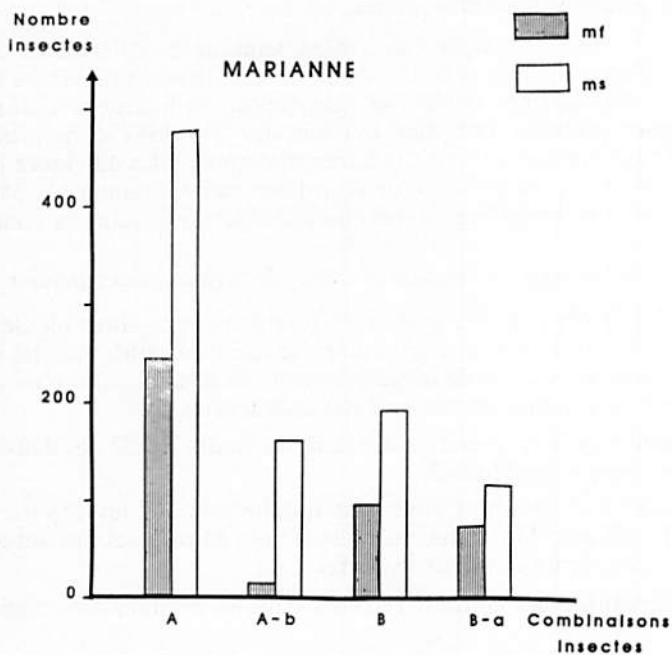


FIG. 4. — Distribution des butineuses sur les lignées parentales de Marianne et Mirasol (portant sur les effectifs totaux enregistrés sur l'ensemble de l'expérimentation).

— *En fonction de la combinaison d'insectes :*

Aucune modification significative n'est apparue dans les choix des insectes en présence de l'autre apoïde, pour les abeilles chez Mirasol et pour les bourdons chez Marianne. Toutefois, chez Mirasol la distribution des bourdons s'est modifiée significativement en présence d'abeilles, le choix des bourdons se rapprochant alors de celui des abeilles (préférence pour la lignée maternelle). La différence de distribution des abeilles seules ou en présence de bourdons chez Marianne n'a pas été testée en raison de l'importante différence des effectifs répertoriés selon la combinaison.

2.3. *Activité de butinage en fonction du stade de floraison des capitules*

L'activité de butinage est évaluée en calculant, sur l'ensemble des observations et à un stade de floraison donné, le nombre de visites effectuées par les insectes sur les capitules présentant ce stade de développement; les résultats sont rendus comparables en rapportant le nombre des visites à 10 capitules (fig. 5).

Les abeilles butinent préférentiellement les stades I et II des deux lignées parentales de Marianne et de Mirasol.

Les visites des bourdons sont plus nombreuses sur les capitules mâle fertile aux stades I et II chez Marianne, au stade II chez Mirasol, et aux stades II et III sur les parents mâle stérile des deux hybrides.

Cette répartition des visites se retrouve dans les combinaisons abeilles-bourdons.

2.4. *Constance du choix des insectes*

Parmi les insectes marqués en début d'expérimentation, seul un petit nombre a pu être observé ultérieurement. On peut cependant dégager les résultats suivants : les abeilles se montrent fidèles à la lignée parentale butinée lors des vols de reconnaissance. Ainsi chez Marianne, sur 170 butineuses, 96 % sont fidèles à la lignée mâle stérile et sur 93 butineuses, 82 % sont fidèles à la lignée mâle fertile; chez Mirasol, sur 21 butineuses 95 % sont fidèles à la lignée mâle stérile. Les bourdons se fixent également sur une lignée parentale — pour la lignée maternelle de Marianne, sur 40 butineuses, 70 % lui sont fidèles — mais cette tendance est moins marquée que dans le cas des abeilles.

La fidélité des populations de butineuses à une lignée parentale résulte de la constance du choix effectué par chacune des ouvrières au cours d'une sortie de butinage : en effet moins de 20 % des abeilles visitent des capitules de sexe différent au cours d'un même vol; les bourdons effectuent des passages inter-lignées dans une proportion double (40 % environ) (fig. 6).

2.5 *Transport de pollen*

Les insectes porteurs de pollen, réparti sur le corps ou accumulé sous forme de pelotes, sont recensés au cours des observations du comportement individuel des butineuses. Ces insectes sont en faible proportion et seul un petit nombre d'entre eux, observés sur les lignées mâle stérile, est susceptible d'assurer la pollinisation entomophile (fig. 7).

Ces résultats correspondent au fait que les lignées mâle fertile reçoivent moins de visites que les lignées maternelles (fig. 4) et que les passages inter-lignées sont peu nombreux.

