Ressources florales exploitées par quelques Apoïdes des zones cultivées en savane arborée sénégalaise durant la saison des pluies

Danielle Lobreau-Callen, Remi Coutin

► To cite this version:

Danielle Lobreau-Callen, Remi Coutin. Ressources florales exploitées par quelques Apoïdes des zones cultivées en savane arborée sénégalaise durant la saison des pluies. *Agronomie*, 1987, 7 (4), pp.231-246. hal-00884988

HAL Id: hal-00884988

<https://hal.science/hal-00884988>

Submitted on 1 Jan 1987

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ressources florales exploitées par quelques Apoïdes des zones cultivées en savane arborée sénégalaise durant la saison des pluies

Danielle LOBREAU-CALLEN & Remi COUTIN (*)

C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie du Muséum et Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, F 75005 Paris.

(*) I.N.R.A., Station de Zoologie, Route de Saint-Cyr, F 78000 Versailles.

RÉSUMÉ

Au Sénégal, en zone soudanienne, la saison des pluies s'étend sur un peu plus de 3 mois, de telle sorte que de nombreux végétaux spontanés et cultivés présentent une floraison groupée sur un court laps de temps ; ceux étudiés correspondent à 5 types de groupements bien définis.

Quinze espèces d'Apoïdes appartenant aux genres *Xylocopa* spp., *Anthophora* s. l., *Megachile* s. l. et *Tetralonia* sp. capturées en cours de butinage sur un petit nombre de plantes, ont fait l'objet d'une étude comparative afin de déterminer si elles effectuent un choix qui tient compte : du phénotype de la plante, de la morphologie florale ou pollinique ou des deux ensemble. Les groupements végétaux dans lesquels ces insectes ont butiné sont également pris en considération.

Le comportement de collecte est fort différent selon que l'individu visite une fleur pour se nourrir en ingérant du pollen, ou pour ramasser ce dernier sur ses pattes postérieures ou sa brosse ventrale, et constituer peu à peu dans chaque cellule la réserve alimentaire ou « pain d'abeille » de la larve.

L'usure des poils du revêtement dorsal du mésothorax, en accroissant très fortement la rétention des grains de pollen est cependant un facteur défavorable à la pollinisation croisée des fleurs visitées.

Mots clés additionnels : *Interrelations Plantes/Apoïdes solitaires, pollens collectés, Anthophora s. l., Megachile s. l., Xylocopa s. l.*

SUMMARY

Beneficial floral resources for Apoidea in cultivated areas of the arboreal savannah of Senegal during the rainy season.

In the sudanian zone of Senegal the rainy season lasts a little more than 3 months, so that plenty of wild and cultivated plants flower together over a short space of time ; we studied species belonging to 5 well defined groups. About fifteen species of Apoidea from the 4 genera *Xylocopa* spp., *Anthophora* s. l., *Megachile* s. l. and *Tetralonia* sp., captured during foraging activity, were studied to determine if they selected flowers according to floral or pollen morphology, or both. The vegetation types in which these insects foraged were also taken into consideration. Foraging behaviour was very different according to whether the insect visited a flower for feeding purposes, when the pollen is swallowed, or for gathering larval food-pollen in the corbicula on their hind-legs or on the ventral brush, to be deposited in each nest cell. The wear of the dorsal hairs of the mesothorax, while strongly favouring the retention of pollen grains, was nevertheless an unfavourable factor as regards the cross-pollination of the flowers visited.

Additional key words : *Host-plant/solitary bee interrelations, collected pollen, Anthophora s. l. (digger-bees), Megachile s. l. (leafcutting bees), Xylocopa s. l. (carpenter bees).*

I. INTRODUCTION

Les rapports mutualistes existant entre les plantes et les insectes, où chacun des partenaires tire réciproquement des bénéfices, commencent à être bien connus, du moins dans les régions tempérées. C'est le cas des « mécanismes de la pollinisation entomogame chez la plante et de récolte de pollen chez l'insecte, en particu-

lier chez les Hyménoptères Apoïdes » (GILLON, 1986), les femelles de ces derniers étant souvent inféodées à certaines plantes pour l'alimentation de leurs larves.

Des exemples de « coévolution cumulative » (GILLON, 1986) plantes/hyménoptères dans lesquels deux cladogrammes parallèles ont pu être mis en évidence ont été décrits ; mais ils sont très peu nombreux pour les régions tropicales. Il s'agit par exemple des interre-

lations *Ficus* (Moraceae)/Agaonidae (Hyménoptères) (LACHAISE, 1982, BAIJNATH & RAMCHARUM, 1983, JERMY, 1984), *Krameriaceae*, *Malpighiaceae*/Anthophoridae (LOBREAU-CALLEN, 1983a, b).

Les phénomènes de relations mutualistes plantes/abeilles, se traduisant par une simple coadaptation, sont les plus fréquents et parfaitement bien cernés pour les régions tempérées (MCGREGOR, 1976, TASEI, 1977), plus rares pour les pays tropicaux (BUCHMAN, 1983, HURD, 1978, VOGEL, 1974). Pour l'Afrique, elles sont pratiquement inexistantes. Ces rapports sont parfois saisonniers comme c'est le cas des *Malpighiaceae* des régions semi-arides dont les floraisons chasmogames allogames ne se produisent que durant la saison d'envol et de grande activité des abeilles pollinisatrices spécialisées. Pendant toute la durée des stades larvaires et de la nymphose, les fleurs sont toutes cleistogames.

Des analyses polliniques ont été entreprises dans le but de mettre en évidence les interrelations coadaptatives, voire même coévolutives susceptibles d'exister entre quelques abeilles solitaires du Sénégal à la saison où elles sont les plus actives, et les plantes qu'elles butinent.

En outre, l'évaluation du niveau évolutif des taxons choisis pour le butinage dans l'ensemble de la classification phylétique des Angiospermes est essentielle, du fait notamment de la correspondance existant entre la morphologie florale et la composition chimique des nectars (BAKER & BAKER, 1983, SOUTHWICK *et al.*, 1981).

Une telle étude contribue également à mettre en évidence l'action pollinisatrice ou phytophage, selon les cas, des abeilles sur la dynamique de la végétation. Il est d'ailleurs déjà bien connu que de nombreuses abeilles solitaires butinent en priorité les floraisons de la canopée ou celle des arbres les plus hauts, en forêt sèche ou en savane arborée au Costa Rica (FRANKIE, 1975 ; FRANKIE *et al.*, 1983 ; FRANKIE & HABER, 1983).

II. MÉTHODES ET TECHNIQUES

A. Matériel et méthodes

Les Apoïdes qui font l'objet de cette étude appartiennent à 3 espèces du genre *Xylocopa* : *X. olivacea* F., *X. pubescens* Spin. et *X. inconstans* Smith. ; à 9 espèces du genre *Megachile* (sens large) : *Amegachile geoffreyi* Ckll., *Eurymella eurymera* Sm., *E. tetracantha* Cock., *Eutricharaea azarica* Ckll., *E. concinna* Sm., *Paracella semivenusta* Ckll., *Neglectella stefanelii* Friese, *Platysta platystoma* Post., *Pl. sanguinea* ; à 3 espèces d'*Anthophora* (sens large) : *Anthophora nubisa* Lep., *Amegelia torrida* Sm., *Amegelia* sp. et à un *Tetralonia* sp.

Ces insectes ont tous été capturés en cours de butinage durant les mois de septembre à novembre, pendant 4 années, de 1966 à 1970, afin de pallier aux décalages saisonniers exceptionnels. Le choix de cette saison qui correspond à la seconde moitié et à la fin de la saison des pluies, se justifie par la grande activité de ces insectes approvisionnant les cellules larvaires. Les heures où ces abeilles sont les plus affairées étant les

plus chaudes de la journée, c'est donc entre 14 et 18 h qu'elles ont été capturées, asphyxiées à l'acétate d'éthyle et mises en collection.

Les plantes sur lesquelles les Apoïdes butinaient ont été photographiées ou récoltées pour identification et mises en herbier. Leur identification a été assurée par H. MERLIER (CIRAD) et par J. P. LEBRUN (IMVT, Maisons-Alfort).

Parmi les 800 Apoïdes femelles capturés, seulement une centaine d'entre eux portent des pelotes permettant d'en analyser les pollens. L'exine du pollen étant parfaitement bien conservée du fait de sa structure, l'identification de ce dernier est toujours possible, même si plusieurs années séparent capture et identification.

Le pollen amassé par chaque insecte soit sur les brosse collectrices du métatarse des pattes postérieures (*Xylocopa*, *Anthophora*), soit sur la brosse abdominale (*Megachile*), a été prélevé directement sur ces insectes.

