

La proximité entre sites de nidification et zones de butinage favorise la faune d'abeilles sauvages

Antonia Zurbuchen, Andreas Müller et Silvia Dorn, EPF Zurich, Institut des sciences des végétaux, des animaux et des écosystèmes agricoles, entomologie appliquée, 8092 Zurich

Renseignements: Antonia Zurbuchen, e-mail: antonia.zurbuchen@ipw.agr.ethz.ch, tél. +41 44 632 39 26



Photo: Albert Krebs

Figure 1 | Femelles de l'espèce *Hoplitis adunca* butinant des fleurs de vipérine commune (*Echium vulgare*). Ces abeilles, inféodées à la vipérine, nourrissent leur couvain exclusivement avec du pollen récolté sur des plantes du genre *Echium*. *Hoplitis adunca*, qui vit dans plusieurs habitats, doit avoir accès à d'importantes ressources florales à distance de vol de son nid.

Introduction

Outre *Apis mellifera*, l'abeille à miel bien connue, la Suisse compte quelque 600 espèces d'apoïdes sauvages, qui sont aussi d'importants pollinisateurs, pour la flore sauvage comme pour les plantes cultivées. Ils contribuent ainsi à la conservation et à la stabilisation de divers écosystèmes terrestres et de la diversité alimentaire. Cependant, au cours des cinquante dernières années, le nombre d'espèces et les effectifs d'abeilles sauvages ont fortement diminué en Europe centrale. En Suisse, 45 % au moins de ces espèces sont menacées

(Amiet 1994). La plupart des abeilles nécessitent plusieurs habitats, nidifiant dans l'un et butinant dans d'autres. Elles construisent leur nid dans de petits biotopes, tels que bois mort, mur de pierres sèches ou cavités dans le sol à un endroit bien ensoleillé, tandis qu'elles trouvent le pollen et le nectar nécessaires pour nourrir leurs larves dans des champs de fleurs abritant de nombreuses variétés. Or, les abeilles ont besoin d'une très grande quantité de pollen. Pour nourrir un seul descendant, de nombreuses espèces doivent récolter le pollen de plusieurs centaines de fleurs (Müller *et al.* 2006). À cet effet, les femelles doivent, selon l'espèce, faire entre deux et cinquante fois l'aller-retour entre le nid et les zones d'alimentation (Neff 2008; Zurbuchen *et al.* 2010a).

Le recul des surfaces naturelles, la fragmentation du paysage et l'intensification de l'agriculture engendrent la diminution croissante des champs de fleurs et des petits biotopes, ce qui nuit à la reproduction de nombreuses espèces d'abeilles. La disparition d'habitats propres à la nidification et au butinage se traduit par une modification de la distribution spatiale des ressources florales, forçant les abeilles à parcourir de plus grandes distances entre leur nid et les zones de plantes à fleur. Cet accroissement des distances de butinage pourrait priver de ressources florales les abeilles à rayon de vol limité, ce qui les obligerait à quitter leur site de nidification. Dans de nombreux cas toutefois, elles devraient, dans une certaine mesure, être capables de s'adapter à de plus grandes distances de butinage, ce qui, néanmoins, impliquerait des coûts d'adaptation non négligeables (Williams et Kremen 2007).

Afin d'assurer la conservation des abeilles à long terme et de favoriser leur développement, il est important de savoir comment les différentes espèces d'abeilles réagissent aux modifications spatiales de la ressource. Un premier objectif de cette étude consistait donc à découvrir quelle distance maximale les femelles *Hoplitis adunca* et *Hylaeus punctulatus* peuvent parcourir pour s'approvisionner en pollen et quelle doit être la distance entre le nid et la source de nourriture pour qu'un nombre considérable d'individus d'une population donnée pollinise les plantes hôtes. Un second objec-

tif était de déterminer l'impact de l'augmentation des distances de butinage sur les temps de vol et de quantifier expérimentalement les performances de reproduction de *Hoplitis adunca* et de *Chelostoma rapunculi*.

Matériel et méthodes

Aux fins de la présente étude, nous avons sélectionné trois espèces d'abeilles sauvages de taille différente qui, pour alimenter leur couvain, récoltent le pollen d'un seul genre végétal : *Hoplitis adunca* (taille : 11–13 mm, poids sec : 19,7 mg) (fig. 1), *Chelostoma rapunculi* (8–10 mm, 8,6 mg) et *Hylaeus punctulatus* (6–8 mm, 5,3 mg). *Hoplitis adunca* est inféodée à la vipérine (*Echium*), *Chelostoma rapunculi* butine exclusivement les fleurs de campanule (*Campanula*) et *Hylaeus punctulatus* est spécialisé sur les oignons (*Allium*). Dans les trois cas, il s'agit d'abeilles solitaires se reproduisant l'été (juin à août) et nichant dans des cavités, ce qui facilite l'utilisation de nids artificiels.