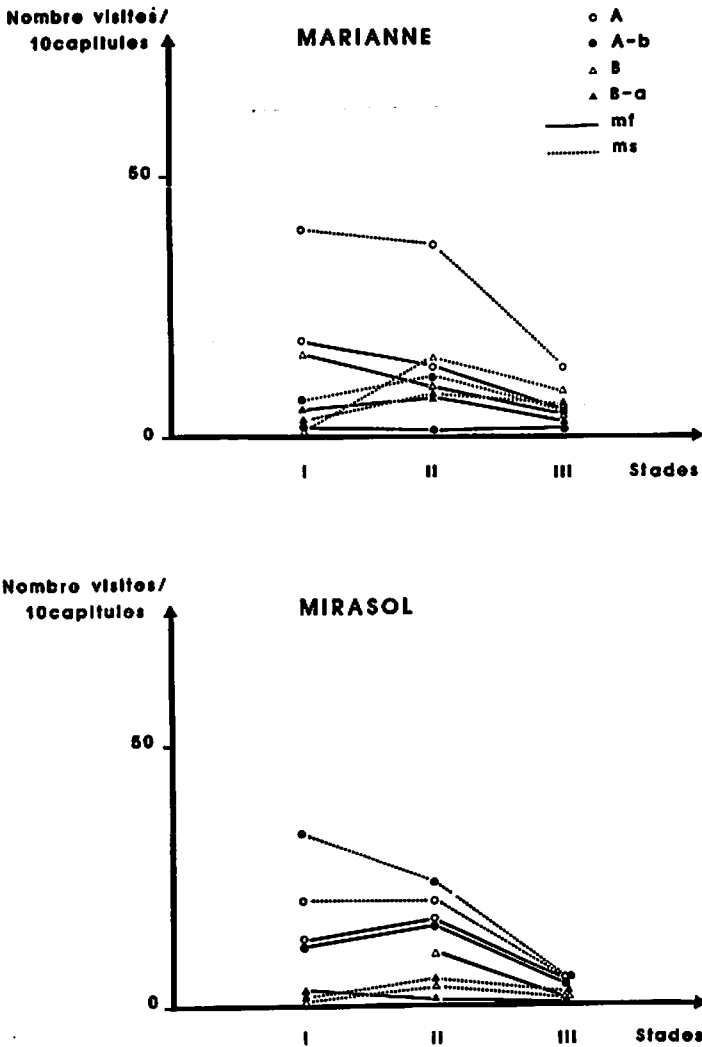
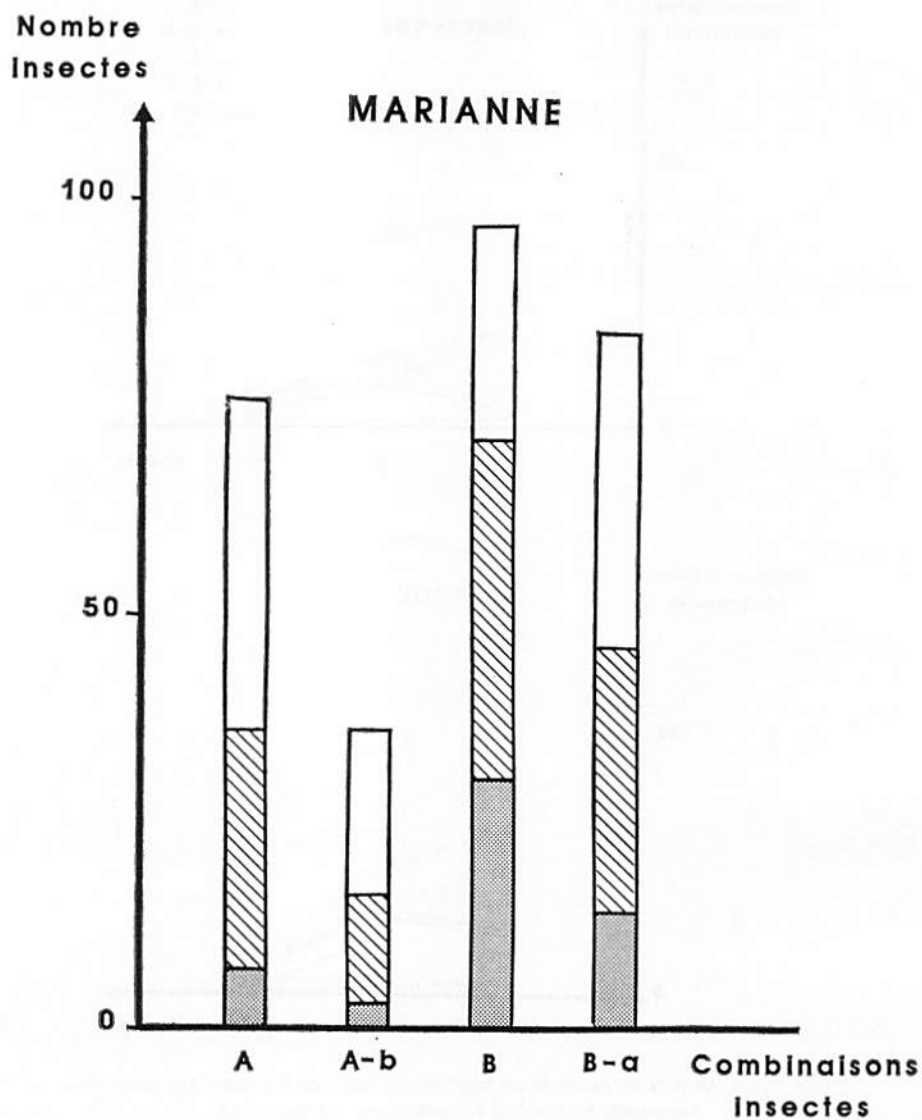





FIG. 5. — Activité de butinage en fonction du stade de floraison des capitules (exprimée en nombre de visites pour 10 capitules).