Pour une meilleure étude du comportement des insectes vis-à-vis de la végétation, il est nécessaire d'établir la distinction entre les plantes butinées pour la confection des rations alimentaires du couvain et celles visitées pour l'alimentation des adultes. Pour cela, certains insectes, 1 ou 2 par espèce, ont été disséqués après ramollissement dans l'eau. Le tractus digestif, thoracique d'une part et abdominal d'autre part ont été traités séparément pour isoler le pollen et l'analyser.

B. Techniques

Après avoir été préalablement hydratés avec une goutte d'eau, directement sur la brosse collectrice de la patte gauche, parfois sur les 2 pattes pour comparaison, les pollens ont été prélevés à l'aide d'un tube capillaire, puis rincés à l'acide acétique, enfin acétolysés et rincés à l'eau soit sur lame, soit dans un tube à centrifuger, selon les techniques modifiées d'ERDTMAN, 1952, HOU, 1969, DYER & SKINN, 1978 et LOBREAU-CALLEN & CALLEN, 1982.

Pour établir les proportions des divers taxons botaniques, les comptages ont porté sur 250 à 600 grains de telle sorte que tous les types polliniques aient pu être rencontrés.

Les pollens ingérés ont également été traités selon la méthode d'Erdtman, puis, si nécessaire, par une solution de potasse à 5 ou 10 p. 100, ou encore de papaine, solvant des protéines.

III. ANALYSE DES RÉSULTATS ET DISCUSSION

A. Résultats

Les résultats de la centaine d'analyses polliniques sont résumés dans plusieurs tableaux complémentaires. Le tableau 1 donne le pourcentage de pollens rencontrés pour chaque espèce. Lorsque ce dernier est inférieur à 0,3 %, il est indiqué par ϵ . Seules les récoltes polliniques de *Tetralonia* ne figurent pas dans les tableaux.

TABLEAU 1A

Résultats synthétiques des analyses polliniques des pelotes portées
par la patte arrière gauche des *Anthophora s. l.*

Synthetic results of the pollen analysis of the corbicula
on the hind-legs of *Anthophora s. l.*

	<i>Amegilia torrida</i> (1 individu)				<i>Amegilia</i> sp. (5 individus)				<i>Anthophora nubisa</i> (1 individu)				<i>Anthophora s. l.</i> indéterminée (4 individus)			
	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d
Acanthaceae																
<i>Hygrophila senegalensis</i>							3								1	
Apocynaceae																
<i>Thevetia neriifolia</i>									1							
Asteraceae																
<i>Centaurea senegalensis</i>							1									
<i>Helianthus annuus</i>															1	
Caesalpiniaceae																
<i>Cassia</i> spp.	1				1				1						2	
Convolvulaceae																
<i>Ipomoea</i> dont <i>I. batatas</i>					1											
Cucurbitaceae																
<i>Cucumis</i> sp.					1											
Malvaceae																
<i>Pavonia</i> sp.					1											
Papilionaceae																
<i>Tephrosia purpurea</i>				1												
Pedaliaceae																
<i>Sesamum alatum</i>							1									
Portulacaceae																
<i>Portulaca</i> sp.														1		
Rubiaceae																
<i>Mitracarpus villosus</i>					1											
<i>Kauhotia grandiflora</i>					1											
Verbenaceae																
<i>Lantana camara</i>							1									

Nombre d'échantillons portant : $\varepsilon \leq a < 25\%$, $25 \leq b < 50\%$, $50 \leq c < 75\%$, $75 \leq d \leq 100\%$ de pollen de chaque espèce déterminée.

Number of samples with : $\varepsilon \leq a < 25\%$, $25 \leq b < 50\%$, $50 \leq c < 75\%$, $75 \leq d \leq 100\%$ of pollen grains of each determined species.

ε indique que le pourcentage en pollen est inférieur à 0,3 %.

ε % pollen less than 0.3 %.

Dans les tableaux suivants, les caractères morphologiques et floraux des espèces butinées ainsi que les groupements végétaux auxquels ils appartiennent sont résumés. Figurent également les probabilités de pollinisation des abeilles pour ces fleurs après analyse comparative de la morphologie florale et de celle des insectes.

Les caractères polliniques sont illustrés par les figures 1 à 29. La morphologie des divers types de poils des insectes sur lesquels le pollen est déposé lors du butinage est représenté dans les figures 1 à 6.

B. Discussion

1. Comportement des Apoïdes

Lors de leur activité de récolte, les Apoïdes brossent ou secouent violemment les anthères de telle sorte que plusieurs grains s'attachent à l'abdomen et parfois sur le dos de l'insecte (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979).

La collecte du pollen et sa rétention sur les corbicules des pattes ou des brosses ventrales sont assurées par

des poils allongés et chevronnés ; certains élargis et spatulés à leur extrémité formant arrêtoir (fig. 1, 2, 5, 6). Ces derniers retiennent fortement le pollen qui y est projeté activement par l'insecte. L'adhérence du pollen est renforcée par la présence de « pollen-coat », substance glyco-lipo-protéinique située à la surface ou dans les espaces libres de l'exine.

Au cours de la visite des fleurs, le dépôt du pollen sur le dos est passif, plus ou moins important selon l'âge de l'insecte. Lorsque les poils d'aspect plumeux qui recouvrent la partie dorsale de la tête et les sclérites thoraciques sont entiers, en particulier chez l'insecte jeune, le pollen qui s'y dépose n'est pas retenu prisonnier (fig. 3). La présence de quelques grains provient simplement du frôlement des étamines par le dos de l'insecte ou d'un phénomène électrostatique, la plante étant chargée négativement et l'abeille positivement lorsqu'elle est en mouvement (ERICKSON & BUCHMAN, 1983). Lorsque ces poils sont usés et cassés chez les insectes âgés, le pollen est fortement fixé et comme collé en une seule couche directement sur les sclérites (fig. 4).

TABLEAU 1B

Résultats synthétiques des analyses polliniques des pelotes de la brosse abdominale de *Megachile s. l.*
 Synthetic results of the pollen analysis of the corbicula on the ventral brush of *Megachile s. l.*

	<i>Amegachile geoffreyi</i> (4 individus)	<i>Eurymella eurymera</i> (4 individus)	<i>Eurymella tetracantha</i> (1 individu)	<i>Eutricharaea azarica</i> (2 individus)	<i>Eutricharaea concinna</i> (1 individu)	<i>Paracella semivenusta</i> (1 individu)	<i>Platysta platystoma</i> (2 individus)	<i>Platysta sanguinea</i> (1 individu)	<i>Neglectella stefanelii</i> (2 échantillons)
	a b c d	a b c d	a b c d	a b c d	a b c d	a b c d	a b c d	a b c d	a b c d
Acanthaceae									
<i>Justicia striata</i> s. l.	1					1			
Convolvulaceae									
<i>Ipomoea</i> (dont <i>I. batatas</i>)							1		
Lamiaceae									
<i>Ocimum</i> cf. <i>basilicum</i>							1		
Linaceae									
<i>Hugonia planchonii</i>							1		
Papilionaceae									
<i>Sesbania pachycarpa</i>		1 3	4 1					2 1	1
<i>Tephrosia</i> spp.			1						1
<i>Indigofera</i> sp.									
<i>Crotalaria</i> sp.	1		1	1 1	1	1		1	1
<i>Alysicarpus</i> sp. cf. <i>Ormocarpum</i>						1 1			
Tiliaceae									
<i>Corchorus olitorius</i>		1							
Zygophyllaceae									
<i>Fagonia cretica</i>				1	1				

Nombre d'échantillons portant : $\varepsilon \leq a < 25\%$, $25 \leq b < 50\%$, $50 \leq c < 75\%$, $75 \leq d \leq 100\%$ de pollen de chaque espèce déterminée.
 Number of samples with : $\varepsilon \leq a < 25\%$, $25 \leq b < 50\%$, $50 \leq c < 75\%$, $75 \leq d \leq 100\%$ of pollen grains of each determined species.
 ε indique que le pourcentage en pollen est inférieur à 0,3 %.
 ε % pollen less than 0.3 %.

Ainsi, l'intense activité déployée par une abeille « jeune » pour l'approvisionnement de ses cellules aurait pour conséquence un transport plus actif du pollen de plante à plante. C'est par exemple le cas de l'*Ocimum basilicum* L. visité par la mégachile *P. platystoma* ; c'est aussi celui de *Sesamum* sp. visité principalement par *Anthophora* sp.

Il est évident que dans le cas des individus les plus jeunes, lors du contact du dos avec les stigmates, les grains de pollen posés à la surface des poils ramifiés et non adhérents sont plus facilement recueillis par le stigmate. En revanche, dans le cas des insectes âgés, le pollen fortement fixé aux sclérites est difficilement repris par les stigmates et l'abeille serait alors une pollinisatrice moins efficace.

Lorsque les styles sont courts, sessiles ou mêlés aux étamines, la pollinisation se fait par frottement des stigmates sur la face ventrale de l'abeille, ce qui correspond toujours à un comportement de collecte intense de pollen pour l'approvisionnement de la cellule (ex. *Megachile*). Là encore, les insectes « jeunes » seraient les pollinisateurs les plus efficaces en raison de leur intense activité de récolte.

