

Une abeille afrotropicale spécialisée dans la récolte du pollen de Graminées (Poaceae) : *Lipotriches notabilis* (Schletterer 1891) (Hymenoptera Apoidea Halictidae)

Fernand-Nestor TCHUENGUEM FOHOUO⁽¹⁾, Alain PAULY^(2*), Jean MESSI⁽³⁾, Dorothea BRÜCKNER⁽⁴⁾, Léonard NGAMO TINKEU⁽¹⁾, Emmanuel BASGA⁽¹⁾

(1) Laboratoire de Zoologie, Université de Ngaoundéré, BP 454, Ngaoundéré, Cameroun

(2) Département d'Entomologie, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, rue Vautier 29, B-1000 Bruxelles, Belgique.

(3) Laboratoire de Zoologie Université de Yaoundé I, BP 812, Yaoundé, Cameroun

(4) Forschungsstelle für Bienenkunde, Universität Bremen, FB2, Postfach 33 04 40, 28334 Bremen, Germany.

Résumé – Dans les zones de savanes de l'Afrique, un genre d'abeille, *Lipotriches* Gerstaecker 1858, s'est spécialisé dans la collecte du pollen de graminées. Un site de nidification et l'aire de butinage de *Lipotriches notabilis* ont été suivis pendant trois années dans la région de Ngaoundéré au Cameroun. Le régime alimentaire pollinique est composé presque exclusivement du pollen de graminées, notamment *Brachiaria ruziziensis* abondant dans cette région. Le maïs est aussi visité et l'abeille contribue indirectement à la pollinisation par la mise en suspension dans l'air du pollen. Comme les graminées n'offrent pas de ressource sucrée, les femelles comme les mâles de *L. notabilis* butinent de temps en temps les Asteraceae pour la collecte de nectar. La consommation du pollen de graminées par les femelles a été aussi observée. L'espèce niche en bourgades dont la taille varie d'une dizaine à une centaine de nids. Le nid creusé dans un sol horizontal est du type progressif. Il comprend un tumulus, une cheminée verticale, un conduit principal vertical pouvant atteindre 65 cm de profondeur et en moyenne 3 conduits latéraux obliques de 4 à 16 cm aboutissant dans une ou plusieurs cellules successives. Les cellules des conduits latéraux sont approvisionnées simultanément et fermées de manière régressive. On compte un maximum de 10 cellules par nid. Généralement un nid est habité par une seule femelle, mais certains nids sont habités par deux ou trois. L'activité de butinage de cette espèce est limitée dans la matinée. Dès 7 heures, elle s'envole pour le site de butinage. Après 11 heures, il n'y a généralement plus de nids ouverts. Les mâles n'ont pas été aperçus au niveau du site de nidification et l'accouplement a lieu sur le site de butinage. La période d'activité commence avec la saison des pluies en avril et se termine au début de la saison sèche en décembre, avec la fanaison des graminées.

Abstract – An afrotropical bee specialized in the collect of grass pollen (Poaceae): *Lipotriches notabilis* (Schletterer 1891) (Hymenoptera Apoidea Halictidae). – In the savannah zones of Africa, a bee genus, *Lipotriches* Gerstaecker 1858, is specialized in the collect of grass pollen. A nesting site and the foraging area of *Lipotriches notabilis* have been observed during three years in the Ngaoundere region of Cameroon. The pollen diet of this bee is made up mainly of the pollen from Gramineae, notably *Brachiaria ruziziensis*, which is abundant in this area. Corn is also visited and the bee contributes indirectly to its pollination via the increase of the pollen release in the air. Since Poaceae do not produce nectar, females as well as males of *L. notabilis* forage from time to time on Asteraceae for nectar. The consumption of grass pollen by females is also observed. The species nests in clusters that comprises about 10 to nearly 100 nests. The nest dug in horizontal ground belongs to the progressive type. It comprises a tumulus, a vertical chimney, a main vertical duct which can reach 65 cm deep and a mean of three lateral and oblique ducts having a length of four to 16 cm which end up in one or many successive cells. Cells of lateral ducts are supplied simultaneously and closed in a regressive way. A maximum of 10 cells was found in a nest. Generally, a nest is inhabited by a single female, but some nests are inhabited by two or three of them. The foraging activity of this species takes place in the morning. At about 07:00 at dawn, the female opens her nest and flies to the foraging area. After 11:00, there is generally no nest left opened. Males were not seeing at the nesting site. The mating occurs in the foraging area. The period of activity starts with the rainy season in April and ends at the beginning of the dry season in December, with the fading of Poaceae.

* Corresponding author. E-mail : alain.pauly@brutele.be
Accepté le 15/07/2004.

La plupart des abeilles tropicales du genre *Lipotriches* GERSTAECKER (1858) (au sens strict de PAULY, 1990, non au sens élargi de MICHENER, 2000) sont spécialisées dans la récolte du pollen de graminées. Le genre renferme une soixantaine d'espèces en Afrique, une quinzaine d'espèces en Asie et trois en Australie.

Dans la littérature, on trouve quelques informations sur la biologie des *Lipotriches*. RAYMENT (1956), en Australie, illustre le profil des nids de *L. halictella* (COCKERELL, 1905) et leur entrée caractéristique en forme de tourelle. HIRASHIMA (1961) étudie la biologie et l'écologie de deux espèces visitant les cultures de riz au Japon [*L. yasumatsui* (HIRASHIMA, 1961) et *L. esakii* (HIRASHIMA, 1961)]. MICHENER (1969) étudie le nid d'une espèce non identifiée de *Rhopalomelissa* (= *Lipotriches*) qui collecte le pollen de maïs près de Bamenda au Cameroun. IMMELMAN & EARDLEY (2000) décrivent la structure du nid de *L. tanganyicensis* (STRAND, 1913) en Afrique du Sud et indiquent que cette espèce se nourrit exclusivement sur les graminées. WCISLO & ENGEL (1997) passent en revue le comportement social et la structure des nids connus chez une vingtaine d'espèces de la sous-famille des Nomiinae à laquelle appartient le genre *Lipotriches*.

La présente étude porte sur *Lipotriches notabilis* (SCHLETTERER 1891), une espèce du groupe *rubella* caractérisé par l'abdomen complètement rouge (fig. 1). Elle se distingue de *L. rubella* (SMITH 1875) par la présence d'une projection de chaque côté du scutellum des mâles et des femelles et les pattes du mâle plus minces. Sa distribution géographique correspond à l'Afrique centrale (fig. 2) tandis que *L. rubella* habite plutôt le Sahel et les savanes de l'Est africain.

Des travaux précédents ont démontré que *L. notabilis* fait partie du complexe d'espèces qui, avec l'abeille domestique (*Apis mellifera adansonii* LATREILLE), favorisent la mise en suspension dans l'air du pollen de maïs et contribuent ainsi indirectement à la pollinisation (MESSI *et al.*, 1998; TCHUENGUEM FOHOUE *et al.*, 2002). Une synthèse de ce que l'on connaît du butinage des graminées par les Apoïdes en général avait également été présentée dans TCHUENGUEM *et al.* (2002). Ces publications ne livraient cependant aucune information sur la nidification et sur beaucoup d'autres aspects de la biologie des *Lipotriches*. Afin de mieux protéger ces pollinisateurs aux abords des cultures, il était intéressant d'étudier leur biologie, en particulier la distribution spatiale et la structure des nids ainsi que l'activité de butinage. Une des questions intéressantes qui se posait était de savoir si ces abeilles se nourrissent exclusivement de pollen de graminées ou si elles utili-

sent d'autres plantes comme ressource, en particulier pour le nectar puisque les graminées n'en produisent pas.