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

A : Abeilles,
 A-b : Abeilles en présence de bourdons,
 B : Bourdons,
 B-a : Bourdons en présence d'abeilles.
 mf : lignée mâle fertile,
 ms : lignée mâle stérile.



-  total Insectes
-  insectes sur plusieurs capitules
-  insectes sur capitules sexes differents

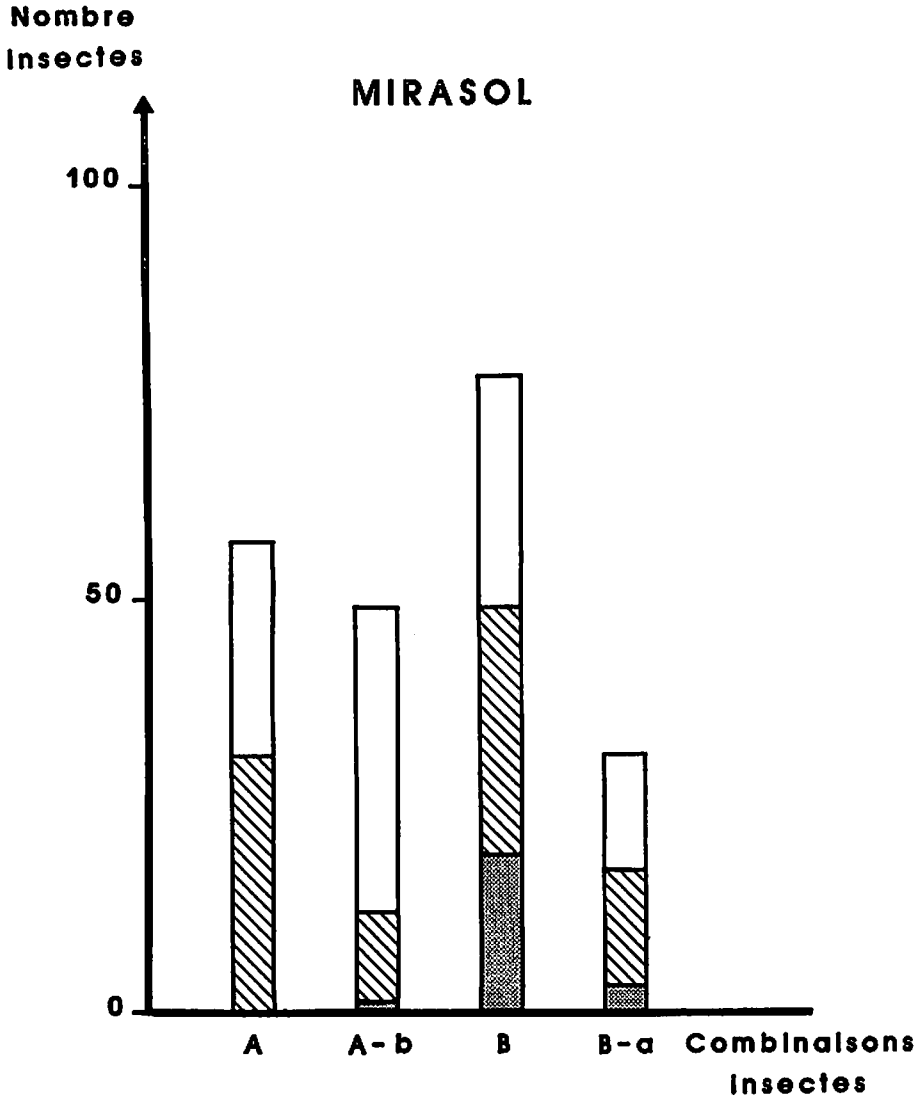
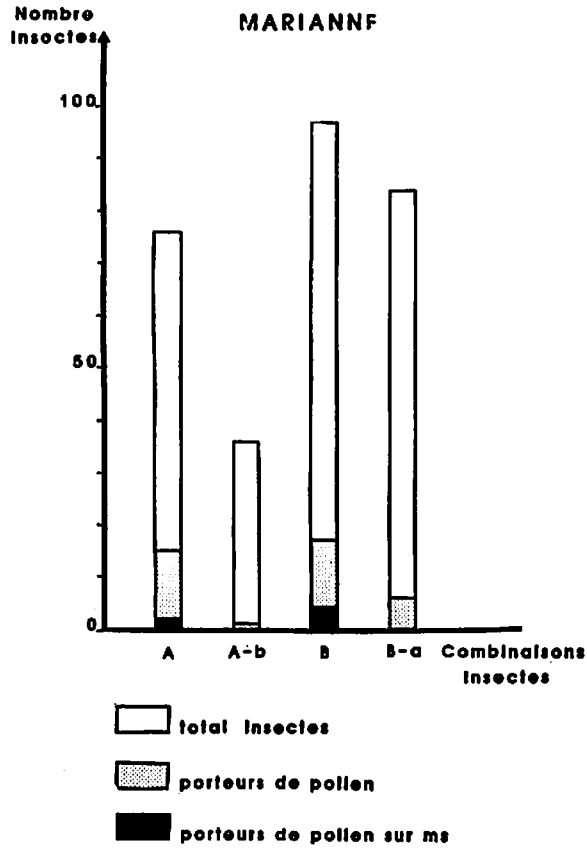


FIG. 6. — Fidélité des insectes aux lignées parentales de Marianne et Mirasol.

