

**Université de Mons-Hainaut**  
**Faculté des Sciences**  
**Service de Zoologie**

**Stratégie de butinage de *Bombus pascuorum*  
(Scopoli) dans une friche industrielle**

Directeurs de mémoire

Prof. J.-C. Verhaeghe  
Prof. P. Rasmont

Mémoire présenté par

**Aurore Durant**

en vue de l'obtention du diplôme de  
Licencié en Sciences Biologiques

Année académique 1999-2000

# Table des matières

1. Introduction .....	1
1.1. Mode de vie des bourdons.....	1
1.2. Biologie de <i>B. pascuorum</i> .....	3
1.3. Paramètres influençant le butinage .....	5
1.3.1. Les fleurs .....	5
1.3.1.1. Nature des ressources florales.....	5
1.3.1.2. Disponibilité des ressources et gestion de la trajectoire.....	7
1.3.1.3. Autres paramètres floraux .....	9
Influence de la morphologie de la fleur .....	9
Influence de la couleur de la fleur.....	9
Guides floraux .....	10
1.3.2. Choix floraux .....	10
1.3.3. Relations intra- et inter-spécifiques .....	12
1.3.3.1. Aspects sociaux de la récolte .....	12
1.3.3.2. Compétition .....	13
1.4. Diversité florale et dérive faunique .....	14
2. But du travail .....	15
3. Description du site étudié .....	16
3.1. Aperçu topographique .....	16
3.2. Végétation.....	18
4. Matériel et méthode .....	19
4.1. Mesure de la densité relative des populations et des choix floraux .....	19
4.2. Comportement de butinage.....	20
4.3. Mesure des paramètres floraux.....	20
4.3.1. Production et disponibilité en nectar.....	20
4.3.1.1. Production de nectar.....	20
4.3.1.2. Disponibilité réelle en nectar .....	21
4.3.2. Concentration en sucres du nectar.....	21
4.3.3. Densité des fleurs .....	21
4.3.4. Couleur de la corolle.....	22
4.3.5. Longueur de la corolle.....	22
4.4. Analyse des données.....	23
4.4.1. Logiciels utilisés .....	23
4.4.2. Test de Kolmogorov-Smirnov .....	23
4.4.3. Indice de préférence.....	23
4.4.4. Concentration en sucres du nectar.....	24
4.4.5. Calcul de probabilité.....	25
5. Résultats et interprétations .....	26
5.1. Paramètres floraux .....	26
5.1.1. Taille et densité des <i>patches</i> floraux .....	26
5.1.2. Population florale.....	29
Nombre de fleurs par inflorescence.....	30
5.1.3. Nectar.....	31
Production de nectar.....	31
Disponibilité réelle .....	36
Consommation par les butineurs.....	42
Concentration en sucres du nectar.....	44
5.1.4. Longueur de la corolle.....	44

5.1.5. Couleur de la corolle.....	46
5.1.6. Synthèse des différents paramètres floraux.....	47
5.2. Faune pollinisatrice .....	48
5.3. Choix floraux.....	54
5.4. Comportement de butinage des reines de <i>B. pascuorum</i> .....	57
<b>6. Discussion.....</b>	<b>63</b>
6.1. Choix floraux.....	63
6.1.1 Disponibilité en ressources .....	64
6.1.2 Répartition topographique des fleurs.....	66
6.1.3 Paramètres morphologiques.....	67
6.2. Comportement de butinage .....	69
6.3 Compétition.....	71
7. Conclusion.....	72
Bibliographie .....	73
Annexes A .....	79
Annexes B .....	85

## **Remerciements**

Je tiens tout d'abord à remercier les Prof. J.-C. Verhaeghe et P. Rasmont pour leur accueil chaleureux dans le Laboratoire de Zoologie, leurs conseils et leur aide précieuse.

Mes remerciements vont également au Prof. G. Josens pour son écoute et ses conseils.

Je remercie vivement les membres du laboratoire de zoologie: Y. Barbier, E. Druart, J.-F. Godeau, X. Simon et M. Terzo.

Je remercie F. Delmarquette pour son aide technique.

Je remercie également E.-A. Durieux, J. Hlusek, S. Iserbijt pour leurs services précieux.

# 1. Introduction

## 1.1. Mode de vie des bourdons

Les bourdons sont des Hyménoptères sociaux appartenant à la superfamille des Apoidea.

Le cycle de la colonie est annuel. La reine est fécondée à la fin de la bonne saison et passe l'hiver dans une chambre d'hibernation (*hibernaculum*). Elle émerge au printemps et cherche un site favorable à la fondation d'une nouvelle colonie. Les premières ouvrières apparaissent après une phase solitaire au cours de laquelle la reine s'occupe seule du couvain.

Il existe un partage des tâches entre ouvrières. Les plus grandes s'occupent de la récolte de nourriture et de la thermorégulation du nid tandis que les plus petites travaillent dans le nid. Les "récolteuses" et les "travailleuses au nid" peuvent toutefois changer de tâche en fonction des besoins de la colonie (Free, 1955).

Dans le courant de l'été, à des époques différentes selon la phénologie des espèces, les colonies produisent des sexués. Cette étape est la dernière phase de la vie de la colonie. Les sexués quittent le nid et s'accouplent. Les mâles meurent avant la fin de l'été, les femelles fécondées hibernent.

Les bourdons sont endothermes. Cette caractéristique leur permet d'être actifs et de butiner à basse température, alors que leurs concurrents sont inactifs (Heinrich, 1979b). Elle leur permet aussi de couvrir et d'accélérer le développement embryonnaire et donc celui de la société. Leur thermorégulation requiert d'importantes quantités d'énergie qui sont fournies par le nectar des fleurs. Une partie est utilisée pour la thermorégulation, le vol et les mouvements de la "récolteuse", une partie est ramenée au nid pour la nutrition des larves.

Il existe deux modes principaux de nutrition chez les bourdons (Alford, 1975; Heinrich, 1979b): « *pocket-makers* » versus « *pollen storers* ». Chez les *pocket-makers*, le nectar est stocké dans des pots qui sont d'anciens cocons mais il n'y a pas de réserve de pollen. La reine construit de part et d'autre du couvain deux trémies en forme de poche dans lesquelles les butineuses déposent le pollen récolté. Les larves consomment le pollen tel quel.

Chez les *pollen-storers*, le pollen et le nectar sont conservés séparément dans des anciens cocons. Pollen et nectar sont déposés par les ouvrières nourricières dans une logette formée par la position des larves au sein du couvain. Chaque ouvrière est donc nourrie individuellement au fur et à mesure de ses besoins.

Le type de nutrition influence la taille des ouvrières. Chez les *pocket-maker*, il existe une grande variabilité de taille des ouvrières. Cela peut s'expliquer par une répartition inégale de la nourriture au sein du couvain (Alford, 1975). Chez les *pollen-storers*, cette variation est moins importante car les larves reçoivent individuellement la même quantité de nourriture.

Le mode de nutrition influence également la stratégie de récolte. Dans le cas des *pocket-makers*, les butineuses doivent récolter à la fois du nectar et du pollen avec pour seule information l'état des stocks de nectar. Chez les *pollen-storers*, par contre, il existe à la fois des stocks de nectar et de pollen. Les butineuses doivent donc théoriquement adapter leurs choix floraux en fonction de ces deux paramètres mais il semble que la récolte de nectar détermine celle du pollen (Doye 1999).

