

Elevage, comportement de butinage et utilisation du Bourdon terrestre (*Bombus terrestris*) pour la pollinisation.

D. LÉFÈVRE¹, P. AUPINEL², S. LE CUN³, J. PIERRE⁴

1 CNRS/UMR 6552 « Ecologie Evolution Ethologie », 35042 Université de Rennes

2 INRA, BP 52, 17700 Surgères

3 GIE, La Croix, Runavel, 29215 Guipavas,

4 INRA/ENSAR UMR « Bio 3P », BP 35327, 35653 Le Rheu

L'article présenté ci-dessous fait suite à un article paru dans le BTA N° 28(4) ayant pour thème la biologie des bourdons. Nous proposons cette fois-ci de voir comment l'on procède à l'élevage du bourdon *Bombus terrestris* et quelle utilisation il en est faite pour assurer la pollinisation des plantes cultivées, principalement en milieu confiné. Pour mieux comprendre le rôle pollinisateur du bourdon nous accorderons une part importante de cet article à l'analyse de son comportement de butinage.

Jacqueline PIERRE, responsable du projet pollinisation, INRA/ENSAR UMR « Bio 3P », Rennes-Le Rheu..

Introduction

Les bourdons sont, comme les abeilles, des auxiliaires appréciés des producteurs maraîchers. Cependant, bien qu'appartenant tous deux au même ordre (les Hyménoptères) et présentant des points communs (vie en colonies composées de 3 castes : la reine, les ouvrières et les mâles ; métamorphose complète : un stade œuf, 5 stades larvaires (comprenant 4 mues), enfin un stade nymphe précédant l'insecte adulte), abeilles et bourdons diffèrent sensiblement dans leur biologie (voir l'article consacré à la biologie des Bourdons du BTA n°28-4).



Bombus terrestris sur fleurs de Saule marsault.
Photo S. Carré - I.N.R.A.

Au premier abord, ces derniers sont généralement plus grands et massifs que les abeilles et présentent une pilosité importante. Mais surtout, le cycle biologique des bourdons est annuel. La

colonie est entièrement le fait d'une reine qui s'est accouplée avant l'hiver et a survécu à celui-ci en hibernant.

La colonie se développe au printemps et en été. Elle meurt en automne après avoir produit des individus sexués qui poursuivront le cycle l'année suivante. Le partage des tâches entre ouvrières semble plus souple que chez l'abeille. Les différences entre castes sont moins marquées. En particulier, les individus sexués sont moins limités au rôle de reproducteurs : la reine fondatrice se comporte comme une ouvrière au début de la formation de la colonie, les jeunes sexués (mâles et jeunes reines) participent à diverses tâches.

Ces différences ne sont pas restreintes à la biologie et aux comportements dans le nid. Elles sont également observables au niveau du comportement de butinage proprement dit et de la gestion des ressources dans le nid.

En France, on compte plus d'une trentaine d'espèces du genre *Bombus* dont 5 sont très communes. La plus fréquente, *Bombus terrestris*, est devenue l'objet d'élevage. Dans un premier temps, nous allons décrire l'élevage des bourdons, nous présenterons ensuite les qualités du bourdon en tant que pollinisateur, puis nous aborderons les aspects pratiques de l'utilisation des bourdons.

- L'élevage des Bourdons -

L'élevage du bourdon est une technique assez récente, datant d'une dizaine d'années seulement.

Le choix de *Bombus terrestris*, comme pollinisateur, correspond à un compromis. En effet, parmi les diverses espèces de *Bombus* pouvant être « produites » par l'homme, *Bombus terrestris* est une des espèces présentant des colonies de taille importante.

L'élevage proprement dit se structure en trois phases : 1) Fondation des colonies, 2) Développement des colonies, 3) Préparation des colonies à leur envoi sous serre et, en parallèle, un renouvellement des individus sexués permettant de répéter le cycle pour reconstituer le cheptel régulièrement.

1) - La fondation des colonies est amorcée dans des chambres de mise en ponte. Ces chambres sont maintenues à 28°C et éclairées en lumière rouge, par mesure de sécurité. En effet les bourdons ne perçoivent pas cette lumière. Ils ne peuvent donc pas voler, ce qui limite les risques de piqûre. Les reines sont placées dans de petites boîtes individuelles où elles reçoivent des morceaux de pâte de pollen d'abeille et du sirop. Cette alimentation sera maintenue tout au long de l'élevage. Elles se mettent alors à pondre. Dès la naissance de la première ouvrière, la colonie ainsi amorcée est transférée dans des boîtes de plus grande taille pour permettre le développement de la colonie.

2) - On entre alors dans la phase de développement des colonies. Les boîtes sont transférées dans des chambres toujours éclairées en lumière rouge mais où température est légèrement moindre (26°C). Si des colonies produisent des individus sexués (reines et mâles), ceux-ci sont récupérés pour la phase 3 et ces colonies sont détruites car elles ne peuvent être vendues pour la pollinisation en serre.

3) - Les colonies ne contenant aucun individu sexué et contenant une soixantaine d'ouvrières, une soixantaine de nymphes, 60 à 70 larves et 10 à 12 cellules à œufs sont prêtes à être commercialisées. Elles sont placées dans des boîtes en cartons au-dessus d'une réserve de sirop dans laquelle elles peuvent prélever grâce à un système de capillaires. Elles sont alors stockées à 17°C, en attendant d'être placées sous serre. En parallèle, les individus sexués sont mis en cages d'accouplement. Les reines sont ensuite récupérées et placées en chambre froide (4°C pendant

12 semaines), afin de simuler une diapause. Elles sont alors placées en chambre de ponte (phase 1). Le cycle est bouclé.

Bien sûr, tous les aspects de l'élevage n'ont pas été abordés ici et quelques secrets bien gardés font que ne se lance pas dans l'élevage de bourdons qui veut.

Un élevage n'est pas une structure figée. Tous les jours des améliorations y sont apportées, améliorations autant empiriques, qu'issues de collaborations avec des centres de recherche (INRA) ou fruit de la lecture de publications scientifiques. Les principales pistes suivies actuellement à l'INRA de Surgères et Lusignan par P. AUPINEL et J.N TASEI portent sur la sélection d'une diapause réduite pour accélérer les cycles et sur la sélection scientifique de souches fournissant des reines de forte valeur reproductrice. Parmi les facteurs étudiés, les chercheurs ont retenu deux pistes :

- *l'effet de la structure sociale du nid d'origine des reines (relations entre les caractéristiques démographiques des nids et la qualité reproductrice des reines produites),*

- *le rôle de l'alimentation.*

Notons que nectar et pollen constituent les seules ressources alimentaires des bourdons. Par ailleurs, et contrairement aux abeilles, on n'a jamais observé de bourdon récoltant de l'eau (FREE, 1955 ; PRYS-JONES & CORBET, 1991),

Le nectar (essentiellement réserve d'eau et de sucres) constitue la source principale d'énergie des ouvrières bourdons pour leurs diverses activités de collecte de nourriture, de soins aux larves et de régulation des conditions de température et d'humidité du nid. Il permet ainsi l'accroissement de la colonie (HEINRICH, 1975).