- A : Abeilles,
- A-b : Abeilles en présence de bourdons,
- B : Bourdons.
- B-a : Bourdons en présence d'abeilles.



2.6. Durée de séjour par capitule

Le tableau II contient les temps moyens de séjour par capitule, indépendamment du stade des fleurons butinés, du capitule visité et du type d'aliment prélevé. Il apparaît que les visites des insectes sur les capitules des lignées maternelles sont toujours plus longues (en moyenne 179 secondes/capitule pour les abeilles et 82 secondes/capitule pour les bourdons) que sur les capitules mâle fertile (en moyenne 96 secondes/capitule pour les abeilles et 62 secondes/capitule pour les bourdons), et que la vitesse de butinage des bourdons est toujours plus rapide (environ 72 secondes/capitule) que celle des abeilles (138 secondes/capitule).

2.7. Stade du fleuron visité

Les lignées mâle fertile de Marianne et de Mirasol sont visitées par les insectes dans 87 % des cas en moyenne, lorsque les fleurons sont au stade 1^{er} jour (fig. 8).

Sur les capitules mâle stérile, les résultats obtenus ne permettent pas de déterminer l'effet stade du fleuron dans le choix des butineuses. Toutefois, la morphologie peu contrastée des fleurons aux stades 1^{er} et 2^e jours de ces capitules a pu introduire un biais dans les observations.

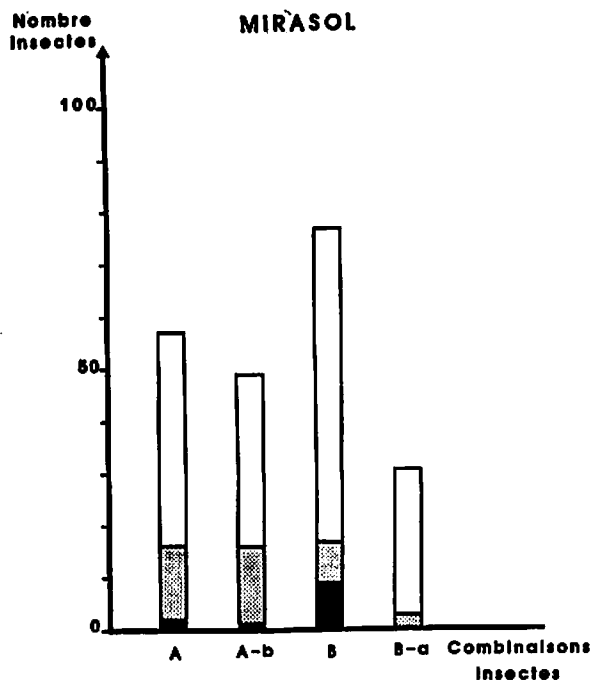


FIG. 7. — Efficacité pollinisatrice potentielle des butineuses.

A : Abeilles,
 A-b : Abeilles en présence de bourdons,
 B : Bourdons,
 B-a : Bourdons en présence d'abeilles.
 ms : lignée mâle stérile.

TABLEAU II. — Durée de visites des butineuses (en secondes) par capitule.

Lignées parentales visitées	Combinaisons Insectes	Insectes			
		Abeilles	Bourdons	Abeilles	Bourdons
MARIANNE	mâle stérile \bar{x}	182	71	220	111
	σ	198	82	166	98
	mâle fertile \bar{x}	132	64	83	73
	σ	136	86	100	67
MIRASOL	mâle stérile \bar{x}	152	83	163	62
	σ	174	137	109	45
	mâle fertile \bar{x}	65	58	106	54
	σ	64	76	135	44