2. Végétaux visités sur les Apoïdes d'après la composition pollinique des pelotes

Parmi les Apoïdes étudiés, certains marquent une préférence pour un taxon botanique défini. C'est ainsi

que le genre *Tetralonia* est monolectique. Il est le principal pollinisateur des espèces d'*Ipomoea* (*Convolvulaceae*). L'individu étudié n'avait récolté du pollen que sur *Ipomoea batatas* (L.) Lam., cultivé dans la région.

Les 3 autres genres : *Xylocopa*, *Anthophora*, *Megachile* s. l., sont polylectiques (tabl. 1) quelles que soient les dimensions des insectes. Au cours d'un seul voyage, ils amassent habituellement le pollen d'une à 4 espèces botaniques différentes, parfois davantage, jusqu'à 11.

Chez les espèces de grande taille comme *Xylocopa inconstans*, il n'existe pas de relation entre la taille de l'insecte et celle du pollen. C'est ainsi que *Paracella semivenusta* qui mesure 35 mm de long a récolté du pollen d'*Alysicarpus* sp. (50 μ m environ) (fig. 16) en mélange avec des pollens d'*Ormocarpum* sp. (15 μ m) (fig. 18), de *Crotalaria* sp. (19 μ m) (fig. 7) et de *Justicia* sp. (32 μ m) (fig. 8, 9).

Les pollens des fleurs sur lesquelles les *Anthophora* et les *Megachile* ont été capturées, sont toujours retrouvés, au cours de l'analyse, fixés aux brosses tarsales ou ventrales de ces Apoïdes : par exemple, les pollens d'*Hygrophila senegalensis* (Nees) Anders (fig. 26), de *Lantana camara* L., de *Mitracarpus villosus* (Sw.) DC (fig. 29), de *Sesbania* sp. (fig. 17), de *Tephrosia* sp. et de *Thevetia neriifolia* Juss. pour les anthophores, ou de *Sesbania pachycarpa* (fig. 5) et de *Crotalaria* sp. pour les mégachiles. En revanche, les pollens des fleurs sur lesquelles les xylocopes ont été capturés ne sont pas nécessairement retrouvés sur les

TABLEAU 1C

Résultats synthétiques des analyses polliniques des pelotes portées
par la patte postérieure gauche des *Xylocopa*.

Synthetic results of the pollen analysis of the corbicula
on the left hind-legs of *Xylocopa*.

	<i>Xylocopa inconstans</i> (7 individus)				<i>Xylocopa olivacea</i> (23 individus)				<i>Xylocopa pubescens</i> (8 individus)			
	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d
Acanthaceae												
<i>Justicia striata</i> s. l.	2				1							
<i>Hygrophila senegalensis</i>					4							
Amaranthaceae	1											
Asteraceae												
<i>Centaurea senegalensis</i>	1											
<i>Helianthus annuus</i>	1						4		1	1		
<i>Helianthus annuus</i> hybride				1	1							
Caesalpiniaceae												
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	1											
<i>Cassia</i> spp.	2				4		3		1	1		1
<i>Delonix regia</i>	1											
Cucurbitaceae												
<i>Cucumis</i> sp.	1				1							
<i>Luffa</i> sp.	1				1				1			
Euphorbiaceae												
<i>Croton</i> sp.	1											
Malvaceae												
<i>Pavonia</i> sp.	1				2							
Meliaceae												
Cf. <i>Khaya senegalensis</i>	1											
Myrtaceae												
<i>Syzygium</i> sp.	1											
Papilionaceae												
<i>Crotalaria</i> spp.	2				3		1		1			1
<i>Tephrosia</i> sp.	1		1				3		1			
<i>Sesbania</i> dont <i>S. pachycarpa</i>	1		4		3		9		1			3
<i>Indigofera</i> (2 espèces)	1											
<i>Vigna unguiculata</i>	1				2		1					
Cf. <i>Pseudarthria</i> sp.						1						
Pedaliaceae												
<i>Sesamum alatum</i>	1											
Polygalaceae												
<i>Polygala</i> sp.	1											
Portulacaceae												
<i>Portulaca</i> sp.	1											
Rubiaceae												
<i>Borreria</i> cf. <i>bambusicola</i>					2							
<i>Spermacoce ruelliae</i>	1											
Tiliaceae												
<i>Corchorus olitorius</i>	1				1							
Verbenaceae												
<i>Lantana camara</i>									1			
Dicotylédone indéterminée					2						1	
Commelinaceae												
<i>Commelina forskalei</i>	1											
Liliaceae												
<i>Aloes</i> sp.	1						1					
Poaceae												
<i>Zea mais</i>	1											
Indéterminées	1				4	1	1					

Nombre d'échantillons portant : $\varepsilon \leq a < 25 \%$, $25 \leq b < 50 \%$, $50 \leq c < 75 \%$, $75 \leq d \leq 100 \%$ de pollen de chaque espèce déterminée.
Number of samples with : $\varepsilon \leq a < 25 \%$, $25 \leq b < 50 \%$, $50 \leq c < 75 \%$, $75 \leq d \leq 100 \%$ of pollen grains of each determined species.

ε indique que le pourcentage en pollen de l'espèce considérée est inférieur à 0,3 %.

ε % pollen grains of the considered species less than 0.3 %.

Figures 1 à 4 - = 100 μm.

Figures 5 à 7 - = 10 μm.

métatarses ou sur le métasternum de l'insecte, malgré des analyses minutieuses portant parfois sur chacune des deux pelotes. Parmi ceux-ci, un seul individu de *Xylocopa olivacea* capturé sur *Sesbania* sp. portait des pelotes qui n'avaient pas la même composition : l'une d'entre elles contenait uniquement du pollen de *Tephrosia*, l'autre 60 p. 100 de grains de *Sesbania* sp. et 40 p. 100 de *Tephrosia* sp. (fig. 6). Il semble donc que ces Apoïdes confectionnent, soit les 2 pelotes en même temps : ces dernières ont alors la même composition, ce qui est le cas le plus fréquent ; soit au contraire une première pelote, homogène, puis la seconde, qu'elles complètent éventuellement avec le pollen d'une autre espèce botanique.

Certains individus de *Xylocopa* capturés en cours de butinage sur des Lamiales : *Clerodendron* sp., *Lantana camara*, *Ocimum basilicum*, n'ont cependant pas collecté de pollen sur ces plantes (LOBREAU-CALLEN & COUTIN, 1984). Or, la morphologie et la biologie de ces fleurs, toutes tubulaires, sont telles que l'insecte ne peut pas en récolter volontairement le pollen, mais en exploite le nectar. Pour cela elles le dérobent en perforant la base des corolles (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). Il est clair, qu'au cours d'un seul voyage, un même individu de xylocope récolte soit du pollen, soit du nectar, soit les deux, selon le type de fleur.

Quel que soit le genre d'Apoïde étudié, plusieurs espèces botaniques ne sont présentes que par une très petite quantité de leurs pollens en proportion inférieure à 0,5 p. 100 du nombre de grains constituant la pelote. Quelle peut être la cause de ce phénomène ? En particulier, l'insecte n'aurait-il pas absorbé préférentiellement ce pollen pour sa propre nourriture ?

3. Examen comparatif des pollens contenus dans le tube digestif et celui des pelotes

Chez l'anthophore et la mégachile disséquées, la partie antérieure du tube digestif ne contient aucun pollen dans sa partie thoracique à la différence de la partie postérieure abdominale qui en est largement pourvue. Au contraire, chez les deux individus de *Xylocopa olivacea* examinés, cette partie antérieure, comme la par-

tie postérieure, renfermait, toutes proportions gardées, une grande quantité de pollens.

Dans l'ensemble de ces genres, les pollens extraits des tubes digestifs ont une exine en parfait état de conservation. Seuls les grains les plus gros (*Cassia* par exemple) sont parfois brisés, déchirés ou perforés par les mandibules lors du « broyage » des étamines. Les exines ne sont pas détériorées par les sucs digestifs qui agissent ainsi sur le contenu des grains à travers les parois. Les exines des pollens renfermés dans les excréments sont pressées et donc déformées, aplaties le plus souvent parallèlement aux ouvertures.

— Pollens collectés et ingérés par l'anthophore, *Amegelia torrida*, capturée sur *Tephrosia purpurea* Pers.

Le contenu digestif est différent de celui des pelotes, tant par les proportions des principaux types polliniques que par le nombre d'espèces botaniques représentées (tabl. 2).

— Pollens collectés par la mégachile, *Amegachile geoffreyi*, capturée sur *Sesbania pachycarpa*.

Comme dans le cas précédent, la composition du contenu du tube digestif est plus variée que celle de la pelote portée par la brosse ventrale (tabl. 3).