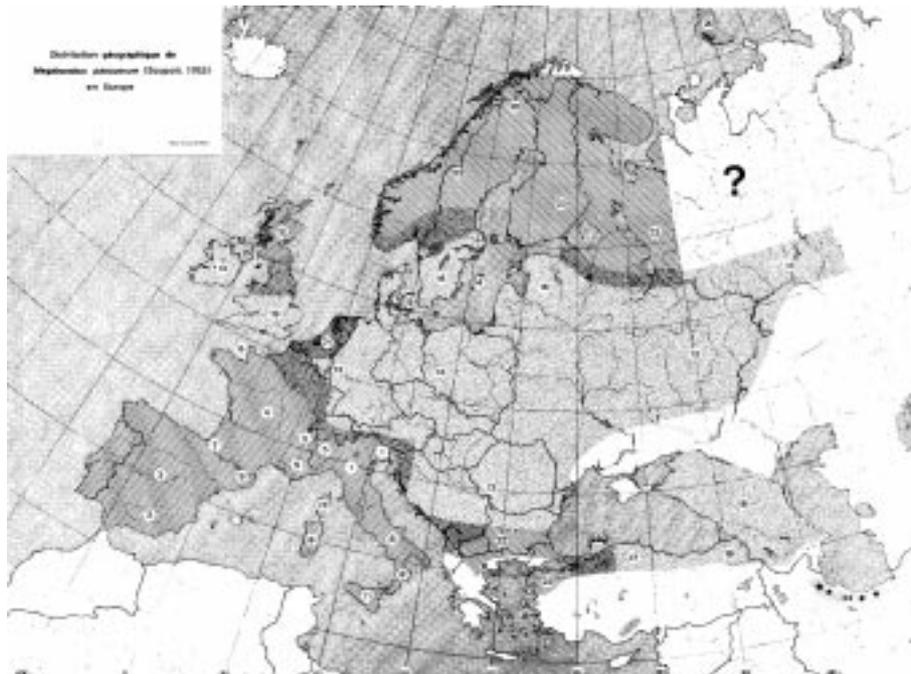
Le succès reproducteur d'une colonie dépend de la quantité d'énergie disponible. Les bourdons doivent donc maximiser l'apport d'énergie par unité de temps tout en diminuant le coût énergétique de la récolte. La pression sélective en faveur de l'augmentation de l'efficacité de la récolte est donc très forte.

La récolte de nectar s'effectue à l'aide du proboscis. La taille des pièces buccales, de type lécheur-broyeur-suceur, varie entre les espèces et au sein d'une même espèce. Cette variation de taille est importante car elle intervient dans le partage des ressources. De nombreux travaux ont montré qu'il pouvait exister une relation entre la longueur du proboscis et la longueur de corolle des fleurs visitées (Heinrich, 1976; Plowright, 1977; Inouye, 1978; Ranta & Lundberg, 1980; Ranta, 1983; Teräs, 1985). Cette relation n'est toutefois pas vérifiée pour les voleurs de nectar comme *Bombus terrestris* qui pratiquent un trou dans la corolle pour atteindre les nectaires. Le nectar est transporté dans le jabot qui peut contenir jusqu'à 90% du poids du bourdon en nectar (Heinrich, 1979b).

Les bourdons présentent également des adaptations à la récolte du pollen. Les tibias postérieurs sont aplatis et munis de longues soies qui forment les corbeilles ou corbiculae où est stocké le pollen. Lors de la récolte, les metabasitarses permettent de recueillir le pollen et de l'acheminer vers les corbeilles. Le poids de pollen emporté peut atteindre 20% du poids corporel du bourdon (Heinrich, 1979b).

## 1.2. Biologie de *B. pascuorum*

*B. pascuorum* présente une distribution géographique très large qui englobe toute la Belgique et presque toute l'Europe (depuis les rives de la Méditerranée au sud, jusqu'à celle de la mer de Barents au nord). Il est très abondant et ce, sur la majeure partie de son aire de distribution (Rasmont en préparation).



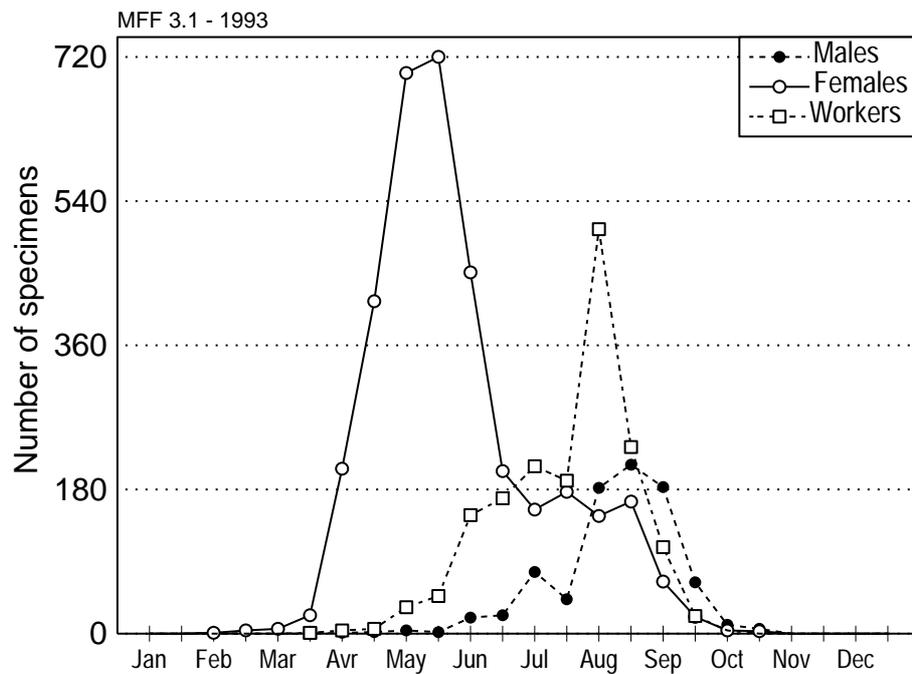
Distribution géographique de *Megabombus pascuorum* (SCOPOLI, 1763) en Europe.

**Exerge pascuorum** (hachures obliques à gauche): 1. ssp. *pascuorum*; 2. ssp. *bofilli*; 3. ssp. *dusmeti*; 4. ssp. *freygessneri*; 5. ssp. *intermedius*; 6. ssp. *kruegerianus*; 7. ssp. *maculatus*; 8. ssp. *melleofacies*; 9. ssp. *rufocitrinus*; 10. ssp. *septentrionalis*; 11. ssp. *siciliensis*; 12. ssp. *verboeffi*. **Exerge floralis** (mouchetures): 13. ssp. *floralis*; 14. ssp. *gotlandicus*; 15. ssp. *mniorum*; 16. ssp. *pallidofacies*; 17. ssp. *paphlagonicus*; 18. ssp. *rehbinderi*; 19. ssp. *vulgo*. **Exerge smithianus** (hachures obliques à droite): 20. ssp. *smithianus*; 21. ssp. *moorseleensis*; 22. ssp. *olympicus*; 23. ssp. *sparreanus*. **Exerge taleskensis** (pointillés): 24. ssp. *talesbensis* (le *locus typicus* est figuré par une étoile, les autres lieux de récoltes par des points).

**Figure 1.** Distribution géographique de *Bombus pascuorum* (d'après Rasmont, 1983).

C'est une espèce très ubiquiste mais présente surtout dans les zones boisées (Brian, 1957). Reinig (1972) la classe parmi les espèces de forêt tandis que Rasmont (1988) l'inclut dans les espèces de lisières forestières (s'aventurant loin dans la forêt).

La phénologie de *B. pascuorum* s'étend sur une longue période: c'est une des premières espèces à apparaître et une des dernières à disparaître. Les reines sortent d'hibernation début mars et présentent un pic d'émergence en mai. Le pic d'abondance des ouvrières quant à lui se situe au mois d'août même si les premières ouvrières s'observent fin avril. La population de la colonie décroît ensuite jusque fin octobre.



**Figure 2.** Phénologie de *B. pascuorum* (Rasmont, en préparation).

*B. pascuorum* est une espèce *pocket-maker*. Les nids sont relativement grands (jusque 150-200 individus) et toujours construit en surface. Elle peut utiliser de nombreux substrats (touffes d'herbe, mousses, bois pourrissant, nids de rongeurs et d'oiseaux).

Chez cette espèce, la longueur du proboscis est de  $10,62 \pm 0,52$  mm pour les reines et  $7,89 \pm 0,67$  mm pour les ouvrières (Pekkarinen, 1979), ce qui lui permet de butiner des fleurs à corolle relativement longue comme le lamier banc qui est une de ses plantes favorites (Prys-Jones & Corbet, 1991).

De nombreux travaux ont mis en évidence le caractère polylectique de *B. pascuorum* (Leclercq, 1960; Teräs, 1985; Ruszkowski, 1969). Rasmont (1988) montre qu'elle est l'espèce la plus polylectique de France et de Belgique en nombre d'espèces florales visitées (333 espèces).