Le pollen (notamment comme source de protéines mais également de glucides et de lipides) est essentiellement lié à la présence des larves et des individus sexués (SLAVEN, 1912 ; BRIAN, 1952 ; FREE, 1955 ; PENDREL & PLOWRIGHT, 1981).

Les bourdons présentent des préférences. Par exemple, le pollen de divers arbres fruitiers tel que le prunier (*Prunus*) est nettement plus consommé que le pollen de saule (*Salix*), lui-même plus consommé que le pollen de pissenlit (*Taraxacum*). Or il est démontré que la qualité du pollen influence le taux de reines qui pondent, le

délai de ponte et le développement de la colonie (PONCET, 1999). Il influence donc l'émergence des sexués et la taille des colonies (ALBANO, MEXIA, SALVANO, GODINHO, 2000). La qualité du pollen pourrait être liée à son taux de protéines, par exemple les taux de protéines des pollens précédemment cités sont respectivement de 27%, 20% et 17% (AUPINEL *et al.*, 2000). Une étude actuellement en cours à l'INRA

(TASEI et AUPINEL) tente d'établir l'influence de la composition chimique (quantité d'azote pour déterminer la richesse protéique du pollen collecté; analyse protéiques de ce pollen) du pollen sur le choix des plantes, en conditions naturelles. Les colonies issues d'élevage aménagent leur nid de manière similaire aux colonies «sauvages». (voir l'article consacré à la biologie des Bourdons du BTA n°28 (4).

Bombus terrestris
butinant
sur fleurs de colza.
Photo S. Carré
I.N.R.A.



Le Bourdon en tant que pollinisateur

Conditions de sorties du nid

Les sorties à l'extérieur du nid pour butiner sont modulées à la fois par les besoins de la colonie et par les conditions climatiques ou météorologiques.

Besoins de la colonie

Comme pour les abeilles, l'activité de butinage des bourdons est liée à leur gestion des réserves alimentaires et aux conditions générales régnant dans le nid (HEINRICH, 1979).

Les bourdons répondent au niveau des réserves de leur colonie par une modification non seulement de leur comportement de butinage mais aussi de celui du choix des fleurs. Par exemple, suite à la privation d'une ressource de pollen, les butineuses (*B. impatiens*) récoltent dix fois plus de pollen (grattements et vibrations des anthères) que de nectar (collecte) et choisissent des fleurs offrant plus de pollen, sur fleurs naturelles ou artificielles et inversement, en

condition de privation de nectar (P PLOWRIGHT *et al.*, 1999; LANDRY *et al.*, 2000).

Les colonies en fin de vie présentent un besoin accru de nectar, lié à la présence de sexués et au maintien de la température. Cela se traduit par une diminution de la collecte de pollen (HASSELROT, 1960). L'accroissement de la récolte de nectar en fin de vie de colonie pourrait aussi être lié à la plus grande quantité de nectar disponible en fin de saison (HASSELROT, 1960). De même, dans les serres, l'intensité de butinage diminue suite à des périodes d'intense butinage et donc à une diminution des ressources dans l'environnement (ALBANO *et al.*, 2000a).

En fonctions des conditions climatiques ou météorologiques

Bien que le nombre de butineuses actives soit en corrélation directe avec la température de l'air (COMBA, 1999), ce qui est généralement le cas des insectes, les Bourdons (*B. terrestris*) sont moins sensibles que les abeilles aux conditions climatiques ou météorologiques défavorables, comme le froid, la pluie ou la grêle. Grâce à l'efficacité de leurs systèmes de thermorégulation et de repérage, ils sont aptes à chercher de la nourriture par mauvais temps, tôt le matin et tard le soir, en haute altitude et haute latitude.

Ils peuvent même parfois être soumis à des problèmes de surchauffe. Lors du mauvais temps, la compétition avec les autres butineurs (abeilles, etc.) est donc à leur avantage (ALFORD, 1975 ; HEINRICH, 1979 ; HASSELROT, 1960 ; PRYS-JONES & CORBET, 1991 ; KUUSIK *et al.*, 2001). Cependant, de même que pour les autres pollinisateurs, l'activité

Le repérage spatial

Lors de leur première sortie, les femelles (ouvrières et jeunes reines) font des vols de reconnaissance au-dessus du nid pour repérer les environs.

Ces vols de repérage peuvent se répéter lors des sorties suivantes mais ils sont moins longs. Les mâles, lorsqu'ils quittent le nid définitivement, n'effectuent pas ce type de vol (BRIAN, 1952 ; ALFORD, 1975). Comme pour les abeilles, la lumière est un facteur important pour le repérage

Les aires de butinage

Les butineuses ont une zone d'exploitation à laquelle elles sont fidèles (DRAMSTAD, 1996). Les aires individuelles de butinage de chaque butineuse se recouvrent et ne sont pas défendues. Si la composition florale des aires est modifiée, les butineuses ne quittent pas leur aire de butinage mais la modifient légèrement (BRIAN, 1952 ; COMBA, 1999).

Les routes empruntées dans ces aires sont les mêmes au moins 10 jours consécutifs (ALFORD, 1975 ; COMBA, 1999). Les aires seraient subdivisées en parcelles ou *patches*, à l'intérieur desquels les bourdons présentent des mouvements apparemment aléatoires, dépendants de la disposition des plantes mais entre lesquels des chemins préférentiels seraient observables (HEINRICH, 1979 ; CRESSWELL, 2000). Au sein d'une espèce, la fidélité à un *patch* dépend des individus (ainsi que de l'expérimentateur et de

pollinisatrice des bourdons est influencée par des paramètres météorologiques (hygrométrie et température), en raison de leur influence sur l'extraction du pollen de la fleur (ALBANO, MEXIA, SALVANO, FIGUIEREDO, 2000).

