

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

2. Observations estivales et automnales

Nicolas Vereecken ¹, Etienne Toffin ² et Denis Michez ³

1. Introduction

Les abeilles (Hymenoptera, Apoidea) se distinguent des autres insectes par leur diversité comportementale ainsi que par leurs multiples adaptations aux conditions environnementales auxquelles elles sont soumises au cours de leur cycle de développement (Michener 2000). Présentes à toutes les latitudes à l'exception des régions de pergélisol (où le sous-sol est gelé en permanence), les abeilles ont conquis la plupart des milieux terrestres et constituent les principaux vecteurs de pollen de la grande majorité des plantes à fleurs (Proctor et al. 1996). Ce succès évolutif dépend de nombreux critères, parmi lesquels l'élaboration d'un nid à proximité des ressources alimentaires, étape indispensable à l'établissement et au maintien des populations d'abeilles sauvages sur des sites favorables (Malyshev 1936; Cane 1991).

De nombreuses études ont démontré que les nids des abeilles sauvages solitaires sont invariablement constitués de cellules larvaires individuelles que les femelles approvisionnent de diverses ressources florales (pollen, nectar, huile, etc.) avant d'y pondre un œuf unique (Eickwort et Ginsberg 1980; Wcislo et Cane 1996). Chez certaines espèces comme les osmies (p.ex. *Osmia bicolor* ou *O. rufa*), les femelles construisent régulièrement plusieurs nids au cours de la saison (Jacob-Remacle 1989, 1990; Westrich 1989, 1990). Une fois terminé, chaque nid peut ainsi regrouper plusieurs cellules larvaires indépendantes - parfois plus d'une dizaine. Si certaines espèces d'abeilles sauvages ont développé des adaptations leur permettant de nidifier dans des tiges creuses ou le bois, d'autres confectionnent leur nid à base de résine ou de terre collectée dans leur environnement proche. Néanmoins, la stratégie de nidification

la plus communément observée demeure sans conteste l'élaboration d'un nid souterrain, le plus souvent dans des sols meubles et sur des surfaces relativement bien exposées (Cane 1991).

Au cours du premier volet de cette étude (Vereecken et al. 2006), nous étions intéressés à la biologie et à la nidification de deux espèces d'abeilles printanières psammophiles (c-à-d qui nidifient dans des sols sableux): *Colletes cunicularius* (Colletidae) et *Andrena vaga* (Andrenidae). Nos observations ont permis de décrire l'architecture du nid de *C. cunicularius*, ainsi que d'illustrer et d'inventorier les insectes parasites des deux espèces susmentionnées sur le site d'étude. Au cours de ce second volet, nous avons entrepris d'étudier deux espèces d'abeilles psammophiles estivales et automnales qui se succèdent également sur le site de l'ancienne sablière «Tout-lui-Faut» à Braine-l'Alleud. Pour rappel, cette sablière renferme une faune entomologique remarquable (de nombreuses espèces pionnières et psammophiles s'y sont installées suite à la récente interruption de l'activité d'extraction dans le courant des années 1990 (A. Remacle, comm. pers. 2005)), ce qui justifie sa reconnaissance comme site de grand intérêt biologique (voir <http://mrv.wallonie.be/cgi/dgrne/sibw/sibw.sgib.form.pl?SGIBCODE=644>).

2. Observations estivales et automnales

2.1. *Dasydopa hirtipes* Fabricius

Cette espèce, répartie dans la majorité de la région Euro-Sibérienne (Figure 1), appartient à la famille des Dasydopodidae (anciennement Melittidae), la famille d'abeilles la plus primitive au sein des Apoidea (Danforth et al. 2006a, 2006b). Les femelles affectionnent particulièrement les dunes continentales, les bords de chemins, les sablières, ainsi que certains milieux urbains (p.ex. des allées pavées) dont le sol présente une texture sableuse (Banaszak 1982). Par ailleurs, comme c'est le cas pour de nombreuses espèces psammophiles, les stations sélectionnées présentent généralement un sol nu, horizontal ou faiblement incliné, et bien exposé au soleil. Les femelles de *D. hirtipes* nidifient le plus souvent en bourgades qui sont parfois constituées de centaines, voire de plusieurs milliers de nids (voir par exemple Blagovestchenskaya 1963). La sablière «Tout-lui-Faut», quant à elle, héberge une colonie qui comprenait 120 nids en activité au cours de l'été 2006.

À l'instar de la grande majorité des abeilles sauvages de nos régions, les adultes ne sont actifs que pendant quelques semaines, le plus souvent de juillet à septembre en ce qui concerne *D.*

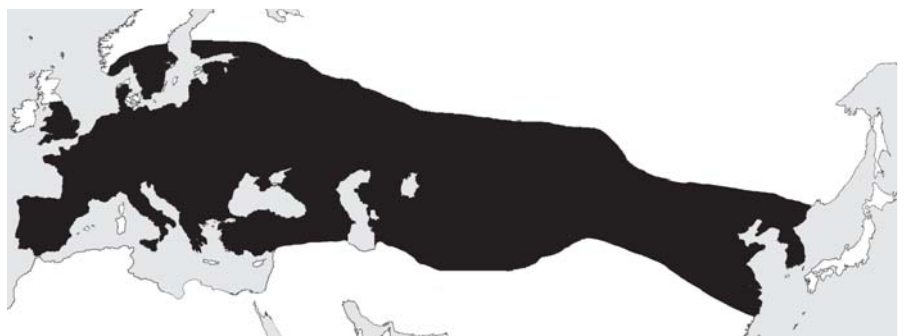


Figure 1: répartition de *Dasydopa hirtipes* (Dasydopodidae) dans la région Euro-Sibérienne (Michez et al. 2004a, 2004b).