## 1.3. Paramètres influençant le butinage

### 1.3.1. Les fleurs

#### 1.3.1.1. Nature des ressources florales

Les fleurs fournissent aux butineuses deux types de ressources: le pollen et le nectar. Elles sont sources de sucre, d'acides aminés et de sels minéraux. Les plantes fournissent également des stéroïdes aux bourdons qui, comme tous les insectes phytophages, ne peuvent les synthétiser. Ces stéroïdes sont indispensables au développement et à la reproduction (Regali, 1992).

Le nectar est une solution sucrée contenant peu d'acides aminés, de protéines et de lipides (Baker, 1983; cité par François, 1993) et dont la concentration peut varier de 4 à 60%. Les principaux sucres qui le composent sont le fructose, le saccharose et le glucose. La proportion de ces différents sucres varie selon la longueur de la corolle, le saccharose étant dominant dans les espèces à corolle longue (Waddington, 1987).

Divers paramètres peuvent influencer la sécrétion de nectar, notamment l'âge et la position de la fleur sur l'inflorescence. Les travaux de Pyke (1978b) sur *Delphinium*, *Aconitum* et *Epilobium* montrent que, sur ce type d'inflorescence, la quantité de nectar par fleur augmente avec l'âge. Comme les fleurs les plus âgées se situent dans le bas de l'inflorescence, ce sont donc aussi les plus basses qui contiennent le plus de nectar. Par contre, la concentration du nectar n'est influencée ni par l'âge, ni par la position de la fleur.

La température et l'humidité influencent également le taux de production du nectar (Corbet, 1978a, 1978b). Quand la température monte, le nectar se concentre tandis qu'un taux d'humidité élevé entraîne une dilution du nectar.

De même, Petanidou (1996) constate, pour une même espèce florale, des variations de quantité et de composition selon le site de prélèvement.

Divers auteurs ont réalisé des mesures de production de nectar (tableau 1).

**Tableau 1. Production de nectar, données de la littérature**

	Production moyenne de nectar (µl)
<i>Teucrium polium</i> L. (1)	0,00
<i>Delphinium nelsoni</i> Greene (2)	0,00-3,47
<i>Thymus capitatus</i> L. (1)	0,07
<i>Trifolium repens</i> L. (3)	0,10
<i>Stachys cretica</i> Sibth. & Sm. (1)	0,44-1,94
<i>Lamium amplexicaule</i> L. (1)	0,63-1,33
<i>Aconitum columbianum</i> Nutt. (2)	1,58-2,62
<i>Vicia cracca</i> L. (3)	2,00

(1) Petanidou & Vokou 1993

(2) Pyke 1978

(3) Morse 1980

Heinrich (1976) a mesuré les quantités de nectar réellement disponibles lors de l'activité des butineuses et les a ensuite converties en quantités de sucre (tableau 2).

On peut remarquer que les plantes favorites des bourdons sont celles dont la disponibilité réelle est la plus élevée.

**Tableau 2. Disponibilités réelles mesurées par Heinrich (1976)**

	Disponibilité réelle (mg)
* <i>Rubus strigosus</i> Michx.	0,0000
* <i>Trifolium hybridum</i> L.	0,0010
* <i>Solidago grammifolia</i> (L.) Salisb.	0,0040
* <i>Prunus serotina</i> Ehrh.	0,0098
** <i>Aconitum</i> sp.	0,0230
** <i>Epilobium angustifolium</i> L.	0,0490
** <i>Vaccinium canadensis</i> Kalm.	0,1680
** <i>Impatiens biflora</i> Walter	0,1740
** <i>Robinia pseudoacacia</i> L.	0,2060

\*\* espèce préférentiellement utilisée par les bourdons

\* espèce habituellement utilisée par les bourdons

Le pollen quant à lui apporte les acides aminés et les stérols indispensables au développement ovarien de certaines espèces et à la nutrition des larves.

### 1.3.1.2. Disponibilité des ressources et gestion de la trajectoire

Selon Zimmerman (1979), le pollen serait une ressource moins limitante que le nectar. En effet, lors d'une visite, la butineuse vide la fleur de son nectar tandis qu'une seule visite ne peut épuiser tout le stock de pollen disponible au niveau de la fleur. Une récolteuse de nectar n'aura donc pas intérêt à revisiter une fleur (sauf si la productivité en nectar de l'espèce florale est très élevée). Par contre, une récolteuse de pollen pourrait revisiter une fleur sans risquer de perdre trop d'énergie. De fait, Zimmerman montre un taux de revisite faible pour le nectar (1,6%) et un taux plus élevé pour le pollen (8%). Cette théorie est toutefois critiquée par Waser *et al.* (1990) et Zimmerman (1981) lui-même arrive à des résultats discordants sur *Impatiens capensis* Meerb..

Le facteur temporel ne doit pas être négligé. Il détermine la quantité et le type de ressources disponibles. Au cours de la saison, les espèces florales présentes et leur densité changent. La succession des espèces florales au cours du temps fait que les ressources disponibles ne sont pas les mêmes pour les différentes castes. Elle implique également une réorientation des choix floraux des butineuses au cours de leur vie. Ce phénomène a été observé par divers auteurs (Teräs, 1976, 1985; François 1993).

Des travaux ont mis en évidence le rôle de la densité des fleurs sur les choix floraux et les stratégies de récolte des bourdons (Sowig, 1989; Smithson & Macnair 1997; Proctor *et al.*, 1996). Pour une même récompense, les butineuses se dirigent vers la fleur la plus proche (Pyke, 1978b). Ranta (1983) montre que le temps de vol entre inflorescences diminue lorsque la densité florale augmente. Une forte densité florale permet donc de limiter la distance et le temps de vol ainsi que leur coût énergétique.

Les stratégies de récolte des bourdons sont fonction de la taille et de la densité des *patches* floraux (Sowig, 1989). La densité des grands *patches* est suffisante pour permettre un gain intéressant, même pour les bourdons lents. Cependant, les bourdons semblent éprouver des difficultés à prendre la « *bonne décision* », c'est-à-dire quitter un *patch* où la quantité de nectar est faible ou rester dans un *patch* où la disponibilité en nectar est élevée. L'avantage des petits *patches* est que toutes les fleurs ou presque peuvent être visitées. De plus, il semble que les butineuses soient plus aptes à évaluer la rentabilité des *patches* de petite taille. La répartition des espèces n'est pas non plus la même. Les espèces à langue courte semblent préférer les petits *patches* tandis que les espèces à langue longue sont plus fréquentes sur les grands *patches*.

Il est intéressant de noter que les espèces les plus abondantes ne sont pas toujours préférées. Petanidou (1993) montre que *B. pascuorum* manifeste une préférence très importante pour *Gentiana pneumonanthe* L. par rapport aux autres espèces florales présentes et pourtant nettement plus abondantes.

La disponibilité des ressources influence la trajectoire des bourdons.

La trajectoire d'une butineuse est définie par deux paramètres (Pyke, 1978a): le changement de direction et la distance du vol. Le changement de direction est l'angle formé lorsque le bourdon change de cap dans sa trajectoire de récolte. Il est compris entre  $-180^\circ$  et  $+180^\circ$ , l'angle étant négatif si le bourdon tourne à gauche et positif s'il tourne à droite. Un angle de  $0^\circ$  signifie que 2 vols consécutifs ont lieu dans la même direction. La distance de vol est la distance linéaire entre deux fleurs successivement visitées.

Le modèle de Pyke (1978a) prévoit un changement de direction faible sur un *patch* floral pauvre en nectar et un changement important s'il contient un grand nombre de fleurs récompensantes. Ce type de comportement a été observé par Heinrich (1979c) sur des fleurs de trèfle. Cependant, Waddington (1980) ne trouve pas de relation significative entre le changement de direction et le nombre de fleurs non récompensantes visitées.

Zimmerman (1979b) observe un comportement aléatoire (la direction choisie n'est pas en relation avec les précédentes) sur les inflorescences de *Polemonium foliosimum*. Il serait lié au nombre très important de fleurs (plus de 90), tellement important que les butineuses pourraient les revisiter et toujours trouver une fleur pleine. La revisite n'entraînerait donc pas de perte d'énergie. Cette vision des choses a cependant été critiquée par Heinrich (1983).