Des abeilles des trois espèces sélectionnées ont été placées dans une zone agricole d'exploitation intensive de la région de Selzach (SO), où aucune des trois plantes-hôtes précitées n'était présente. À cet effet, nous avons placé une année auparavant des nids d'abeilles dans des tiges de bambou creuses, que nous avons ensuite déposées à divers emplacements la zone d'étude. Ces emplacements comportaient un grand nombre de galeries artificielles, en l'occurrence des trous percés dans des blocs de bois dur (fig. 2). Dans un rayon de 1600 mètres, la seule source de pollen appropriée consistait en des plantes en fleur des trois variétés concernées : vipérine vulgaire (*Echium vulgare*), campanule raiponce (*Campanula rapunculosa*) et oignon (*Allium cepa*), préalablement plantées dans des pots apportés sur place pour l'étude. Dans un premier temps, nous avons placé les pots directement à côté des nids. À leur éclosion, les abeilles femelles recevaient aussitôt une petite marque de peinture de modélisme sur le thorax et l'abdomen correspondant à différents codes de couleur.

Distances de butinage maximales

Afin de déterminer la distance de butinage maximale de *Hoplitis adunca* et de *Hylaeus punctulatus*, les pots de plantes-hôtes en fleur ont été placés à deux endroits différents et progressivement éloignés des nids. À chaque déplacement des pots, les abeilles avaient une journée pour s'adapter au nouvel emplacement des plantes. Après cette phase d'adaptation, nous faisons l'inventaire deux heures durant de toutes les abeilles marquées présentes sur les plantes-hôtes et dans les nids, en considérant que les individus observés pendant

Résumé

Les abeilles sauvages sont d'indispensables pollinisatrices de la flore sauvage et cultivée. Elles sont ainsi d'une grande utilité sur le plan écologique et économique. Cependant, la moitié environ des 600 espèces d'abeilles sauvages présentes en Suisse sont menacées. L'exploitation continue des surfaces et l'intensification de l'agriculture ont pour conséquence une perte de milieux propices à la nidification et au butinage. Les abeilles doivent ainsi parcourir des distances de plus en plus longues pour collecter le pollen et le nectar. Le présent travail cherche à déterminer la distance de butinage maximale que peuvent parcourir certaines espèces d'abeilles sauvages et à analyser l'impact de l'allongement des distances de butinage sur la reproduction. Des espèces strictement inféodées à un genre de plante ont donc été obligées à butiner dans un environnement n'hébergeant aucune plante-hôte appropriée. En guise de ressource florale, des pots de fleurs ont été placés à diverses distances des nids. Quelques individus des espèces *Hoplitis adunca* et *Hylaeus punctulatus* ont parcouru de longues distances, soit plus de 1000 mètres, entre le nid et les plantes nourricières. Toutefois, la majorité des individus a abandonné ses activités de nidification lorsque la distance était de 100 à 300 mètres déjà. L'accroissement des distances de butinage semble avoir des coûts élevés. En effet, à partir de 150 mètres supplémentaires, la performance de reproduction est substantiellement réduite, tant chez *Hoplitis adunca* que chez *Chelostoma rapunculi*. Ainsi, des distances courtes entre les milieux propices à la nidification et ceux propices au butinage pourraient contribuer de manière notable à favoriser la diversité des espèces et l'accroissement des populations d'abeilles sauvages.



Photo: Antonia Zurbuchen

Figure 2 | Des abeilles des trois espèces sélectionnées ont été placées dans une zone agricole d'exploitation intensive de la région de Selzach (SO), grâce à l'installation de nids artificiels. Les plantes-hôtes butinées par les trois espèces sélectionnées n'étaient pas présentes naturellement sur le site. La seule source de pollen ad hoc était des pots de fleurs apportés sur place pour l'étude. Ces pots pouvaient être déplacés afin d'obliger les abeilles à collecter du pollen à une distance précise des nids.

ce laps de temps aussi bien sur les plantes-hôtes que dans les nids – c'est-à-dire récoltant et rapportant le pollen – étaient en train d'approvisionner leur couvain en parcourant la distance de butinage étudiée. Les pots de fleurs étaient ensuite déplacés plus loin des nids. L'expérience a été répétée maintes fois, jusqu'à ce que toutes les abeilles abandonnent leurs activités de nidification.