© N. Vereecken

Figure 2. Femelle de *Dasygaster birtipes* à l'entrée de son nid.

birtipes (Michez 2002). En règle générale, les abeilles solitaires sont protandres: l'émergence des mâles précède celle des femelles, parfois d'environ une quinzaine de jours. Chez *D. birtipes*, la durée de l'accouplement n'excède pas quelques dizaines de secondes et a lieu à proximité du site de nidification, le plus souvent sur les inflorescences d'asteraceae avoisinantes (Bergmark et al. 1984). Ce phénomène de rencontre des partenaires sur des inflorescences se retrouve chez de nombreuses espèces d'abeilles solitaires et l'on y fait référence par l'expression «fleurs rendez-vous» (ou «rendez-vous flowers») (Alcock et al. 1978).

Il semble que les femelles de *D. birtipes* soient monandres (elles ne s'accoupleraient qu'une seule fois), tout comme la majorité des abeilles solitaires de nos régions. Toutefois, aucune étude n'a pu démontrer ce phénomène à ce

jour. Au cours de leurs expériences sur les signaux de reconnaissance sexuelle chez *D. birtipes*, Bergmark et al. (1984) ont démontré que les corbeilles de récolte de pollen (les *scopae*) des femelles constituaient des signaux-clés pour l'attraction des mâles. De plus, leurs études ont mis en évidence l'importance des signaux chimiques émis par les femelles lors de la reconnaissance des partenaires, au début de la période de reproduction. Il semblerait donc qu'une combinaison de modalités sensorielles visuelles et chimiques, parmi lesquelles la couleur de l'inflorescence, le parfum des «fleurs rendez-vous», mais aussi les *scopae* et la phéromone sexuelle des femelles, déterminent l'attractivité d'une femelle vis-à-vis des mâles conspécifiques au cours de la période de reproduction (Bergmark et al. 1984) (Figures 3 et 4).

Une fois l'accouplement terminé, les

femelles gravides entament seules la construction de leur nid souterrain, le plus souvent dans les environs immédiats de leur site d'émergence. Pour la construction de leur nid, les femelles de *D. birtipes* creusent leur terrier à l'aide de leurs mandibules et de leurs pattes postérieures. L'excavation des particules souterraines vers l'extérieur du nid se fait à reculons à l'aide de leurs pattes postérieures à la manière des femelles de *C. cunicularius* (Vereecken et al. 2006). Le sable excavé est ensuite rassemblé en un tumulus entourant l'entrée du nid et qui n'est pas sans rappeler l'apparence du nid de *C. cunicularius*. Nos observations personnelles indiquent que l'élaboration de la galerie principale et des premières galeries périphériques du nid souterrain peut ainsi durer de 3 à 5 jours suivant le degré de compacité du sol.

La galerie verticale unique, de 6 à 7 mm de diamètre, atteint une profondeur de 20 à 60 cm dans le sol. L'excavation se fait vraisemblablement selon une méthode *de gabarit*, la femelle excavant autour d'elle la quantité minimale de substrat pour pouvoir se glisser dans le tunnel, produisant ainsi une galerie dont le diamètre excède de peu le plus grand diamètre thoracique (tout comme chez *C. cunicularius*, voir Vereecken et al. 2006). Le conduit d'entrée est d'abord légèrement oblique puis s'enfonce à peu près verticalement (obs. pers.). À l'extrémité de cette galerie principale s'articulent de courtes galeries latérales horizontales (de 2 à 4) menant aux cellules larvaires (Malyshev 1936). Ce



© N. Vereecken

Figure 3. Exemple de signaux impliqués dans le syndrome des «fleurs rendez-vous»: une femelle de *Dasygaster birtipes* récoltant du pollen sur une inflorescence de *Hieracium sp.* (Asteraceae) à l'aide de ses *scopae* très développés

© J. Tengö & B. Kullenberg

Figure 4. Stimulation sexuelle multisensorielle d'un mâle de *Dasygaster birtipes* en vol d'approche vers un leurre visuel (des pattes de femelles) et olfactif (extrait de phéromone sexuelle femelle sur un morceau de feutre noir) placé sur une «fleur rendez-vous»

schéma de construction, relativement répandu chez les abeilles psammophiles, est également observé chez *C. cunicularius* (voir Vereecken et al. 2006). Une fois aménagées, les cellules larvaires sont approvisionnées en pollen et en nectar au cours d'incessants allers-et-retours entre les ressources florales voisines et le nid en cours de construction (Figure 5).

Des observations de terrain (Michez et al. 2004b) confirment que les femelles de *D. birtipes* récoltent du pollen exclusivement sur les inflorescences d'Asteraceae (Pouvreau & Loublrier 1995), et il semble que ce comportement soit observé sur l'ensemble de son aire de répartition (Michez et al., résultats non publiés) (voir Figure 1). Cette espèce est donc qualifiée d'oligolectique (sensu Cane & Sipes 2006) puisqu'elle fait preuve d'une préférence marquée pour le pollen de plantes d'une famille botanique particulière, en l'occurrence les Asteraceae. Les femelles de *D. birtipes* récoltent le pollen à l'aide de leurs imposantes corbeilles situées sur leurs pattes postérieures (Figures 2 et 3) et le rassemblent dans le nid en un pain de pollen sphérique qui repose sur trois spicules, évoquant un trépied (Pouvreau & Loublrier 1995). Un œuf unique est ensuite pondu et l'entrée de la cellule larvaire obturée à l'aide de fines particules du sol (Figure 6). Les imposantes brosses de récolte qu'arborent les femelles de *D. birtipes* leur permettent de transporter d'importantes quantités de pollen au cours de leurs voyages d'approvisionnement qu'elles effectuent le plus souvent dans un rayon de moins de deux kilomètres autour de leur site de nidification (Krzysztofak 1993).