— Pollens collectés par deux individus de *Xylocopa olivacea* :

X. olivacea capturé sur *Helianthus annuus*.

A l'exception d'un individu sur 5 qui portait sur ses pelotes du pollen de *Papilionaceae* (tabl. 4), les 4 autres capturés en cours de butinage sur *H. annuus* n'avaient pratiquement récolté que du pollen de tournesol, jusqu'à 99 p. 100.

L'examen du contenu de son tube digestif a conduit à la même constatation. Il semblerait donc que cet individu était fortuitement de passage sur le capitule qu'il n'a pas eu l'opportunité d'exploiter.

X. olivacea capturé sur *Sesbania pachycarpa*.

La composition pollinique de l'ingestat et celle du contenu de la pelote sont assez comparables (tabl. 5) : il est vraisemblable que le polylectisme des xylocoptes est aussi important pour l'alimentation de l'adulte que pour celle de ses larves.

Figure 1

Soies chevronnées du tarse de la patte postérieure d'un individu de *Xylocopa olivacea* capturé sur une inflorescence d'*Helianthus annuus*, Sénégal, Bambey, 24 septembre 1966.

Tarsal herring-bone bristles of the hind-leg of *Xylocopa olivacea* after foraging on sunflower capitulum.

Figure 2

Soies à arrêtoir de la corbeille tarsale du même individu, la pelote de pollen étant retirée.

On the same specimen, bristles of corbicula with widen end, without pollen ball.

Figure 3

Soies mésonotales plumeuses entières, ne retenant pas le pollen, insérées au niveau d'une suture dorsale du thorax d'un individu femelle de *Platysta platystoma* capturé sur *Sesbania pachycarpa*, Sénégal, Bambey, 6 octobre 1969.

Mesonotal whole feather-shape bristles of *Platysta platystoma* inserted between two sclerites. They are unable to retain pollen strongly.

Figure 4

Soies mésonotales brisées du même individu. Dans ces conditions le pollen est transporté passivement au fond des cupules d'insertion des soies.

Mesonotal broken bristles of the same specimen of *P. platystoma* ; pollen grains adhere to the basal cupules around bristle-base.

Figure 5

Pollen de *Sesbania* sp. sur la brosse ventrale d'un *Platysta platystoma*.

Sesbania sp. pollen in the same situation.

Figure 6

Pollens de *Sesbania* sp. et de *Tephrosia* sp. sur les soies chevronnées de la patte postérieure d'un individu femelle de *Xylocopa olivacea*.

Sesbania and *Tephrosia* pollen on herring-bone bristles of hind-leg of *X. olivacea*.

Figure 7

Soies chevronnées de la corbeille de la patte postérieure d'une femelle de *Xylocopa olivacea* portant du pollen de *Crotalaria* sp.

Herring-bone bristles of hind-leg corbicula of *X. olivacea*.

Figures 22, 27 et 28 — = 1 μ m.

Figures 25, 26 et 29 — = 10 μ m.

Autres figures $\times$ 1 000.

Enfin, constatation qui demanderait une étude plus approfondie doublée d'observations comportementales : pourquoi une telle abondance de pollens à l'intérieur de l'intestin antérieur des xylocopes ? S'agit-il de pollens destinés à être régurgités pour la confection de la pâte pollinique ou non, étant donné que la proportion entre le nombre de grains de pollens des différents taxons est sensiblement plus proche de celle observée sur les pelotes que de celle contenue dans le tractus digestif abdominal.

4. Caractères floraux des taxons butinés

L'analyse pollinique des contenus digestifs et des récoltes destinées à l'alimentation des larves montre une certaine différence. La sélection des espèces végétales correspond-elle à plusieurs types floraux ?

Dans le tableau 6 sont résumés les principaux caractères floraux attractifs pour les abeilles dans les espèces ayant fait l'objet de récoltes. Ces caractères sont : la symétrie des inflorescences lorsqu'elles sont denses ;

Figures 8 à 29

Morphologie des pollens rencontrés dans les pelotes des Apoïdes solitaires.

Morphology of the pollen grains found in the corbícula of the solitary Apoïds.

Figures 8-9

Justicia striata, apertures, exine tectée perforée ou réticulée.

Justicia striata, apertures, tectate and perforate or reticulate exine.

Figure 10

Hugonia planchoni, vue polaire, exine clavée avec des microépines.

Hugonia planchoni, polar view, clavate exine with microechinules.

Figure 11

Helianthus annuus, pollen d'un individu polyploïde, coupe optique équatoriale, tectum structuré avec des columelles, cavae.

Helianthus annuus, pollen of a polyploid specimen, equatorial optical cross, tectum structured with columellae, cavae.

Figure 12

Corchorus olitorius, intercolpium.

Corchorus olitorius, intercolpium.

Figures 13-14

Fagonia cretica, 13, apertures, réseau ; 14, coupe optique méridienne.

Fagonia cretica, 13, apertures, net ; 14, meridional optical cross.

Figure 15

Polygala sp., apertures nombreuses, toutes centrées sur l'équateur.

Polygala sp., numerous apertures, all centred on the equator.

Figure 16

Alysicarpus ovalifolius, sillon et tectum finement verruqueux.

Alysicarpus ovalifolius, ectoaperture and finely verrucate tectum.

Figure 17

Sesbania sp., apertures, marge lisse, réseau.

Sesbania sp., apertures, smooth margin, net.

Figure 18

Cf. Ormocarpum sp., intercolpium.

Cf. Ormocarpum sp., intercolpium.

Figure 19

Commelina forskalaei, épines tectales alignées en bandes parallèles.

Commelina forskalaei, tectale spinules aligned in parallel bands.

Figure 20

Borreria scaber, vue polaire, tectum perforé et échinulé.

Borreria scaber, polar view, perforate and echinulate tectum.

Figure 21

Ocimum basilicum, pollen colpé, réseau à larges mailles obstruées par un tectum perforé, reposant sur de fines columelles, mur simpli-columellé.

Ocimum basilicum, colpate pollen, net with wide mesh blocked by a perforate tectum layed on fine columellae, simplicolumellate wall.

Figure 22

Sesamum alatum, cassure de l'exine dans un intercolpium, couche infratectale columellaire.

Sesamum alatum, break of the exine in an intercolpium, columellar infratectal layer.

Figure 23

Borreria cf. bumbusicola, apertures nombreuses, tectum échinulé, perforé, columelles.

Borreria cf. bambusicola, apertures, echinulate and perforate tectum, columellae.

Figures 24-25

Delonix regia, 24, apertures, réseau à larges mailles ; 25, même pollen, membrane aperturale granuleuse, mur simplicolumellé, clavae (cl) dans les mailles.

Delonix regia, 24, apertures, net with broad mesh ; 25, same pollen, granulate apertural membrane, simplicolumellate wall, clavae in the meshes.

Figure 26

Hygrophila sp. sur Xylocopa olivacea, 8 nov. 1968.

Hygrophila sp. on Xylocopa olivacea.

Figures 27-28

Croton sp., cassure de l'exine, clavae sur un mince tectum, columelles courtes, sole lisse, endexine endosculptée ; 28, structure « crottonoïde » vue au microscope électronique à balayage.

Croton sp., break of the exine, clavae on a thin tectum, short columellae, smooth foot-layer, endosculpturate endexine ; 28, "crottonoid structure" viewed with the SeM.

Figure 29

Mitracarpus sp. sur Amegelia sp., 29 oct. 1968.

Pollen of Mitracarpus sp. on Amegelia sp.

Figures 1 à 7, 26 et 29, pollens non traités ;

Figures 8 à 25, 27, 28, pollens acétolysés.

Figures 1 to 7, 26 and 29, non acetolysed pollen ;

Figures 8 to 25, 27, 28, acetolysed pollen.

Les pollens vus au microscope photonique (fig. 8 à 21, 23, 24) sont tous au grossissement 1 000.

Pollen grains viewed with the light microscope (fig. 8 to 21, 23, 24) all magnified by 1 000.

Abbreviations : C = Columelles ; Cv = cavae ; Cl = clava ; E = endexine ; M = membrane aperturale ; S = sole ; T = tectum.

Abbreviations : C = columellae ; Cv = cavae ; Cl = clavae ; E = endexine ; M = apertural membrane ; S = foot-layer ; T = tectum.

TABLEAU 2

Proportion entre les pollens des 5 taxons botaniques contenus dans le tube digestif et dans l'une des pelotes d'un individu femelle de l'Anthophoridae, Amegelia torrida qui butinait les fleurs d'un pied de Tephrosia purpurea.

Proportion of pollen from five plant taxa in the hind-intestine and on the corbícula of one hind-leg of Amegelia torrida, after foraging on Tephrosia purpurea flowers.