Enfin, outre ces facteurs influençant les sorties, on peut également se demander s'il n'existe pas un rythme propre des activités de butinage. De fait, le profil quotidien d'activité de *B. terrestris* est mal connu. Selon les auteurs, les butineuses présentent une activité constante au cours de la journée (SCHWAN, 1953 *dans* HASSELROT, 1976 ; PATTEN *et al.*, 1993), une plus grande fréquence de butinage en début et en fin de journée (STAPEL, 1933 *dans* HASSELROT, 1960 ; HASSELROT, 1960 ; ALBANO, MEXIA, SALVANO, 2000b) ou présenteraient un pic d'activité en milieu de journée (FREE, 1952 ; SKOVGAARD, 1936 *in* HASSELROT, 1960).

des butineuses : elles naviguent grâce au soleil (HOBBS *et al.*, 1962 *in* ALFORD, 1975 ; HEINRICH, 1979 ; POUVREAU, 1984).

Elles tiennent compte des objets proéminents entourant le nid pour leur repérage et connaissent la position des sources de nourriture. Elles peuvent être perturbées à leur retour au nid si l'environnement a été modifié par le vent, un animal, etc. (ALFORD, 1975).

l'expérimentation) mais ne semble pas lié à la distance au nid (WALTHER-HELLWIG & FRANKL, 2000b).

Quelque soit leur âge, les ouvrières de *B. terrestris* ont tendance à butiner loin du nid à des distances de l'ordre du kilomètre (DRAMSTAD, 1996 ; HEDTKE, 1997 ; OSBORNE *et al.*, 1999 ; WALTHER-HELLWIG & FRANKL, 2000 a, b).

Cette tendance ne peut être uniquement attribuée à la distribution des ressources ou aux préférences des butineuses (voir Préférences florales) : ce large rayon d'exploitation permet à *B. terrestris* non seulement de tirer profit de l'hétérogénéité spatio-temporelle des ressources (WALTHER-HELLWIG & FRANKL, 2000a, b) mais aussi de diminuer les risques de prédation (ne pas attirer l'attention du prédateur par une forte concentration d'individus), et de parasitisme (en particulier *Psithyrus* ou bourdons coucou) (DRAMSTAD, 1996).

Durée des sorties et vitesse de butinage

Les fonctions de récolte du pollen et du nectar sont distinctes. En effet, ces deux types de sorties présentent des caractéristiques différentes. Les butineuses récoltant du pollen font des voyages plus longs que les butineuses récoltant du nectar et elles restent plus longtemps au nid : 5 à 7 min (collecte de pollen) contre 2 à 4 min (collecte de nectar) (BRIAN, 1952 ; FREE, 1955).

De plus, la durée des visites (*B. lapidarius* sur choux) augmente proportionnellement à la

quantité en nectar mais est indépendante de la quantité en pollen (CRESSWELL, 1999).

On observe également que le pollen trouvé dans le miel appartient souvent à des espèces différentes de celles des réserves de pollen. Ce pourrait être du pollen de contamination (pris sur les fleurs où le nectar est récolté) et pourrait suggérer que les réserves de pollen et de nectar sont faites sur des espèces végétales différentes (ALFORD, 1975)

- Les relations bourdon-fleur -

Les Préférences florales ou la fidélité à une espèce de fleur

En présence de plusieurs espèces florales, les butineuses peuvent ne fourrager que sur quelques-unes de ces espèces, malgré une grande profitabilité des espèces ignorées. C'est ce qu'on nomme préférence ou fidélité florale (DRAMSTAD & FRY, 1994), comportement bien connu chez l'abeille.

Cette préférence peut se manifester des deux manières suivantes: (1) la fréquence des visites à un type de plante n'est pas aléatoire ("préférence") et peut changer ou non selon le niveau de récompense; (2) les pollinisateurs ayant une préférence non complète peuvent visiter plusieurs types de plantes selon une certaine séquence au cours d'un voyage (JONES, 1997).

Chez *B. terrestris*, les préférences individuelles semblent prédominantes sur les préférences de l'espèce (ALFORD, 1975; HEINRICH, 1979 ; JONES, 1997). On peut donc pour une même espèce de bourdon voir les différents individus fréquenter plusieurs espèces florales dans des sites géographiques très différents, c'est pourquoi on parle d'espèce polylectique et ubiquiste.

Selon HEINRICH (1976, 1979), les individus ont souvent une préférence primaire et une préférence secondaire, indépendantes de la densité de la fleur mais certaines butineuses n'ont pas de fidélité secondaire, lorsque le bénéfice retiré de leur espèce florale préférée est important.

La préférence primaire des butineuses est généralement composée des fleurs produisant les plus grandes récompenses alimentaires. Si les butineuses trouvent des récompenses alimentaires

supérieures dans d'autres fleurs, elles changent immédiatement de préférence (HEINRICH, 1976). La fidélité secondaire et mineure s'avère donc utile lorsque les fleurs composant la fidélité secondaire deviennent expérimentalement plus profitables que les favorites ou quand les favorites disparaissent (HEINRICH, 1979).

Les reines ont nécessairement plusieurs préférences majeures successives durant leur vie puisque les plantes en fleurs qu'elles utilisent ont une durée de vie inférieure à la leur (près d'un an pour les reines). Par contre, pour les ouvrières la durée de floraison de nombreuses plantes est longue comparée à leur propre durée de vie (de 12 à 20 jours).

La spécialisation est souvent précédée par un échantillonnage de l'ensemble des fleurs disponibles, profitables ou non. Lorsque les fleurs composant la préférence primaire des bourdons sont supprimées expérimentalement d'une aire, de nombreuses butineuses échantillonnent les plantes présentes et en fleurs (HEINRICH, 1976).

D'autres auteurs indiquent des préférences beaucoup plus larges : lors d'un même voyage, plusieurs espèces florales peuvent être visitées et les mêmes combinaisons florales sont observées lors des voyages successifs (BRIAN, 1952 ; ALFORD, 1975).

Cela a été montré par l'étude des pelotes récupérées sur des butineuses rentrant au nid et par des observations directes lors du butinage. Les pelotes peuvent être composées d'une seule sorte de pollen (jusqu'à 61,9 % des pelotes récoltées pour *B. terrestris*), mais des combinaisons de 2 à 7

pollens sont possibles, les pollens sont alors disposés en couches dans les pelotes (BRIAN, 1952; HASSELROT, 1960). Selon d'autres auteurs encore, les préférences sont nettement moins claires puis-

que les pollinisateurs seraient susceptibles de changer de préférence d'un voyage à l'autre et au cours d'un même voyage (ALFORD, 1975 ; JONES, 1997).

Les Critères de choix de la fleur par les bourdons

Avant toute chose, il semble important que les individus soient capables de distinguer les fleurs offrant une grande quantité de ressource de celles offrant une petite quantité. Pour le nectar cette quantité disponible par unité de temps dépend non seulement du type de fleur (taux de sécrétion) et de sa fréquence dans la population végétale mais aussi du nombre d'ouvrières butinant cette fleur, de leur habileté et des conditions climatiques (température et humidité de l'air surtout). Une fleur très profitable et très fréquente peut parfois contenir moins de nectar qu'une fleur moins profitable et moins fréquente, qui aura été moins exploitée (HEINRICH, 1976; PRYS-JONES & CORBET, 1991).