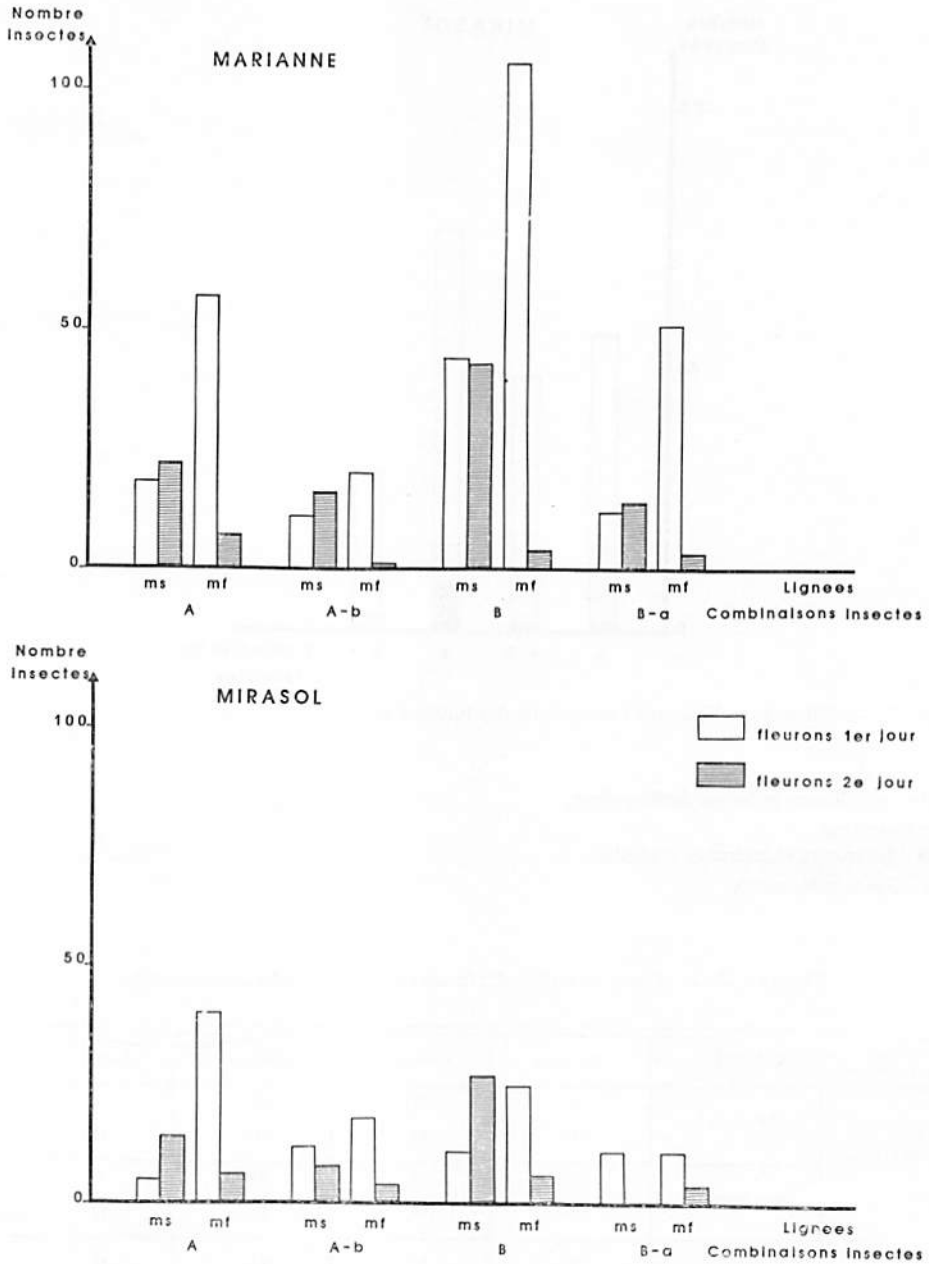


FIG. 8. — Fréquentation des capitules en fonction du stade des fleurons.

ms : mâle stérile, mf : mâle fertile.

A : Abeilles,

B : Bourdons,

A-b : Abeilles en présence de bourdons,

B-a : Bourdons en présence d'abeilles.

DISCUSSION

— *Rythme d'activité journalière*

Des fluctuations dans le rythme d'activité de butinage des abeilles, observées ici sous tunnels, ont également été mises en évidence en plein champ : certains auteurs ont observé une activité de récolte de nectar constante au cours de la journée (LECOMTE, 1962; RHODES, 1979; DRANE *et al.*, 1982); d'autres mentionnent l'existence de 2 pics d'activité quotidiens, l'un situé le matin, l'autre l'après-midi (KRAUSE & WILSON, 1981) ou d'un seul pic matinal (PARKER, 1981 *b*; 1981 *c*), la récolte de pollen ayant lieu le matin (FREE, 1964; RHODES, 1979). Ces rythmes d'activité journalière sont à relier au cycle de sécrétion nectarifère, à la production de pollen correspondant à la déhiscence des anthères et aux conditions climatiques (FRANK & KURNIK, 1970; SIMIDTCHEV, 1976; KRAUSE & WILSON, 1981; PARKER, 1981 *b*).

— *Répartition des insectes sur les lignées parentales*

Les observations montrent, notamment chez les abeilles, une distribution différentielle des visites en fonction des lignées de tournesol.

De telles différences ont été fréquemment enregistrées et mises en relation avec l'approvisionnement en nectar et en pollen (RADFORD & RHODES, 1978; PARKER, 1981 *a*, 1981 *b*; DRANE *et al.*; 1982; FREUND & FURGALA, 1982; TEPEDINO & PARKER, 1982) et la fréquentation des lignées peut différer selon l'insecte pollinisateur considéré (DELAUDE *et al.*, 1979; PARKER, 1981 *a*).

— *Activité de butinage en fonction du stade de floraison*

Dans les conditions expérimentales décrites, il apparaît que l'attractivité des capitules pour les abeilles est maximale en début et milieu de la floraison ainsi que l'ont également noté BENEDEK & MANNINGER (1972), DELAUDE & ROLLIER (1977), DELAUDE *et al.* (1979), DRANE *et al.* (1982). Cependant, d'après KRAUSE & WILSON (1981), les abeilles peuvent butiner activement des capitules fleuris à plus de 50 %. Les bourdons ont manifesté une préférence pour les premiers stades de floraison des lignées mâle fertile et pour des stades plus tardifs des lignées mâle stérile. Les études menées en plein champ par PARKER (1981 *c*) indiquent également un décalage temporel entre le pic d'activité saisonnier des abeilles et celui des bourdons, ces derniers butinant à des stades de floraison plus avancés; FREE (1964) précise que la récolte de pollen s'effectue principalement au début de la floraison de la culture. Ces résultats peuvent être le reflet de variations saisonnières dans la production de nectar et de pollen, et des besoins alimentaires respectifs des abeilles et bourdons.