Contrairement à ce qui est observé chez d'autres espèces d'Apoïdes comme *C. cunicularius* (Vereecken et al. 2006 et références citées), la femelle de *D. birtipes* n'imperméabilise pas les cellules larvaires d'une enveloppe protectrice aux activités hydrophobe, antifongique et antibactérienne. Dès lors, la configuration «en trépied» du pain de pollen (Figure 6) pourrait être considérée comme une adaptation visant à limiter les effets néfastes de l'humidité ou des contaminations par des champignons du sol sur la qualité des ressource

alimentaires des larvules néonates. Le développement larvaire s'effectue généralement sur une année complète, comprenant une interruption hivernale pendant laquelle la larve de dernier

printanières (Vereecken et al. 2006), ces insectes «coucou» se développent dans les cellules larvaires souterraines, se nourrissant des provisions et détruisant parfois les œufs et les larves de



Figure 5. Une femelle de *Dasygaster birtipes* en vol accédant à son nid en construction.



Figure 6. Pain de pollen d'Asteraceae «en trépied» surmonté à sa droite d'une jeune larve de *Dasygaster birtipes* dans la cellule larvaire souterraine. On aperçoit un fin mycélium sous forme de léger feutrage tapissant les parois de la cellule larvaire.

stade entre en diapause. La nymphose (métamorphose de l'état larvaire à l'état adulte) dure 5 à 6 semaines et s'opère au cours de l'année suivante sans formation de cocon nymphal (Pouvreau & Loublrier 1995).

Nos prospections sur le site de l'ancienne sablière «Tout-lui-Faut» ont permis d'observer de nombreux spécimens du diptère parasite *Miltogramma oestraceum* (Diptera, Sarcophagidae) (Figure 7). Le genre *Miltogramma*, qui totalise 7 espèces en Belgique (Grootaert et al. 1991), comporte des espèces cleptoparasites des nids de guêpes et d'abeilles solitaires (Pape 1987). Tout comme certaines abeilles solitaires cleptoparasites décrites au cours de nos observations

leur hôte (McAlpine et al. 1987).

Se développant également aux dépens d'autres hyménoptères Apoïdes Sphéciformes (*Cerceris*, *Podalirius*) et Apiformes (*Anthophora*, *Megachile*) (Pape 1987), *M. oestraceum* est largement distribuée dans la région Paléarctique, de l'Europe de l'Ouest, à l'Afrique du Nord et jusqu'à l'est de la Sibérie. Nos observations sur le site de l'ancienne sablière «Tout-lui-Faut» indiquent que les femelles de *M. oestraceum* localisent les nids de leur(s) hôte(s) en se positionnant en embuscade sur des sols nus ou sur des pierres au soleil. Lorsqu'une femelle de *M. oestraceum* est dérangée, elle se déplace en volant sur des très courtes distances

en patrouillant à ras du sol. Lorsqu'une femelle de *D. hirtipes* revient vers son nid chargée de pollen, la femelle de *M. oestraceum* prend son envol et suit cette dernière à distance jusqu'à l'entrée du nid, probablement guidée par l'odeur de l'hôte. Là, alors que la femelle de *D. hirtipes* est entrée dans son nid, le diptère cleptoparasite se positionne à l'entrée du nid (Figure 7), attend la sortie de son hôte et profite du prochain voyage d'approvisionnement de la femelle de *D. hirtipes* pour pénétrer dans le nid et y pondre ses œufs. Les importantes réserves nutriti-

ves rassemblées en pains de pollen par les femelles de *D. hirtipes* permettent aux parasites de pondre parfois jusqu'à trois œufs par cellule larvaire (Figure 8). Nous avons régulièrement recensé des larves et des pupes de *M. oestraceum* au sein des cellules larvaires de *D. hirtipes* ce qui indique que le taux de parasitisme des nids est probablement important sur le site étudié.

D'autres insectes parasites sont généralement mentionnés dans la littérature, comme certaines guêpes dorées (*Hymenoptera, Chrysididae*) (Westrich

1989, 1990) observées occasionnellement sur le site d'étude. En revanche, nos prospections au cours des étés 2005 et 2006 ont permis d'observer de nombreux spécimens de l'abeille coucou *Epeolus variegatus* (Apidae) qui prospectaient les entrées de nids de *D. hirtipes*. Cette espèce d'*Epeolus*, qui est régulièrement observée sur les sites de ses hôtes spécifiques (non observés sur le site d'étude), les abeilles estivales du genre *Colletes* (Colletidae) (en particulier *C. fodiens*, *C. balophilus* et *C. similis*) (Westrich 1989, 1990), n'a jamais été signalée comme cleptoparasite chez les *Dasyпода*. Il reste donc à déterminer si *E. variegatus* peut s'accommoder des nids de *D. hirtipes*, ce qui élargirait le spectre d'hôtes pour cette espèce cleptoparasite.

2.2. *Colletes bederae* Schmidt & Westrich

La Collète du lierre, *Colletes bederae* (Colletidae), est l'espèce la plus tardive de la faune belge d'abeilles solitaires. Les mâles n'émergent qu'au cours de la deuxième semaine d'août, parfois plus tard, et l'activité des femelles cesse généralement aux alentours de la fin du mois d'octobre (Schmidt & Westrich 1993). Cette espèce, longtemps restée méconnue, n'a été décrite pour la première fois qu'en 1993 sur base de spécimens récoltés en Allemagne et en Croatie (Schmidt & Westrich 1993; Biscoff et al. 2005). La raison la plus communément invoquée pour sa description tardive est son appartenance à un groupe d'espèces très affines (rassemblant aussi *C. balophilus* et *C. succinctus*) et peu différenciées du point de vue morphologique. Un élément cependant facilite son identification : les femelles de *C. bederae* sont monolectiques sur le lierre (*Hedera helix*), ce qui signifie qu'elles n'approvisionnent leurs cellules larvaires qu'avec du pollen récolté sur les inflorescences de lierre (Biscoff et al. 2005). Les mâles visitent également le lierre comme source de nectar (Figure 9), mais il n'est pas rare de les observer également sur d'autres plantes nectarifères comme des bruyères (*D. Genoud, comm. pers. 2006*) des solidages ou diverses autres plantes ornementales ou non poussant à proximité des sites de nidification (voir p.ex. Petit 2006) (Figure 10)



Figure 7. Femelle de *Miltogramma oestraceum* (Diptera, Sarcophagidae) à l'entrée du nid de son hôte, *Dasyпода hirtipes*.