Zimmerman (1982) montre que la distance de vol entre fleurs augmente lorsque les visites sont peu gratifiantes.

### 1.3.1.3. Autres paramètres floraux

#### **Influence de la morphologie de la fleur**

La morphologie de la fleur conditionnent son accessibilité.

D'une part, la longueur du tube de la corolle est un des facteurs intervenant dans l'établissement des niches alimentaires: selon la longueur de leur proboscis, les bourdons peuvent exploiter plus ou moins efficacement une fleur de profondeur donnée.

Plusieurs auteurs étayent l'hypothèse d'une relation quasi stricte entre la longueur du proboscis et la profondeur de corolle des fleurs butinées; les espèces à langue longue visitant les fleurs à corolle profonde et celles à langue courte butinant les fleurs à corolle courte (Plowright, 1977; Inouye, 1978). Selon Ranta & Lundberg (1980), les différentes espèces de bourdons peuvent exploiter une large gamme de profondeurs de corolle. Cependant, ils utilisent plus efficacement les corolles dont la longueur est la plus proche de celle de leur proboscis.

D'autre part, de nombreux travaux ont montré que la récolte sur des fleurs à morphologie complexe (la majorité d'entre elles étant zygomorphes) nécessite, de la part des butineuses, l'apprentissage d'une position particulière (Heinrich, 1979b).

#### **Influence de la couleur de la fleur**

De nombreux auteurs ont cherché à savoir si les bourdons apprennent à reconnaître la couleur des fleurs butinées.

Heinrich (1977) a confronté des ouvrières naïves à des fleurs artificielles blanches et bleues. Ses résultats ont montré que, pour une récompense égale, les ouvrières semblent apprendre à reconnaître les fleurs bleues six fois plus vite que les fleurs blanches. De plus, si on présente des fleurs bleues récompensantes à un bourdon conditionné sur les fleurs blanches, il inverse son comportement alors que le contraire est rare. Ceci laisse penser que les bourdons apprennent plus vite le "bleu" que le "blanc".

De nombreuses fleurs utilisées par les bourdons présentent une corolle dont la couleur se situe dans la gamme des bleus. Ces fleurs produisent généralement plus de nectar que les fleurs blanches (Heinrich & Raven, 1972, cités par Heinrich, 1979; Chittka *et al.*, sous presse). L'apprentissage serait donc conditionné par des prédispositions innées.

De nombreuses données comportementales suggèrent que les signaux colorés fournissent aux pollinisateurs des clés pour la détection innée des fleurs et la localisation du site de récompense. Lors d'expériences sur fleurs artificielles, LUNAU (1990,1993) a montré que la pureté spectrale de la corolle intervient dans l'orientation à longue distance vers les fleurs. Le bourdon se dirige ensuite vers la partie de la fleur ayant le plus haute pureté spectrale.

### **Guides floraux**

Lunau (1990) a montré que les bourdons inexpérimentés, lorsqu'ils sont encore en vol, établissent un contact antennaire avec les guides (fausses étamines) de fleurs artificielles.

Les contacts les plus nombreux sont ceux établis avec les guides d'une haute pureté spectrale par rapport aux autres pièces florales.

Cette réaction antennaire est suivie d'une réaction d'atterrissage conditionnée par des signaux visuels et olfactifs. Certains guides floraux peuvent être perçus comme étant des étamines et, de ce fait, déclencher la réaction innée des bourdons. Les étamines, tout comme les imitations d'étamines, constitueraient donc un signal standardisé pour l'orientation innée.

#### **1.3.2 Choix floraux**

Les choix floraux peuvent être examinés sous deux angles: celui de l'espèce et celui de l'individu.

Une espèce est dite polylectique lorsqu'elle butine un grand nombre d'espèces florales (*B. pascuorum*, *B. terrestris*). Une espèce oligolectique butine un nombre très faible nombre d'espèces. Les espèces mésolectiques se situent entre ces deux cas de figure. Il existe encore des espèces très oligolectiques (ex: *B. gerstaeckeri*) dont les choix se limitent à une seule espèce florale (*Aconitum vulparia* REICHENB.).

A l'échelle de l'individu, on parle de généralistes et de spécialistes; une butineuse étant qualifiée de généraliste si elle exploite plusieurs espèces florales et spécialiste lorsqu'elle ne butine qu'une seule espèce. Les spécialistes sont nombreux quand les ressources sont abondantes et les généralistes dominant dans les sites où les ressources sont faibles (Heinrich, 1976).

Heinrich (1979a) distingue encore, chez les individus, des choix floraux majeurs et mineurs. La plante majeure, fournissant une ressource de quantité et/ou de qualité supérieure, reçoit la plupart des visites tandis que la ou les plante(s) mineure(s) sont butinées dans une moindre mesure.

Au début de leur vie de butineuse, les ouvrières sont des récolteuses inefficaces: elles essaient toutes les fleurs, ne minimisent pas la durée (et donc le coût énergétique) de la récolte et sont souvent incapables d'accéder au nectar des fleurs à morphologie complexe. Ce n'est qu'au bout de 2 à 6 voyages qu'elles deviennent expertes (Heinrich, 1979a). C'est donc par expérience que les butineuses mémorisent la rentabilité des fleurs et effectuent leurs choix majeurs et mineurs.

La concurrence influence les choix majeurs et mineurs. Lorsqu'un grand nombre de butineuses est présent, les quantités de nectar disponibles diminuent rapidement. Heinrich (1979a) montre que, dans ces conditions, des individus purement spécialistes au départ visitent d'autres espèces florales. Certains d'entre eux changent même de ressource majeure, celle-ci devenant alors une plante mineure. Il semble donc que le « *minoring* » ne soit pas utile lorsque la disponibilité en nectar dépasse un certain niveau.

Lorsque l'espèce majeure devient moins rentable ou disparaît, les récolteuses réorientent leurs choix vers les espèces mineures. Le « *minoring* » permet donc de répondre aux changements de ressources lorsque les conditions écologiques sont modifiées. Cette habilité à utiliser une ressource alternative semble être liée à l'importante capacité d'apprentissage et d'oubli des butineuses.

Au fur et à mesure que la végétation se modifie, les choix des espèces majeures et mineures se porteront donc vraisemblablement sur de nouvelles espèces. Il est donc nécessaire de considérer l'étude des choix floraux dans un contexte dynamique où la phénologie des plantes joue un rôle important (Teräs, 1985).

Les travaux de Real (1991) ont montré que le choix des ouvrières se porte préférentiellement sur les ressources stables (faible variance).

### 1.3.3. Relations intra- et inter-spécifiques

#### 1.3.3.1. Aspects sociaux de la récolte

La présence d'autres individus influence la récolte chez les bourdons.

Brian (1957) a observé le comportement des ouvrières sur un bouquet de fleurs artificielles. Un bouquet faiblement occupé est attractif tandis qu'à partir d'un certain seuil d'occupation, il devient répulsif. Les ouvrières recherchent donc des inflorescences occupées par des congénères mais, au-delà d'un certain taux d'occupation, elles préfèrent utiliser les inflorescences libres.

Morse (1978) a étudié les interactions entre deux espèces de bourdons sur *Rosa carolina*. Il n'a jamais observé deux individus sur la même fleur. Lorsqu'un deuxième individu atterrit, l'un des deux bourdons est chassé temporairement de la fleur. Ceci ne peut toutefois être généralisé à toutes les espèces florales, certaines d'entre elles pouvant accueillir plusieurs individus par fleur. Il existe également des espèces dont la morphologie florale ne permet pas le travail simultané de deux butineuses (Lamiaceae, Fabaceae, Scrophulariaceae, Boraginaceae).

Cameron (1981), étudiant *Bombus vosnesenkii* Radoszkowski, et Pouvreau (1990), étudiant diverses espèces européennes, ont montré que les butineuses déposaient une substance organique sur les fleurs qui contenaient du nectar. Cette substance attirerait les butineuses (Pouvreau, 1990) et les induirait à tester la fleur (Cameron, 1981). Giurfa & Nunez (1994), par contre, montrent par des expériences similaires sur l'abeille domestique que les butineuses rejettent une fleur fraîchement marquée. Kato (1988) qui montre qu'il y a bien marquage mais que celui-ci fait préférer aux butineuses les fleurs qui ont été visitées depuis *un certain temps* à celles qui ont été visitées récemment aussi bien qu'à celle qui ont été visitées depuis très longtemps. En effet, les fleurs visitées récemment ont toute chance d'avoir été vidées alors que celles qui ont été visitées depuis très longtemps ont toutes les chances de ne plus jamais donner de nectar.