— *Constance du choix des insectes*

Les résultats concernant la fidélité du choix des abeilles à une lignée parentale sont en accord avec les données obtenues par DELAUDE & ROLLIER (1977), DELAUDE *et al.* (1979), mais ces auteurs ont constaté chez les bourdons un degré de fidélité supérieur (90 %) à celui apparu dans nos observations (60 %).

D'une façon générale, les études du comportement de butinage des abeilles et des bourdons mettent en évidence une fidélité marquée des butineuses pour l'une ou l'autre des lignées parentales d'hybrides de tournesol (VIVIER, 1980).

— *Transport de pollen*

Les données de la littérature s'accordent pour dire que peu d'abeilles et de bourdons récoltent le pollen de tournesol de façon active : ainsi LECOMTE (1962), DELAUDE *et al.* (1979), ont observé que seuls 4 % des butineuses récoltaient du pollen sous forme de pelotes; RHODES (1979) n'en signale que 0,04 %.

Cette faible proportion de récolteuses de pollen n'est pas incompatible avec une bonne pollinisation de la culture car ce type de butineuses n'est pas directement responsable de la pollinisation, le pollen étant tassé en pelotes; en outre, par leur action d'amassage, elles laissent moins de pollen disponible susceptible d'être disséminé par les butineuses de nectar (FREE, 1964; PARKER, 1981 *a*).

Les butineuses de nectar, quant à elles, se débarrassent pour la plupart du pollen dont elles sont couvertes lors du survol des capitules (FREE, 1964; BENEDEK & MANNINGER, 1972; GUYNN & JAYCOX, 1973; LANDRIDGE & GOODMAN, 1981); les grains de pollen de tournesol portés passivement sur le corps des butineuses ont été dénombrés (PARKER, 1981 *c*) et leur grande quantité laisse supposer que les butineuses de nectar contribuent efficacement à la pollinisation du tournesol, ainsi que l'affirme FREE (1964), qui ajoute que ces butineuses sont plus efficaces que les butineuses de pollen se maintenant sur les fleurs au stade mâle.

— *Durée de séjour par capitule*

La durée moyenne de séjour des abeilles par capitule que nous avons estimée (138 secondes) est supérieure à celle généralement mentionnée par d'autres auteurs : 36 secondes pour LANDRIDGE & GOODMAN (1974), 59 secondes pour LECOMTE (1962), 82 secondes pour BENEDEK & MANNINGER (1972), 95 secondes pour RADFORD & RHODES (1978). Les différences observées peuvent être attribuées au fait que la vitesse de butinage varie selon le type d'aliment récolté (visites plus longues et plus régulières des récolteuses de pollen, d'après LECOMTE (1962) et FREE (1964)), selon la variété (CIRNU *et al.*, 1974; CIRNU *et al.*, 1976), ou la lignée considérée (RADFORD & RHODES, 1978). De plus, des différences apparaissent entre abeilles et bourdons, ces derniers visitant plus rapidement les capitules; FREE (1964), DELAUDE & ROLLIER (1977), ont également établi que les bourdons visitent jusqu'à deux fois plus de fleurs par unité de temps que les abeilles.

— *Stade du fleuron visité*

La préférence des insectes pour le stade 1^{er} jour des fleurons des lignées mâle fertile peut être liée à la présence de pollen et/ou à une sécrétion nectarifère plus riche qu'au stade 2^e jour. FREE (1964) observe également que les abeilles visitent préférentiellement les fleurons au stade anthère et il précise que ce choix se manifeste chez les butineuses de nectar récoltant ou non du pollen. Le nectar est donc déterminant dans le choix du fleuron visité : GUIRNIK (1976) et SIMIDTCHEV (1976) ont effectivement montré qu'au cours de la phase anthère, la sécrétion du nectar est supérieure à celle obtenue à la phase stigmaté.

Mais ces résultats peuvent varier selon les hybrides considérés puisque FRANK & KURNIK (1970) ont noté une sécrétion plus abondante au développement du pistil, tandis que PARKER (1981 *a*) ne constate pas, pour plusieurs variétés, de différence significative entre les deux stades de fleurons.

Toutefois, avant de sélectionner un fleuron pour prélever l'aliment, l'insecte se déplace généralement sur le capitule : les observations de PARKER (1981 *a*) indiquent

que les insectes atterrissent sur les rangs de fleurons au stade 2^e jour et s'orientent ensuite vers les fleurons au stade 1^{er} jour du même capitule; le processus répété sur plusieurs capitules assure le transfert et la dissémination du pollen.