La préférence florale est liée à la quantité de ressources par fleurs mais comment les bourdons accèdent-ils à cette information ? Cela n'est pas encore connu mais certaines caractéristiques florales semblent plus ou moins attrayantes pour les bourdons et sont peut-être pour eux des indices de la profitabilité des plantes.

On sait tout d'abord que les bourdons préfèrent les fleurs symétriques ou bilatérales aux fleurs asymétriques ou radiales. Cette préférence n'est ni innée, ni liée à une facilité d'apprentissage pour ces formes. Elle semble plutôt due à une plus grande facilité de manipulation des fleurs symétriques ou à symétrie bilatérale (WEST & LAVERTY, 1998). D'autres traits morphologiques floraux sont attractifs pour les bourdons. Ainsi, des contours irréguliers et découpés sont préférés à des formes régulières ou massives, les inflorescences à des fleurs isolées, les corolles en forme d'entonnoir aux corolles plates ou convexes, les textures veloutées aux textures lisses (ALFORD, 1975 ; POUVREAU, 1984). L'importance de ces différentes caractéristiques diminue pour les bourdons expérimentés (ALFORD, 1975). Une discrimination entre les fleurs basée sur leur taille

et, pour les petites fleurs, sur leur couleur a été observée en cage de vol (SPAETHE *et al.*, 1998) mais pas en conditions naturelles. On n'a pourtant pas trouvé de corrélation entre la quantité de pollen et la taille des fleurs (CRESWELL & ROBERTSON, 1994).

Sur fleurs artificielles ou naturelles et pour des niveaux de ressources comparables, les bourdons semblent préférer certaines couleurs à d'autres, par exemple, dans l'ordre de préférence décroissant : bleu, jaune, blanc (Heinrich, 1979; SMITHSON & McNAIR, 1997 ; ODELL *et al.*, 1999). De plus, une préférence constante pour la couleur la plus fréquente et les couleurs moins fréquentes mais similaires à la couleur la plus fréquente est observable, sur fleurs artificielles (SMITHSON & McNAIR, 1997).

Cependant, selon POUVREAU (1984), les bourdons ne présenteraient pas de préférence marquée pour une couleur donnée mais pour des couleurs contrastées et saturées plutôt que des teintes uniformes et des tons clairs. Cela est en accord avec nos connaissances sur leur perception des couleurs, puisqu'on sait qu'ils préfèrent les couleurs lumineuses et intenses et que leur perception de l'intensité est liée au contraste avec la couleur de second plan (HEINRICH *et al.*, 1977, LUNAU et MEIER, 1995, LUNAU *et al.*, 1996 dans ODELL *et al.*, 1999).

Notons encore que lorsque la profitabilité de l'ensemble des fleurs augmente, la préférence pour une couleur (*B. terrestris*) s'estompe (Smithson & McNair, 1997).

Bien que la couleur semble être un trait floral prédominant sur l'odeur dans l'attractivité des fleurs (HEFETZ, 1999), les bourdons reconnaissent très bien les odeurs (POUVREAU, 1984; Rauscher, 1998 ; LALOI, 2000) mais l'odeur seule ne peut servir de signal discriminant (KUNZE *et al.*, 1999).

Les Critères de choix de bourdons liés à l'accessibilité à la fleur

L'accessibilité au pollen ou au nectar de la fleur entre aussi en jeu dans le choix des fleurs par les bourdons. Le facteur déterminant est la longueur de leur langue ou proboscis (HEINRICH, 1976). En effet, les espèces à langue courte (dont *B. terrestris*) visitent les fleurs à corolles peu

profondes alors que les espèces à langue longue fréquentent les fleurs à corolles profondes. De la même manière, au sein d'une même espèce, les individus les plus grands (et à la langue la plus longue) butinent les fleurs à corolle plus profonde que les individus plus petits (et à langue plus

courte) (ALFORD, 1975; SAKAGAMI, 1976; HEINRICH, 1979; POUVREAU, 1984; PRYS-JONES & CORBET, 1991).

Certains individus à langue courte « trichent » et butinent des fleurs à longue corolle. Dans ce cas, ils trouvent la corolle pour arriver aux nectaires

floraux plutôt que de passer par l'intérieur de la corolle. Ils fourragent donc plus rapidement que les individus qui ne trichent pas mais seule une auto fécondation de la fleur est alors éventuellement possible (ALFORD, 1975; SAKAGAMI, 1976; HEINRICH, 1979).

L'apprentissage de la valeur de la fleur

Les bourdons apprennent non seulement à choisir les fleurs les plus profitables mais aussi à les manipuler pour en collecter le nectar ou le pollen : tous les comportements de butinage sont observables, du plus au moins efficace.

Apprentissage de la discrimination des fleurs profitables

Les butineuses apprennent à s'adapter à la disponibilité en nectar dans l'espace et dans le temps. Elles présentent une activité de butinage, mesurée entre autres par le nombre de fleurs visitées, plus importante dans une zone (ou *patch*) contenant de nombreuses fleurs riches en nectar que dans une zone pauvre en fleurs ou contenant des fleurs de faible qualité nutritive ou des fleurs riches en nectar mais déjà fortement prélevées (donc vidées).

Les bourdons présentent une difficulté d'apprentissage sur des zones de fourragement riches, ce qui pourrait expliquer pourquoi ils se focalisent sur un type floral et ignorent les autres, même d'intérêt égal ou supérieur. Ils n'apprennent et ne mémorisent des informations que sur les fleurs intéressantes plutôt que de stocker des informations sur l'ensemble des fleurs (DUKAS & REAL, 1993).

Les bourdons sont capables d'un apprentissage olfactif mais avec un taux de réponse, une vitesse d'acquisition et une plasticité moindres que chez l'abeille.

De plus, il existe une forte variabilité entre les individus (LALOI, 2000). Chez *B. terrestris*, l'ajout d'une odeur à des fleurs artificielles de couleur différente selon leur offre en nectar (avec ou

sans) facilite l'apprentissage de la distinction entre ces deux types de plantes par rapport à un apprentissage uniquement visuel. Ceci s'observe que les plantes avec et sans nectar aient reçu ou non la même odeur (le second cas donne des résultats plus rapides) (KUNZE *et al.*, 1999).

