

Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles sauvages psammophiles d'intérêt en Wallonie

1. Observations printanières

Nicolas VEREecken / nicolas.vereecken@ulb.ac.be , Etienne TOFFIN / etoffin@ulb.ac.be,
Matthias GOSSELIN / matthias.gosselin@just.fgov.be et Denis MICHEZ / denis.michez@umh.ac.be

Introduction

L'élaboration d'un nid est une étape primordiale dans le cycle de vie de nombreux animaux. Le nid permet en effet aux femelles de pondre leurs tufs à l'abri des prédateurs et des parasites, et fournit à la progéniture des conditions environnementales spécifiques (nourriture, température, humidité relative, structure du substrat) qui autoriseront le développement des tufs jusqu'à l'émergence de la nouvelle génération.

Quiconque s'est adonné à des balades naturalistes a certainement déjà été amené à croiser des nids à l'architecture parfois très complexe, qu'ils soient logés dans les cimes des arbres, sous les buissons ou encore sur terrain nu, par exemple sous forme de trous superficiels menant à une ou plusieurs galeries souterraines. L'examen de ce type de construction conduit généralement l'observateur à se poser des questions relatives à l'identification de l'organisme responsable de la réalisation de telles structures (un oiseau ? un mammifère ? un insecte ?), ou encore à l'occupation du nid au moment de l'observation, à la technique de construction adoptée par ces « timides architectes », etc.

Chez les abeilles sauvages (Hymenoptera, Apoidea), la nidification souterraine fait partie des stratégies les plus communément observées (Cane 1991). Après l'accouplement, le plus souvent unique (Ayasse et al. 2001), la femelle gravide entame la construction d'un réseau de galeries souterraines au sein duquel elle élaborera des loges qui accueilleront ses tufs. La plupart des larves d'abeilles sauvages étant palynophages, les femelles s'adonnent à d'incessants allers-retours entre le nid (toujours en voie de construction) et les sources de nourriture adéquates les plus proches dans le but d'approvisionner les loges larvaires en pollen et en nectar.

Ces éléments nutritifs collectés constituent l'invariable et unique source de nourriture pour la progéniture tout au long de son développement larvaire (Eickwort et Ginsberg 1980).

Bien que de nombreux biologistes se soient déjà penchés sur la biologie de nidification des abeilles sauvages (voir par exemple Malyshev 1936), les connaissances relatives aux modalités de nidification de nombreuses espèces demeurent fragmentaires. De plus, le cortège d'espèces parasites de nids d'abeilles solitaires est généralement méconnu et leur biologie a fait l'objet de peu d'observations à ce jour. Au cours de cette étude, nous nous sommes intéressés à la biologie de nidification de quelques espèces d'abeilles sauvages indigènes, parmi lesquelles *Colletes cunicularius* (L.) (Hym. Colletidae), *Andrena vaga* (Panzer) (Hym. Andrenidae) qui sont présentées dans cet article. Les observations ont été réalisées sur le site de la sablière « Tout-lui-Faut » à Braine-l'Alleud. Cette sablière, dont l'activité d'extraction s'est interrompue dans le milieu des années 1990 (A. Remacle, comm. pers. 2005), présente de nombreux intérêts qui justifient son choix pour nos observations : située à proximité d'un site Natura 2000 (site BE31001 « Affluents brabançons de la Senne »), dont l'influence au niveau de l'entomofaune est probable, la sablière présente à ce jour un faible taux de recouvrement par la végétation de type « colonial », ce qui bénéficie incontestablement à l'établissement et au maintien de populations d'hyménoptères psammophiles (c-à-d vivant dans les milieux sableux) (Jacob et Remacle 2005, Remacle 2005). Parmi les espèces faisant l'objet des observations décrites ci-dessous, il convient de noter que *C. cunicularius* est intégralement protégée sur le plan national, ce qui contribue également à l'intérêt de cette étude.