CONCLUSION

Cette étude comparée du comportement de butinage sur tournesol d'abeilles domestiques (*Apis mellifica* L.) et de bourdons (*Bombus terrestris* L.) a permis de mettre en évidence des différences, notamment en ce qui concerne la période d'activité des butineuses, leur vitesse de butinage et leur fidélité aux lignées parentales de tournesols hybrides.

Ces caractéristiques comportementales sont liées aux différences de capacités d'apprentissage des deux insectes. En effet, le comportement de butinage de ces apoïdes sociaux repose sur un conditionnement associatif entre un aliment favorable (nectar-pollen) et différentes caractéristiques du végétal (localisation, arômes, couleur, forme...). La mémorisation de ces caractéristiques permet à l'insecte de retrouver la source alimentaire et d'induire le recrutement de ses congénères par le jeu de la communication intraspécifique (MASSON, 1982). Or, abeilles et bourdons présentent des vitesses et des taux d'acquisition de conditionnement comparables; mais l'adaptation des réponses des bourdons à des modifications de signaux est plus lente que celle des abeilles (MANNING, 1957; SCHNETTER, 1977; PHAM *et al.*, 1983). Cette différence de plasticité s'exprime dans le cas du tournesol par le fait que les bourdons sont moins fidèles à une lignée que les abeilles. Le comportement de butinage des bourdons est caractérisé par la fréquentation simultanée de plusieurs espèces, l'une d'entre elles étant privilégiée (« majoring » et « minoring » définis par HEINRICH (1976)), alors que les abeilles manifestent une grande constance florale, décrite par divers auteurs (GRANT, 1950; MANNING, 1957; FREE, 1963). Cette constance se vérifie ici par la fidélité des abeilles aux lignées de tournesol choisies.

Les butineuses d'abeilles fréquentent la culture en grand nombre et contribuent à sa pollinisation mais leur comportement de butinage sélectif et leur constance florale peuvent limiter leur efficacité pollinisatrice. Les bourdons, moins discriminatifs, apparaissent comme de bons pollinisateurs, adaptés au volume des tunnels.

Une meilleure maîtrise de la pollinisation entomophile, indispensable à la production de semences hybrides, doit nécessairement reposer sur l'analyse des paramètres du végétal impliqués dans le comportement de butinage des insectes pollinisateurs; ainsi, une meilleure connaissance du rôle des nectars et des arômes végétaux dans les choix alimentaires des insectes devrait apporter des éléments susceptibles d'être pris en compte dans les programmes d'amélioration du tournesol.

BIBLIOGRAPHIE

- BENEDEK P. & MANNINGER S., 1972. — Pollinating insects of sunflower and the activity of honeybees on the crop. *Novenytermeles*, 21, 2, 145-157.
- BENEST G., 1974. — Sur le comportement de butinage de *Bombus terrestris*. Y a-t-il interattraction? *Rev. Comp. Animal*, 8, 147-151.
- BENEST G., 1976. — Relations interspécifiques et intraspécifiques entre butineuses de *Bombus* sp. et d'*Apis mellifica* L. *Apidologie*, 7, 2, 113-127.
- BONJEAN A., 1983. — Face aux géants. *Rev. fr. Apic.*, 417, 129.