Impact des distances de butinage sur la reproduction

Afin d'étudier l'impact d'une augmentation de la distance de butinage, les nids de *Hoplitis adunca* ont été placés en deux et ceux de *Chelostoma rapunculi* en trois endroits. Nous avons ensuite placé dans l'aire d'étude un grand massif composé de pots de fleurs pour chacune des deux espèces de sorte que, selon l'emplacement des nids, les abeilles devaient parcourir des distances de vol différentes pour butiner les fleurs d'un même massif, dans les mêmes conditions. On a modifié la distance de butinage en déplaçant les massifs de pots de fleurs. L'expérience a été répétée trois fois pour chaque espèce d'abeille. Un observateur était posté près de chaque nid afin de mesurer le temps de vol des abeilles, après quoi la durée moyenne d'un vol de butinage a été calculée pour chaque distance. Sur la base des résultats d'une étude antérieure, qui avait montré que la quantité de pollen transportée ne dépend pas de la distance de vol, nous avons postulé que toutes les abeilles d'une même espèce ont besoin d'effectuer à peu près le même nombre de vols de butinage pour

récolter le pollen nécessaire à l'approvisionnement d'une cellule larvaire. Le temps moyen nécessaire à l'approvisionnement d'une seule cellule a donc pu être calculé pour chaque distance de butinage en multipliant le nombre moyen de vols de butinage, auparavant déterminé, par le temps de vol moyen.

Résultats et discussion

Distances de butinage maximales

Avant de procéder à l'étude, nous avons postulé, sur la base de travaux antérieurs qui avaient démontré une relation positive entre la taille du corps et la distance de butinage maximale (Gathmann et Tscharrnke 2002; Greenleaf et al. 2007), que la distance de butinage maximale se situerait entre 400 et 600 mètres pour la grande *Hoplitis adunca* et entre 100 et 250 mètres pour la petite *Hylaeus punctulatus*. Les distances relevées au cours de la présente étude étaient étonnamment longues, avec 1400 mètres pour la première et 1100 mètres pour la seconde (fig. 3). Cependant, ces distances de butinage n'ont été réalisées que par

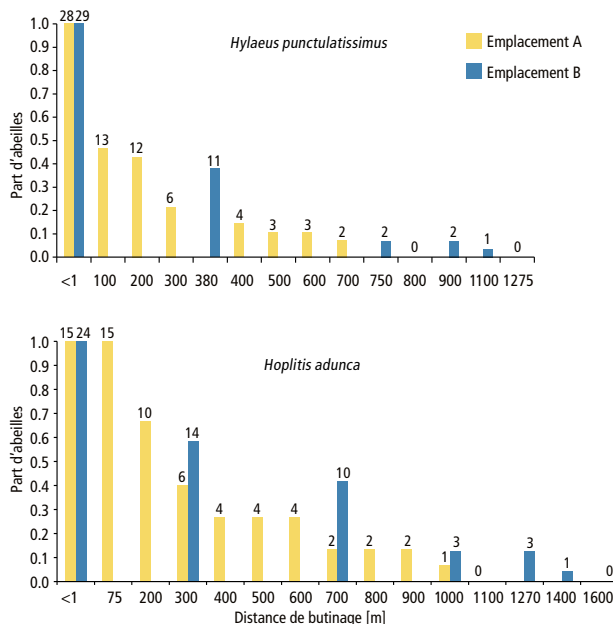


Figure 3 | Proportion d'abeilles marquées à la peinture des espèces *Hylaeus punctulatus* et *Hoplitis adunca* observées pendant la deuxième année d'étude en train de butiner sur les plantes-hôtes à des distances croissantes. Les expériences ont été répétées à deux emplacements, avec différentes distances. Les données ont été relevées 32 jours durant pour *Hylaeus punctulatus* et 45 jours durant pour *Hoplitis adunca* (Zurbuchen et al. 2010b). Les nombres inscrits au-dessus des barres indiquent le nombre d'individus observés.