Observations printanières

Les premières journées ensoleillées annonçant la fin de l'hiver sont généralement de bons indicateurs de l'imminence de l'émergence des adultes de *Colletes cunicularius* et d'*Andrena vaga*. Ces deux espèces univoltines (c-à-d qui ne forment qu'une génération par an) comptent en effet parmi les premières abeilles sauvages qui émergent au cours de l'année, alors que la plupart des autres espèces indigènes n'apparaissent qu'au cours des semaines, voire des mois qui suivront. A noter également que *C. cunicularius* et *A. vaga* partagent généralement les mêmes exigences écologiques et qu'il est courant de les observer en syntopie (c-à-d sur les mêmes sites et à une même période de l'année).

2.1. *Colletes cunicularius*

Cette abeille sauvage nidifie généralement en grand nombre sur des espaces restreints, raison pour laquelle elle est communément décrite comme une espèce « grégaire ». A l'instar de bon nombre d'autres hyménoptères psammophiles, le site de nidification chez *Colletes cunicularius* constitue également le théâtre de la rencontre entre les mâles et les femelles. Les mâles émergent généralement de leur loge nymphale souterraine avant les femelles (les abeilles sauvages sont qualifiées de protandres) et consacrent la majeure partie de leur temps à voler à ras du sol sur le site de nidification à la recherche de partenaires sexuelles émergentes. Lorsqu'une femelle émerge de sa loge souterraine, elle est rapidement prise d'assaut par plusieurs mâles qui tenteront de s'accoupler avec elle (Figures 1 et 2).

Une fois l'accouplement terminé, la femelle démarre la construction d'un nid souterrain. Ce dernier se présente généralement sous forme d'une galerie principale au

© C. E. Hermosilla



Figure 1. Vol de mâles de *Colletes cunicularius* patrouillant à la recherche de femelles émergentes sur le site de nidification. Les antennes d'une femelle émergente sont perceptibles à l'entrée du nid.



Figure 2. Couple de *Colletes cunicularius* en position caractéristique in copula (mâle à gauche, femelle à droite)

© N. Vereecken

bout de laquelle s'organisent quelques cellules larvaires périphériques. La femelle approvisionnera des cellules larvaires indépendantes de pollen et de nectar provenant des sources de nourriture adéquates situées à proximité. Les parois de chaque cellule larvaire sont tapissées d'une enveloppe protectrice et imperméable que la femelle élabore à partir de ses sécrétions mandibulaires. Ces enveloppes protectrices, dont l'aspect évoque la cellophane, sont constituées de composés chimiques appelés lactones macrocycliques (polymérisées ou polycondensées) qui leur donnent cet aspect légèrement opaque et imperméable, aux propriétés antifongiques et

antibactériennes (Figure 3) (Francke et al. 1984).

Bien qu'il ait longtemps été considéré que les femelles de *C. cunicularius* ne s'approvisionnent en pollen que sur les saules (*Salix* sp.), des études récentes (Bischoff et al. 2003) portant sur l'identification des grains de pollen collectés par les femelles floricoles ont pu montrer que cet oligolectisme (c-à-d les choix floraux restreints à un nombre limité de taxons végétaux) n'était qu'apparent. En effet, il ressort de ces analyses que les femelles de *C. cunicularius* collectent régulièrement du pollen sur bon nombre d'autres espèces végétales appartenant à des genres tels *Rubus*,

Sorbus, *Quercus*, *Ilex* ou encore *Pyrus* (Bischoff et al. 2003). Il est donc fort probable que les femelles de *C. cunicularius* soient capables de s'accommoder des quelques rares ressources végétales disponibles au début du printemps pour assurer le développement de leur progéniture. L'établissement et le maintien des populations de *C. cunicularius* est dès lors probablement davantage fonction de la qualité et de la stabilité des sites de nidification que de la présence d'une ressource alimentaire spécifique (p.ex. les saules) dans l'environnement immédiat du site de nidification.