### 1.3.3.2. Compétition

Il existe à la fois une compétition entre les espèces florales et une compétition entre les pollinisateurs.

La compétition entre les plantes se situe au niveau du partage des pollinisateurs. Les espèces florales doivent fidéliser ceux-ci pour assurer leur succès reproductif.

Pour ce faire, elles peuvent leur offrir du nectar et/ou du pollen. La récompense doit être suffisante pour attirer les pollinisateurs mais aussi suffisamment faible pour qu'ils butinent d'une inflorescence à l'autre, assurant ainsi la pollinisation (Ranta *et al.*, 1981; Proctor *et al.*, 1996).

Les espèces florales peuvent également leurrer les insectes, par exemple en étant mimétiques des espèces productives se situant dans le même habitat (Heinrich, 1979b).

Enfin, pour éviter ou diminuer la compétition, certaines espèces fleurissent lorsque peu d'espèces sont en fleurs ou quand la période de floraison d'espèces plus attractives est terminée (Ranta *et al.*, 1981; Proctor *et al.*, 1996).

Plusieurs facteurs régissent la compétition entre les pollinisateurs.

Pour Heinrich (1976), les mécanismes de compétition sont essentiellement conditionnés par l'efficacité d'exploitation des ressources. L'exploitation des ressources intervient dans la structuration des communautés de bourdons.

Selon Inouye (1977a,1977b,1978), seules trois espèces peuvent coexister dans la plupart des milieux (une à langue longue, une à langue moyenne et une à langue courte). Si une quatrième espèce est présente, c'est une voleuse de nectar qui, de ce fait, n'entre pas en compétition avec les autres. Cette théorie a été critiquée par plusieurs auteurs dont Ranta & Vespsäläinen (1981) qui observent que plus de quatre espèces peuvent coexister lorsque les conditions environnementales sont instables: instabilité des ressources liées à la phénologie des plantes, instabilité climatique,... Pour Rasmont (1988), la règle d'Inouye est valable dans les milieux stables et pauvres en espèces tandis que celle de Ranta & Vespsäläinen est vraie pour les milieux instables.

Un autre facteur intervenant dans la compétition est la disponibilité en sites d'hibernation et de nidification (Cumber, 1953; Hobbs, 1964; Rasmont, 1988). La qualité de ceux-ci conditionne en partie le succès de la colonie.

Enfin, l'agressivité peut être utilisée pour écarter un concurrent. On parle alors de compétition par interférence ou de compétition dure lorsque le vainqueur s'approprie les ressources. L'abeille domestique est bien connue pour manifester une telle agressivité (Flagothier 1996). Par contre, ce type de comportement n'est pas connu chez les bourdons.

## 1.4. Diversité florale et dérive faunique

La dérive faunique se définit comme l'ensemble des phénomènes d'altération de la faune dans le temps et l'espace sous l'influence de facteurs externes. Rasmont (1988) constate une dérive faunique des bourdons très marquée en Belgique. Celle-ci se traduit par une régression de toutes les espèces de milieux ouverts ainsi que de nombreuses espèces méso ou oligolectiques.

D'après l'auteur, les principales causes de cette diminution de la diversité sont la diminution des ressources florales et l'altération des biotopes ouverts.

## **2. But du travail**

Nous avons vu que les stratégies ainsi que les choix floraux des bourdons sont influencés par divers paramètres. Parmi ceux-ci, les paramètres floraux semblent être les plus déterminants. L'effet de la compétition intra- et inter-spécifique est également très important.

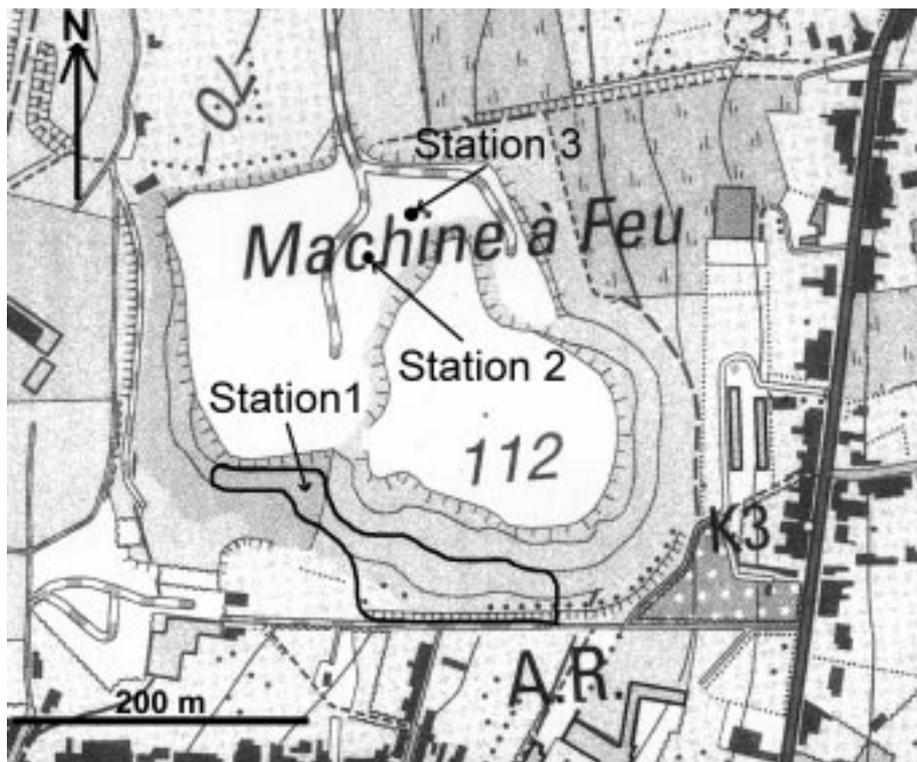
Le but de ce travail est d'examiner l'influence de différents paramètres floraux sur les choix et les stratégies des reines de *B. pascuorum*. L'exploitation des ressources, facteur important dans la compétition, sera également envisagée.

### 3. Description du site étudié

#### 3.1. Aperçu topographique

Les recherches ont été effectuées sur le site de la Grande Machine à Feu, sur le territoire de la commune de Dour en province de Hainaut.

Le terroir de la Grande Machine à Feu a été fortement remanié par l'exploitation charbonnière au début des années '90 et par l'exploitation des schistes rouges. Il ne possède donc plus son relief conique en combustion initial (Barbier & Perrin, 1987) mais comporte plusieurs pentes et plateaux répartis sur différents niveaux. Il est à présent éteint.



Trois stations ont été explorées durant la campagne de recherches (fig. 3):

**Station n° 1:**

Elle se compose essentiellement du talus du terril, ombragé de *Populus alba* et *Populus tremula* et riche en *Lamium album*, *Galium aparine* et graminées. Elle comprend également le bourrelet sud-ouest du terril dont la végétation est dominée par *Prunus avium* et *Rosa canina*.

Sa surface est d'environ 1.000 m<sup>2</sup>.

Ses coordonnées (European Data) sont 50°24' 15,3 N , 3°46'51,0" E.

**Station n° 2:**

Cette station est une friche sur schiste charbonnier, plane et caractérisée par une pelouse à légumineuses (*Vicia sativa*, *Trifolium dubium* , *Trifolium repens*, *Medicago sativa*).

Sa surface est d'environ 300m<sup>2</sup>.

Ses coordonnées (European Data) sont 50°24'19,8'' N , 3° 46'53,7'' E.

**Station n° 3:**

C'est également une friche sur schiste charbonnier fortement remaniée, à la surface très irrégulière et dont la végétation est dominée par *Cytisus scoparius*, *Leucanthemum vulgare* et *Fragaria vesca*.

Sa surface est d'environ 900 m<sup>2</sup>.

Ses coordonnées (European Data) sont 50°24'21,2''N, 3°46'53,0''E.