© N. Vereecken



Figure 8. Trois pupes de *Miltogramma oestraceum* observées dans une cellule larvaire souterraine de son hôte, *Dasyпода hirtipes* (échelle: 0,5cm). La matière blanche difforme présente au premier plan du cliché représente un mélange d'excréments et de restes de pollen d'*Asteraceae*.

© N. Vereecken



© N. Vereecken

Figure 9. Mâle de *Colletes bederae* (Colletidae) sur une inflorescence de lierre (*Hedera helix*).

Au cours des premières années qui suivirent sa description, *C. bederae* a régulièrement été signalée comme une espèce relativement rare. Ce n'est que deux ans après sa description que l'espèce est observée pour la première fois sur le territoire belge, plus précisément à Bassenge (prov. de Liège), non loin de la Montagne Saint-Pierre, l'un des hauts lieux de l'hyménoptérologie régionale (Petit (1996)). Plus récemment, des observations menées par Annie Remacle et Jean-Yves Baugnée en Wallonie ont permis de découvrir de nouvelles populations de cette espèce. Ces observations ont ouvert de nouvelles perspectives de recherche et encouragé de nombreux naturalistes à chercher *C. bederae* dans leur secteur en Belgique. L'ensemble des données récemment rassemblées sur la distribution de *C. bederae* en Europe occidentale indiquent que l'espèce est vraisemblablement répandue dans nos régions, et qu'elle jouit visiblement d'une expansion considérable comme en témoignent les récents recensements en Angleterre, où elle est apparue il y a seulement quelques années (S.P.M. Roberts, *comm. pers.* 2006), ou encore dans le sud de l'Allemagne et le nord de la Suisse, où d'imposantes populations se sont installées récemment sur de nombreux sites favorables sur lesquels l'espèce

n'avait pas été observée auparavant (M. Herrmann et P. Westrich, *comm. pers.* 2006). Dans l'état actuel des connaissances, la répartition de *C. bederae* semble centrée sur l'Europe de l'Ouest, en particulier le long des côtes d'Angleterre (S.P.M. Roberts, *comm. pers.* 2006), en Allemagne (Schmidt & Westrich 1993), en Belgique (Petit 1996, 2006), en France, au Grand-Duché du Luxembourg (Feitz 2001), en Italie, aux Pays-Bas (voir Lefeber 1998, Peeters et al. 1999) et en Suisse (Figure 11). La présence de l'espèce a également été suggérée en septembre 2006 sur base d'observations en Espagne, à l'ouest des Pyrénées (C.E.

Hermosilla, *comm. pers.* 2006), ainsi qu'en Grèce, dans la région d'Athènes (E. Kalogeropoulos, *comm. pers.* 2006). Ces données, une fois confirmées, viendront considérablement élargir l'aire de répartition de l'espèce..

Cette apparente expansion de *C. bederae* est probablement facilitée par le fait que la plante de prédilection de l'espèce, le lierre, est largement distribuée en Europe, ainsi qu'en Afrique du Nord (Bischoff et al. 2005).

Dans la sablière «Tout-lui-Faut», *C. bederae* a été recensé pour la première



Figure 10. Mâle de *Colletes bederae* visitant une inflorescence de *Persicaria sp.* (Polygonaceae) comme source de nectar

© N. Vereecken

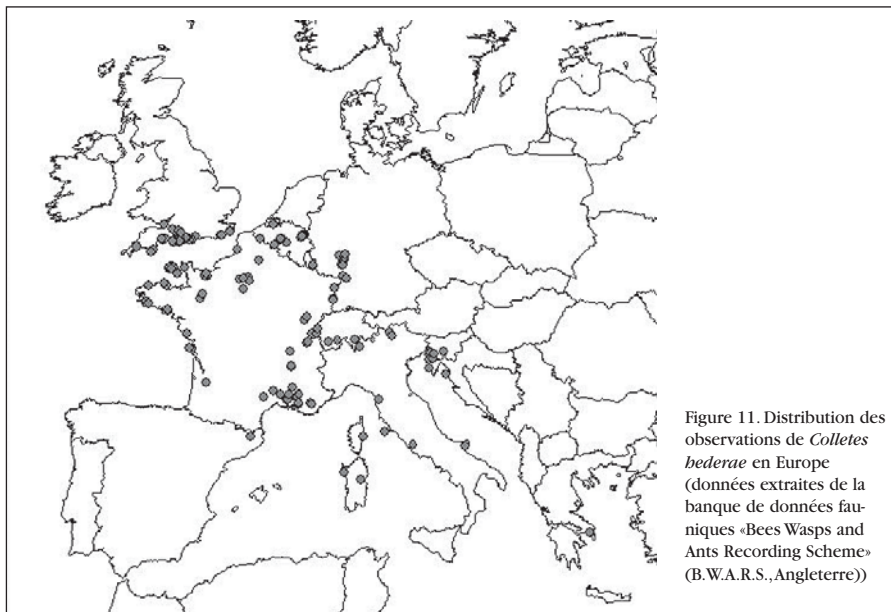


Figure 11. Distribution des observations de *Colletes bederae* en Europe (données extraites de la banque de données fauniques «Bees Wasps and Ants Recording Scheme» (B.W.A.R.S., Angleterre))

fois au cours de l'automne 2005 par A. Remacle, qui a observé quelques nids dans la sablière ainsi que des femelles butinant le lierre sur un mur de la propriété jouxtant le site. Ces observations nous ont encouragé à retourner sur ce site d'étude en 2005 et en 2006 dans le courant du mois de septembre pour poursuivre nos observations sur les abeilles sauvages estivales de la sablière.