Au cours du printemps 2005, la structure tridimensionnelle des nids de *C. cunicularius* a été étudiée en réalisant des moulages des galeries souterraines. Les nids sélectionnés étaient répartis de façon homogène sur l'ensemble du site d'étude. Cette stratégie nous a permis d'étudier l'influence de différentes topographies (terrains en pente versus horizontaux) sur la structure de la galerie principale et des galeries menant aux cellules larvaires périphériques. Les moulages ont été effectués à l'aide de plâtre céramique liquide (type « Giluform ») coulé dans la galerie via l'entrée unique du nid (Figures 4 et 5). Après un temps de séchage d'environ 30 minutes, les nids ont été excavés délicatement et ramenés au laboratoire afin de réaliser des analyses morphométriques à l'aide d'un mètre ruban, d'un pied à coulisse et du logiciel ImageJ (pour les mesures d'angles) (Table 1).

Les nids de *C. cunicularius* sont facilement reconnaissables à l'entrée en

© N. Vereecken

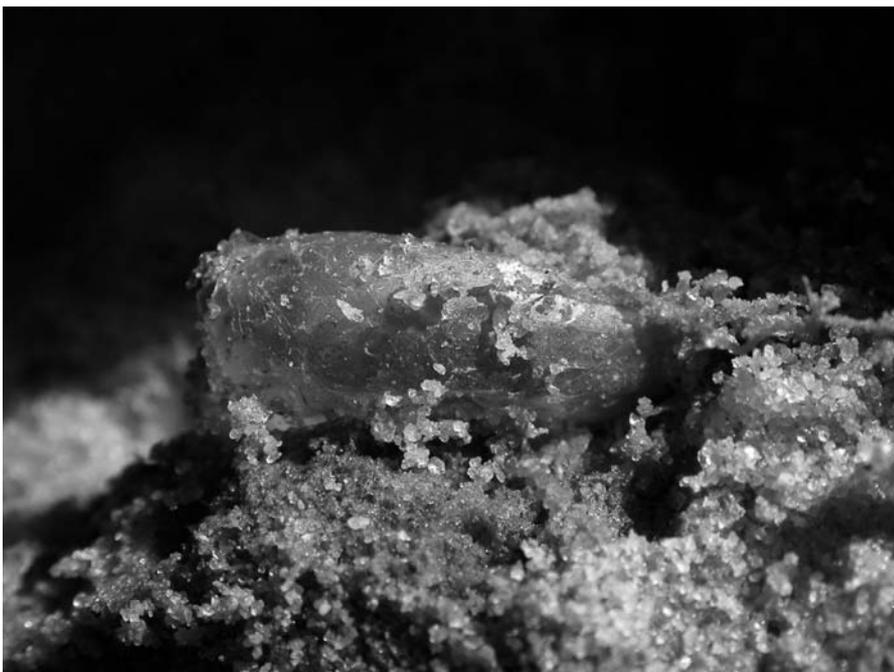


Figure 3. Détail d'une cellule larvaire chez *Colletes cunicularius* : les femelles imperméabilisent la loge larvaire avec une membrane constituée de lactones macrocycliques sécrétées par les glandes mandibulaires.



© N. Vereecken

Figure 4. Détail de l'entrée du nid de *Colletes cunicularius*. L'épithète spécifique *cunicularius* fait référence à la forme de l'entrée du nid qui évoque une garenne de lapin.



© N. Vereecken

Figure 5. Remplissage de la galerie principale du nid de *Colletes cunicularius* à l'aide de plâtre céramique blanc liquide à prise rapide de type « Giluform ».

Table 1.
Principales mesures réalisées en laboratoire sur les moulages des nids de *Colletes cunicularius*

TYPE DE MESURE EFFECTUEE	NOMBRE DE MESURES (n)
Distance séparant l'entrée du nid (en surface) et le début de la première cellule larvaire	24
Longueur des cellules larvaires	16
Diamètre de la galerie à l'entrée du nid (D1)	24
Diamètre de la galerie au milieu du tronçon secondaire (D2)	24
Diamètre des cellules larvaires (D3)	16
Angle formé par la galerie principale et la galerie périphérique	16
Mesure du diamètre du thorax des femelles (plus grand diamètre)	15

forme de garenne de lapin (Figure 4). Cette structure caractéristique est formée par les déchets de l'excavation du substrat souterrain. La constance morphologique de cette structure est due notamment au comportement d'excavation très stéréotypé de la femelle de *C. cunicularius* : le creusement de la galerie se fait par à-coups en marche arrière, la tête dirigée vers l'entrée de la galerie et le matériel excavé est remonté à l'aide des pattes antérieures vers le début de la galerie (Figure 6). Ce matériel excavé est finalement laissé à l'entrée du nid qui garde sa forme caractéristique, bien qu'il se bouche occasionnellement à mesure des voyages successifs des femelles vers les sources de nourriture proches et des intempéries printanières.