L'apprentissage d'une discrimination, par exemple la distinction entre plantes donnant du pollen et plantes n'en donnant pas, augmente au cours d'une journée mais cette mémoire (à court terme) ne survit pas dans tous les cas à la nuit (HEFTZ, 1999). On observe de fortes différences entre les individus dans l'adaptation à la variabilité des ressources, la vitesse d'apprentissage et la conservation des connaissances au cours de la nuit, mais aucun de ces éléments, pas plus qu'une préférence innée ne sont corrélés avec l'âge (CHITTKA & REINHOLD, 1999). Si l'influence du génotype sur les performances d'apprentissages a été mise en évidence chez l'abeille (BRANDES, 1987, 1988; BRANDES *et al.*, 1988; BRANDES & MENZEL, 1990; LALOI & HAHN, 2000:). Aucun travail de ce type n'a jusqu'à présent été fait sur les bourdons, à notre connaissance.

Apprentissage de la manipulation des fleurs

La récolte de nectar est généralement peu spécialisée et les bourdons apprennent très vite à l'extraire. Cela n'est pas le cas pour la récolte de pollen qui demande plus d'habileté : les ouvrières naïves (*B. terrestris*) sont initialement très maladroitement mais leur efficacité pollinisatrice augmente le premier jour de butinage au cours des voyages successifs et encore les jours suivants (SCHIKORA & CHITTKA, 1999).

Critères de choix des bourdons liés à l'accessibilité à la fleur

L'accessibilité au pollen ou au nectar de la fleur entre aussi en jeu dans le choix des fleurs par les bourdons. Le facteur déterminant est la longueur de leur langue ou proboscis (HEINRICH, 1976).

En effet, les espèces à langue courte (dont *B. terrestris*) visitent les fleurs à corolles peu profondes alors que les espèces à langue longue fréquentent les fleurs à corolles profondes. De la même manière, au sein d'une même espèce, les

individus les plus grands (et à la langue la plus longue) butinent les fleurs à corolle plus profonde que les individus plus petits (et à langue plus courte) (ALFORD, 1975; SAKAGAMI, 1976; HEINRICH, 1979; POUVREAU, 1984; PRYS-JONES & CORBET, 1991).

Certains individus à langue courte « trichent » et butinent des fleurs à longue corolle. Dans ce cas, ils trouvent la corolle pour arriver aux nectaires

floraux plutôt que de passer par l'intérieur de la corolle. Ils fourragent donc plus rapidement que les individus qui ne trichent pas mais seule une

auto fécondation de la fleur est alors éventuellement possible (ALFORD, 1975; SAKAGAMI, 1976; HEINRICH, 1979).

Recrutement et régulation de l'approvisionnement

Chez les abeilles, la communication est bien connue (voir la revue bibliographique d'Azzouz & Déchaume-M., dans le BTA n°27, 2000). Elle passe principalement par des actes de trophallaxie et des danses (Von FRICH, 1967). On n'observe aucun de ces éléments chez les bourdons, ce qui a fait conclure certains auteurs à une absence de communication (ALFORD, 1975; HEINRICH, 1979; PRYS-JONES & CORBET, 1991). Ceci sans doute un peu précipitamment.

En effet un signal de recrutement sonore, le *leaving sounds*, a été mis en évidence récemment (OEYNHAUSEN & KIRCHNER, 2001). Il serait émis par des butineuses ayant trouvé une ressource et permettrait une communication, à destination des butineuses qui sont au repos, au sujet de la profitabilité actuelle du fourrage. Le nombre de *leaving sound* émis est hautement corrélé à la concentration en sucre de la ressource et la fréquence totale (sur l'ensembles des signaux émis) dépend non seulement du nombre de butineuses ayant trouvé la ressource mais aussi de la qualité de leur fourrage. Une simulation de ces sons augmente significativement l'activité de vol des bourdons.

Ce signal de recrutement consiste en une agitation des "recruteuses" et se fait avec le concours de messages odorants (phéromones et odeurs de fleurs ramenées au nid). Ainsi les butineuses restées au nid préfèrent les odeurs que les butineuses ramènent au nid à d'autres odeurs. Ce mode de communication dépend de l'espèce florale mais pas de la localisation géographique. Il est proche de la danse en rond des abeilles pour une source de nourriture proche du nid (DOMHAUS *et al.*, 1999) dont il serait la forme primitive.

De plus, une information sur la qualité et la quantité de nourriture est diffusées à travers les colonies grâce à une trophallaxie indirecte passant par les pots à miel (LECOMTE, 1963). Certains auteurs (BRIAN, 1952; FREE, 1955; VERHAEGHE *et al.*, 1999) ont manipulé le remplissage de ces pots et ont ainsi montré qu'ils constituent un des facteurs de contrôle du butinage.

Cependant le fonctionnement de ce signal n'est pas encore très clair : selon les auteurs, l'ajout de nectar induit une augmentation (DOMHAUS & CHITTKA, 1999) ou une diminution (BRIAN, 1952; REE, 1955; VERHAEGHE *et al.*, 1999) des activités de récolte du nectar (nombre de butineuses partant et nombre de charges ramenées) et une augmentation du temps de résidence au nid des butineuses (BRIAN, 1952; FREE, 1955; VERHAEGHE *et al.*, 1999). Cela est associé (VERHAEGHE *et al.*, 1999) ou non (FREE, 1955) à une diminution de la récolte de pollen. Ces divergences entre auteurs sont sans doute liées à la quantité de nectar ajoutée dans les pots à miel.

Une diminution du contenu des pots à miel ne semble pas influencer le comportement des butineuses (FREE, 1955). L'ajout de pollen diminue l'activité de collecte de pollen (*B. pratorum*, *B. agrorum*) et induit une augmentation de la collecte de nectar (*B. agrorum*) (FREE, 1955).

Ajoutons que la décharge des récoltes ne se fait pas au hasard. Les butineuses mettent beaucoup de temps à choisir un pot où déposer leur collecte de nectar ou de pollen, ce qui serait peut-être un moyen d'accéder aux besoins de la colonie. Elles visitent de nombreux pots et ne déposent leur récolte que dans très peu d'entre eux (BRIAN, 1952; ALFORD, 1975; HEINRICH, 1979).



- Utilisation du Bourdon en pollinisation -

L'utilisation commerciale de *B. terrestris* pour la pollinisation des fleurs de plantes fruitières est aujourd'hui un fait dans de nombreux pays (Espagne, Etats-Unis, France, Israël, Italie, Jordanie, Turquie). La majorité des bourdons d'élevage proviennent de Hollande et d'Israël. En France il existe deux producteurs de bourdons (le GIE La Croix et GTICO). Ce type de pollinisation concerne essentiellement les cultures en serre ou en enceinte fermée (tomate, poivron vert, concombre, fraise) mais aussi, dans une moindre mesure, certaines cultures en verger (amande, cerises, prunes) (DAFNI, 1998 ; MORANDIN *et al.*, 2001).