Matériel et méthodes

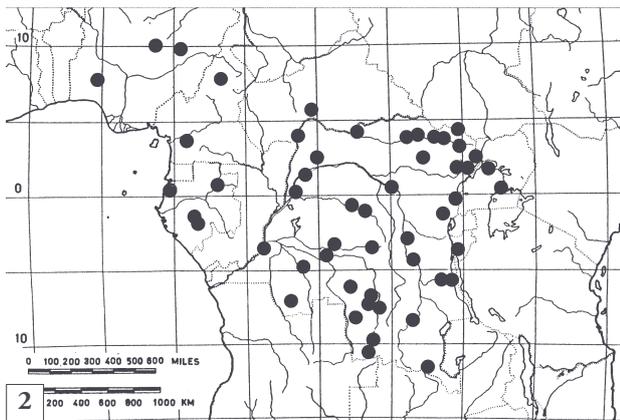
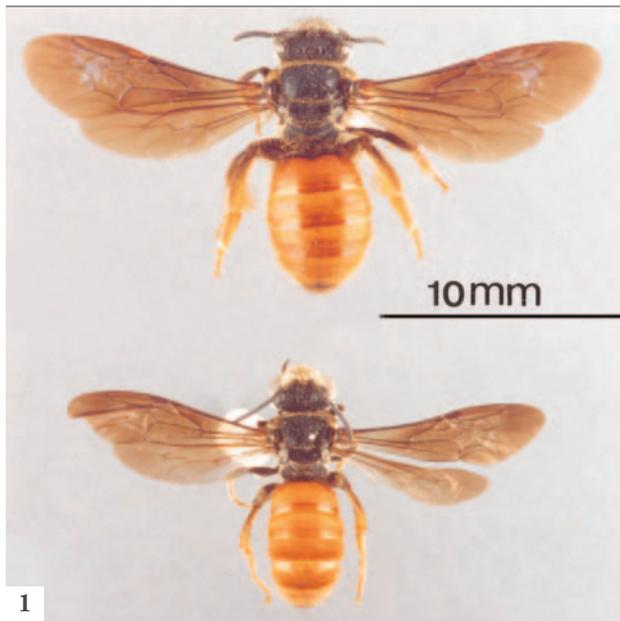
Les investigations ont été faites en 1999, 2000 et 2001, pendant les mois de janvier à décembre. Elles ont porté sur des nids naturellement présents dans les quartiers Baladji II et Champ de Prière de la ville de Ngaoundéré (Cameroun), sur une aire circulaire d'environ 500 m de rayon, centrée sur le point de latitude 7° 20' N, de longitude 13° 34' E et d'altitude 1 169 m.

Le climat de Ngaoundéré est de type soudano-guinéen, doux et frais, caractérisé par une saison des pluies (avril-octobre) et une saison sèche (novembre-mars); les précipitations annuelles dépassent parfois 1 500 mm; la température moyenne est voisine de 22 °C et les extrêmes de température varient généralement entre 5 et 7 °C pour le minimum et entre 30 et 35 °C pour le maximum (MOPE, 1997).

Le sol de la station prospectée est latéritique et plus ou moins sableux par endroit. Cette station (fig. 4) est traversée par un ruisseau permanent. Elle présente des pistes et des sentiers dont la largeur varie entre 0,5 et 4 m en général; de part et d'autre de ces voies, il y a des maisons d'habitation et des jardins de case dont certains sont cultivés pendant la saison des pluies et d'autres laissés en jachère; les bords des chemins sont souvent couverts d'herbes. Ces herbes et celles qui poussent dans les jardins de case sont généralement défrichées ou brûlées pendant la saison sèche.

Les plantes fortement représentées sur le site et susceptibles d'être butinées par *L. notabilis* comprenaient :

- des espèces cultivées : *Zea mays* L. (maïs), *Sorghum bicolor* (L.) MOENCH (sorgho) [Poaceae], *Musa spp* (bananiers) [Musaceae], *Arachis hypogaea* L. (arachide), *Phaseolus vulgaris* L. (haricot vert) [Fabaceae], *Ipomoea batatas* (L.) Lam. (patate douce) [Convolvulaceae], *Manihot utilissima* POHL (manioc), *Euphorbia milii* DESMOUL. (ornemental) [Euphorbiaceae], *Terminalia mantaly* PERRIER (ornemental) [Combretaceae].
- des plantes spontanées : *Brachiaria ruziziensis* GERMAIN & EVRARD, *Pennisetum pedicellatum* Trin., *Milenis* sp. [Poaceae], *Mimosa invisa* MART. ex COLLA, [Mimosaceae], *Sida* species [Malvaceae], *Cosmos* species, *Tithonia diversifolia* A. GRAY, *Ageratum conyzoides* L., *Bidens pilosa* L., *Synedrella nodiflora* GAERTN., *Aspilia africana* (PERS.) ADAMS, *A. rudis* OLIV. & HIERN., *Coreopsis* species, *Vernonia tenoreana* OLIV. [Asteraceae].



Figures 1-3
 1, *Lipotriches notabilis*, femelle (haut) et mâle (bas). – 2, Carte de répartition de *Lipotriches notabilis* en Afrique centrale (245 spécimens). – 3, Entrée de nid ouverte et piétinée; une femelle s'apprête à quitter le nid pour l'aire de butinage (antennes dressées).



Figure 4
 Vue partielle de la station prospectée.

Sur l'aire d'étude, nous avons dénombré 154, 162 et 149 nids fonctionnels (entrées et sorties d'abeilles observées plusieurs fois), respectivement en 1999, 2000 et 2001.

La station d'étude a été systématiquement prospectée du 10 juillet au 30 novembre 1999, au moins une fois par semaine, en vue de l'inventaire des nids. Chaque nid a été identifié par son orifice sur le sol, puis marqué à l'aide d'une étiquette fixée à 30 cm de ce dernier. Les caractéristiques ci-après ont alors été enregistrées pour une aire circulaire de la surface du sol ayant un rayon de 30 cm et centré sur l'entrée du nid : localisation (pleine route, bord de la route ou jardin), dureté relative du sol (forte ou moins forte), exposition aux intempéries (totale, partielle ou nulle).

Au cours de chacune des années d'étude, le site a été prospecté au moins une fois tous les 15 jours, en vue de dénombrer les nids ouverts et de noter si les individus étaient en activité hors du nid.

En 1999, les prospections étaient faites entre 6 h 00 et 18 h 00. Pour les autres années, elles ont été faites entre 6 h 00 et 12 h 00, période journalière couvrant largement la tranche horaire où il y avait ouverture des nids, selon les observations préliminaires de 1999.

Les observations sur la durée d'activité en dehors des nids ont été faites du 25 au 29 septembre, puis les 3 et 15 octobre, enfin le 12 novembre 1999, respectivement sur 5, 2, 4, 25, 16, 11, 19 et 12 nids habités chacun par un seul adulte. Pendant chaque journée d'observation, chaque nid a été suivi entre 7 h 00 et 12 h 00, de son ouverture à sa fermeture. Les heures correspondantes ont alors été enregistrées. La température et l'humidité atmosphérique de la station d'étude étaient enregistrées une fois toutes les 30 minutes, à l'aide d'un thermo-hygromètre portable installé à l'ombre. Les données

obtenues ont été regroupées selon six tranches horaires de 6 h 00 à 12 h 00.

Les observations concernant la structure de l'entrée des nids ont été faites les 10, 16 et 22 octobre 1999, puis les 13, 21 et 26 octobre 2000. Chaque année, elles ont porté sur 40 nids et cinq paramètres principaux : diamètre de l'orifice, diamètre supérieur du tumulus, diamètre inférieur du tumulus, hauteur de la cheminée, position de l'ouverture sur la cheminée (centrale ou excentrée).