L'architecture souterraine du nid chez *C. cunicularius* pré-

Figure 5. Remplissage de la galerie principale du nid de *Colletes cunicularius* à l'aide de plâtre céramique blanc liquide à prise rapide de type « Giluform ».



© N. Vereecken

sente un patron relativement stable (Figure 7), les quelques rares hétérogénéités (inclinaison du sol, type de substrat, obstacles souterrains) ne modifiant que peu la séquence de construction que l'on peut imaginer à partir des moulages. Les facteurs suivants observés sur les moulages sont apparus particulièrement bien conservés d'un nid à l'autre (Figure 7) :

- un tronçon primaire, plongeant dans le sol avec un angle moyen de 99,95 degrés. Cet angle par rapport au sol est indépendant de la topographie du terrain ;
- un tronçon secondaire pratiquement vertical et longiligne. Dans un seul cas observé au cours de cette étude, le tunnel présentait un contournement à mi-distance, en l'occurrence pour éviter une pierre qui se trouvait sur son trajet ;

- une cellule qui se trouve le plus profondément dans le sol, orientée horizontalement et perpendiculairement par rapport à la galerie principale.

Plusieurs caractéristiques sont remarquables dans la morphologie du nid chez *C. cunicularius*. Le diamètre de la galerie excavée est extrêmement stable entre l'entrée du nid (moyenne $D1=10,6\text{mm}$) et les cellules larvaires (moyenne $D3=9,6\text{mm}$), en passant par le tronçon secondaire (moyenne $D2=10,1\text{mm}$). Ces mesures correspondent à celles du thorax (plus grand diamètre) des femelles de *C. cunicularius* (moyenne plus grand diamètre : $9,4\text{mm}$). Ces résultats suggèrent une technique d'excavation simple dite « par gabarit » : au cours du creusement de la galerie principale, la femelle excave autour d'elle la quantité mini-

male de substrat pour pouvoir se glisser dans le tunnel en produisant une galerie dont le diamètre excède de peu le plus grand diamètre thoracique ($9,4\text{mm}$). De plus, le fait (i) que le diamètre des galeries menant aux cellules larvaires ne soit que faiblement supérieur au plus grand diamètre thoracique et (ii) que le mâle chevauche partiellement la femelle au cours de l'accouplement (Figure 2) suggèrent que les accouplements chez *C. cunicularius* ont généralement lieu en dehors du nid et que dès lors l'accouplement intranidal est relativement rare chez cette espèce d'abeille sauvage.

Nos mesures indiquent que la galerie menant aux cellules larvaires mesure en moyenne $27,9\text{cm}$ (cellules larvaires non comprises). Le second tronçon est orienté à angle quasi-droit par rapport à la direction de la cellule ($100,5^\circ$ en moyenne). La cellule a une longueur très stable, allant de 40 à 65mm (moyenne : $47,5\text{mm}$). Cette constance morphologique frappante suggère l'utilisation d'une stratégie simple d'orientation du creusement comme le gravitropisme (sensibilité à la gravité) lors de la construction du nid. Les moulages ont également permis de mettre en évidence la présence des lactones macrocycliques (voir plus haut) tapissant les parois des cellules larvaires (Figure 3). Le faible nombre de cellules larvaires observées au cours de cette étude peut être expliqué par le fait que la plupart des moulages ont été réalisés dans le courant du mois d'avril 2005, à une période où les femelles venaient de démarrer la construction de leur nid. La construction du nid chez *C. cunicularius* peut occasionnellement se prolonger jusque mi-mai, période à laquelle la femelle aura élaboré plusieurs cellules larvaires (généralement 3 à 8) localisées à l'extrémité de galeries périphériques ancrées le long de la galerie principale du nid (Figure 7).