L'intérêt de l'utilisation des *Bombus terrestris* pour la production de tomate sous serre un exemple très parlant. Ainsi, avant 1988, les fleurs de tomates étaient pollinisées (autofécondation) manuellement grâce à une baguette vibrante, nommée « electric bee ». Mais ce système était peu satisfaisant en raison du faible nombre de fleurs correctement pollinisées. L'introduction des premières ruches en 1988 a permis une nette augmentation du rendement, du calibre et du poids des fruits. Cela a également permis la vente de grappes de tomates, ce qui n'était pas possible en pollinisation manuelle car pour obtenir ces grappes, il fallait passer à certaines heures de la journée et polliniser parfaitement toutes les fleurs des inflorescences, ce qui représente un coût très élevé en main-d'œuvre.

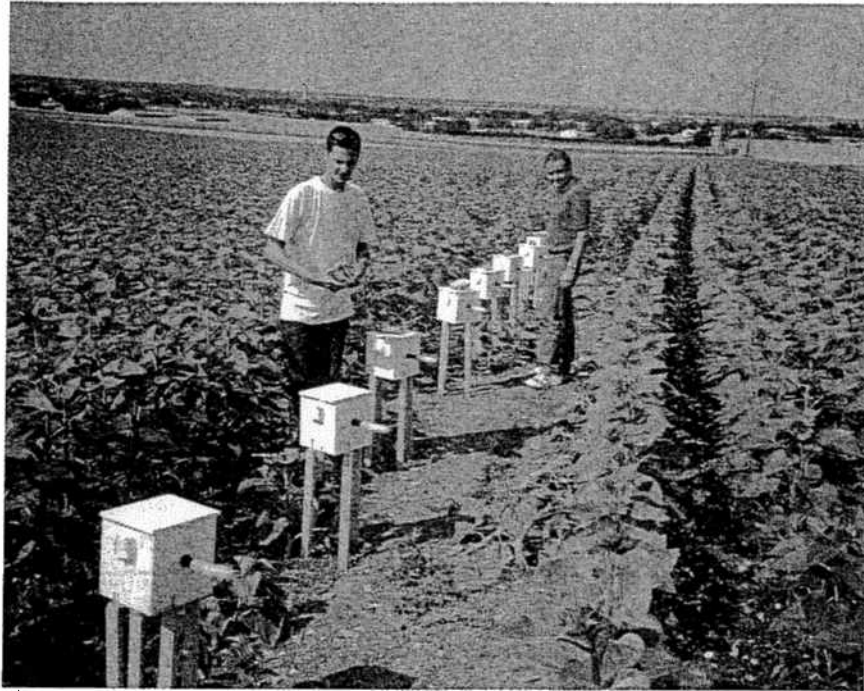
Quelque soit l'espèce cultivée, les bourdons sont introduits sous serre dès que les fleurs des plantes à polliniser apparaissent. Toute la difficulté, en milieu confiné, réside dans un juste dosage de la densité de bourdons par rapport à la densité de fleurs et les ressources qu'elles peuvent fournir.

Dans le cas de la tomate qui a été particulièrement étudiée, trop peu de bourdons et donc trop peu de visites semble aboutir à nombre insuffisant d'ovaires floraux pollinisés et à des fruits peu conformes (VAN RAVESTIJN & VAN DER SANDE, 1991 ; Straver & PLOWRIGHT, 1991 ; PRESSMAN *et al.*, 1999). En effet une relation nette entre la qualité des tomates (poids des fruits, taille, nombre de graines etc.) et le niveau de polli-

de pollinisation a été démontrée par FLETCHER & GREGG dès 1907 et par VERKERK en 1957. Par contre, trop de visites pourraient causer des dommages aux organes reproducteurs, une perte prématurée des fleurs et une absence de développement de fruits (CRIBB, 1990). Cette situation est appelée « surbutinage », et un cas particulier en est le vibrage des fleurs, qui est une manière pour les bourdons de faciliter le détachement des grains de pollen en secouant les anthères. Il est généralement associé à certains types de plantes et est accompagné d'un bourdonnement caractéristique (LARFEUIL, 1999 ; PRYS-JONES, 1991). Les jeunes ouvrières vibrent généralement toutes les fleurs alors que les butineuses expérimentées ne vibrent que les anthères des fleurs offrant peu de pollen (SCHIKORA & CHITTKA, 1999). Les effets de ce type de butinages sont bien connus et très illustratifs sur les cultures de fraises (BIGEY *et al.*, 2002). Des études actuellement en cours (VAISSIÈRE, INRA, Avignon) présentent des résultats très prometteurs pour remédier à ce problème (BIGEY *et al.*, 2002). Cependant, pour le moment encore, malgré les problèmes posés par le surbutinage, les producteurs de fraise continuent à utiliser les bourdons car leurs avantages compensent largement leurs désagréments.

Sur les tomates, le problème du surbutinage ne se pose pas. On peut par contre se demander si le nombre de colonies sous serres est bien adapté. Ainsi MORANDIN (2001) suggère qu'un butinage intense des fleurs de tomates n'est pas requis pour assurer une pollinisation adéquate et, par conséquent, que la densité des colonies ne doit pas être aussi importante qu'on avait pu le penser initialement.

Pour 8 mois de pollinisation de la tomate, il faut, en moyenne, 30 colonies pour des variétés de tomates « vrac » (gros fruits) et 50 pour les tomates « Cerise » (ces plants ayant beaucoup plus de fleurs) par hectare de culture. Un nid ruche coûte environ 92 euros, ce qui fait un coût de 381 à 457 euros par hectare et par mois (prix forfaitaire). Pour la fraise, on préconise un nid pour 700m² ou une petite colonie d'abeilles pour 1500 à 2000 m².



Pollinisation en champs de Tournesol par des colonies de *Bombus terrestris*.
Photo S. Carré - I.N.R.A.

- Conclusion -

Avantages et inconvénients de l'utilisation des Bourdons pour la pollinisation des plantes cultivées

Les bourdons présentent l'avantage de pouvoir travailler dans des conditions climatiques plus variables que les abeilles, il en résulte qu'ils peuvent butiner plus tôt et plus tard dans la journée et plus tôt dans la saison. Un autre avantage réside dans leur faible niveau d'agressivité et la faible taille de leur colonie donc de leur ruche : ceci rend leur manipulation aisée ce qui est particulièrement appréciable en milieu confiné et leur apport facilement modulable par rapport à la quantité de fleurs à polliniser. Leur vitesse de butinage est généralement plus rapide que celle de l'abeille et leur grande taille favorise à la fois le transport du pollen et la manipulation de certaines fleurs fermées dont les organes reproducteurs sont difficiles à atteindre pour une abeille.