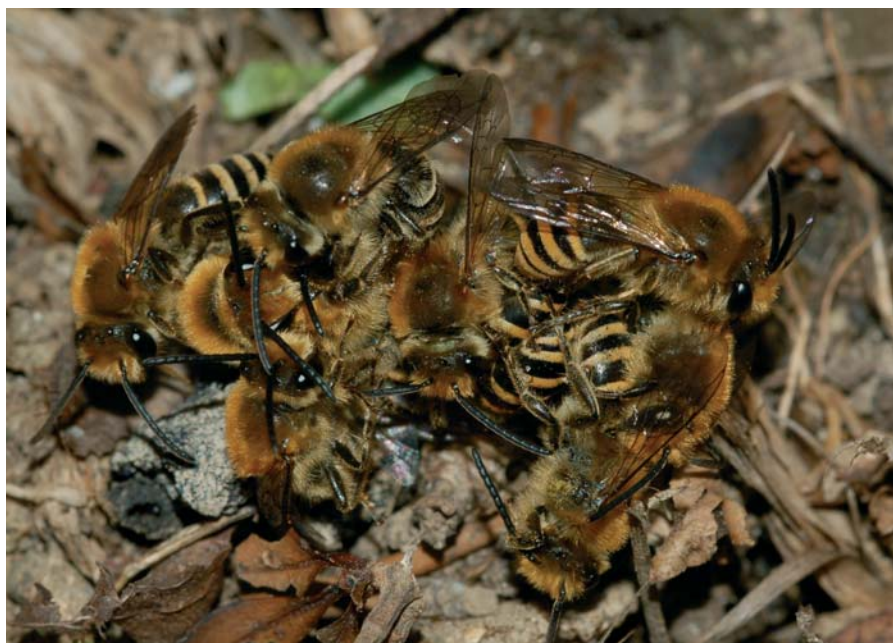
La découverte du site de nidification (une trentaine de nids en activité) nous a permis de constater que la biologie reproductive de *C. bederae* est

pratiquement en tous points semblable à celle de *C. cunicularius*, traitée dans le premier volet de notre étude (Vereecken *et al.* 2006). Ainsi, dès l'émergence, les mâles patrouillent à la recherche des femelles émergentes sur le site de nidification. Dès qu'une femelle s'extrait de sa cellule larvaire souterraine et qu'elle rejoint la surface du sol, elle est rapidement prise d'assaut par plusieurs mâles qui tentent alors de s'accoupler avec elle (Figure 12). Ces scènes de compétition sexuelle entre plusieurs mâles tentant d'accéder aux femelles émergentes prennent le plus souvent l'aspect d'essaims

copulatoires qui se disloquent une fois que l'un des mâles est parvenu à s'accoupler avec la femelle émergente. Dans les populations denses, il n'est pas rare d'observer le couple s'envoler *in copula* et achever l'accouplement à l'écart de la zone où l'activité de nidification/d'émergence des mâles est la plus intense.

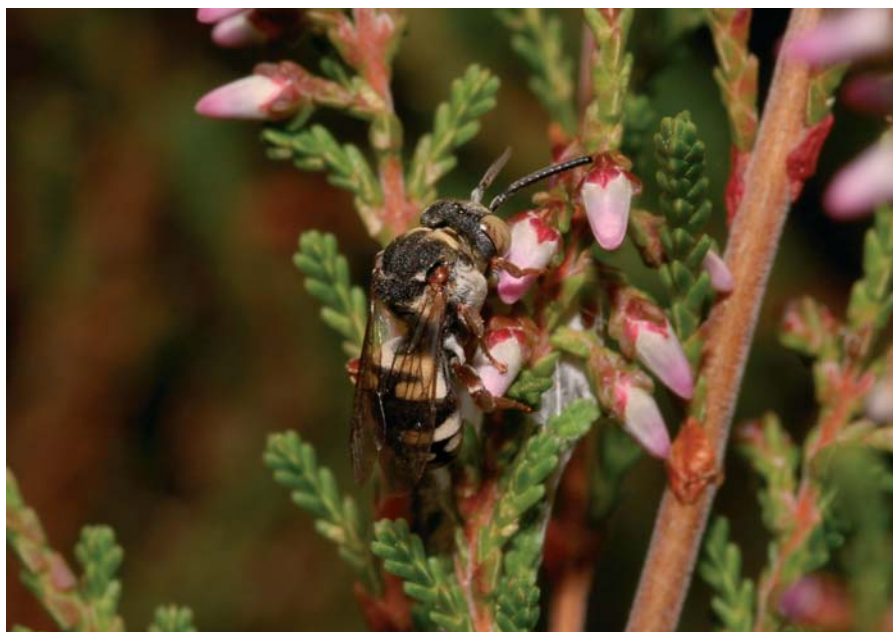
Comme signalé plus haut, les femelles, une fois l'accouplement terminé, entament l'élaboration de leur nid souterrain, le plus souvent sur des surfaces relativement verticales (contrairement à *A. vaga*, *C. cunicularius* et *D. birtipes*, qui nidifient généralement sur des surfaces planes). Ainsi, chez *C. bederae*, la galerie principale qui mène aux cellules larvaires démarre régulièrement à l'horizontale sur une dizaine de centimètres, pour ensuite plonger pratiquement à la verticale sur une longueur de 30 à 45 cm au bout de laquelle s'articulent de courtes galeries périphériques menant aux cellules larvaires individuelles (Bischoff *et al.* 2005).