- CIRNU I., DUMITRACHE V. & HOCIOTA E., 1974. — La pollinisation du tournesol (*Helianthus annuus* L.) à l'aide des abeilles — un facteur important pour l'augmentation de la production. *Proc. VI Int. Sunflower Conf.*, 665-700.
- 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 (juillet 1976), 332-333.
- CRANE E., 1972. — Bees in the pollination of seed crops. *J. Roy. Agric. Soc. England*, 133, 119-135.
- DELAUDE A. & ROLLIER M., 1977. — Pollinisation et modalités de production des semences hybrides de tournesol. *Cetiom Inform. Tech.*, 56, 15-24.
- DELAUDE A., TASEI J. N. & ROLLIER M., 1979. — Pollinator insects of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in France. *Proc. IV Int. Symp. Pollinisation, College Park, 1978*, 29-40.
- DRANE D., MAC PHERSON R. & WHITE K., 1982. — Pollination studies in hybrid sunflower seed production. *Proc. X Int. Sunflower Conf. Australia*, 25-99.
- FRANK J. & KURNIK E., 1970. — Examens du nectar dans des variétés de tournesols domestiques et soviétiques. *Delkeledumantuli Mezagazdasagi Kisul. Interz. Kozl.*, 10, 2, 65-69.
- FREE J. B., 1963. — The flower constancy of honeybees. *J. Anim. Ecol.*, 32, 119-132.
- FREE J. B., 1964. — The behaviour of honeybees on sunflowers. *J. appl. Ecol.*, 1, 19-27.
- FREE J. B. & SIMPSON J., 1964. — The pollination requirements of sunflowers. *Empire J. exp. Agric.*, 32, 128, 340-342.
- FRESNAYE J., LAVIE P. & BOESIGER E., 1974. — La variabilité de la production du miel chez l'abeille de race noire (*Apis mellifica* L.) et chez quelques hybrides interraciaux. *Apidologie*, 5, 1, 1-20.
- FREUND D. E. & FURGALA B., 1982. — Effect of pollination by insects on the seed set and yield of ten oilseed sunflower cultivars. *Am. Bee J.*, 122, 648-652.
- FURGALA B., NOETZEL D. M. & ROBINSON R. G., 1979. — Observations on the pollination of hybrid sunflowers. *Proc. IV Int. Symp. Pollination, College Park, 1978*, 45-48.
- GRANT V., 1950. — The flower constancy of bees. *Bot. Rev.*, 16, 7, 379-398.
- GUIRNIK D., 1976. — Productivité en nectar du tournesol. *Pchelovodstvo*, 8, 10-11.
- GUYNN G. & JAYCOX E. R., 1973. — Observations on sunflower pollination in Illinois. *Am. Bee J.*, 113, 5, 168-169.
- HEINRICH B., 1976. — The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Monogr.*, 46, 2, 105-128.
- KRAUSE G. L. & WILSON W. T., 1981. — Honeybee pollination and visitation patterns on hybrid oilseed sunflowers in central Wyoming (Hym. Apidae). *J. Kansas entomol. Soc.*, 54, 1, 75-82.
- LANDRIDGE D. F. & GOODMAN R. D., 1974. — A study on pollination of sunflowers (*Helianthus annuus*). *Aust. J. exp. agric. anim. Husb.*, 14, 201-204.
- LANDRIDGE D. F. & GOODMAN R. D., 1981. — Honeybee pollination of sunflower *Helianthus annuus* cultivars Hysun-30 and Sunfolia. *Aust. J. exp. agric. anim. Husb.*, 21, 435-438.
- LECLERCQ P., 1969. — Une stérilité mâle cytoplasmique chez le tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, 19, 2, 99-106.
- LECOMTE J., 1962. — Observations sur la pollinisation du tournesol (*Helianthus annuus* L.). *Ann. Abeille*, 5, 1, 69-73.
- MAC GREGOR S. E., 1976. — *Insect pollination of cultivated crop plants*. Agric. Handb. U. S. Dep. Agric. n° 496. Washington D. C., 411 p.
- MANNING A., 1957. — Some evolutionary aspects of the flower constancy of bees. *Proc. Roy. Physical Soc.*, 25, 67-71.
- MASSON C., 1982. — Physiologie sensorielle et comportement de l'abeille. *C. R. Acad. Agric.*, Séance du 17 novembre 1982, 1350-1361.
- PARKER F. D., 1981 a. — Sunflower pollination: abundance, diversity and seasonality of bees and their effect on seed yields. *J. Apic. Res.*, 20, 1, 49-61.
- PARKER F. D., 1981 b. — Sunflower pollination: abundance, diversity and seasonality of bees on male-sterile and male-fertile cultivars. *Environ. Entomol.*, 10, 1012-1017.
- PARKER F. D., 1981 c. — How efficient are bees in pollinating sunflowers? *J. Kansas ent. Soc.*, 54, 1, 61-67.
- PHAM M. H., FONTA C. & MASSON C., 1983. — L'apprentissage olfactif chez l'Abeille et le Bourdon : une étude comparée par conditionnement associatif. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 296 (14 mars 1983), 501-506.

- PHAM-DELÈGUE M. H., MASSON C. & DOUAULT Ph., 1984. — Étude comparée, effectuée au laboratoire, des aptitudes au butinage d'abeilles de race *Apis mellifica ligustica* et d'hybrides interraciaux *Apis mellifica (ligustica × caucasica) × mellifica*. *Apidologie*, 15, 1, 33-42.
- POUVREAU A., 1984. — Biologie et écologie des Bourdons. In: P. Pesson & J. Louveaux, eds., *Pollinisation et Productions Végétales*, INRA, Paris, 597-630.
- PUTT E. D., 1940. — Observations on morphological characters and flowering processes in the sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Sci. Agric.*, 21, 167-179.
- RADFORD B. J. & RHODES J. W., 1978. — Effect of honeybee activity on the cross-pollination of male sterile sunflower. *Queensland J. Agric. anim. Sci.*, 35, 153-157.
- RADFORD B. J., RHODES J. W. & NIELSEN R. G. H., 1979. — Seed set in sunflower crops on the Central Darling Downs, Queensland. *Queensland J. Agric. anim. Sci.*, 36, 133-139.
- RHODES I. W., 1979. — Honeybee (*Apis mellifica*) activity on sunflowers (*Helianthus annuus* L.). *Queensland J. Agric. and anim. Sci.*, 36, 21-24.
- SCHNETTER B., 1977. — Experiments to the learning behaviour of *Apis mellifera*, *Bombus hypnorum*, and *Bombus terrestris* with regard to their flower constancy. *Proc. VIII th Int. Congr. IUSSI*, 97-98.
- SHEIN S. E., SARGENT S. J. & MIKO J., 1978. — An evaluation of differential attractiveness of sunflower genotypes to honeybees. 9^e *Conf. mondiale sur le tournesol*, 216-220.
- SIMIDTCHEV T., 1976. — Production de pollen et de nectar 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.
- VIVIER B., 1980. — Résultats de l'expérimentation « production de semences de tournesol sous tunnel ». *Rev. fr. Apic.*, 389, 402-404.
- WILLMER P. G., 1980. — The effects of insect visitors on nectar constituents in temperate plants. *Ecologia*, 47, 2, 270-277.