Néanmoins, nous avons vu que la détermination du nombre de colonies nécessaires en fonction de chaque situation pour à la fois augmenter la pollinisation et éviter le surbutinage n'est pas une tâche aisée. Par ailleurs, le coût d'un nid de

bourdons reste relativement élevé en raison des difficultés que l'on rencontre encore pour optimiser leur production. Il existe en effet une contradiction biologique entre l'obtention de reines de bonne qualité qui donneront une forte descendance en ouvrières (utilisation pour la pollinisation) et la tendance d'une colonie à produire des individus sexués (utilisation en reproduction) ce qui entraîne l'arrêt de la production d'ouvrières. C'est à ces diverses questions que s'attachent actuellement une partie des recherches effectuées à l'INRA sur l'élevage du bourdon *Bombus terrestris*.

Le bourdon d'élevage est d'ores et déjà un auxiliaire reconnu pour la pollinisation car les bénéfiques enregistrés compensent encore largement les inconvénients cités ci-dessus. Il n'est pas question de l'opposer à l'abeille domestique. Nous avons vu qu'abeille et bourdons ne butinent pas de la même manière. Ils n'ont ni les mêmes exigences, ni les mêmes comportements de butinage.

Par exemple, le bourdon ne produit pas un miel exploitable et il n'en fait pas de stocks notables. Plutôt qu'une opposition, il serait au contraire intéressant d'envisager une association bourdon-

abeille dans la même serre. Il est très probable, que plutôt qu'une compétition, une complémentarité se dégagerait d'une telle association. C'est là un projet de recherche en perspective. ■

Bibliographie

- ALBANO, MEXIA, SALVANO, 2000a, - Pollination of greenhouse tomato crop by bumblebees, XXI International Congress of Entomology, August 20-26, Brazil, p.73.
- ALBANO, MEXIA, SALVANO, FIGUEIREDO, 2000b, - Influence of cropping season in foraging activity of bumblebee in greenhouse tomato crop, XXI International Congress of Entomology, August 20-26, Brazil, p.43.
- ALFORD DV., 1975, - Bumblebees, Eds Davis-Poynter, London, 352p.
- AUPINEL ET AL., 2000, - Proceedings of the eighth International Pollination Symposium, Hungary, 10-14 July 2000.
- AZZOUZ H., DECHAUME-MONTCHARMONT F.X., 2000, - Les modalités de la communication sociale chez l'abeille domestique *Apis mellifera* L., *Bull. Tech. Apic.*, 27 (1), 9-19.
- BANDA H.J., PAXTON R.J., 1991, - Pollination of greenhouse tomatoes by bees. *Acta Hort.*, 288, 194-198.
- BIGEY J., VAISSIÈRE B., MORISON N., 2002 - Fraîche cultures précoces: amélioration de la pollinisation, *Réussir Fruits et Légumes*, 203, 76-78.
- BRIAN AD., 1952, - Division of labour and foraging in *Bombus agrorum Fabricium*, *The journal of animal ecology*, 21(2), 223-240.
- CHITTKA L., REINHOLD H., 1999, - Towards an individual-based approach to insect learning, Proc 1st Göttingen Conference of the German Neuroscience Society 1999, Vol II, 27th Göttingen Neurobiology Conference N. Elsner and U. Eysel eds
- COMBA, 1999, - Patch use by bumblebees (Hymenoptera Apidae): temperature, wind, flower density and traplining, *Ethology, Ecology and Evolution*, 11, 243-264.
- CRESWELL J.E., 1999, - The influence of nectar and pollen availability on pollen transfer by individual flowers of oil-seed rape (*Brassica napus*) when pollinated by bumblebees (*Bombus lapidarius*), *Journal of Ecology*, 87, 670-677.
- CRESWELL J.E., ROBERTSON A.W., 1994, - Discrimination by pollen-collecting bumblebees among differentially rewarding flowers of an alpine wildflower, *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae), *Oikos* 69, 304-308
- CRESWELL J.E., 2000, - A comparison of bumblebees' movements in uniform and aggregated distribution of their forage plant, *Ecological Entomology* 25, 19-25
- DAFNI A., 1998, - The threat of *Bombus terrestris* spread, *Bee world*, 79(3), 113-114.
- DOGTEROM M.H., MATTEONI J.A., PLOWRIGHT R.C., 1998 - Pollination of greenhouse tomatoes by the North American *Bombus vosnesenskii* (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.*, 91, 71-75.
- DORNHAUS A., CHITTKA L., 1999, - Evolutionary origins of bee dances, *Nature*, 401, p.38
- DORNHAUS A., HARTMANN F., CHITTKA L., 1999, - A window into the past: what bumblebees tell us about Cretaceous dances, Proc 1st Göttingen Conference of the German Neuroscience Society 1999, 27th Göttingen Neurobiology Conference, N. Elsner and U. Eysel eds, Vol. II
- DRAMSTAD W.E., 1996, - Do bumblebees (Hymenoptera: Apidae) really forage close to their nest?, *Journal of insect behavior*, 9(2), 163-182.
- DRAMSTAD W.E., FRY G., 1994, - Foraging activity of bumblebees (*Bombus*) in relation to flower resources on arable land, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 53, 123-135.
- DUKAS R., REAL L.A., 1993, - Learning constraints and floral choice behaviour in bumble bees, *Anim. Behav.*, 46, 637-644.
- FLETCHER S.W., GREGG O.I., 1907, - Pollination of forced tomatoes. *Spec. Bull. Mich. Agric. Exp. Stn.*, 39, 294-301.
- FREE J.B., 1955, - The division of labour within bumblebee colonies, *Insectes sociaux*, tome II, n°3, 195-212.
- FREE JB, BUTLER CG., 1959, - *Bumblebees*. London: Chapman and Hall.
- HASSELROT TB., 1976, - Studies on Swedish Bumblebees (Genus *Bombus* Latr.) Their domestication and biology, *Entomologiska Sällskapet i Lund, Opuscula entomologica supplementum XVII*.
- HEFETZ A., 1999, - Modification of bumble bee behaviour for better tomato hybrid seed production, Proc XIII int congress of IVSSI, p.149
- HEINRICH B., 1976, - The foraging specializations of individual bumblebees, *Ecological Monographs*, 46, 105-128.
- HEINRICH B., 1979, - *Bumblebee Economics*, Harvard University Press, Cambridge Massachusetts and London, England, 245p.
- JONES K.N., 1997, - Analysis of pollinator foraging: tests for non-random behaviour, *Functional Ecology*, 11, 255-259.
- KEVAN P.G., STRAVER W.A., OFFER M., LAVERTY T.M., 1991, - Pollination of greenhouse tomatoes by bumble bees in Ontario. *Proc. Entomol. Soc. Ont.*, 122, 15-19.
- KUNZEJ., GUMBERT A., KOMISCHKE B., FAUST K., 1999, - Odour cues facilitate a colour discrimination task in bumblebees, Proc 1st Göttingen Conference of the German Neuroscience Society 1999, Vol II, 27th Göttingen Neurobiology Conference N. Elsner and U. Eysel eds
- KUUSIK A, MARTIN AJ, M'ND M, HIIESAAR K, METSPALU L, 2001, - The breathing patterns of bumblebee *Bombus terrestris* foragers at low temperatures (° ... °C), IV European workshop of invertebrate Ecophysiology, St Petersburg, Russia, 9 - 15 sept 2001
- LALOI D., 1999. - *Reconnaissance d'odeurs complexes par l'abeille domestique (Apis mellifera L.) et le bourdon (Bombus terrestris L.) : Facteurs épigénétiques et génétiques de la plasticité comportementale*, 320 p. (Thèse Doct. Univ.Paris XI, Orsay)
- LALOI D., HAHN E., 2000, - Les bases génétiques de la division du travail parmi les ouvrières chez l'abeille domestique *Apis mellifera* L., *Bull. Tech.*