L'étude de la structure intérieure du nid a été faite au mois de novembre des années 1999, 2000 et 2001, respectivement sur 6, 5 et 3 nids dont l'activité des occupants avait été suivie pendant au moins deux semaines. Un moulage de chacun de ces nids a été réalisé, à l'aide de la cire d'abeille (fig. 5). La cire liquéfiée par chauffage a été coulée dans les nids ouverts. Après le durcissement de la cire, la terre a été creusée sur un rayon de 20 cm autour de l'orifice du nid et jusqu'à une profondeur de près de 80 cm (ces chiffres ont été retenus à la suite des investigations préliminaires qui avaient montré que les nids avaient une profondeur inférieure à 70 cm environ et un rayon inférieur à 20 cm). Puis au moyen d'un couteau, la masse de terre renfermant le nid était progressivement et délicatement détruite, de la périphérie vers le conduit principal et de la surface vers la profondeur, pendant que les cellules et les conduits latéraux étaient recherchés. Pour chaque cellule, la forme, la position (par rapport à la surface du sol et au conduit principal), les dimensions (longueur, diamètre moyen), l'aspect intérieur et le contenu (présence ou non d'œuf, de larve, nymphe ou imago, du pain d'abeille) ont été notés. Pour chaque conduit latéral, les dimensions (longueur, diamètre moyen) et la position ont été notées.

Sur le terrain, la forme, la consistance (pâteuse ou poussiéreuse), l'état (vieux ou jeune) et le diamètre moyen de chaque masse de pollen trouvée dans les nids ont été notés. Treize, onze et sept pains d'abeille ont été étudiés au microscope photonique, respectivement en 1999, 2000 et 2001, pour l'étude de la composition spécifique des grains de pollen.

Les investigations concernant l'intensité du butinage et le stockage des provisions ont été faites en 1999, pendant le mois d'octobre (saison des pluies) sur 18 nids. Entre l'heure d'ouverture et celle de fermeture de chacun de ces nids, les heures de départ et de retour successifs de l'abeille ont été notées. Les données obtenues ont permis de déterminer le nombre de voyages de butinage par individu et par journée d'activité. L'étude de la durée d'un voyage de butinage a concerné 171 voyages. La détermination de la durée de décharge des provisions après un voyage de butinage a porté sur 153 voyages.

Pendant les trois années, les fleurs des différentes espèces végétales de la station ont été examinées au moins quatre fois par mois, en vue d'observer si elles étaient butinées par *L. notabilis*, soit pour le pollen, soit pour le nectar.

La carte de répartition de *L. notabilis* a été établie sur base de l'examen de 254 spécimens que nous avons identifiés dans les collections du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, du Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervuren et du Natural History Museum à Londres.

RÉSULTATS

Caractéristiques du site de nidification

Le nid est creusé en pleine route (fig. 3, 4) (82,1 % des nids), au bord de la route (13,1 %) ou dans les jardins (4,8 %). Le sol est bien drainé, plat ou à pente légère, généralement dur (90,5 % des nids), nu et exposé aux intempéries (91,7 %), rarement couvert d'herbes ou situé sous un arbre faisant ombrage (8,3 %). Dans l'ensemble, le sol est compact en surface, sur une épaisseur d'environ 20 cm ; il est plus meuble en profondeur.

Phénologie

Cette abeille vole d'avril à décembre, soit pendant toute la saison des pluies (avril-octobre) et au début de la saison sèche (novembre-décembre) dans la région prospectée. Le tableau 1 montre que l'activité est plus intense entre juillet et novembre, avec un pic en octobre. En novembre, des jeunes et des vieilles larves sont présentes dans les nids, alors qu'il n'y a pas de nymphes.

Activité journalière

Les individus volent dans la matinée entre 7 h 00 et 11 h 00. Le pic d'ouverture du nid est situé entre 8 h 00 et 9 h 00, celui de sa fermeture entre 9 h 00 et 10 h 00 (tableau 2).

Certaines abeilles sortent de leur nid dès 7 h, au moment où la température atmosphérique est encore relativement basse (environ 20 °C ou moins) et lorsque le soleil est à peine levé. Les températures comprises entre 22 et 33 °C, avec des taux d'humidité atmosphériques respectifs compris entre 76 et 48 % semblent être parmi les conditions climatiques environnementales les plus favorables pour l'activité de butinage de cette espèce. Les nids commencent à se fermer dès 9 h 00 lorsque la chaleur devient trop forte et que le taux d'humidité baisse ; toutes les femelles sont rentrées au nid après 11 h 00.

La durée médiane de la période journalière de vol est de 116 minutes, avec un minimum de 40 minutes et un maximum de 232 minutes. Le nombre de voyages de butinage par femelle et par jour varie de 1 à 18, la médiane étant de 8 voyages.

La durée médiane d'un voyage de butinage en saison pluvieuse est de 300 secondes (n = 171). Il faut rappeler que le temps de visite sur un épillet de maïs calculé par TCHUENGUEM FOHOUE *et al.* (2002) variait de 1 à 29 secondes (médiane 2 secondes).

La durée médiane d'un séjour au nid entre deux voyages de butinage successifs (décharge de provisions) en saison pluvieuse est de 75 secondes (n = 153).

Au terme de l'activité journalière, l'abeille ferme son nid de l'intérieur avec un bouchon de terre, quelques secondes après le dernier voyage de butinage.

Plantes butinées

Le tableau 3 donne la liste des plantes exploitées par *L. notabilis* dans la station d'étude. Quatre Poaceae sont visitées par les femelles pour la récolte du pollen : *Brachiaria ruziziensis*, *Pennisetum pedicellatum*, *Sorghum bicolor* et *Zea mays*. Quatre Asteraceae sont fréquentées par les mâles pour le prélèvement du nectar : *Coreopsis* sp., *Aspilia africana*, *Aspilia rudis* et *Vernonia tenoreana*. Les femelles ont été observées de temps en temps sur *Coreopsis* en train de prélever du pollen et du nectar.

Toutes ces plantes sont des herbacées qui fleurissent en saison pluvieuse, sauf le sorgho qui fleurit en saison sèche (novembre ou décembre).

Les femelles de *L. notabilis* montrent une fidélité très poussée vis-à-vis des fleurs de *B. ruziziensis* malgré la proximité d'autres ressources (par exemple *Mimosa invisa* qui était intensément butinée par l'abeille domestique et d'autres halictes). Quand les fleurs de *B. ruziziensis* sont fanées, les femelles vont à la recherche d'une autre graminée attractive comme *Pennisetum pedicellatum*, même si elles sont obligées de parcourir de plus grandes distances. A Nkolbisson près de Yaoundé, en 1991, pendant la petite saison sèche (juillet-août), l'un d'entre nous (TCHUENGUEM FOHOUE) avait déjà remarqué que les femelles de *L. notabilis* récoltaient fortement et électivement le pollen de *Brachiaria jubata* FIG. & DE NOT, en présence de six autres plantes en fleurs. On peut donc raisonnablement conclure que cette espèce de *Lipotriches* est oligolectique sur graminées

Plusieurs fois, nous avons noté que la femelle arrête la récolte du pollen, s'accroche à un végétal à l'aide de ses pattes mésothoraciques, la face ventrale de l'abdomen étant retourné vers le zénith, en position concave, puis, dans cette position, elle consomme presque tout le pollen accumulé dans ses brosses. Avec l'aide de ses pattes antérieures, elle prend le pollen et l'envoie entre les mandibules. Ensuite, elle s'envole vers une inflorescence de *B. ruziziensis* pour recommencer la récolte du

Tableau 1 – Nombre de nids fonctionnels chez *L. notabilis* selon les mois d'activité en 1999, 2000 et 2001.

| Année | Nombre de nids fonctionnels | | | | | | | | |
|-------------------|-----------------------------|-----|------|-------|------|------|------|------|------|
| | Avril | Mai | Juin | Juil. | Août | Sept | Oct. | Nov. | Dec. |
| 1999 | 2 | 5 | 9 | 26 | 32 | 59 | 73 | 33 | 4 |
| 2000 | 3 | 7 | 11 | 28 | 41 | 54 | 86 | 24 | 6 |
| 2001 | 2 | 6 | 13 | 22 | 36 | 49 | 98 | 27 | 5 |
| Moyenne | 2 | 6 | 11 | 25 | 36 | 54 | 86 | 28 | 5 |
| Écart-type | 1 | 1 | 2 | 3 | 5 | 5 | 13 | 5 | 1 |

Tableau 2 – Distribution de 94 nids de *L. notabilis* selon les périodes journalières d'ouverture et de fermeture, puis en fonction de la température (T) et de l'hygrométrie (H) atmosphériques en 1999.