Taxons botaniques Botanical taxons	Famille Family	Type floral Floral type	Matériel récolté Harvesting	Pourcentage des pollens récoltés Per cent of pollen	
				Tube digestif Hind-intestine	Pelote Pollen-ball
<i>Cassia absus</i> , <i>C. siamea</i>	<i>Caesalpiniaceae</i>	Z	P	84,0	12,0
<i>Tephrosia purpurea</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	5,8	88,0
<i>Corchorus olitorius</i>	<i>Tiliaceae</i>	A	N, P	9,4	
<i>Casuarina equisetifolia</i>	<i>Casuarinaceae</i>	A	P	ε	
Indéterminés	<i>Combretaceae</i>	A	N, P	ε	

A = actinomorphe ; Z = zygomorphe ; N = nectar ; P = pollen ; ε indique que le pourcentage de pollen de l'espèce considérée est inférieur à 0,3 %.

A = actinomorphic ; Z = zygomorphic ; N = nectar ; P = pollen grains ; ε % pollen grains less than 0.3 %.

TABLEAU 3

Proportion entre les pollens des 3 taxons botaniques contenus dans le tube digestif et sur la brosse ventrale d'un individu femelle de la Megachilidae, Amegelia geoffreyi qui butinait les fleurs d'un pied de Sesbania pachycarpa.

Proportion of pollen from three plant taxa in the hind-intestine and on the ventral brush of an Amegachile geoffreyi female, Sesbania pachycarpa flowers.

Taxons botaniques Botanical taxons	Famille Family	Type floral Floral type	Matériel récolté Harvesting	Pourcentage des pollens récoltés Per cent of pollen	
				Tube digestif Hind-intestine	Pelote Pollen-ball
<i>Sesbania pachycarpa</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	54,0	100
<i>Crotalaria</i> sp.	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	45,8	
<i>Justicia striata</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	ε	

A = actinomorphe ; Z = zygomorphe ; N = nectar ; P = pollen ; ε indique que le pourcentage de pollen est inférieur à 0,3 %.

A = actinomorphic ; Z = zygomorphic ; N = nectar ; P = pollen grains ; ε % pollen grains less than 0.3 %.

TABLEAU 4

Proportion entre les pollens des 6 taxons botaniques contenus dans le tube digestif et portés par chacune des pattes d'un individu femelle de Xylocopa olivacea qui butinait un capitule d'Helianthus annuus.

Proportion of pollen from six plant taxa in the hind-intestine and on each corbícula of the hind-legs of a Xylocopa olivacea female, after foraging on a Helianthus annuus capitulum.

Taxons botaniques Botanical taxons	Famille Family	Type floral Floral type	Matériel récolté Harvesting	Pourcentage des pollens récoltés Per cent of pollen		
				Tube digestif Hind-intestine	Pelote Pollen-ball	
					D	G
<i>Sesbania pachycarpa</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	55,8	ε	60,0
<i>Tephrosia purpurea</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	43,3	99,9	40,0
<i>Alchornea</i> sp.	<i>Euphorbiaceae</i>	A	N, P	ε		
<i>Cassia absus</i> , <i>C. siamea</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	P	0,6		
<i>Crotalaria</i> sp.	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P		ε	
<i>Pavonia hirsuta</i>	<i>Malvaceae</i>	A	N, P		ε	

A = actinomorphe ; Z = zygomorphe ; N = nectar ; P = pollen ; ε indique que le pourcentage de pollen est inférieur à 0,3 %.

D = droite ; G = gauche.

A = actinomorphic ; Z = zygomorphic ; N = nectar ; P = pollen ; ε % pollen grains less than 0.3 %.

D = right leg ; G = left leg.

TABLEAU 5

Proportion entre les pollens des 7 taxons botaniques contenus dans le tube digestif et ceux de l'une des pelotes d'un individu femelle de *Xylocopa olivacea* capturé sur les fleurs d'un pied de *Sesbania pachycarpa*.

Proportion of pollen from seven plant taxa in the hind-intestine and on the corbícula of one hind-leg of a *Xylocopa olivacea* female after foraging on *Sesbania pachycarpa* flowers.

Taxons botaniques Botanical taxons	Famille Family	Type floral Floral type	Matériel récolté Harvesting	Pourcentage des pollens récoltés Per cent of pollen	
				Tube digestif Hind-intestine	Pelote Pollen-ball
<i>Cassia absus</i> , <i>Cassia siamea</i>	<i>Caesalpinaceae</i>	Z	P	91,7	81,6
<i>Justicia striata</i>	<i>Acanthaceae</i>	Z	N, P	6,9	15,3
<i>Sesbania pachycarpa</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	0,4	1,2
<i>Vigna unguiculata</i>	<i>Papilionaceae</i>	Z	N, P	0,7	
<i>Cucumis</i> sp.	<i>Cucurbitaceae</i>	Z	N, P	ε	0,4
<i>Commelina forskalaei</i>	<i>Commelinaceae</i>	Z	N, P		ε
<i>Borreria</i> sp.	<i>Rubiaceae</i>	Z	P		ε
Indéterminés			P		ε

A = actinomorphe ; Z = zygomorphe ; N = nectar ; P = pollen ; ε indique que le pourcentage de pollen est inférieur à 0,3 %.

A = actinomorphic ; Z = zygomorphic ; N = nectar ; P = pollen ; ε % pollen grains of the considered species less than 0.3 %.

les abeilles ne voyant que l'ensemble, ou celle des fleurs lorsqu'elles sont isolées ou groupées en inflorescences lâches ; la couleur des pétales et leurs soudures ; la présence de nectar et leurs organes sécréteurs ; la déhiscence des étamines qui conditionne la technique d'extraction des pollens par vibrations en cas de déhiscence poricide.

Dans le tableau 6, les familles sont arrangées selon la classification naturelle des Angiospermes dans le but de regrouper celles dont certains caractères morphologiques sont apparentés.

D'après l'inventaire des espèces butinées par les différents genres d'Apoïdes étudiés, il apparaît ainsi que les *Anthophora* recherchent pour leur alimentation, des fleurs groupées en inflorescences denses, dialypétales, de teinte claire et avec de nombreuses étamines produisant ainsi une grande quantité de pollens. En revanche, les fleurs choisies pour les récoltes destinées aux larves sont plus ou moins zygomorphes, gamopétales et tubulaires ; elles produisent un nectar concentré soit riche en hexoses (*Helianthus*, *Centaurea*...) ou en saccharose (*Ocimum*), soit qui possède tous les types de sucres en proportions variables, selon le lieu de végétation, les variations climatiques et hygrométriques, les heures de la journée (WILLMER, 1980 ; SOUTHWICK *et al.*, 1981 ; BAKER & BAKER, 1983 ; FRANKIE & HABER, 1983). D'après ces données, les anthophores ne semblent pas récolter particulièrement tel ou tel type de sucre, si ce n'est en fonction de leur concentration dans le nectar. Les espèces butinées pour la nutrition du couvain appartiennent presque toutes à la sous-classe évoluée des *Asteridae*.

Dans le cas des *Megachile*, qu'il s'agisse de leur alimentation propre ou de celle de leurs larves, elles recherchent exclusivement les fleurs dialypétales zygomorphes des *Papilionaceae* (*Rosidae*, sous classe moyennement évoluée) dont l'étendard est dressé, de teintes claires et vives. Il semble par ailleurs que le nectar, comme le pollen de cette sous-famille soit indispensable à la maturation des ovocytes et à leur fécondité optimale. D'ailleurs l'appétance des mégachiles pour les *Papilionaceae* est bien connue (TASEI, 1977).

En ce qui concerne les *Xylocopa*, lorsqu'ils récoltent

le pollen, tant pour leur alimentation que pour celle des larves, ils montrent une attractivité particulière pour les fleurs dialypétales zygomorphes de teintes claires et vives des Légumineuses (*Rosidae*), ainsi que pour les fleurs groupées en grosses inflorescences très denses (*Asteridae*). Par contre, lorsqu'ils récoltent le nectar, ils ne marquent aucune préférence marquée pour les fleurs dialy/ ou gamopétales.

Il est ainsi possible de conclure qu'il existe des relations coadaptatives entre ces Apoïdes et certains groupes botaniques relativement évolués (*Rosidae* et *Asteridae*) lorsqu'il s'agit de l'alimentation des larves. Par opposition, il n'existe aucun lien insectes/plantes lorsqu'il s'agit de l'alimentation des adultes.

— Caractères morphologiques des pollens récoltés par les Apoïdes

Les pollens récoltés par ces Apoïdes solitaires ont en commun la structure de l'exine : les pollens sont tectés et le tectum qui porte l'ornementation est lisse (fig. 5) et perforé (fig. 7, 16, 23) ou parfois aussi aréolé (fig. 8), clavé (fig. 10, 22, 27, 28), échinulé (fig. 11, 19, 20, 29) ; dans quelques cas les grains sont réticulés avec des mailles soit de grand diamètre et obstruées par un tectum perforé (fig. 12, 22, 26), soit de petit diamètre, séparées par un mur pouvant être de la même largeur que le diamètre des mailles (fig. 13, 17, 18).