Apic., 27 (3-4), 125-132.

- LANDRY F., PLOWRIGHT C.M.S., PLOWRIGHT R.C., 2000, - Behaviour of individual bumble bees (*Bombus impatiens*) on blueberry (*Vaccinium angustifolium*) flowers: the effects of pollen and nectar deprivation, *Journal of Apicultural Research*, 39(1-2), 29-35.
- LECOMTE J., 1963, - Etude des échanges de nourriture de la colonie de Bourdons au moyen de radio-isotopes, *rapport de l'Académie des sciences*, 3664-3665.
- MORANDIN L.A., LAVERTY T.M., KEVAN P.G., 2001, - Effect of Bumble Bee (Hymenoptera: Apidae) pollination intensity on the quality of greenhouse tomatoes, *Journal of Economical Entomology*, 94 (1), 172-179.
- ODELL E., RAGUSO R.A., JONES K.N., 1999, - (1999) Bumblebee foraging responses to variation in floral scent and color in Snapdragons (*Antirrhinum*: Scrophulariaceae), *American Midland Naturalist*, 142, 257-265.
- OEYNSHAUSEN A, KIRCHNER W.H., 2001 - Vibrational signals of foraging bumblebees (*Bombus terrestris*) in the nest. Proc. *IUSSI Symposium*, 25-29 September 2001, Berlin, Germany, 31.
- OSBORNE J.L., CLARK S.J., MORRIS R.J., WILLIAMS I.H., RILEY J.R., SMITH A.D., REYNOLDS D.R., EDWARDS A.S., 1999, - A landscape study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar, *Journal of Applied Ecology*, 36, 519-533.
- PATTEN K.D., Shanks C.H., Mayer D.F., 1993 Evaluation of herbaceous plants for attractiveness to bumble bees for use near Cranberry farms, *Journal of apicultural research*, 32(2), 73-79
- PENDREL BA, PLOWRIGHT RC., 1981 - Larval feeding by adult bumble bee workers (Hymenoptera: Apidae), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8, 71-76.
- PLOWRIGHT C.M.S., 1999, - Foraging for nectar and pollen on thistle flowers (*Cirsium vulgare*) and artificial flowers: how bumble bees (*Bombus impatiens*) respond to colony requirements, *Behaviour*, 136, 951-963.
- POUVREAU, 1973, - Les ennemis des bourdons I, *Apidologie*, 4(2), 103-148.
- POUVREAU, 1974a, - Les ennemis des bourdons II, *Apidologie*, 5(1), 39-62.
- POUVREAU, 1974b, - Pouvreau A (1974b) Le comportement alimentaire des bourdons (Hyménoptera, Apoidea, *Bombus* Latr.): la consommation de solutions sucrée, *Apidologie*, 5(3), 247-270.
- POUVREAU A., 1984, - *Biologie et écologie des bourdons*. In : Pesson et Louveaux, Pollinisation et productions végétales, INRA Eds., 595-630.
- PRESSMAN E, SHAKED R, ROSENFELD K, HEFETZ A., 1999, - A comparative study of the efficiency of bumblebees and an electric bee in pollinating unheated greenhouse tomatoes, *Journal of Horticultural science & biotechnology*, 74 (1), 101-104
- PRYS-JONES OE., CORBET SA., 1991, - *Bumblebees*. Naturalist's Handbook. The Richmond publishing Co LDT, 92p.
- RAUSCHER, 1998, - *Etude des capacités d'apprentissage olfactif chez le bourdon* (rapport de stage de DEA)
- SAKAGAMI SF., 1976, - Specific differences in the bionomic characters of Bumblebees. A comparative review, *Journ. Fac Sci. Hokkaido Un. Ser. VI, Zool.*, 20(3).
- SCHIKORA J., CHITTKA L., 1999, - Learning a complex motor skill: bumblebees and pollen foraging, Proc 1st Göttingen Conference of the German Neuroscience Society 1999, 27th Göttingen Neurobiology Conference N. Elsner and U. Eysel eds, Vol. II
- SMITHSON A., MAC NAIR M.R., 1997, - Negative frequency-dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards, *Evolution*, 51(3), 715-723.
- STRAVER W.A., PLOWRIGHT R.C., 1991 - Pollination of greenhouse tomatoes by bumblebees, *Greenhouse Canadian*, February, 10-12.
- VAN RAVESTIJN W., VAN DER SANDE J., 1991 - Use of bumblebees for the pollination of glasshouse tomatoes, *Acta Horticulturae*, 288, 204-212.
- VERHAEGHE JC, SIMON X, DOYE L, BOGATYREV NR, RASMONT P., 1999, -The control of nectar and pollen foraging in *Bombus terrestris* (L.), *Proc. specialists' meeting on insect pollinisation in greenhouse*, Soesterberg, Holland, oct 1999.
- VERKERK K., 1957, - The pollination of tomatoes, *Neth. J. Agric. Sci.*, 5, 37-54.
- VON FRISCH K., 1967. The dance language and orientation of bees. London: Oxford University Press.
- WALTHER-HELLWIG K., FRANKL R., 2000a - Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in an agricultural landscape, *J. Appl. Ent.*, 124, 299-306
- WALTHER-HELLWIG K., FRANKL R., 2000b - Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae), *Journal of Insect Behavior*, 13 (2), 239-246.
- WEST E.L., LAVERTY T.M., 1998, - Effect of floral symetry on flower choice and foraging behaviour of bumble bees, *revue canadienne de Zoologie* 76(4), 730-739.