| Période journalière (h) | Nids ouverts | | Nids fermés | | T (°C) | H (%) |
|-------------------------|--------------|-----------------|-------------|-------------|--------|-------|
| | Nombre (No) | Pourcentage (%) | Nombre (Nf) | Pourcentage | | |
| 6-7 | 1 | 1,06 | 0 | 0 | 20 | 76 |
| 7-8 | 40 | 42,55 | 0 | 0 | 22 | 76 |
| 8-9 | 53 | 56,38 | 0 | 0 | 26 | 68 |
| 9-10 | 0 | 0 | 52 | 55,32 | 30 | 58 |
| 10-11 | 0 | 0 | 40 | 42,55 | 33 | 48 |
| 11-12 | 0 | 0 | 2 | 2,13 | 34 | 46 |

Tableau 3 – Plantes exploitées par *L. notabilis* de 1999 à 2001.

| Plantes | JT | <i>L. notabilis</i> | | | |
|--------------------------------|----|---------------------|--------|--------|--------|
| | | Femelles | | Mâles | |
| | | JP (%) | JN (%) | JP (%) | JN (%) |
| Poaceae | | | | | |
| <i>Brachiaria ruziziensis</i> | 85 | 100 | | 0 | |
| <i>Pennisetum pedicellatum</i> | 43 | 37 | | 0 | |
| <i>Sorghum bicolor</i> | 32 | 66 | | 0 | |
| <i>Zea mays</i> | 66 | 94 | | 0 | |
| Asteraceae | | | | | |
| <i>Aspilia africana</i> | 31 | 0 | 10 | 0 | 29 |
| <i>A rudis</i> | 37 | 0 | 22 | 0 | 35 |
| <i>Coreopsis sp</i> | 35 | 23 | 34 | 0 | 51 |
| <i>Vernonia tenoreana</i> | 47 | 0 | 23 | 0 | 32 |

JT : nombre total de jours d'observations des fleurs ; JP : pourcentage des jours où la récolte de pollen a été observée, par rapport à JT ; JN : pourcentage des jours où la récolte de nectar a été observée, par rapport à JT.

pollen et enfin rentre au nid avec sa deuxième charge pollinique. Ce comportement pourrait justifier la durée très élevée de certains voyages de butinage. Il a été également observé en champ de maïs.

Vers la fin de la saison pluvieuse, le maïs n'était plus en fleurs, le rythme de floraison de *B. ruziziensis* et celui des autres plantes butinées par *L. notabilis* commençait à baisser et cette baisse était accélérée au début de la saison sèche. À cette époque de l'année, il y avait peu de fleurs à exploiter et donc peu d'aliments disponibles pour *L. notabilis*.

Le tableau 4 donne le nombre de nids dans six bourgades de *L. notabilis* en fonction de la proximité des populations de *B. ruziziensis* en octobre 2000.

Tableau 4 – Nombre de nids dans six bourgades de *L. notabilis* en fonction de la proximité des populations de *B. ruziziensis* en octobre 2000.

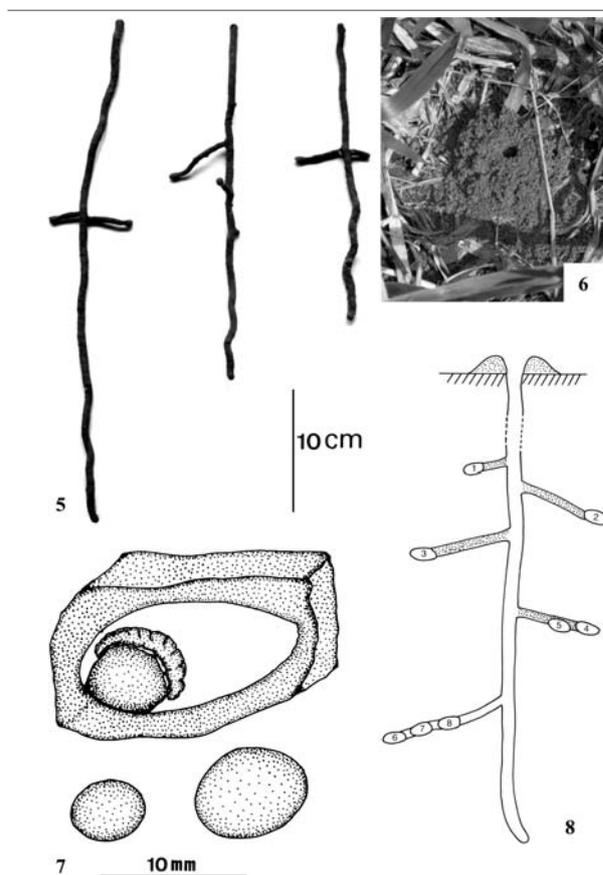
| Bourgades | DC (m) | SB (m ²) |
|-----------|--------------------|----------------------|
| N° | Nombre de nids (N) | |
| 1 | 85 | 9 |
| 2 | 8 | 2,5 |
| 3 | 12 | 3 |
| 4 | 17 | 6 |
| 5 | 7 | 6,5 |
| 6 | 13 | 5,5 |

DC : distance entre le centre de la bourgade et le centre du peuplement de *B. ruziziensis* le plus proche.

SB : surface occupée par le peuplement de *B. ruziziensis* le plus proche.

Traitement statistique :

$r(N, DC) = + 0,75$ ($dl = 4$; $p > 0,05$; ns); $r(N, SB) = + 0,99$ ($dl = 4$; $p < 0,001$)



Figures 5-8
5, Moulage partiel de trois nids avec de la cire. – 6, Tumulus de l'entrée du nid. – 7, Schéma d'une cellule avec pain d'abeille et larve posée dessus. – 8, Schéma du nid avec les étapes de fermeture des cellules.

Tableau 5 – Caractéristiques intérieures de 14 nids de *L. notabilis* en novembre (dimensions en mm).

| Caractéristiques | Paramètres statistiques | | | |
|---|-------------------------|------------|---------|---------|
| | Moyenne | Écart-type | Minimum | Maximum |
| Diamètre moyen du conduit principal | 0,65 | 0,07 | 0,6 | 0,8 |
| Profondeur du conduit principal | 39,36 | 11,01 | 28 | 65 |
| Nombre de conduits latéraux | 3,21 | 1,67 | 1 | 7 |
| Diamètre moyen du conduit latéral | 0,45 | 0,06 | 0,3 | 0,6 |
| Longueur moyenne du conduit latéral | 9,10 | 4,11 | 3 | 18 |
| Nombre de cellules | 4,50 | 2,77 | 1 | 10 |
| Diamètre moyen d'une cellule | 0,77 | 0,03 | 0,6 | 0,8 |
| Longueur moyenne d'une cellule | 1,35 | 0,29 | 1,3 | 1,6 |
| Nombre de larves | 2,86 | 2,77 | 0 | 9 |
| Nombre de larves par cellule | 1,00 | 0,00 | 0 | 1 |
| Nombre de Nymphes | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 |
| Nombre d'imagos | 1,07 | 0,27 | 1 | 2 |
| Nombre de pains d'abeilles | 3,00 | 2,04 | 1 | 7 |
| Diamètre moyen d'un pain d'abeille | 0,48 | 0,10 | 0,2 | 0,7 |
| Nombre de cellules avec du pollen frais | 2,57 | 1,50 | 1 | 5 |
| Nombre de cellules avec du vieux pollen | 0,43 | 0,85 | 0 | 3 |
| Nombre de jeunes larves dans la moitié supérieure | 0,29 | 0,61 | 0 | 2 |
| Nombre de jeunes larves dans la moitié inférieure | 1,60 | 0,55 | 0 | 2 |
| Nombre de vieilles larves dans la moitié supérieure | 3,33 | 1,37 | 0 | 5 |
| Nombre de vieilles larves dans la moitié inférieure | 1,50 | 0,58 | 0 | 2 |
| Profondeur moyenne (verticale) cellule – surface du sol | 21,72 | 7,85 | 11,5 | 43 |
| Longueur moyenne (horizontale) cellule – axe principal | 8,09 | 2,58 | 4 | 16 |

Entrée du nid

L'entrée du nid est surmontée d'un tumulus en forme de cône à sommet aplati ayant en son centre une cheminée verticale (fig. 6).