À ce jour, aucun insecte parasite des nids de *C. bederae* n'a été décrit de Belgique. En France par contre, plusieurs espèces cleptoparasites ont pu être mises en évidence, comme l'abeille coucou *Epeolus cruciger* (Hymenoptera, Apidae) (Figure 13), que l'on rencontre dans nos régions comme espèce cleptoparasite de *C. succinctus*, une espèce-sœur de *C. bederae* (Westrich 1989). De récentes observations d'*E. fallax*, une espèce espagnole non signalée de France ni de Belgique (Rasmont *et al.* 1995), sur un site de nidification de *C. bederae* dans le sud de la France, laissent penser que cette espèce d'origine ibérique pourrait également parasiter les cellules larvaires de *C. bederae* dans le sud-ouest de la France (D. Genoud, *comm. pers.* 2006). D'autres insectes, tel le méloé *Stenoria analis* (Coleoptera, Meloidae), déjà observé comme parasite de *C. succinctus* (Villemant 2001), ont également été signalés comme parasites de *C. bederae* (Figure 14). Les larves des méloés, appelées triongulins en référence à leurs griffes tridentées, parcourent la végétation et les inflorescences et s'accrochent aux abeilles



© N. Vereecken

Figure 12. Essaim copulatoire de mâles de *Colletes bederae* entourant une femelle émergente



© N. Vereecken

Figure 13. Femelle d'*Epeolus cruciger* butinant sur une inflorescence de *Calluna vulgaris* (Ericaceae) à proximité d'un site de nidification de son hôte spécifique en Belgique, *Colletes succinctus*.

sauvages qui croisent leur chemin. Ainsi chargée d'une ou plusieurs larves, l'abeille retourne à son nid après ses visites florales pour se délester du pollen récolté dans la cellule larvaire en cours d'élaboration. Les triongulins quittent leur hôte à ce moment précis, à l'intérieur du nid, et consomment les réserves nutritives accumulées par la femelle de l'espèce-hôte, y compris l'œuf pondu (Fabre 1857).

tion végétale pionnière à composition floristique peu diversifiée mais comportant des éléments du Tero-Airion (comme *Filago minima* (Asteraceae) ou *Aira praecox* (Poaceae), voir aussi site SIBW précité) qui, à défaut d'une gestion appropriée, peut rapidement laisser place à d'autres associations végétales moins favorables aux populations d'abeilles sauvages psammophiles (Jacob & Remacle 2005).

3.2. Mise en œuvre pratique

Les sablières, qui représentaient auparavant des milieux de substitution, apparaissent aujourd'hui comme de remarquables réservoirs biologiques qui jouent un rôle significatif dans le maintien de nombreuses espèces, en particulier pour les hyménoptères (Jacob & Remacle 2005; Remacle 2005). En règle générale, les principales mesures de gestion qui s'imposent pour y favoriser le maintien des populations d'hyménoptères, tant printaniers qu'estivaux ou encore automnaux, concernent le contrôle des semis de résineux et d'autres espèces ligneuses (p.ex. les bouleaux, *Betula sp.*, *Betulaceae*), ces derniers favorisant peu à peu la fermeture du milieu. Certains arbres à haut intérêt entomologique comme les saules (*Salix sp.*, *Salicaceae*), qui constituent la source majeure de pollen pour diverses abeilles printanières comme *C. cunicularius* et *A. vaga* (Westrich 1989; Bischoff et al. 2003), ne devront faire l'objet que d'une gestion minimale (p.ex. élagage).

La gestion devrait tendre à (i) favoriser les formations végétales pionnières (notamment les *Asteraceae* jaunes et les saules sur les sables) se développant sur les sables ainsi qu'à (ii) maintenir des étendues sableuses indispensables

3. Mesures de gestion en faveur des abeilles sauvages

3.1. Caractéristiques du site

La végétation du site de la sablière «Tout-lui-Faut» à Braine-l'Alleud se situe sur des sables siliceux non calcaires, meubles ou partiellement fixés, et très ensoleillés. La majorité de la superficie du site est constituée de dunes blanches (sol nu) avec des taches éparses de lichens (*Cladonia sp.*) et d'herbacées. En périphérie, du côté du site Natura 2000 et sur les contreforts de la «cuvette» de la sablière, on observe un boisement en résineux (mélèzes) et de saules. L'activité d'extraction de la sablière s'étant achevée récemment (A. Remacle, comm. pers. 2005), le site n'abrite actuellement qu'une forma-



© B. Larouié

Figure 14. Mâle de *Colletes hederae* portant sur son thorax des triongulins (larves) de *Stenoria analis* (Coleoptera Meloidae)

pour la nidification des hyménoptères psammophiles. La présence de micro-reliefs est également souhaitable, ceux-ci étant également recherchés comme site de nidification par *C. cunicularius* (Jacob & Remacle 2005) et *C. bederae* (Bischoff et al. 2005). Les travaux de gestion devraient être effectués hors de la saison de végétation entre la fin de l'automne et le début du printemps.

Enfin, il convient de noter que la population de *C. bederae* sur le site dépend étroitement de la disponibilité de sa ressource essentielle, à savoir le pollen (et le nectar) de lierre. Il importe donc, dans l'éventualité où le lierre devrait être taillé, de procéder à une taille raisonnée et éventuellement étalée sur plusieurs années, de manière à assurer la floraison d'une partie du massif à la fin de chaque été (septembre-novembre), ce qui profitera aux femelles de *C. bederae* installées dans la sablière toute proche.