Tableau 1 | Réduction de la performance reproductive de *Hoplitis adunca* et de *Chelostoma rapunculi* selon la distance de butinage, toutes autres conditions égales par ailleurs. Sur la base de la durée moyenne mesurée d'un vol du butinage (t_{vol}) et du nombre de vols nécessaires à l'approvisionnement d'une cellule ($f_{cellule}$), le temps moyen nécessaire pour nourrir une cellule a pu être estimé ($t_{cellule} = t_{vol} \times f_{cellule}$). Pour déterminer la réduction de la performance de reproduction, on calcule le nombre de cellules pouvant être approvisionnées en pollen au cours d'une unité de temps et l'on compare les résultats de différentes distances de butinage (Zurbuchen et al. 2010a). Si les lettres ne sont pas les mêmes, la différence est significative. n = nombre d'individus testés.

Apoïde	n	Distances [m]	t_{vol} [h:min:s]	$t_{cellule}$ [h:min]	Cellules par h	Réduction de la reproduction [%]	Statistique
<i>Hoplitis adunca</i>	18	225	0:27:35a	21:09	0,047	23 (375 m vs. 225 m)	t-test, p<0,01
	17	375	0:35:51b	27:29	0,036		
<i>Hoplitis adunca</i>	9	100	0:18:27a	14:09	0,071	31 (300 m vs. 100 m)	t-test, p<0,01
	17	300	0:26:49b	20:34	0,049		
<i>Hoplitis adunca</i>	18	150	0:33:15a	25:30	0,039	26 (450 m vs. 150 m)	t-test, p<0,001
	25	450	0:44:50b	34:22	0,029		
<i>Chelostoma rapunculi</i>	11	400	0:18:10a	5:42	0,174	36 (1000 m vs. 400 m) 46 (1000 m vs. 500 m)	ANOVA, p<0,05 avec TukeyHSD
	6	500	0:15:04a	4:46	0,210		
	6	1000	0:27:28b	8:41	0,114		

quelques individus de chaque espèce, tandis que la majorité des abeilles n'a parcouru que de courtes distances. Ainsi, la moitié des femelles *Hoplitis adunca* ont abandonné leurs activités de nidification dès que la distance de butinage a atteint 300 mètres, tandis que la moitié des abeilles *Hylaeus punctulatus* n'ont pas parcouru plus de 225 mètres, la première année, et plus de 100 mètres la deuxième année. La plupart n'ont plus été observées butinant les plantes-hôtes, mais étaient encore présentes à proximité des nids, ce qui montre qu'elles n'ont ni été la proie d'un prédateur, ni perdu la vie pour une autre raison. Il est probable que certaines abeilles ayant cessé leurs activités de nidification ont cherché un nouvel emplacement pour leur nid, à proximité d'une autre source de pollen.

Les résultats de la présente étude montrent clairement qu'en ce qui concerne les distances de butinage, il y a des différences au sein même des espèces sauvages étudiées. Cependant, la proportion d'abeilles approvisionnant le couvain diminue fortement à mesure que la distance de butinage augmente, ce qui, à long terme, peut se traduire par de fortes diminutions d'effectifs sur le plan local.

Impact des distances de butinage sur la reproduction

L'accroissement de la distance de butinage de 150 à 600 mètres a une influence significative sur la durée moyenne d'un vol de butinage (fig. 4; tabl. 1). Ainsi, lorsque la distance augmente de 150, 200 ou 300 mètres, le temps de vol de *Hoplitis adunca* augmente d'environ 8 à 12 minutes. Quant à *Chelostoma rapunculi*, son

temps de vol augmente de 9 à 12 minutes lorsque la distance de butinage augmente de 400 ou 500 mètres (tabl. 1). Pour approvisionner en pollen une seule cellule, *Hoplitis adunca* doit effectuer en moyenne 46 vols de butinage et *Chelostoma rapunculi* 19 (fig. 5). Au fur et à mesure que la distance de butinage s'accroît, le temps nécessaire à un vol de butinage – et par conséquent le temps nécessaire à l'approvisionnement d'une cellule – augmente considérablement, ce qui se traduit par un nombre inférieur de descendants par période reproductive. Le nombre de cellules approvisionnées par