Les nids sont creusés dans la nuit et c'est la terre ramenée de la profondeur qui forme le tumulus. Ce tumulus n'est pas permanent ; il est souvent détruit ou emporté par le vent et les eaux de pluie ou piétiné par les vaches et les passants (fig. 3).

Le diamètre inférieur du tumulus varie de 38 à 66 mm, le diamètre supérieur de 17 à 45 mm et la hauteur varie de 10 à 32 mm. Le diamètre de l'orifice varie de 4 à 7 mm.

Structure souterraine du nid

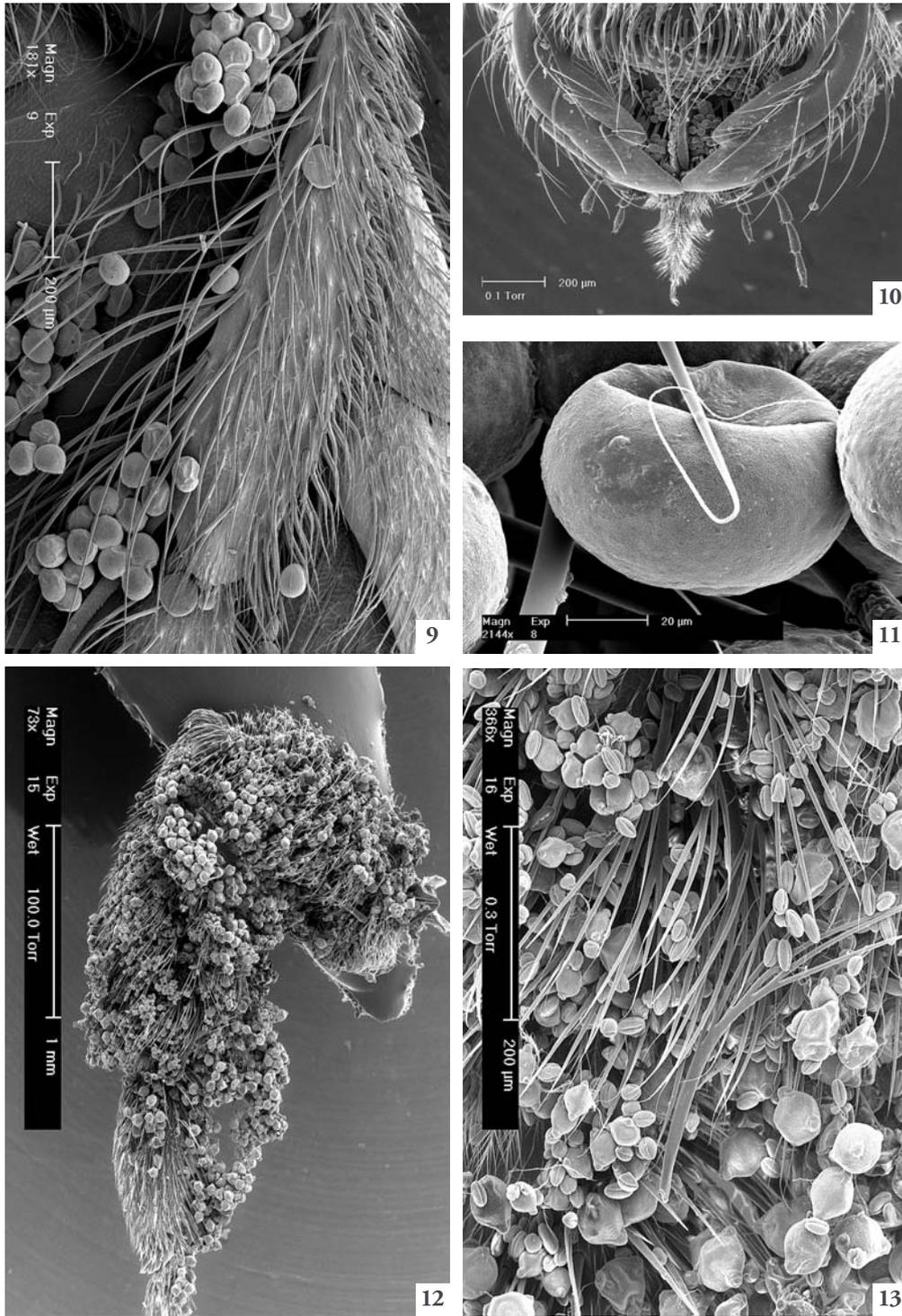
Les données de 14 nids excavés figurent dans le tableau 5.

La partie souterraine du nid est constituée d'un conduit principal vertical situé dans la continuité de la cheminée, des conduits latéraux obliques aboutissant sur une ou plusieurs cellules successives (fig. 5, 7 et 8).

Les paramètres de 14 nids déterrés ont été notés. Le diamètre inférieur du conduit principal varie de 6 à 8 mm. La profondeur de ce conduit peut atteindre 65 cm. On compte jusqu'à 7 conduits latéraux par nid. Le diamètre d'un conduit latéral varie de 3 à 6 mm et sa longueur (distance cellule – axe principal) varie de 4 à 16 cm (8 cm en moyenne). Par rapport à l'axe principal du nid, les cellules se rencontrent dans toutes les directions.

On compte jusqu'à 10 cellules par nid. Le diamètre moyen d'une cellule est de 7,7 mm et sa longueur moyenne de 13,5 mm. Les cellules sont ovoïdes (fig. 7) et généralement disposées obliquement, selon l'orientation du conduit afférent, la grande longueur étant dans l'axe de ce conduit. La paroi interne de chaque cellule est parfaitement lisse et tapissée d'une fine membrane translucide.

Le nid est de type progressif (PLATEAUX-QUÉNU 1972, fig. 35, C). Les vieilles larves se rencontrent de préférence dans la portion supérieure du nid et les jeunes larves dans la portion inférieure. Bien que la construc-



Figures 9-13

9, Scopa d'un tibia postérieur chez *Lipotriches andrei* (VACHAL, 1897) du Gabon, montrant les soies spécialisées. – 10, Parties buccales d'un *Lipotriches pulchriiventris* (CAMERON 1897) des îles Moluques : on voit le pollen de graminées accumulé sur le labre au moment de la collecte et de l'humidification. – 11, Détail de l'extrémité d'une soie spécialisée des tibias effilée en lasso. – 12, Scopa d'une patte postérieure de *Lipotriches betsilei* (DE SAUSSURE 1890), espèce de Madagascar qui visite indifféremment les graminées et d'autres familles de plantes pour le pollen. – 13, vue détaillée de la diversité des pollens collectés par cette espèce.

tion du nid soit de type progressif, les larves les plus âgées ont cependant été trouvées dans les cellules les plus éloignées des conduits latéraux. Il est possible que plusieurs cellules soient aménagées en série dans un même conduit latéral et approvisionnées simultanément. Cette dernière hypothèse se justifie par le fait que pour certains nids, deux ou trois cellules contenant du pollen encore pulvérulent (donc fraîchement récolté) et sans couvain ont été moulées avec les ramifications latérales correspondantes.

L'abeille bouche les conduits latéraux une fois la ponte terminée et les cellules se trouvent ainsi bien isolées.

Pain d'abeille

Le pain d'abeille est globalement sphérique et son diamètre avoisine 7 mm. Il est de couleur jaune et sa consistance est pâteuse. Il est placé au fond et sur le plancher de la paroi interne distale de la cellule (fig. 7). La larve est posée sur le pain d'abeille.

L'étude microscopique a montré que le pain d'abeille est presque exclusivement constitué de pollen de graminées. Mais sur les 31 pains examinés, on a détecté aussi dans 5 d'entre eux un faible pourcentage de pollen d'Asteraceae (moins de 5 %).