Cette structure est telle que le tectum occupe, dans tous les cas, au moins 50 p. 100 de la surface du pollen. En outre, ce tectum est massif (fig. 22, 27) et n'est structuré avec des columelles que chez les *Asteraceae* où la couche infratectale est fréquemment remplacée par des cavités (fig. 11). Seul le pollen de *Delonix regia* (Boj.) Raf. fait exception avec son exine largement réticulée (fig. 24, 25). La fréquence de ces grains est cependant très faible et peut s'expliquer par le fait que les oiseaux et les papillons sont les principaux pollinisateurs de ces fleurs qui sont d'ailleurs de couleur rouge (KALIN ARROYO, 1981).

Par la structure de leur exine, les pollens récoltés par ces Apoïdes ne peuvent avoir que des variations harmomégathiques limitées : les apertures sont peu saillantes lorsque les grains sont turgescents et les

modifications de volume des pollens sont relativement réduites en cas de dessiccation. Dans le pollen frais d'*Hygrophila senegalensis*, l'exine, rigide aux pôles, est régulièrement interrompue de part et d'autre des ouvertures complexes par des sillons qui répartissent ainsi, dans la région équatoriale du pollen, les forces de tension de l'exine sur toute la surface du grain (fig. 26).

L'exine des pollens de fleurs zoophiles porte également le « pollen-coat » (sensu ZANDONELLA *et al.*, 1981), riche en protéines, lipoides et lipides qui renferment des substances volatiles. Il permet la reconnaissance du pollen par les stigmates, le fixe sur le pollinisateur. Cette substance semble également attractive pour certains Apoïdes solitaires (DOBSON, 1984, BUCH-

MAN, 1983, SCHMIDT, 1985). Pour les pollens récoltés par les Apoïdes étudiés ci-dessus, le « pollen-coat » est largement réparti à la surface des grains, les espaces intercolumnellaires étant particulièrement réduits (fig. 9, 14, 22, 23, 27), même chez les Asteraceae où les cavées en sont dépourvues (HESSE, 1981, FRAGLOWSKI & GRAFSTROEM, 1980).

IV. RELATIONS ENTRE LES APOÏDES ET LA VÉGÉTATION. LEUR COMPORTEMENT VIS-À-VIS DE LA VÉGÉTATION

La connaissance des types morphologiques floraux, résumés dans le tableau 6, et des types polliniques

TABLEAU 6

Caractères botaniques des taxons reconnus lors des analyses polliniques des pelotes des Apoïdes. Les taxons botaniques sont ordonnés selon la classification phylétique de CRONQUIST (1968) : tabl. a, les Asteridae, b, les Rosidae, c, les autres Angiospermes.

Botanical characters of taxa obtained by pollen analysis of pollen balls from solitary bees.

Botanical taxa arranged according to CRONQUIST's phyletic classification (1968) : tabl. 6a, Asteridae, b, Rosidae, c, other Angiospermes.

TABLEAU 6a

Les Asteridae.

Taxons récoltés par les Apoïdes Taxa collected by the Apoïdes	Symétrie des fleurs ou des inflorescences (1) Symmetry of the flowers or of inflorescences (1)	Soudure des pétales Union of the petals	Couleur des pétales Colour of the petals	Déhiscence des étamines Dehiscence of the stamens	Organes sécréteurs de nectar et nectar Nectaries and nectar	Inflorescences Inflorescences	Groupements végétaux (voir le texte) Vegetation types (see the text)	Probabilité de pollinisation Probability of pollination
ASTERIDAE								
Asteraceae								
<i>Centaurea senegalensis</i>	A	G	Mauve-blanc	L	Nectaires à la base de la corolle	Capitule	②	+
<i>Helianthus annuus</i>	A	G	Jaune	L	—	—	①	+
Rubiaceae								
<i>Spermacoce/Borreria</i>	A	G	Blanc	L	Disque	Glomérule	①, ②	+
<i>Kauhotia grandiflora</i>	A	G	Rose	L	—	Corymbe	①, ②	
<i>Mitracarpus villosus</i>	A	G	Blanc	L	—	Glomérule	①, ②	
Pedaliaceae								
<i>Sesamum alatum</i> , <i>S. indicum</i>	Z	G	Mauve-blanc	L	Disque staminal et poils à mucilage	Fleur solitaire sur un épi	①	
Acanthaceae								
<i>Hygrophila senegalensis</i>	Z	G	Violacée	L	Disque	Glomérule pauciflore	mares ⑤	+
<i>Justicia striata</i>	Z	G	Pourpre	L	Disque	Epi pauciflore	①, ⑤	+
Lamiaceae								
<i>Ocimum basilicum</i>	Z	G	Blanc	L	Nectaires, odeurs	Epi pauciflore	①	+
Verbenaceae								
<i>Lantana camara</i>	Z	G	Jaune puis rouge	L	Nectar et odeurs Plus de nectar plus d'odeurs	Corymbe	②, ①	?
Convolvulaceae								
<i>Ipomoea</i> spp. dont <i>I. batatas</i>	A	G	Mauve	L	Disque staminal	Glomérule	①	+
Apocynaceae								
<i>Thevetia neriifolia</i>	A	G	Jaune	L	Nectaires, odeurs	Fleurs isolées	①	+

Légende commune aux tableaux 6a, b, c :

A = actinomorphe ; Z = zygomorphe ; G = gamopétale ; D = dialypétale ; L = déhiscence longitudinale ; P = déhiscence poricide.

(1) Symétrie des fleurs ou des inflorescences denses telle qu'elle apparaît aux insectes.

Les chiffres 1 à 5 définissant des groupements végétaux sont expliqués dans le texte.

Legend common to the tables 2a, b, c :

A = actinomorphic ; Z = zygomorphic ; G = gamopetalous ; D = dialypetalous ; L = longitudinal dehiscence ; P = dehiscence by pore.

(1) Symmetry of the flowers or of the dense inflorescences as the Apoïdes see them.

The numbers 1 to 5 defining the vegetation types are explained in the text.

TABLEAU 6b

Les Rosidae.

Taxons récoltés par les Apoïdes Taxa collected by the Apoïds	Symétrie de la fleur ou des inflorescences (1) Symmetry of the flower or of inflorescences (1)	Soudure des pétales Union of the petals	Couleur des pétales Colour of the petals	Déhiscence des étamines Dehiscence of the stamens	Nectaires et nectars Nectaries and nectars	Inflorescences Inflorescences	Groupements végétaux (voir le texte) Vegetation types (see the text)	Probabilité de pollinisation Probability of pollination
ROSIDAE								
Polygalaceae								
<i>Polygala</i> sp.	Z	G	Mauve-blanc	P	Disque staminal	Fleurs isolées	①, ②, ④	+
Linaceae								
<i>Hugonia planchonii</i>	A	D	Jaune	L	Disque staminal	Cyme	①	+
Zygophyllaceae								
<i>Fagonia cretica</i>	A	D	Rose	L	disque	Fleurs isolées	①, ④, ⑤	+
Leguminosae								
<i>Papilionaceae</i>								
<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	Z	D	Pourpre	L	Calice glanduleux discifère	Grappe	①	+
<i>Crotalaria</i> spp.	Z	D	Jaune	L	—	—	①, ⑤	+
<i>Indigofera</i> spp.	Z	D	Rose-pourpre	L	—	Epi	①, ②, ⑤	+
<i>Ormocarpum</i> sp.	Z	D	Rose, blanc	L	—	Grappe	①, ⑤	+
<i>Sesbania pachycarpa</i>	Z	D	Jaune	L	—	—	①	+
<i>Tephrosia purpurea</i>	Z	D	Rose, rouge	L	—	—	①, ⑤	+
<i>Vigna unguiculata</i>	Z	D	Bleu, jaune	L	—	Epi	①	+
<i>Caesalpiniaceae</i>								
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	Z	D	Rouge, jaune	L	Calice glanduleux	Grappe	①	0
<i>Cassia siamea</i> , <i>C. absus</i>	Z	D	Jaune	L	Staminodes	Grappe	①, ②	+
<i>Delonix regia</i>	Z	D	Rouge	L	Calice glanduleux	Grappe	①	0
<i>Mimosaceae</i>								
<i>Acacia ataxacantha</i>	Z	L	Blanchâtre	L	Calice glanduleux	Epi de glomérules	④, ⑤	+

TABLEAU 6c

Les Dicotylédones : les Dilleniidae et les Caryophylliidae, et les Monocotylédones.