Au cours de nos observations, nous avons également pu constater l'abondance locale des femelles de l'abeille coucou *Sphecodes albilabris* (Hym. Halictidae) (Figure 8) et, dans une moindre mesure, des femelles du grand bombyle, *Bombylius major*

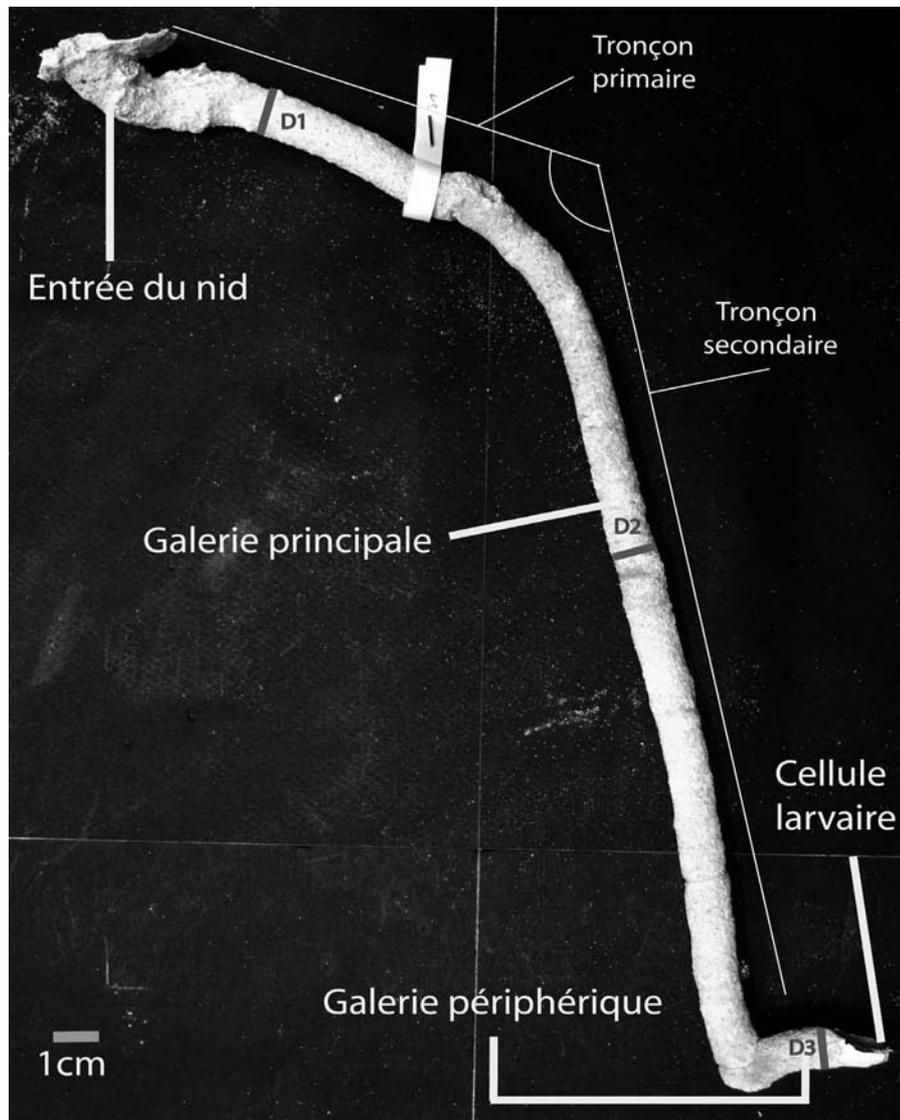


Figure 7. Reconstitution de la galerie principale et de la galerie menant aux cellules larvaires périphériques d'un nid de *Colletes cunicularius* à l'aide de plâtre céramique blanc à prise rapide de type « Giluform »



© N. Vereecken

Figure 8. Femelle de *Sphecodes albilabris* (Hym. Halictidae)

© N. Vereecken

Figure 9. Femelle du grand bombyle, *Bombylius major* (Dipt. Bombyliidae)

moindre mesure, des femelles du grand bombyle, *Bombylius major* (Figure 9). Ces insectes cleptoparasites profitent des voyages de leurs hôtes pour s'infiltrer dans les nids de *C. cunicularius* et y pondre un ou plusieurs tufs. Ces derniers se développeront aux dépens des réserves de nourriture initialement récoltées afin d'alimenter les larves de l'espèce hôte. Ce comportement cleptoparasitique a donné lieu à cette appellation d'abeille « coucou » pour *S. albilabris*, en référence au comportement des oiseaux du genre *Cuculus* (Cuculidae) qui pondent dans le nid d'espèces-hôtes.