Il est probable que la masse de pollen accumulée dans la cellule est transformée en pain d'abeille quand la quantité est jugée suffisante par l'abeille et non après chaque voyage de butinage. Cette hypothèse est confirmée par la durée relativement faible du séjour au nid entre deux voyages de butinage successifs et par l'aspect pulvérulent du pollen observé dans les cellules moulées et dont l'approvisionnement n'était probablement pas encore achevé. Par ailleurs, nous avons observé maintes fois des femelles quitter leur nid, récolter le pollen sur *B. ruziziensis* et retourner au nid sans visiter une autre espèce végétale pour récolter du nectar. Le nectar d'Asteraceae régurgité par l'abeille sert peut-être à la confection du pain.

Vie sociale

Les nids étaient isolés ou généralement groupés en certains endroits et formaient de ce fait des bourgades. Six bourgades comprenant chacune 8 à 85 nids fonctionnels ont été recensées.

Les observations à l'entrée des nids ont montré que certains d'entre eux abritent jusqu'à 3 femelles adultes. La présence de plus d'une femelle de *L. notabilis* dans un même nid laisse supposer que cette abeille n'est donc pas strictement solitaire. Le fait de nicher en bourgades dans lesquelles les orifices des nids sont parfois séparés

par une distance de moins de 30 cm favorise certainement cette situation. Nous n'avons noté aucun comportement agonistique entre individus de nids différents ou d'un même nid, aussi bien sur l'aire de butinage que sur celle de nidification. Le type de relations qui existe entre les femelles d'un même nid devrait faire l'objet d'une étude ultérieure.

Accouplement

Les mâles ont été rarement observés au niveau du site de nidification. Pour ces quelques occasions, ils essayaient de s'accoupler avec les femelles. Ils étaient plus présents au niveau de l'aire de butinage où ils se nourrissaient et s'accouplaient souvent avec les femelles en train de butiner. Par ailleurs ils étaient en nombre très réduit, par rapport au nombre de femelles.

Influence de la faune environnante

Aucune espèce d'abeille cleptoparasite n'a été observée s'introduisant dans les nids. Cependant, au cours des trois années d'observation, l'usurpation de 8 nids de *L. notabilis* par *Halictus jucundus* SMITH 1853 a été observée. Quelques fois les tumulus sont piétinés par les passants ou les animaux domestiques; cela empêche momentanément les femelles de *L. notabilis* de quitter leur nid ou d'y retourner. De même, le site de nidification est un lieu de passage pour les fourmis qui perturbent l'envol des *Lipotriches*. Les prédateurs sont des philanthes *Philanthus triangulum* (FABRICIUS 1775), qui chassent les *Lipotriches* au moment de leur sortie du nid. Certaines araignées s'introduisent dans le nid ou tissent une toile piège à l'entrée de celui-ci.

DISCUSSION

Les observations présentées ici s'inscrivent dans une étude plus globale du genre *Lipotriches* où la systématique, la biogéographie et la biologie des espèces seront présentées (PAULY, in prép.). Celle-ci démontre que le butinage des graminées par *Lipotriches notabilis* n'est pas un phénomène local mais que plusieurs groupes de *Lipotriches* dépendent exclusivement des graminées pour leur approvisionnement en pollen. On rencontre cette association *Lipotriches*-graminées dans toute l'Afrique subsaharienne, la Région orientale et le Nord de l'Australie. Ces groupes d'espèces ont en commun le type de soies spécialisées de la scopa des tibias postérieurs des femelles : elles sont peu ramifiées et effilées en lasso (fig. 9, 11). Les groupes africains concernés tels

que définis par PAULY (1990) sont les groupes d'espèces « *rubella* SMITH » (6 espèces), « *tanganyicensis* STRAND » (3 espèces) et « *aurifrons* SMITH » (20 espèces).

Les *Lipotriches* des autres groupes (« *armatipes* FRIESE », « *cubitalis* VACHAL », « *patellifera* WESTWOOD », « *meadewaldoi* BRAUNS ») butinent volontiers les graminées mais pas exclusivement. Elles ont un type de soies plus ramifiées comme chez les autres genres de *Nomiinae*. Il semble donc qu'il existe une transition vers les groupes d'espèces spécialisées. Un exemple de scopa chargée de pollens divers est illustré par les fig. 12 et 13.

L'étude de *Lipotriches notabilis* démontre pour la première fois que même les espèces très spécialisées dans la collecte du pollen de graminées doivent visiter aussi de temps en temps d'autres familles au moins pour la récolte du nectar, en l'occurrence des *Asteraceae*. Le nectar sert à l'alimentation des adultes et à l'humectation du pollen pour constituer le « pain d'abeille » sur lequel l'œuf sera pondue. Du pollen est fréquemment observé sur les spécimens de *Lipotriches* en collection au niveau du labre (fig. 10). Les photos prises au microscopique électronique dans TCHUENGUEM FOHOUE *et al.* (2002) montrent la différence entre un grain de pollen fraîchement libéré où la surface granuleuse est parfaitement propre et un grain de pollen collecté par *Lipotriches* dont la surface est enrobée d'une substance collante.

L'observation de la femelle qui consomme sa charge pollinique n'est pas exceptionnelle. PLATEAU-QUÉNU (1972) avait déjà observé que les *Halictidae* qui éclosent se nourrissent avant de récolter leurs provisions : par exemple *Lasioglossum (Evylaeus) marginatum* (BRULLÉ 1832), après s'être gorgé de nectar, consomme du pollen pendant trois ou quatre jours.

L. notabilis et les autres *Lipotriches* observés en Afrique ont une activité beaucoup plus matinale que les autres espèces d'*Apoidea* habitant les savanes, puisqu'ils volent pratiquement au lever du soleil et regagnent le nid vers 9 heures, c'est-à-dire quand la majorité des autres *Apoidea* quittent le nid. L'exception est probablement *Apis mellifera* qui butine simultanément les graminées en compagnie des *Lipotriches* dès les premières lueurs du jour. TCHUENGUEM FOHOUE *et al.* (2002) avaient fait remarquer que la matinée est la période optimale de maturation et de déhiscence des étamines de nombreuses graminées tropicales et que la rosée du matin joue peut-être, avec le nectar, un rôle dans l'agglutination du pollen sur les brosses (le pollen des graminées est habituellement sec et lisse, de sorte qu'il est facilement disséminé par le vent, mais se prête mal à l'accumulation sur les brosses de récolte).

Une autre espèce, *Lipotriches blandula* (VACHAL 1903), observée par l'un d'entre nous (AP) au Gabon,

butine massivement entre 6 heures et 8 heures du matin la graminée *Chrysopogon aciculatus* (RETZ) TRIN., mais elle a été capturée aussi certains jours au piège lumineux, ou observée butinant sur les mêmes graminées au crépuscule (18 h 00), alors qu'elle est totalement absente à d'autres moments de la journée. Le cas n'est pas unique chez les *Halictidae*. *Sphcodogastra texana* (CRESSON 1872), spécialisé dans la collecte du pollen de *Oenothera* (*Onagraceae*), synchronise son activité de collecte du pollen avec l'ouverture de la fleur qui a lieu le soir ou la nuit. Son comportement est basé sur le cycle lunaire (KERFOOT, 1967).

La période annuelle de vol de *L. notabilis* est relativement longue. La période optimale (juillet – novembre) coïncide avec la saison humide et la période de floraison maximale de *B. ruziziensis*. Il n'existe que des informations très partielles sur la phénologie des autres *Apoidea* en Afrique tropicale. À notre connaissance, aucune espèce n'a fait l'objet d'une étude phénologique aussi poussée, ce qui rend toute comparaison difficile. Il est probable que le cycle annuel soit plus influencé par la pluviosité que par les fluctuations de température au cours des saisons. En novembre, des jeunes et des vieilles larves sont présentes dans les nids, alors qu'il n'y a pas de nymphes ce qui laisse supposer que la nymphose a lieu pendant la saison sèche ou en début de la saison des pluies.