Taxons récoltés par les Apoïdes Taxa collected by the Apoïds	Symétrie des fleurs ou des inflorescences (1) Symmetry of the flowers or of inflorescences (1)	Soudure des pétales Union of the petals	Couleur des pétales Colour of the petals	Déhiscence des étamines Dehiscence of the stamens	Nectaires et nectars Nectaries and nectars	Inflorescences Inflorescences	Groupements végétaux (voir le texte) Vegetation types (see the text)	Probabilité de pollinisation Probability of pollination
DILLENIIDEAE								
Cucurbitaceae								
<i>Luffa</i> sp.	A	G	Jaune	L	Nectaires corolliflores	Fleurs isolées	①	+
<i>Cucumis</i> sp.	A	G	Jaune	L	—	—	①	+
Malvaceae								
<i>Pavonia hirsuta</i>	A	D	Jaune	L	Nectaires à la base du calice	Grappe pauciflore	①	+
Tiliaceae								
<i>Grewia</i> cf. <i>flavescens</i>	A	D	Jaune	L	Nectaires sur les pétales	Glomérule	①	+
<i>Corchorus olitorius</i>	A	D	—	L	—	—	①	+
CARYOPHYLLIIDAE								
Amaranthaceae								
Portulacaceae								
<i>Portulaca</i> sp.	A	D	Jaune	L		Fleurs isolées	③	+
MONOCOTYLÉDONES								
Liliaceae								
Cf. <i>Aloe</i> sp.	A	D		L		Grappe	④, ⑤	+
Poaceae	A	D		L		Epi		0
Commelinaceae								
<i>Commelina forskalaiei</i>	Z	D	Bleu	L	Staminodes	Grappe/Glomérule	②	+

sélectionnés pour les récoltes en pollen et en nectar peut permettre de mieux comprendre le rôle éventuel des Apoïdes dans la dynamique de la végétation.

A. Comportement des Apoïdes vis-à-vis de la flore pour la construction des nids et pour les dortoirs

La fin de la saison des pluies est la période où ces insectes adultes sont particulièrement nombreux. A cette époque, les femelles butinent très activement pour approvisionner leurs nids situés dans des cellules construites dans le sol, tapissées d'une substance sécrétée par l'insecte (*Anthophora*) ou construites à partir de fragments de feuilles (*Megachile*) ou encore dans les tiges mortes et creuses d'arbustes comme celles du *Nerium oleander* L. (*Xylocopa*). Dans ce dernier cas, les femelles capturées ne portaient aucune trace de pollen de cette espèce.

A Bambey, DESMIER de CHENON (Comm. pers.) a noté que les mégachiles dont les mâles se regroupent en dortoir sur des Graminées telles que *Brachiaria distichophylla* (Trin.) Stapf et *Panicum callocarpum* Berh., découpent des feuilles de *Waltheria indica* L., et de *Guiera senegalensis* J. F. Gmel. *gayanus* Kunth. L'analyse pollinique des récoltes destinées à la nourriture des larves ne permet de retrouver aucune trace de ces plantes. Ceci démontre bien l'indépendance complète des différentes séquences d'activité de ces insectes : nourriture de l'individu, construction des cellules, récoltes des réserves nutritives des larves.

B. Comportement des Apoïdes vis-à-vis de la flore pour l'approvisionnement des nids et pour l'alimentation. Rôle dans la pollinisation

Les sites d'où proviennent les insectes capturés appartiennent tous aux régions soudaniennes dont le couvert végétal correspond à 5 groupements qui s'interpénètrent :

— ①, les cultures de la Station de Recherches agronomiques de Bambey (700 ha) qui comprennent sous couvert de la forêt clairsemée à *Acacia albida* Del. de nombreuses plantes exotiques introduites de longue date, accompagnées de la flore des adventices (MERLIER & MONTEGUT, 1982) ;

— ②, les haies et les plantes en bordure de champs où se rencontrent à la fois des plantes autochtones et des allochtones souvent cosmopolites (*Clitoria ternatea* L., *Commelina forskalaei* Vahl., *C. benghalensis* L., *Centaurea perrottetti* DC, *Ageratum conyzoides* L., ...);

— ③, les rudérales nitrophiles (*Boerhaavia erecta* L., *Mitracarpus villosus* (Sw.) DC, *Merremia aegyptiaca* (L.) Urb., *Physalis angulata* L., ...);

— ④, les végétaux autochtones de jachères, souvent ligneux, avec de nombreux sous-arbrisseaux (*Casia mimosoides* L., *Hibiscus asper* Hook., *Heliotropium bacciferum* Forsk., *Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell, *Maerua* sp., *Vernonia* sp., *Zizyphus* sp., ...);

— ⑤, les végétaux autochtones de terrains incultes sur sols pauvres, peu profonds, latéritiques ou ayant colonisé des zones de cultures abandonnées depuis

longtemps (*Guiera senegalensis* J. F. Gmel., *Combretum micranthum* G. Don., *Chrozophora senegalensis* (Lam.) A. Juss., *Tephrosia purpurea* Pers., ...).

En général, dans la région étudiée, les plantes cultivées occupent une plus grande surface que les végétaux spontanés. Les éléments fort variés de cette flore étant fleuris à la même période, il existe donc une certaine compétitivité entre eux pour le butinage et leur pollinisation.

Les groupements végétaux auxquels appartiennent les espèces sélectionnées par les insectes pour le butinage sont indiqués dans le tableau 6. A la lecture de ce dernier, il est évident que les groupements 4 et 5 sont les moins fréquentés par les Apoïdes.

Le comportement des Apoïdes peut alors se caractériser de la façon suivante :

— ils ont une réelle préférence, en particulier les mégachiles, pour les espèces de la flore locale lorsque celles-ci participent à des floraisons abondantes, négligeant alors les plantes introduites, surtout les ornementales dont les fleurs de grandes dimensions sont principalement adaptées à la pollinisation par des papillons, des oiseaux ou des chauve-souris (tabl. 6) ;

— elles négligent pratiquement les groupements végétaux naturels, lorsque les inflorescences sont peu odorantes et peu visibles, et sur lesquelles elles entrent peut-être en compétition avec d'autres insectes plus adaptés à cette flore (tabl. 6) ;

— certains Apoïdes, et ce fut souvent le cas des xylocopes, malgré l'abondance des fleurs disponibles, négligent la flore spontanée lorsqu'ils trouvent sur les plantes introduites, cultivées ou non, une source très importante de pollen et de nectar.

Dans cette région de Bambey, parmi les quelques arbres de grandes dimensions, seuls *Bombax* sp., *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. et *Combretum* sp. sont fleuris à l'époque considérée. Or, ces essences n'ont pratiquement pas fait l'objet de récoltes de pollen de la part des *Xylocopa* et des *Anthophora* qui, comme d'ailleurs les *Megachile*, semblent ne récolter du pollen que sur la strate végétale herbacée la plus fleurie. Toutefois, certaines *Anthophora* ont tenté de s'y alimenter.

D'après la liste des plantes mellifères de CRANE *et al.* (1984), et par l'analyse des pelotes de xylocopes capturés en mai dans ces mêmes régions, les fleurs de ces 2 arbres, *Bombax* et *Combretum*, sont pourtant recherchées par les abeilles sociales et solitaires. Or durant la période de la fin de la saison des pluies, seuls les *Cetoniinae*, en particulier *Pachnoda aurantia* Hbst., butinent sur ces arbres, surtout sur les *Combretum*.

Par ailleurs, la présence de plusieurs espèces de grands *Buprestidae* sur les Légumineuses (*Julodis aequinoctialis* Ol. sur *Sesbania* spp. ; *Sternocera interrupta* Ol. et *S. castanea* Ol. sur *Acacia seyal* Del.), ne semble pas perturber le butinage de ces plantes par les Apoïdes.

Il semblerait donc que la présence des *Cetoniinae* sur ces arbres, par opposition à celle des grands *Buprestidae* sur d'autres taxons, présentent un caractère répulsif pour les abeilles solitaires. Il existerait donc là en quelque sorte, une certaine compétition entre les Apoïdes et les *Cetoniinae*. Par observation directe, ce phé-

nomène de répulsion et de compétition semble reposer sur des caractères d'odeurs et de phéromones, les floraisons n'étant pas attractives pour les Apoïdes...

C. Rôle des Apoïdes dans la dynamique de la végétation

Les abeilles solitaires de savanes d'autres régions du monde ont-elles un comportement semblable vis-à-vis de la flore de ces pays ?

Il semble que oui, car au Costa Rica, en zone de forêt sèche et de forêt humide, FRANKIE (1975), puis FRANKIE *et al.* (1983) ont montré que les Apoïdes solitaires appartenant aux genres *Xylocopa* et *Anthophora* butinent les fleurs des végétaux de grandes dimensions, arbres en particulier, alors que les *Megachile* ne visitent que les fleurs de la strate herbacée. Dans la région de Bambey où les arbres fleuris sont rares, les abeilles modifient leur comportement en récoltant le plus possible sur les végétaux herbacés et les arbustes assez développés pour leur offrir une masse florale abondante.