2.2. *Andrena vaga*

Cette espèce d'abeille sauvage est régulièrement rencontrée sur les mêmes sites que *C. cunicularius* avec qui elle partage des exigences écologiques très similaires. Si les femelles d'*A. vaga* sont pourvues de brosses de récolte de pollen (les scopa) fortement développées (Figure 10), leur permettant d'accumuler des quantités de pollen plus importantes que les femelles de *C. cunicularius*, leur pilosité corporelle réduite limite leur thermorégulation par rapport à celle des femelles de *C. cunicularius* dont la pilosité est fortement développée sur l'ensemble du corps (Figure 2, droite). Ces deux facteurs (taille des scopa et importance de la pilosité) déterminent les rythmes d'activité et d'approvisionnement en pollen et en nectar chez ces deux espèces. Ainsi, les femelles d'*A. vaga* sont généralement actives plus tard le matin (et rentrent plus tôt au nid) et effectuent moins d'allers-retours au nid pour approvision-

ner les cellules larvaires en nectar et en pollen (Bischoff 2003).

Tout comme *C. cunicularius*, les femelles d'*A. vaga* nidifient de manière grégaire et les agrégations peuvent occasionnellement comporter plusieurs centaines de nids en activité (Bischoff 2003, observations personnelles). Contrairement à *C. cunicularius* cependant, les femelles d'*A. vaga* obtiennent systématiquement l'entrée des nids entre deux approvisionnements.

Ce facteur semble quelque peu compliquer la tâche aux insectes cleptoparasites comme l'abeille coucou *Nomada lathburiana* (Hym. Apidae) (Figure 11) ou le grand bombyle, *Bombylius major* (Dipt. Bombyliidae) (Figure 9).

Les femelles d'*A. vaga* élaborent un nid souterrain en adoptant une tech-

nique similaire à celle des femelles de *C. cunicularius*. L'architecture du nid qui en résulte est similaire à ce qui peut être observé chez *C. cunicularius* (Malyshev 1936). Les femelles semblent toutefois marquer une préférence pour les saules lorsqu'elles collectent du pollen pour approvisionner les cellules larvaires. Ce pollen est mélangé à du nectar pour former une sorte de pâte nourricière qui sera accumulée dans une loge sphérique (les loges larvaires étant ovales-oblongues chez *C. cunicularius*) dont les parois ne présentent pas de recouvrement par des lactones ou toute autre substance protectrice. La femelle pondra alors un œuf unique à la surface supérieure de cette pâte (Figure 12) et refermera la cellule larvaire avant de démarrer la construction d'une autre cellule.

Figure 10. Femelle d'*Andrena vaga* chargée de pollen de *Salix* sp. sur les pattes postérieures

© N. Vereecken



Figure 11. *Nomada aff. lathburiana* (Hym. Apidae) à l'entrée d'un nid de son hôte dont on peut distinguer les antennes à l'entrée du nid.

3. Remarques préliminaires

Les subtilités de la biologie de l'apido-faune wallonne nous réservent encore bien des surprises. Une proportion considérable d'Apoïdes présents en Wallonie sont encore méconnus et leur biologie a fait l'objet de peu d'observations précises. Il importe donc d'attirer l'attention du grand public sur ces insectes et d'encourager les entreprises de cartographie régionale et d'observations in situ.