Il semble exister une relation entre le lieu d'installation des bourgades et la proximité de la source alimentaire préférée (tableau 4). En effet, nous avons remarqué que chaque bourgade était située à moins de 10 m d'un peuplement de *Brachiaria ruziziensis*, l'espèce végétale spontanée la plus butinée par *L. notabilis* dans la région explorée. En outre, le nombre de nids par bourgade était proportionnel à la superficie du peuplement de *B. ruziziensis* la plus proche.

Le niveau de la nappe phréatique en rapport avec le ruisseau permanent qui traverse le site joue certainement aussi un rôle important dans le choix du site de nidification et la profondeur des nids. Cette importance de la nappe phréatique a déjà été mise en évidence dans le cas de *Nomia melanderi* COCKERELL 1906, lors de l'implantation de sites de nidification artificiels (PARKER & POTTER, 1974). Un des auteurs (AP), a d'ailleurs remarqué dans plusieurs pays d'Afrique que les *Lipotriches* sont toujours plus abondants à proximité des lieux humides comme les marigots ou les berges des rivières.

L'entrée du nid de *L. notabilis* est surmontée par un tumulus aplati (fig. 6). Elle n'est donc pas en forme de tourelle ou « cheminée » comme celle observée chez l'espèce australienne *L. halictella* RAYMENT (1956, fig. 4, redessiné par PLATEAUX-QUÉNU, 1972, fig. 31) ou

comme celle observée chez l'espèce japonaise *L. esakii* (HIRASHIMA, 1961, fig. 76).

La diversité de l'architecture des nids de Nomiinae est apparemment aussi riche que celle des Halictinae (WCISLO & ENGEL, 1997). Chez *L. notabilis*, le tunnel principal est vertical comme chez la plupart des Nomiinae. Mais beaucoup de genres de Nomiinae ont les cellules orientées verticalement. Chez *L. notabilis* elles sont orientées horizontalement comme chez toutes les autres espèces du genre *Lipotriches* dont le nid est connu (voir espèces citées dans l'introduction).

Le pain d'abeille est globalement sphérique chez *L. notabilis*. Il n'est pas formé comme celui des autres espèces de Nomiinae qui construisent des cellules verticales. Chez celles-ci, la masse de pollen est aplatie et pourvue, sur sa circonférence, d'un bord saillant : elle se trouve supportée par cet anneau à la partie inférieure de la cellule verticale, sa base n'étant pas en contact avec le fond de la cellule (PLATEAUX-QUÉNU, 1972), sans doute pour diminuer le risque de contamination par le substrat.

L'aspect social de l'espèce n'a pas été approfondi au cours de nos observations, mais le fait que l'on observe parfois plusieurs femelles dans le même nid laisse supposer un comportement social au moins occasionnel. Les Nomiinae constituent peut-être un aussi bon groupe que les Halictinae, sur lesquels toute l'attention a été focalisée, pour l'étude des causes et conséquences de l'évolution sociale (MICHENER, 1990 ; WCISLO & ENGEL, 1997). L'espèce la mieux connue, *Nomia melanderi* COCKERELL 1906, largement utilisée au nord-ouest des États-Unis d'Amérique comme un des pollinisateurs alternatifs à l'abeille domestique dans les champs de luzerne porte-graine, est solitaire (PARKER & POTTER, 1974). Mais d'autres, comme *Nomia tetrazonata* COCKERELL 1910, nichent en communauté (WCISLO, 1993). L'étude de la sociabilité chez *L. notabilis* ou plus généralement des Nomiinae africains mériterait d'autres investigations.

Enfin, cette étude allant à l'encontre des idées préconçues que les graminées sont toutes anémophiles, nous amène à faire quelques rappels ou réflexions sur la pollinisation des graminées et plus généralement des plantes pollinisées par le vent.

Le périanthe des plantes anémophiles est absent ou fortement réduit et peu voyant, les glandes sécrétrices de nectar sont absentes et une immense quantité de pollen est produite par comparaison avec les fleurs entomophiles. De plus chaque grain de pollen est adapté au transport par le vent, de part la forme simple, sans épines ou sculpture de surface compliquée. Les grains sont de plus très légers et sont dépourvus de surfaces collantes (le « pollenkit » des auteurs allemands), de sorte qu'ils

n'adhèrent pas en masse comme ceux des plantes entomophiles.

CHAMBERS (1945, 1946) avait déjà démontré en Angleterre, par une analyse des pollens sur les brosses, que les abeilles du genre *Andrena* exploitent occasionnellement de grandes quantités de pollen anémophile, comme par exemple celui du chêne (*Quercus*), du hêtre (*Fagus*) ou du châtaigner (*Castanea*). De plus, les lots contenant de fortes proportions de pollen de ces plantes contenaient des pollens d'autres plantes fortement nectarifères, sans doute parce que les andrènes visitent lors de la même tournée des plantes à nectar pour humecter le pollen peu adhérent des plantes entomophiles. Cette récolte chez les Andrènes est cependant marginale et n'a lieu que lorsque le pollen de ces arbres est libéré en masse. Chez les espèces de *Lipotriches* le cas est différent dans la mesure où la récolte de pollen de graminées est la règle. En effet, dans les immenses zones de savanes de l'Afrique, les plantes en fleurs sont plutôt rares et le tapis graminéen offre une ressource de pollen majeure. Même l'abeille domestique utilise fréquemment cette ressource (GADBIN, 1980 ; BOGDAN, 1960). BOGDAN signale d'ailleurs déjà la présence de nombreuses « *Nomia* sp. » (certainement des *Lipotriches*) sur 52 espèces de graminées du Kenya.

Le butinage des graminées par les abeilles est un phénomène propre aux régions tropicales. Des graminées d'origine tropicale sont cependant butinées par l'abeille domestique en régions tempérées. C'est le cas du maïs [*Zea mays* L.] (FLOTTUM *et al.* 1983) ou du mil [*Pennisetum glaucum* (L.) R. BR.] (LEUCK et BURTON, 1966). C'est aussi le cas du chiendent ou « Bermuda grass » [*Cynodon dactylon* (L.) PERS.] en Arizona et en Californie, bien que dans de moindres proportions (ERICKSON & ATMOWIDJOJO, 1997). Cette dernière est une « mauvaise herbe » utilisée comme fourrage et cultivée pour la production de graines. Elle est subcosmopolite et pousse surtout en régions tropicales et tempérées chaudes.

Le butinage de ces graminées cultivées par les abeilles a fait l'objet de nombreuses études aux États-Unis parce que l'on a fréquemment signalé des cas d'empoisonnement massif des abeilles de ruches qui butinent ces plantes traitées aux pesticides. On rappellera aussi la polémique en France sur l'empoisonnement des abeilles de ruches par l'imidaclopride, matière active de la nouvelle famille des néonicotinoïdes, commercialisé en France sous le nom de « Gaucho », un insecticide systémique employé pour l'enrobage du maïs et du tournesol (SUCHAIL *et al.* 2003). Des études sur l'influence des variétés transgéniques de maïs sur les abeilles ont aussi été effectuées (WILLIAMS 2002).

Un certain impact de l'activité des abeilles sur la fécondation croisée a pu être vérifié expérimentalement sur le mil à l'aide de variétés stériles (LEUCK et BURTON, 1966) ou sur le maïs par isolement de pieds (TCHUENGUEM FOHOUE, 1993; MESSI & TCHUENGUEM FOHOUE, 1998).

Un facteur important que nous n'avons pas pris ici en compte est le vent lui-même. Il est en effet curieux que plusieurs espèces de graminées tropicales libèrent le pollen très tôt le matin, c'est-à-dire à un moment qui n'est pas très favorable à la pollinisation anémogame. En effet, sous les tropiques, c'est la période de la journée généralement la plus calme. Une étude précise de l'anthèse et de la durée de viabilité du pollen sont aussi à prendre en considération dans les études à venir.