V. CONCLUSIONS ET APPLICATIONS

Les résultats de cette étude palynologique et la connaissance des ressources florales disponibles en régions cultivées du Sénégal à la fin de la saison des pluies sont en étroite relation avec le comportement des abeilles solitaires. Ces dernières, compte tenu de la biologie originale de chaque espèce, sélectionnent parmi les végétaux, ceux qui, par les caractères de leurs fleurs, exercent une attraction qui satisfait leurs besoins. Ce choix a certainement une influence directe sur la dynamique de la végétation spontanée et rudérale par leur action pollinisatrice évidente dans la plupart des cas.

Cette adaptation peut être mise à profit pour améliorer la pollinisation et donc le rendement en graines de plantes cultivées. Il serait intéressant par exemple de favoriser la nidification du genre *Tetralonia* à proxi-

mité des champs d'*I. batatas*, espèce préférentiellement pollinisée par cet insecte.

Les *Anthophora* et les *Xylocopa*, sont les uns et les autres attirés par les dialypétales zygomorphes à calice glanduleux discifère d'une part, et par les gamopétales appartenant aux *Asteridae* notamment, à fleurs solitaires avec un tube de large diamètre ou sinon à fleurs groupées en inflorescences denses et à tube court et étroit d'autre part. Ils ont une langue très longue. Cette dernière leur permet d'absorber le nectar situé dans le fond des corolles et de récolter le pollen de ces fleurs dont la plupart des étamines sont latérales ou situées sur le pétale inférieur.

Il serait aisé d'utiliser ces aptitudes en favorisant la nidification de ces deux genres d'insectes à proximité des champs de tournesol. Il conviendrait d'aménager des talus et des haies de ligneux dont les fleurs ne font pas l'objet de récoltes polliniques ou nectarifères par les Apoïdes solitaires, donc en éliminant les *Leguminosae* telles que le genre *Cassia*, et tout particulièrement *C. siamea* Lam. Ce dernier pourrait être avantageusement remplacé par du *Nerium oleander*, le laurier rose, ou un autre ligneux à tige creuse ou à moelle abondante.

La forte attractivité des espèces du genre *Megachile* par les *Leguminosae* (*Papilionaceae*) est actuellement bien connue dans tous les pays des régions tempérées de l'hémisphère nord. Elle se retrouve de façon identique en régions tropicales. Sous ces climats, un tel attrait pour les *Leguminosae* pourrait être utilisé pour favoriser, au sein de cette famille, la pollinisation des *Papilionaceae* d'intérêt économique comme les *Vigna* notamment.

Reçu le 19 décembre 1985.
Accepté le 31 décembre 1986.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment toute leur gratitude à R. DESMIER DE CHENON pour la communication des plantes de son herbier à des fins d'analyses morphologiques comparatives des pollens, ainsi qu'à M. H. MERLIER et J.-P. LEBRUN, pour les identifications des végétaux sur lesquels les insectes ont été recueillis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Baijnath H., Ramcharum S., 1983. Aspects of pollination and floral development in *Ficus capensis* Thurb. (*Moraceae*). *Bothalia*, 14 (3-4), 883-888.
- Baker H. G., Baker I., 1983. Floral nectar constituents in relation to pollinator type. In Jones C. E., Little R. J. : *Handbook of Experimental Pollination Biology*, Van Nostrand Reinhold Co., New York, Scarborough, Melbourne, Wokingham, 558 p., 117-141.
- Buchman S. L., 1983. Buzzpollination in Angiosperms. In Jones C. E., Little R. J. : *Handbook of Experimental Pollination Biology*, Van Nostrand Reinhold Co., New York, Scarborough, Melbourne, Wokingham, 558 p., 73-113.
- Crane E., Walker P., Day R., 1984. *Directory of important honey sources*. I.B.R.A. ed., London, 384 p.
- Cronquist A., 1968. *The evolution and classification of flowering plants*. Thomas Nelson ed., London, 396 p.
- Dobson H. E. M., 1984. Pollen lipids in bee-visited flowers. 5^e Symp. Intern., Pollination, Versailles, 27-30 sept. 1983. *Les Colloques de l'I.N.R.A.*, 21, 61-64.
- Dyer J. G., Skinn A. F., 1978. Pollen collected by *Calliopsis andre-niformis* Smith in North America (*Hym.*, *Andrenidae*). *J. Kans. entomol. Soc.*, 51, 787-795.
- Erdtman G., 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy*. Angiosperms. An introduction to palynology I. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 539 p.
- Erickson E., Buchman S. L., 1983. Electrostatics and pollination. In Jones C. E. & Little R. J. : *Handbook of Experimental Pollination Biology*, Van Nostrand Reinhold Co., New York, Scarborough, Melbourne, Wokingham, 558 p., 173-194.
- Faegri K., Van Der Pijl L., 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 3^e édition, 244 p.
- Frankie G. W., 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In Gilbert L. E., Raven P. H. : *Coevolution of Animals and Plants*, 2^e édition, 246 p., 192-209.
- Frankie G. W., Haber W. A., 1983. Why bees move among mass-flowering neo-tropical trees. In Jones C. E., Little R. J. : *Handbook*

- of *Experimental pollination biology*, Van Nostrand Reinhold Co., New York, Scarborough, Melbourne, Wokingham, 558 p., 360-372.
- Frankie G. W., Haber W. A., Opler P. A., Bawa K. S.**, 1983. Characteristics and organisation of the large bee pollination system in the Costa Rica dry forest. In Jones C. E., Little R. J. : *Handbook of Experimental pollination biology*, Van Nostrand Reinhold Co., New York, Scarborough, Melbourne, Wokingham, 558 p., 411-447.
- Gillon Y.**, 1986. Coévolution cumulative et coévolution substitutive. *Acta Oecologia, Oecol. Gener.*, 7 (1), 27-36.
- Hesse M.**, 1981. The fine structure of the exine in relation to the stickiness of Angiosperm pollen. *Rev. Palaeobot Palynol.*, 35, 81-92.
- Hurd P. D.**, 1978. *An annotated catalog of the Carpenter Bees (genus Xylocopa Latreille) of the Western Hemisphere (Hymenoptera, Anthophoridae)*, Inst. Press, Washington DC., 106 p.
- Hou D.**, 1969. Pollen of *Sarawakodendron (Celastraceae)* and some related genera, with notes on techniques. *Blumea*, 17, 97-120.
- Jermy T.**, 1984. Evolution of insect/host plant relationships. *Am. Nat.*, 124, 609-630.
- Kalin Arroyo M. T.**, 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In Polhill R. M., Raven P. H. : *Advances in Legume Systematics*, London, 723-769.
- Lachaise D.**, 1982. Comment les peuplements de plantes et d'insectes phytophages se façonnent mutuellement : la théorie de la coévolution de la structure des peuplements. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36, 481-538.
- Lobreau-Callen D.**, 1983a. Analyse de la répartition géographique des *Malpighiaceae* d'après les caractères du pollen et de la pollinisation. *Bothalia*, 14 (3-4), 871-881.
- Lobreau-Callen D.**, 1983b. Insectes pollinisateurs et pollen des fleurs à élaïophores. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 5, sect. B, *Adansonia*, 2, 205-212.
- Lobreau-Callen D., Callen G.**, 1982. Quelle est la composition pollinique d'un miel exotique, I. *Bull. Soc. vers. Sci. nat.*, sér. 4, 9, 70-85.
- Lobreau-Callen D., Coutin R.**, 1984. Pollens et Apoïdes du Sénégal : pollinisation et comportement. 5^e Symp. internat. « Pollinisation », Versailles, sept. 1983, *Les colloques de l'I.N.R.A.*, 21, 267-273.
- McGregor S. E.**, 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. *Agriculture Handbook*, 496, 411 p.
- Merlier H., Montégut J.**, 1982. *Adventices tropicales*. Flore aux stades plantule et adulte de 123 espèces africaines ou pantropicales. Groupe de travail « désherbage des cultures tropicales », GERDAT, Ministère des Relations extérieures - Coopération et Développement éditeur, 490 p., 195 pl.
- Pragłowski J., Grafstroem E.**, 1980. The pollen morphology of the tribe Calenduleae with reference to taxonomy. *Bot. Notiser*, 133, 177-188.
- Schmidt J. O.**, 1985. Phagostimulants in pollen. *J. apic. Res.*, 24, 107-114.
- Southwick E. E., Loper G. M., Sadwick S. E.**, 1981. Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of western New York. *Am. J. Bot.*, 68, 994-1002.
- Tasei J. N.**, 1977. Possibilité de multiplication du pollinisateur de la Luzerne, *Megachile pacifica* Panz. en France. *Apidologie*, 8, 61-82.
- Vogel S.**, 1974. Oelblumen und ölsammelnde Bienen. *Trop. sub trop. Pflanzenwelt*, 7, 283-547.
- Wilmer P. G.**, 1980. The effects of insect visitors on nectar constituents in temperate plants. *Oecologia (Berl.)*, 47, 270-277.
- Zandonella P., Dumas C., Gaude T.**, 1981. Sécrétions dans la pollinisation et la fécondation : revue des données récentes. *Apidologie*, 12, 383-396.