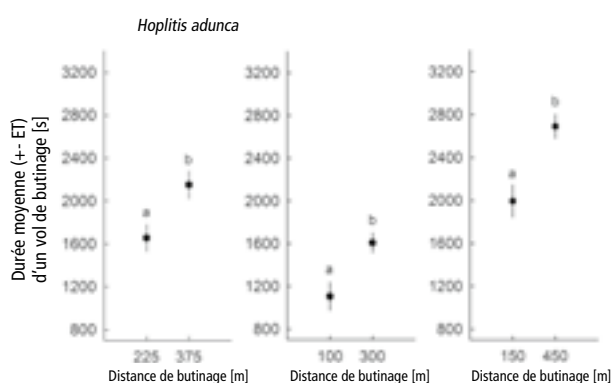


Figure 4 | Durée moyenne (\pm erreur type) d'un vol de butinage de *Hoplitis adunca*, pour six distances différentes. À chaque fois, deux distances étaient étudiées en parallèle, dans des conditions identiques. Si les lettres ne sont pas les mêmes, la différence est significative (Zurbuchen et al. 2010a). t-tests: 225 m/375 m, p<0,01, $n_{225}=18$, $n_{375}=17$; 100 m/300 m, p<0,01, $n_{100}=9$, $n_{300}=17$; 150 m/450 m, p<0,001, $n_{150}=18$, $n_{450}=25$.

Hoplitis adunca baisse d'environ 23, 31 ou 26 % lorsque la distance de butinage augmente de respectivement 150, 200 ou 300 mètres. Pour *Chelostoma rapunculi*, ces pourcentages sont d'environ 46 et 36 % pour une augmentation de la distance de butinage de respectivement 500 et 600 mètres. Par ailleurs, plusieurs expériences ont montré qu'une activité de vol intense accélère le processus de vieillissement des abeilles, et donc réduit leur durée de vie (Torchio et Tepedino 1989; Schmid-Hempel et Wolf 1988). Bien que le présent travail ne tienne pas compte de ces aspects, on peut en déduire que l'accroissement des distances de butinage a en réalité un impact négatif encore plus grand sur la reproduction. Il a en effet non seulement des répercussions négatives sur la performance reproductive des abeilles adultes, mais il augmente aussi la mortalité des larves. En effet, plus longtemps un nid ouvert reste sans surveillance, plus grande est la probabilité que les cellules soient détruites par des prédateurs naturels (Goodell 2003; Seidelmann 2006). Le succès de reproduction effectif a été étudié, pour deux distances de butinage différentes, dans le cadre d'un projet portant sur *Megachile rotundata* en tenant compte du processus de vieillissement ainsi que de l'influence des parasites (Peterson et Roitberg 2006). Les abeilles qui devaient parcourir 150 mètres pour récolter du pollen ont produit environ 74 % de descendants viables en moins que les abeilles dont les nids se trouvaient à proximité immédiate des ressources florales.

Conclusions

- Afin d'assurer la conservation des espèces d'abeilles sauvages et de favoriser le développement de leurs populations, la distance entre les milieux propices à la nidification et les ressources florales ne devrait pas excéder 100 à 300 mètres.
- Des distances de butinage courtes augmentent notablement la performance de reproduction des abeilles sauvages, car les femelles collectant le pollen peuvent utiliser les ressources florales de manière plus efficace.



Figure 5 | Nids ouverts de *Chelostoma rapunculi* (haut) et de *Hoplitis adunca* (bas). Les photographies montrent les cellules, séparées les unes des autres par des parois en terre et remplies d'un mélange de pollen et de nectar servant de nourriture aux larves. Pour approvisionner une seule cellule, *Hoplitis adunca* doit effectuer en moyenne 46 vols de butinage et *Chelostoma rapunculi* 19.

- En prenant des mesures ciblées d'aménagement du paysage, notamment en créant côte à côte des champs d'une grande richesse florale et de petits biotopes, l'agriculture pourrait contribuer de manière notable à la conservation et au développement d'une riche apifaune.
- Or, une faune apicole comportant un grand nombre d'espèces et d'individus garantit une bonne pollinisation de la flore sauvage et des plantes cultivées.
- Le soutien apporté à ce travail de recherche par toutes les exploitations sans exception de la région de Selzach (zone protégée de Witi) montre clairement que l'intérêt de l'agriculture pour une faune pollinisatrice abondante est grand. ■

Remerciements

Ce travail a été soutenu financièrement par le Competence Centre Environment and Sustainability (CCES).