Dans le cas du maïs au Cameroun par exemple, le stigmate est plus réceptif dans la matinée alors qu'il n'y a pas assez de vent pour secouer les anthères, expulser le pollen et le disperser (TCHUENGUEM FOHOUE, 1993). À ce moment de la journée, le pollen est plus humide, plus pesant et se prête mal au transport par les faibles courants d'air. Dans ces conditions, la pollinisation est insuffisante s'il n'y a pas intervention des abeilles. Or les conditions physiques qui règnent dans la matinée sont particulièrement favorables à l'activité de ces insectes qui contribuent fortement à la libération d'une grande quantité de pollen qui va se déposer de manière optimale sur les stigmates.

Dans le cas du maïs, il s'agit d'une « entomogamie au sens large » ou d'une « entomogamie partielle », puisque les visites des insectes butineurs sont rares sur les stig-

mates et que par conséquent leur intervention dans la pollinisation est indirecte; pour l'essentiel, l'action des insectes est prolongée par celle du vent et de la gravité.

L'adaptation des graminées à la pollinisation anémogame a toujours semblé évidente. Mais JAEGER (1951 et 1954) qui observe le butinage de l'abeille domestique sur le mil qualifie déjà cette graminée d'entomophile. Étant donné l'étroite association entre plusieurs espèces de graminées tropicales hermaphrodites et les *Lipotriches* et compte tenu de l'intensité du butinage, on pourrait se demander, si dans ce cas on ne pourrait pas parler d'entomogamie vraie.

Remerciements – Cette étude a été partiellement financée par l'IFS (International Foundation for Science (3181-1)). Le travail est en partie soutenu par l'université de Ngaoundéré. La DAAD (Deutscher Akademischer Austausch Dienst) a accordé une bourse de recherche (C/01/20678) pour renforcer la collaboration entre les auteurs. Nous exprimons notre gratitude aux Dr Nkongmeneck de l'université de Yaoundé I et au Dr Mapongmetsem de l'université de Ngaoundéré pour la détermination des espèces végétales.

Les auteurs remercient les conservateurs des Musées qui leur ont permis d'étudier les collections d'abeilles qui y sont déposées : le Dr J. CASEVITZ-WEULERSSE (Paris), le Dr E. De CONINCK (Tervuren) et le Dr G. ELSE (Londres). Ils remercient aussi J. CILLIS (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique) pour son aide dans la prise des photos au microscope électronique à balayage, le prof. Pierre Rasmont (université de Mons-Hainaut), le Dr Bernard Vaissière (INRA, Avignon) ainsi que les trois lecteurs anonymes pour des commentaires sur le manuscrit.

REFERENCES

- BOGDAN A.V. 1960 – Grass pollination by bees in Kenya. – *Proceedings of the Linnean Society of London*, **173** : 57-61.
- CHAMBERS V.H. 1945 – British Bees and Wind-borne Pollen. – *Nature*, **155** : 145.
- CHAMBERS V.H. 1946 – Pollens collected by species of *Andrena* (Hymenoptera : Apidae). – *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)*, **43** : 155-160.
- ERICKSON E.H., ATMOWIDJOJO A.H. 1997 – Bermuda grass (*Cynodon dactylon*) as a pollen resource for honey bee colonies in the Lower Colorado River agroecosystem. – *Apidologie*, **28** : 57-62.
- FLOTTUM P.K., ERICKSON E.H., HANNY J.R., HANNY B.J. 1983 – The honey bee – sweet corn relationship. *American Bee Journal*, **123** (4) : 293-299.
- GADBIN C. 1980 – Les plantes utilisées par les abeilles au Tchad méridional. – *Apidologie*, **1** : 217-254.
- HIRASHIMA Y. 1961 – Monographic study of the subfamily Nomiinae of Japan (Hymenoptera, Apoidea). – *Acta Hymenopterologica*, Tokyo, **1** (3) : 241-303.
- IMMELMANN K., EARDLEY C. 2000 – Gathering grass pollen by solitary bees (Halictidae, Lipotriches) in South Africa. – *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin., Zoologische Reihe*, **76** (2) : 263-268.
- KERFOOT W.B. 1967 – The lunar periodicity of *Sphecodogastra texana*, a nocturnal bee (Hymenoptera : Halictidae). – *Animal Behaviour*, **15** : 479-486.
- JAEGER P. 1951 – Note provisoire sur l'observation d'un cas d'entomophilie chez une Graminée (*Pennisetum typhoideum* Rich.). – *Notes africaines*, **52** : 98-99.
- JAEGER P. 1954 – Observation de quelques cas d'entomophilie chez des Graminées tropicales. – *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, **239** : 1147-1148.
- LEUCK D.B. et BURTON G.W. 1966 – Pollination of pearl millet by insects. – *Journal of Economic Entomology*, **59** : 1308-1309.
- MESSI J, TCHUENGUEM FOHOUE F.-N. 1998 – Activité d'*Apis mellifera* L. (Hymenoptera : Apidae) sur les inflorescences de *Zea mays* L. (Poaceae) et ses conséquences sur les rendements en grains à Yaoundé (Cameroun). – *Annales de la Faculté des Sciences de l'université de Yaoundé I, Série Sciences de la Nature et de la Vie*, **34** (2) : 217-222.
- MICHENER C.D. 1969 – Notes on the nests and life histories of some African halictid bees with description of a new species. *Transactions of the American Entomological Society*, **94** : 473-497.
- MICHENER, C.D. 1990 – *Reproduction and castes in social halictine bees*, 77-122, In W. ENGELS [ed.] *Social insects*. Springer, New York.
- MICHENER C.D. 2000 – The bees of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 913 p.
- MOPE J. 1997 – Rapport annuel d'activités du Service Provincial du Développement Communautaire de l'Adamaoua, Ngaoundéré, 95 p.

- PARKER F.D., POTTER H.W. 1974 – Methods of Transferring and establishing the Alkali Bee. *Environmental Entomology*, **3** (5) : 739-743.
- PAULY A. 1990 – Classification des Nomiinae Africains (Hymenoptera Apoidea Halictidae). *Annales Sciences. Zoologiques, Tervuren*, **261** : 1-206.
- PLATEAUX-QUÉNU C. 1972 – *La biologie des Abeilles primitives* – Les grands problèmes de la biologie, **11** : 1-189, Masson & Cie, Paris, 200 p.
- RAYMENT T. 1956 – *The Nomia australica* Sm. Complex, Its Taxonomy, Morphology and Biology With the Description of a New Mutillid Wasp. *Australian Zoologist*, **12** (3) : 176-200.
- SUCHAIL S., BELZUNCES L.P., VAISSIÈRE B.E. 2003 – Toxicité aiguë de l'imidaclopride et de ses métabolites chez l'abeille domestique «*Apis mellifera*». – *Abeilles et Fleurs*, **643** : 27-30.
- TCHUENGUEM FOHOUE F.-N. 1993 – Activité des insectes anthophiles et son impact sur les rendements de deux plantes cultivées au Cameroun : Zea mays L. (Gramineae) et Arachis hypogaea L. (Papilionaceae). Thèse, Département de Biologie et Physiologie animale, université de Yaoundé 1, 133 p.
- TCHUENGUEM FOHOUE F.-N., MESSI J., PAULY A. 2002 – L'activité de butinage des Apoïdes sauvages (*Hymenoptera Apoidea*) sur les fleurs de maïs à Yaoundé (Cameroun) et réflexion sur la pollinisation des graminées tropicales. – *Biotechnologie., Agronomie, Société et Environnement, Gembloux*, **6** (2) : 87-98.
- WCISLO W.T. 1993 – Communal Nesting in a North American Pearly-Banded Bee, *Nomia tetrazonata*, with Notes on Nesting Behavior of *Dienonomia heteropoda* (Hymenoptera : Halictidae : Nomiinae). – *Annals of the entomological Society of America*, **86** : 813-821.
- WCISLO W. T., ENGEL M.S. 1997 – Social Behavior and Nest Architecture of Nomiine Bees (Hymenoptera : Halictidae; Nomiinae). – *Journal of the Kansas entomological Society*, **69** (4) suppl. : 158-167.
- WILLIAMS I.H. 2002 – Cultivation of GM crops in the EU, farmland biodiversity and bees. – *Bee World*, **83** (3) : 119-133.