De nombreuses populations d'Apoïdes ont disparu au cours des dernières décennies en raison de la pression anthropique croissante (voir par exemple Rasmont & Mersch 1988). Les sites comme celui de la sablière Tout-lui-Faut à Braine-l'Alleud constituent une aubaine pour l'établissement et le maintien de populations d'hyménoptères psammophiles comme



Figure 12. Détail d'une cellule larvaire d'*Andrena vaga* : le pollen et le nectar sont rassemblés dans une loge sphérique en une pâte nourricière sur laquelle la femelle pond un œuf unique.

ceux décrits dans cet article. Cependant, des mesures de conservation des sites de nidification devraient être envisagées pour ce type de milieu rapidement sujet à une recolonisation par des espèces végétales pionnières. Cet aspect, ainsi que la biologie et la nidification d'autres hyménoptères estivaux seront envisagés de façon plus précise dans le second volet de cette étude. (à suivre ...)

Remerciements

Nous remercions tout particulièrement Carlos E. Hermosilla (La Rioja, Espagne) pour la photographie qu'ils a eu la gentillesse de nous prêter pour nous permettre d'illustrer cet article. Nous remercions également Annie Jacob-Remacle (Gembloux, Belgique) pour nous avoir indiqué des sites d'intérêt pour l'observation des Apoïdes de Wallonie et pour ses conseils avisés lors de la préparation du manuscrit, ainsi que Frédéric Vauthier pour son aide sur le terrain. Les observations rapportées dans cet article ont été réalisées grâce à l'octroi de dérogations spécifiques et indispensables émanant des autorités compétentes de la Région Wallonne. Nicolas Vereecken et Etienne Toffin remercient le Fonds pour la formation à la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture (F.R.I.A.) pour le financement de leurs recherches.

Bibliographie

- Ayasse, M., Paxton, R.J. & Tengö, J., 2001. Matingbehavior and chemical communication in the order Hymenoptera. Annual Review of Entomology 46 : 31-78.
- Bischoff, I., 2003. Population dynamics of the solitary digger bee *Andrena vaga* Panzer (Hymenoptera, Andrenidae) studied using mark-recapture and nest counts. Population Ecology 45 (3) : 197-204.
- Bischoff, I., Feltgen, K. & Breckner, D., 2003. Foraging strategy and pollen preferences in *Andrena vaga* (Panzer) (Hym. Andrenidae) and *Colletes cunicularius* (L.) (Hym. Colletidae). Journal of Hymenoptera Research 12 (2) : 220-237.
- Cane, J.H., 1991. Soils of Ground-Nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) : Texture, Moisture, Cell Depth and Climate. Journal of The Kansas Entomological Society 64 : 406-413.
- Eickwort, G.C. & Ginsberg, H.S., 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. Annual Review of Entomology 25 : 421-446.
- Francke, W., Schroder, W., Bergstrom, G. & Tengö, J., 1984. Esters in the volatile secretion of bees. Nova Acta Regiae Soc Sci Ups Ser C 3 : 127-136.
- Jacob, J.B. & Remacle, A., 2005. La gestion des carrières en faveur de l'entomofaune : le cas de la carrière du Haut des loges à Vance (province de Luxembourg, Belgique). Notes fauniques de Gembloux 57 : 59-66.
- Malyshev, S.I., 1936. The nesting habits of solitary bees (a comparative study). Eos 11 : 201-309.
- Rasmont, P. & Mersch, P., 1988. Première estimation de la dérive faunique chez les Bourdons de la Belgique (Hymenoptera, Apidae). Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique 118 (2) : 141-147.
- Remacle, A., 2005. L'inventaire des carriers de Wallonie (Belgique) : présentation générale et aspects entomologiques. Notes fauniques de Gembloux 57 : 73-79.

Nicolas Vereecken
Service d'Eco-Ethologie Evolutive, Université Libre de Bruxelles CP 160/12, Av. F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, Belgique

Etienne Toffin
Service d'Ecologie Sociale, Université Libre de Bruxelles CP 231, Bld. du Triomphe, B-1050 Bruxelles, Belgique

Matthias Gosselin
Laboratoire de Microtraces, Chaussée de Vilvorde 100, B-1120 Bruxelles, Belgique

Denis Michez
Laboratoire de Zoologie, Université de Mons-Hainaut, Av. Maistriau 19, B-7000 Mons, Belgique