Riassunto

Distanze brevi tra il luogo di nidificazione e le zone di bottinatura favoriscono le api selvatiche

Le api selvatiche sono impollinatori indispensabili della flora selvatica e coltivata. Esse ricoprono anche un ruolo importante sul piano ecologico ed economico. Circa metà delle 600 specie d'api selvatiche presenti in Svizzera sono minacciate. Il crescente sfruttamento delle superfici e l'intensificazione dell'agricoltura riducono gli ambienti adatti alla nidificazione e alla bottinatura. Le api devono quindi percorrere distanze sempre maggiori per raccogliere nettare e polline. Questo studio mira a determinare la distanza massima che alcune specie d'api selvatiche riescono a percorrere per la bottinatura e ad analizzare l'impatto delle crescenti distanze sulla riproduzione. Delle specie d'api selvatiche, strettamente infeudate a un genere di piante, sono state poste in un ambiente privo di appropriate piante ospite, inducendole a bottinare su specie in vaso poste a diverse distanze dagli alveari. Alcuni individui delle specie *Hoplitis adunca* e *Hylaeus punctulatus* hanno percorso lunghe distanze, superando i 1000 metri, tra il nido e la pianta nutrice. La maggior parte degli individui ha abbandonato l'attività di nidificazione già quando la distanza era tra i 100 – 300 metri. L'aumentare delle distanze di bottinatura sembra quindi comportare costi elevati. A partire da una distanza di 150 metri, la capacità riproduttiva è sostanzialmente ridotta, sia per individui della specie *Hoplitis adunca* che per quelli della specie *Chelostoma rapunculi*. Distanze brevi tra il sito di nidificazione e zone di bottinatura potrebbero contribuire considerevolmente a favorire la diversità delle specie e la crescita delle popolazioni di api selvatiche.

Bibliographie

- Amiet F., 1994. Liste rouge des abeilles menacées de Suisse. In : Listes rouges des espèces animales menacées de Suisse. (Ed. P. Duelli). OFEV, Berne, 38–44.
- Gathmann A. & Tschirntke T., 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **71**, 757–764.
- Goodell K., 2003. Food availability affects *Osmia pumila* (Hymenoptera: Megachilidae) foraging, reproduction, and brood parasitism. *Oecologia* **134**, 518–527.
- Greenleaf S. S., Williams N. M., Winfree R. & Kremen C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **153**, 589–596.
- Müller A., Diener S., Schnyder S., Stutz K., Sedivy C. & Dorn S., 2006. Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological Conservation* **130**, 604–615.
- Neff J. L., 2008. Components of nest provisioning behavior in solitary bees (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie* **39**, 30–45.
- Peterson J. H. & Roitberg B. D., 2006. Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, *Megachile rotundata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**, 589–596.

Summary

Close neighbourhood of nesting sites and foraging habitats enhances a diverse fauna of native bees

Native bees are essential pollinators of wild and crop plants providing high ecological and economical benefits. However, half of the 600 native bee species of Switzerland are endangered. Ongoing soil sealing and intensification of agricultural land use result in fewer suitable nesting sites and foraging habitats, which is expected to force female bees to cover longer distances between nest and flower-rich patches. In this study, maximum foraging distances of selected solitary bee species were investigated and the effect of increasing foraging distances on their reproduction was analyzed. Bee species, which restrict pollen foraging to a single plant genus, were established in an agricultural landscape lacking their specific host plants. Females were forced to collect pollen on potted host plants at different distances from their nests. Only few individuals of *Hoplitis adunca* and *Hylaeus punctulatus* covered long distances of more than 1000 m to collect pollen. The majority of females already discontinued foraging at a distance of 100–300 m, which indicates that long distances between nesting sites and flower resources impose high costs on reproduction. In fact, increased distances by 150 m and more substantially reduced the number of progeny produced by females of *Hoplitis adunca* and *Chelostoma rapunculi*. Thus, a close neighbourhood of nesting and foraging habitats clearly contributes to a diverse native bee fauna and to an increase of bee population sizes.

Key words: foraging distance, bee conservation, fitness cost, habitat fragmentation.

- Schmid-Hempel P. & Wolf T., 1988. Foraging effort and life-span of workers in a social insect. *Journal of Animal Ecology* **57**, 509–521.
- Seidemann K., 2006. Open-cell parasitism shapes maternal investment patterns in the Red Mason bee *Osmia rufa*. *Behavioral Ecology* **17**, 839–848.
- Torchio P. F. & Tepedino V. J., 1980. Sex-ratio, body size and seasonality in a solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). *Evolution* **34**, 993–1003.
- Williams N. M. & Kremen C., 2007. Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications* **17**, 910–921.
- Zurbuchen A., Cheesman S., Klaiber J., Müller A., Hein S. & Dorn S., 2010a. Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology* **79**, 674–681.
- Zurbuchen A., Landert L., Klaiber J., Müller A., Hein S. & Dorn S., 2010b. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation* **143**, 669–676.