### 3.2. Végétation

Le relevé floristique a été réalisé à deux reprises pour chaque station. Seules les espèces en fleur durant la campagne d'observation sont notées. Les dates représentent la période de floraison.

<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	29/04-22/05
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	3/04-22/05
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Med.	13/03- ?
<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.	3/04/00 - ?
<i>Chelidonium majus</i> L.	17/04- ?
<i>Crataegus monogyna</i> L.	1/05-16/05
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link.	24/04-22/05
<i>Fragaria vesca</i> L.	8/05-22/05
<i>Galium aparine</i> L.	26/04-22/05
<i>Geranium robertianum</i> L.	4/05-22/05
<i>Geum urbanum</i> L.	16/05- ?
<i>Glechoma hederacea</i> L.	21/03-27/05
<i>Lamium album</i> L.	27/03- ?
<i>Lamium purpureum</i> L.	? - 18/05
<i>Lepidium campestre</i> (L.) R. Brown	8/05- ?
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	4/05/00- ?
<i>Papaver</i> sp.	23/05- ?
<i>Plantago lanceolata</i> L.	21/04- ?
<i>Prunus avium</i> L.	3/04-29/04
<i>Prunus laurocerasus</i> L.	14/04-29/04
<i>Prunus</i> sp.	13/03-26/03
<i>Rosa canina</i> L.	14/05- ?
<i>Rubus</i> sp.	22/05- ?
<i>Salix caprea</i> L.	? - 21/03
<i>Sambucus nigra</i> L.	29/04- ?
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	29/04- ?
<i>Taraxacum</i> sp.	17/03- ?
<i>Trifolium dubium</i> Sibth.	14/05- ?
<i>Trifolium pratense</i> L.	16/05- ?
<i>Trifolium repens</i> L.	16/05- ?
<i>Tussilago farfara</i> L.	? - 4/04
<i>Veronica persica</i> Poiret	13/03-22/05
<i>Vicia hirsuta</i> (L.) S.F. Gray	29/04- ?
<i>Vicia sativa</i> L.	30/04- ?

## 4. Matériel et méthode

### 4.1. Mesure de la densité relative des populations et des choix floraux

Le nombre de pollinisateurs visitant les différentes espèces florales a été compté selon la méthode du transect (Teräs, 1976, 1985). Les observations ont été réalisées une ou plusieurs fois par jour du 10 mars au 27 mai 2000, à l'exception des jours de pluie.

Avant chaque parcours, les paramètres suivants ont été notés: date et heure; température de l'air; éclaircissement; vitesse du vent; type de temps.

La température de l'air a été mesurée avec un thermomètre à sonde (HANNA HI 9053) et l'éclaircissement a été évalué à l'aide d'un luxmètre (GOOSENS SIXTAR). La vitesse du vent a été notée selon l'échelle de Beaufort.

Tous les insectes se nourrissant potentiellement de nectar ont été comptabilisés. Ils ont été déterminés à vue. Les bourdons et certains insectes ont été identifiés jusqu'à l'espèce, les autres spécimens ont été déterminés jusqu'au genre ou à la famille. *B. terrestris* et *B. lucorum*, difficilement distinguables sur le terrain, ont été tous deux classés dans un groupe nommé ici *Terrestribombus* Vogt (= *Bombus* Latreille *sensu stricto*).

Pour chaque pollinisateur rencontré, les caractéristiques suivantes ont été notées: espèce; sexe (si possible) ou caste; espèce florale visitée.

Les parcours suivants ont été effectués:

#### **Station 1**

Un transect de 268 m de long sur 3 m de large a été délimité. Du fait de la conformation de la station, celle-ci a été divisée en deux parties; le bas du talus et le sommet du talus plus le bourrelet du terril. Le bas du talus a été examiné sur 3 m à gauche du transect et le comptage sur le sommet du talus et au niveau du bourrelet a été effectué sur 1,5 m de part et d'autre du transect.

### **Station 2**

Les observations ont été réalisées sur un transect de 82 m de long et sur une largeur de 1,5m de part et d'autre.

### **Station 3**

Le transect considéré mesure 135 m de long, la largeur prise en compte étant de 1,5 m de part et d'autre de ce dernier.

## **4.2. Comportement de butinage**

Les paramètres de butinage ont été mesurés du 7 avril au 13 mai, de la manière suivante:

lorsqu'on rencontre un bourdon, on note: la date et l'heure; l'espèce de bourdon; l'espèce florale visitée; le nombre de fleurs visitées; le temps de butinage et le temps de vol jusqu'à la plante suivante.

Ces paramètres sont enregistrés sur magnétophone pour faciliter la prise de mesures.

L'individu est suivi jusqu'à ce qu'il soit hors de vue.

Seules les données recueillies sur la station 1 ont été utilisées.

## **4.3. Mesure des paramètres floraux**

### **4.3.1. Production et disponibilité en nectar**

#### **4.3.1.1. Production de nectar**

La production de nectar est évaluée en mesurant le volume de nectar contenu dans une fleur préalablement vidée de son nectar et couverte d'une gaze pendant 14 heures. La gaze empêche l'accès aux butineurs. La couverture a été effectuée en soirée et les mesures ont été prises tôt le matin. A partir de cette mesure, on extrapole la production journalière (24 heures). Il s'agit d'une approximation puisque la production de nectar varie selon un cycle circadien (CORBET 1978a, 1978b).

Certaines données sont peu nombreuses car les fleurs ont été arrachées ou piétinées, les gazes enlevées,...

#### 4.3.1.2. Disponibilité réelle en nectar

Le volume de nectar effectivement disponible durant l'activité des butineurs a également été mesuré. Les prélèvements ont été effectués la journée, sur des fleurs non couvertes d'une gaze.

La mesure des 2 paramètres ci-dessus a été effectuée à l'aide de microcapillaires de 1 microlitre et le volume a été déterminé par rapport à la hauteur de la colonne de nectar.

#### 4.3.2. Concentration en sucres du nectar

La concentration en sucres du nectar a été mesurée à l'aide d'un réfractomètre portable (BELLINGHAM et STANLEY, POLYFRACT WORKS LONGFIELD). Il indique le pourcentage en poids de sucre.

Etant donné l'influence de la température sur la production et la concentration du nectar, ce paramètre a été noté lors de chaque série de mesures.

#### 4.3.3. Densité des fleurs

La densité des fleurs des espèces visitées par les bourdons a été évaluée une fois par semaine, du 7 avril au 27 mai.

Pour ce faire, chaque *patch* de chaque espèce florale visitée a été numéroté et sa surface a été évaluée à l'aide d'un mètre ruban. Chaque semaine, la densité de fleurs au décimètre carré des différents *patches* a été notée.

#### 4.3.4. Couleur de la corolle

La couleur de la corolle a été déterminée, sur le terrain, à l'aide d'un index PANTONE couché où chaque couleur est associée à une référence.

La référence est ensuite entrée dans le logiciel PHOTOSHOP afin de déterminer les proportions de rouge, vert et bleu présentes dans la couleur de la corolle.

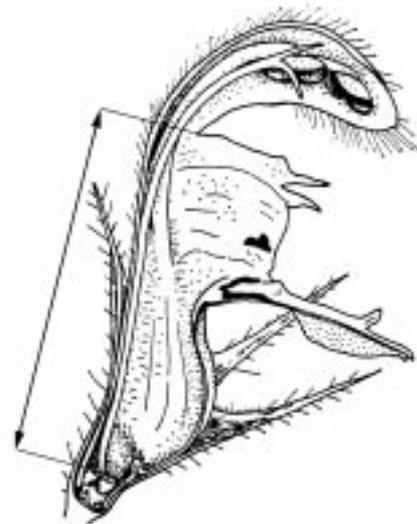
#### 4.3.5. Longueur de la corolle

La longueur de la corolle a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse.

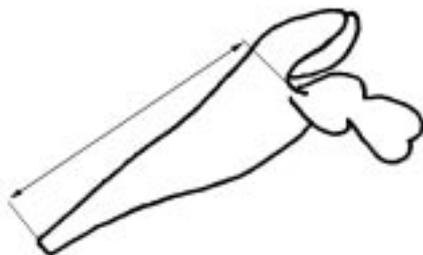
Les mesures effectuées sur les trois espèces étudiées figurent sur les figures 4, 5 et 6.