4. Conclusion

Les dernières décennies ont été le témoin d'un intérêt croissant pour l'apidofoune sauvage auprès du grand public. Des ouvrages remarquables comme «*Die Wildbienen Baden-Württembergs*» de Westrich (1989, 1990), dont le tirage fut rapidement épuisé, ont permis à de nombreux naturalistes de porter un autre regard sur les abeilles sauvages de nos régions. De nombreux groupes de recherches ont depuis entrepris de consacrer une partie significative de leurs investigations à l'étude de l'écologie et de l'évolution de ces insectes dont les adaptations à leur environnement offrent d'innombrables perspectives d'observations et de recherches. En dépit de ces efforts, il demeure qu'une proportion importante de l'apidofoune de nos régions est méconnue et menacée, notamment par la pression anthropique qui pèse sur l'intégrité de leurs habitats, de leurs sites de nidification ou encore sur les populations des plantes à fleurs dont les abeilles sauvages dépendent exclusivement pour leur développement. Une étude récente menée sur l'évolution de la diversité floristique et entomologique au cours des 25 dernières années en Angleterre et aux Pays-Bas a mis

en évidence un déclin significatif des populations d'abeilles sauvages, conséquence immédiate de la disparition des populations de plantes à fleurs auxquelles elles sont liées (Biesmeijer et al. 2006).

Il importe donc d'encourager le maintien des populations d'abeilles sauvages, notamment via l'aménagement de sites de nidification et la conservation des milieux favorables au développement de plantes à fleurs spécifiques. De nombreuses alternatives s'offrent à quiconque souhaite contribuer à encourager la présence et le maintien de populations d'abeilles sauvages dans son environnement proche. A titre d'exemple, on peut citer l'installation de nichoirs artificiels (voir par exemple http://www.hedging.co.uk/acatalog/Index_Pollination_Bees_27.html) ou de massifs de plantes à fleurs prisées par les abeilles solitaires, notamment au début du printemps, comme les Pulmonaires (*Pulmonaria*, Boraginaceae), les Campanules (*Campanula*, Campanulaceae) ou les Primevères (*Primula*, Primulaceae). De plus amples informations sur la biologie et l'écologie des abeilles sauvages peuvent être obtenues sur internet, notamment via les forums «Apoidea-Gallica» (<http://fr.groups.yahoo.com/group/apoidea-gallica/>) et «Hattorfiana» (<http://fr.groups.yahoo.com/group/hattorfiana/>), ainsi qu'en consultant les deux brochures d'Annie Remacle (1989, 1990) sur les abeilles solitaires.

5. Remerciements

Nous remercions chaleureusement Annie Remacle (Gembloux, Belgique) qui nous a fourni les informations relatives au site de la sablière «Tout-lui-Faut» à Braine-l'Alleud et aux abeilles solitaires qu'il abrite, ainsi que pour ses remarques constructives au cours de la préparation de cet article. Un grand merci également à Jean-Yves Baugnée (Gembloux, Belgique), à Marc Paquay (Ciergnon, Belgique) et à Matthias Gosselin (Bruxelles, Belgique) pour leurs suggestions pertinentes, tant sur la forme que sur le fond, qui nous ont permis d'améliorer le manuscrit. Nos remerciements s'adressent aussi

à Stuart P.M. Roberts (Université de Reading, Angleterre) pour les informations qu'il a eu la gentillesse de nous communiquer, ainsi que pour le temps qu'il a consacré aux observations de *Colletes bederae* en Angleterre et à la cartographie des nouvelles données acquises grâce à l'efficacité des réseaux naturalistes amateurs (insecte.org, photentomo, apoidea-gallica, etc.). Enfin, nous remercions Jan Tengö (Uppsala, Suède) et Bruno Lavoué (Saint-Georges d'Oléron, France) qui ont eu l'amabilité de nous prêter leurs clichés pour l'illustration de cet article. Les observations rapportées pour *Dasygaster birtipes* ont été réalisées grâce à l'octroi de dérogations spécifiques 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., Belgique) pour le financement de leurs recherches.

¹ Nicolas Vereecken,
Service d'Eco-Ethologie Evolutive,
Université Libre de Bruxelles
CP 160/12, Av. F.D. Roosevelt 50,
B-1050 Bruxelles, Belgique.
E-mail : nicolas.vereecken@ulb.ac.be

² Etienne Toffin,
Service d'Ecologie Sociale,
Université Libre de Bruxelles
CP 231, Bld. du Triomphe,
B-1050 Bruxelles, Belgique.
E-mail : etoffin@ulb.ac.be

³ Denis Michez,
Laboratoire de Zoologie,
Université de Mons-Hainaut,
Av. Maistriau 19, B-7000 Mons,
Belgique.
E-mail : denis.michez@umb.ac.be

Bibliographie

- Alcock J, Barrows EM, Gordh G, Hubbard LJ, Kirkendall C, Pyle DW, Ponder TL & Zalom FG, 1978. The ecology and evolution of male reproductive behaviour in bees and wasps. *Zoological Journal of the Linnean Society* 64: 293-326.
- Banaszak J, 1982. Apoidea (Hymenoptera) of Warsaw and Mazovia. *Memorabilia Zoologica*, 36: 129-142.
- Bergmark L, Borg-Karlson A-K & Tengö J, 1984. Female characteristics and odour cues in mate recognition in *Dasygaster altercator* (Hym. Melittidae). *Nova Acta Regia Societatis Scientiarum Upsaliensis* 5(3): 137-143.
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J & Kunin WE, 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313 (5785) : 351-354.
- 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.
- Bischoff I, Eckelt E & Kuhlmann M, 2005. On the Biology of the Ivy-Bee *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 1993 (Hymenoptera, Apidae). *Bonner zoologische Beiträge* 53 (1/2): 27-36.
- Blagovestchenskaya NN, 1963. Giant colony of the solitary bee *Dasygaster plumipes* (PZ) (Hymenoptera, Melittidae). *Revue d'entomologie de l'U.R.S.S.*, 12 (1): 115-117.
- Cane JH, 1991. Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) - texture, moisture, Cell Depth and Climate. *Journal of the Kansas Entomological Society* 64: 406-413.
- Cane JH & Sipes S, 2006. Characterizing floral specialization by bees : analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. Dans *Plant-pollinator interactions - from specialization to generalization* (NM Waser & J Ollerton, eds), pp. 99-122. University of Chicago Press, Chicago & London.
- Danforth BN, Fang J & Sipes S, 2006a. Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 358-372.
- Danforth BN, Sipes S, Fang J & Brady SG, 2006b. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 15118-15123.
- Eickwort GE & Ginsberg HS, 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* 25:421-446
- Fabre J-H, 1857. Mémoire sur l'hypermétamorphose et les mœurs des méloïdes. *Annales des Sciences Naturelles et de Zoologie*, Paris.
- Feitz F, 2001. Découverte de *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 1993 (Hymenoptera, Colletidae) au Luxembourg. *Bulletin de la Société des Naturalistes luxembourgeois* 102 : 87-90.
- Grootaert P, De Bruyn L & De Meyer M, 1991. Catalogue of the Diptera of Belgium. Document de travail de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (I.R.S.N.B.), 338 pages.
- Jacob-Remacle A, 1989. Abeilles et guêpes de nos jardins. Gembloux: Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat, 48p.
- Jacob-Remacle A, 1990. Abeilles sauvages et pollinisation. Gembloux: Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat et Namur: Ministère de la Région Wallonne, 40p.
- Jacob-Remacle A & Jacob JP, 1990. Intérêt faunistique des sablières de Lorraine belge: l'exemple des Hyménoptères Apoïdes solitaires. *Notes fauniques de Gembloux* 21 : 13-22.
- Jacob JP & 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.
- Krzysztofak A, 1993. Studies on the biology of the solitary bees *Dasygaster altercator* HARRIS (Hymenoptera, Melittidae) - preliminary results. *Poliskie Pismo Entomologiczne* 62: 45-51.
- Lefebvre V, 1998. Weer aculeatennieuws uit Zuid-Limburg (Hymenoptera, Apidae). *Entomologische Berichten*, Amsterdam 58 : 238-240.
- Malyshev SI, 1936. The nesting habits of solitary bees (a comparative study). *Eos* 11: 201-309.
- McAlpine JF, Petreson BV, Shewell GE, Teskey HJ, Vockeroth JR & Wood DM, 1987. *Manuel of Nearctic Diptera*. Research Branch, Agriculture Canada Vol. 2, 632 pages.
- Michener CD, 2000. *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Michez D, 2002. Monographie systématique, biogéographique et écologique des Melittidae (Hymenoptera, Apoidea) de l'Ancien Monde - Premières données et premières analyses. Diplôme d'Etudes Approfondies en Sciences Agronomiques, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique), 161p.
- Michez D, Terzo M & Rasmont P, 2004a. Révision des espèces ouest-paléarctiques du genre *Dasygaster* Latreille 1802 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae). *Linzer Biologische Beiträge* 36 (2) : 847-900.
- Michez D, Terzo M & Rasmont P, 2004b. Phylogénie, biogéographie et choix floraux des abeilles oligolectiques du genre *Dasygaster* Latreille 1802 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae). *Annales de la Société entomologique de France* (n. s.) 40 (3-4) : 421-435.
- Pape T, 1987. The Sarcophagidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica* 19: 1-203.
- Peeters TMJ, Raemakers IP & Smit J, 1999. Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). *European Invertebrate Survey - Nederland*, Leiden, 230p.
- Petit J, 1996. Sur *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich 1993, abeille solitaire nouvelle pour la faune belge (Hymenoptera Apoidea). *Lambillionea* 96: 55-58.
- Petit J, 2006. Sur quelques hyménoptères aculéates nouveaux ou intéressants pour la Montagne Saint-Pierre et la région voisine (province de Liège, Belgique). *Lambillionea* 106 : 473-486.
- Pouvreau A & Loublier Y, 1995. Observation sur la biologie de *Dasygaster hirtipes* (F., 1973). *Annales de la société entomologique de France*, 31(3): 237-248.
- Proctor M, Yeo P & Lack A, 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers, London.
- Rasmont P, Ebmer PA, Banaszak J & Van der Zanden G, 1995. Hymenoptera Apoidea Gallica. Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 100(H.S.): 1-98.
- Remacle A, 2005. L'inventaire des carrières de Wallonie (Belgique): présentation générale et aspects entomologiques. *Notes fauniques de Gembloux* 57 : 73-79.
- Schmidt K & Westrich P, 1993. *Colletes hederæ* n. sp., eine bisher unerkannte, auf Efeu (*Hedera*) spezialisierte Bienenart (Hymenoptera: Apoidea). *Entomologische Zeitschrift* 103 (6), Essen: 89-112.
- Vereecken N, Toffin E, Gosselin M & Michez D, 2006. Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles psammophiles d'intérêt en Wallonie. 1. Observations printanières. *Parcs & Réserves* 61(1): 8-13.
- Villemant C, 2001. Les coléoptères méloïdés cleptoparasites de nids d'abeilles solitaires. *Insectes* 2: 7-9.
- Wcislo WT & Cane JH, 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera : Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 195-224.
- Westrich P, 1989. *Die Wildbienen Baden-Württembergs. Teil I: Lebensräume, Verhalten, Ökologie und Schutz*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Westrich P, 1990. *Die Wildbienen Baden-Württembergs. Teil II: Die Gattungen und Arten*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.