**Figure 4.** Corolle de *L. purpureum*.



**Figure 5.** Corolle de *L. album* (d'après PROCTOR *et al.*1996).



**Figure 6.** Corolle de *G. hederacea*.

## 4.4. Analyse des données

### 4.4.1. Logiciels utilisés

La gestion des données des transects a été effectuée à l'aide de Data Fauna Flora version 1.0 (BARBIER *et al.* 2000).

Les différentes opérations mathématiques et les tests statistiques ont été réalisés avec Microsoft Excell.

### 4.4.2. Test de Kolmogorov-Smirnov

Le test de Kolmogorov-Smirnov à 2 échantillons (Siegel, 1956) a été utilisé pour déterminer s'il existe ou non une différence entre les choix floraux des reines de *Bombus pascuorum* observés lors des transects et ceux observés lors des séquences.

### 4.4.3. Indice de préférence

La préférence des reines de *B. pascuorum*, vis-à-vis des 3 Lamiaceae dont les paramètres floraux ont été étudiés, a été mesuré.

L'indice d'IVLEV modifié (Jacobs, 1974, cité par Josens & Meerts 1999) est calculé à l'aide de la formule suivante:

$$P_i = \frac{r_i / \sum r_i}{n_i / \sum n_i}$$

Où  $r_i$  = Nombre de fleurs de l'espèce  $i$  visitée,  
 $\sum r_i$  = Nombre total de fleurs visitées,  
 $n_i$  = Nombre de fleurs de l'espèce  $i$  disponibles,  
 $\sum n_i$  = Nombre total de fleurs disponibles.

Nous l'appellerons indice d'IVLEV1. Il permet de nuancer les résultats en introduisant la notion d'abondance de type des ressources.

La valeur **1** indique une absence de choix ou de rejet de la ressource; l'espèce florale est consommée proportionnellement à son abondance.

Si  $P_i < 0,5$ , il y a rejet et **plus  $P_i$  est petit, plus le rejet est grand.**

Les valeurs supérieures à **2** traduisent un choix.

Cependant, de nombreux auteurs semblent préférer la formulation originale de l'indice d'IVLEV (1961, cité par Krebs, 1989). Elle a donc été calculée selon la formule:

$$E_i = \frac{r_i - n_i}{r_i + n_i}$$

Où  $r_i$  = % de fleurs de l'espèce  $i$  visitées  
 $n_i$  = % de fleurs de l'espèce  $i$  disponibles

Les valeurs sont comprises entre - 1 et 1. Les valeurs négatives traduisent un refus, les positives traduisant un choix.

Le nombre de fleurs visitées a été calculé à partir des séquences et le nombre de fleurs disponibles à partir des mesures de densité florale.

#### 4.4.4. Concentration en sucres du nectar

La concentration en sucres du nectar réellement disponible pour les butineuses a été calculée en multipliant la disponibilité réelle moyenne en nectar par le pourcentage en poids de sucres mesuré à l'aide du réfractomètre.

Le poids de sucres présent dans le nectar a également été calculé.

Pour ce faire, on doit connaître la densité du nectar. La formule permettant de l'estimer est la suivante:

$$p = 0,003729C + 0,000178C^2 + 0,998603 \quad (\text{Prys-Jones \& Corbet, 1991})$$

où  $C$  = poids de sucre par 100 grammes (valeur lue sur le réfractomètre).

Cette densité est ensuite multipliée par la concentration afin d'obtenir le poids de sucre (en milligrammes) contenu dans le nectar.

En multipliant le poids de sucre par 15,5, on obtient la valeur énergétique du nectar en joules.

#### 4.4.5. Calcul de probabilité

La probabilité qu'un bourdon trouve au moins une fleur pleine sur trois a été calculée à l'aide de la loi binomiale de probabilité.

La distribution de probabilité d'une variable X est donnée par la formule:

$$P(X = x) = \frac{n!}{x!(n-x)!} p^x (1-p)^{n-x}$$

où p = probabilité de succès de l'observation  
n = nombre d'observations  
x = probabilité

## 5. Résultats et interprétations

### 5.1. Paramètres floraux

Les différents paramètres ont été mesurés sur les populations florales de la station 1.

#### 5.1.1 Taille et densité des *patches* floraux

La taille et la densité des *patches* influencent les stratégies de récolte ainsi que les choix floraux des bourdons (tableaux 3, 4 et 5).

**Tableau 3. Densité florale au dm<sup>2</sup> chez *Glechoma hederacea***

Aire (dm <sup>2</sup> )	Densité de fleurs par dm <sup>2</sup>							
	7/ 04/ 00	14/ 04/ 00	21/ 04/ 00	27/ 04/ 00	6/ 05/ 00	14/ 05/ 00	18/ 05/ 00	27/ 05/ 00
8,0	10,0	10,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	10,0	7,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
375,0	21,0	20,0	15,0	13,5	15,0	3,0	3,0	0,0
1180,0	20,0	17,5	17,5	20,0	15,0	6,0	1,5	0,0
<b>Total</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>
1564,0	15,3	13,6	13,1	8,4	7,5	2,3	1,1	0,0

**Tableau 4. Densité florale au dm<sup>2</sup> chez *Lamium album***

Aire (dm <sup>2</sup> )	Densité de fleurs par dm <sup>2</sup>							
	7/ 04/ 00	14/ 04/ 00	21/ 04/ 00	27/ 04/ 00	6/ 05/ 00	14/ 05/ 00	18/ 05/ 00	27/ 05/ 00
54,0	0,8	7,3	12,0	10,0	4,0	1,0	0,0	0,0
4,5	3,3	13,0	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0
24,0	0,0	4,8	4,0	4,5	0,0	0,0	0,0	0,0
6,3	0,0	2,0	8,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,5	5,0	3,5	8,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0
131,8	3,8	8,0	18,0	25,0	0,0	0,0	0,0	0,0
42,0	0,0	2,0	5,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13,5	0,0	2,0	10,0	16,0	5,1	0,0	0,0	0,0
54,0	0,0	0,0	10,0	16,0	3,0	1,0	0,0	0,0
88,0	15,0	15,0	20,0	20,0	3,0	0,0	0,0	0,0
238,0	7,3	10,0	10,5	22,5	12,5	2,0	0,0	0,0
72,0	2,0	6,0	14,0	22,5	12,5	2,0	0,0	0,0
4,5	7,0	15,0	14,0	15,0	2,5	0,0	0,0	0,0
1556,3	0,0	2,0	12,5	15,0	20,0	6,0	10,0	4,0
63,8	0,0	0,0	7,0	15,0	20,0	8,0	2,0	4,0
54,0	0,0	0,0	7,0	15,0	20,0	7,0	2,0	4,0
10,5	0,0	4,0	5,0	12,0	20,0	8,0	2,0	4,0
7,5	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
15,8	0,0	2,0	3,0	5,0	5,0	3,0	0,0	0,0
13,0	0,0	0,0	5,0	2,5	1,0	0,0	0,0	0,0
169,0	0,0	0,0	0,0	12,0	15,0	7,0	0,0	0,0
300,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	5,0	0,0	0,0
<b>Total</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>
2924,8	2,0	4,4	8,2	11,2	6,9	2,3	0,7	0,7

Tableau 5. Densité florale au dm<sup>2</sup> chez *Lamium purpureum*

Aire (dm <sup>2</sup> )	Densité de fleurs par dm <sup>2</sup>							
	7/ 04/ 00	14/ 04/ 00	21/ 04/ 00	27/ 04/ 00	6/ 05/ 00	14/ 05/ 00	18/ 05/ 00	27/ 05/ 00
1,0	15,0	11,0	9,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3,8	11,0	4,0	1,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5,0	10,0	7,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	4,0	8,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
15,0	4,0	13,0	15,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,0	2,8	11,0	2,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9,0	8,0	8,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12,0	6,7	1,5	2,5	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,5	7,0	7,0	12,0	15,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6,0	8,0	8,0	7,5	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,0	6,0	6,0	10,0	15,0	5,0	0,0	0,0	0,0
3,0	6,5	2,0	8,0	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13,8	4,0	4,0	5,0	6,0	2,0	0,0	0,0	0,0
87,8	11,0	12,7	23,0	19,0	2,0	0,4	0,0	0,0
4,5	5,0	4,0	5,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,0	7,0	3,0	8,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,3	5,0	3,0	11,0	5,0	3,0	0,7	0,0	0,0
3,0	8,0	5,0	14,0	8,0	2,5	0,0	0,0	0,0
123,8	16,3	13,0	22,5	15,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6,0	1,0	1,0	1,0	0,0	5,0	0,0	0,0	0,0
4,5	2,0	5,5	12,0	11,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	1,5	5,0	3,0	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,5	9,0	5,0	12,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9,0	17,0	3,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	4,0	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,0	7,0	22,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	12,0	3,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
27,0	5,5	5,0	3,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2,0	12,0	2,5	5,0	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7,0	0,0	5,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	6,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12,0	0,0	2,0	3,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1,0	0,0	2,0	2,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4,0	0,0	2,0	5,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<b>Total</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>
400,3	6,3	5,6	6,8	4,4	0,5	0,03	0,0	0,0

*G. hederacea* est pratiquement toujours l'espèce la plus dense (tableau 3). Elle présente le plus petit nombre de *patches*.

Bien qu'il forme plus de *patches*, *L. purpureum* couvre une surface moindre que les deux autres espèces (tableau 5).

**Tableau 6. Taille et densité moyennes des *patches***

	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
nombre de <i>patches</i>	4,0	22,0	36,0
taille moyenne des <i>patches</i> (dm <sup>2</sup> )	391,0	132,9	11,1
densité moyenne (nombre de fleurs/dm <sup>2</sup> )	7,7	4,6	3,0

*G. hederacea* est l'espèce formant les *patches* de plus grande taille et dont la densité moyenne est la plus élevée. *L. purpureum* forme les plus petits *patches* avec une densité moyenne inférieure à celle des deux autres. *L. album* est intermédiaire (tableau 6).

### 5.1.2. Population florale

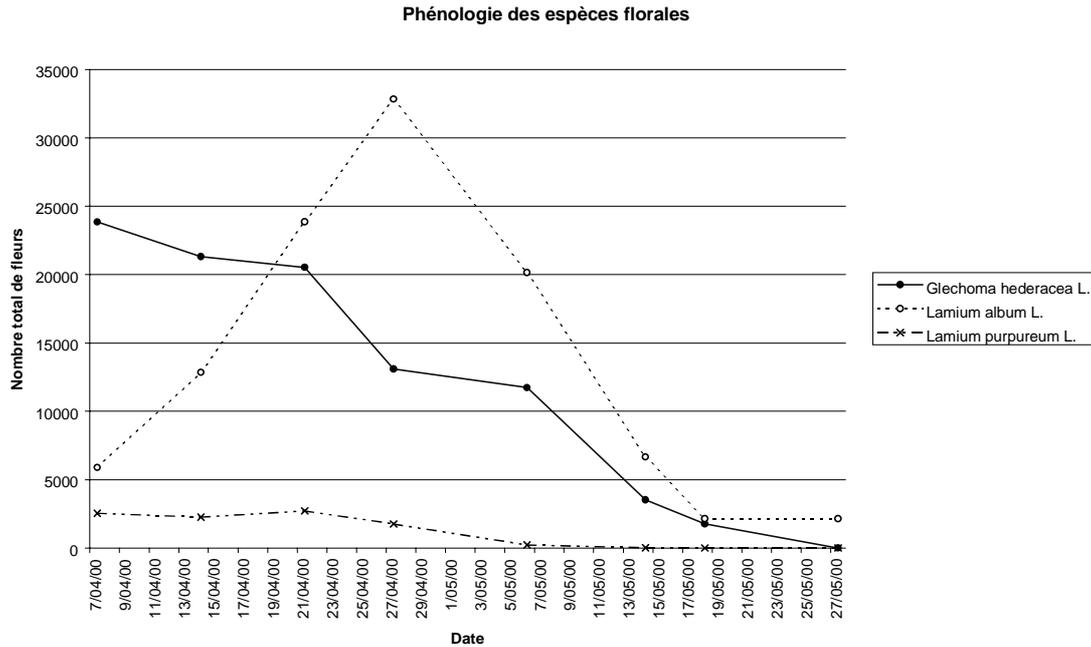
La densité florale au décimètre carré a été multipliée par la surface totale occupée par chacune des espèces (tableau 7).

**Tableau 7. Population florale**

Nombre total de fleurs de la station 1			
	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
<b>7/ 04/ 00</b>	23851	5882	2538
<b>14/ 04/ 00</b>	21310	12846	2248
<b>21/ 04/ 00</b>	20528	23863	2716
<b>27/ 04/ 00</b>	13099	32836	1757
<b>6/ 05/ 00</b>	11730	20154	217
<b>14/ 05/ 00</b>	3519	6648	12
<b>18/ 05/ 00</b>	1760	2126	0
<b>27/ 05/ 00</b>	0	2126	0
<b>Moyenne</b>	11974	13310	1186

*L. purpureum* est toujours l'espèce la moins représentée. *G. hederacea* est l'espèce la plus représentée entre le 7 et le 14 avril et *L. album* devient l'espèce la plus représentée à partir du 21 avril.

La phénologie florale est représentée à la figure 7.



**Figure 7.** Phénologie florale.

La figure 7 montre que le pic de floraison de *G. hederacea* se situe avant le début de la période d'observation et que sa population décroît au cours de celle-ci (7/04/00-27/05/00).

Le pic de floraison de *L. album* se situe aux alentours du 27 avril avec une population florale très élevée.

#### Nombre de fleurs par inflorescence

Le nombre de fleurs par inflorescence a été compté lors des mesures de nectar (tableau 8).

**Tableau 8. Nombre de fleurs par inflorescence**

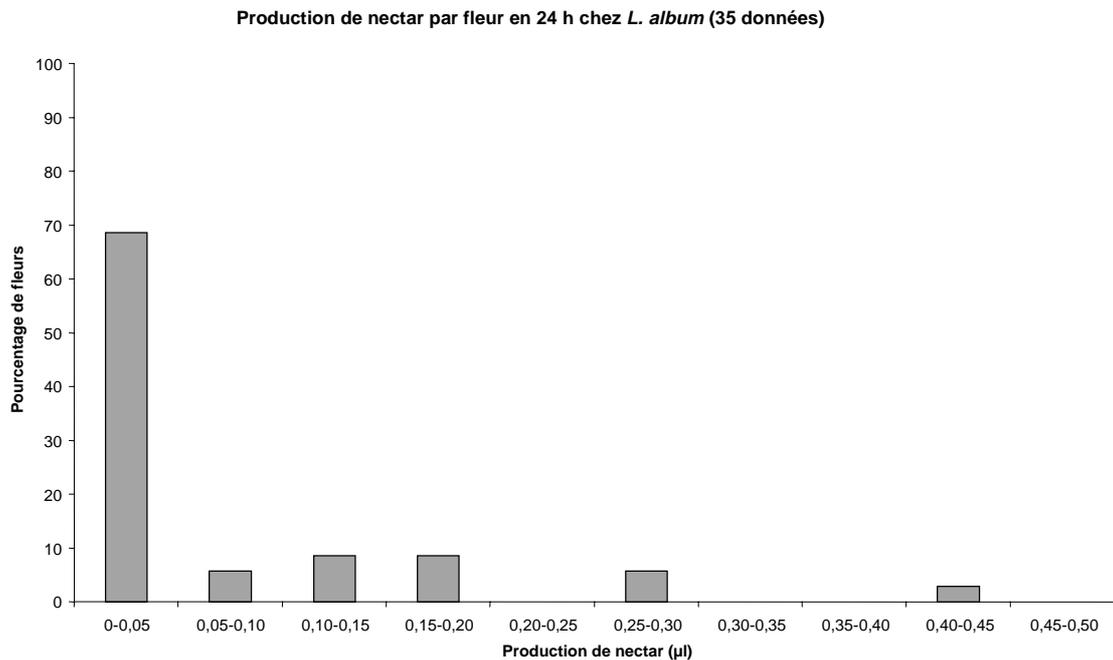
	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
<b>N</b>	67	57	84
<b>Moyenne</b>	4	7	4
<b>Ecart-type</b>	2	3	2

*L. album* présente toujours le nombre de fleurs par inflorescence le plus élevé.

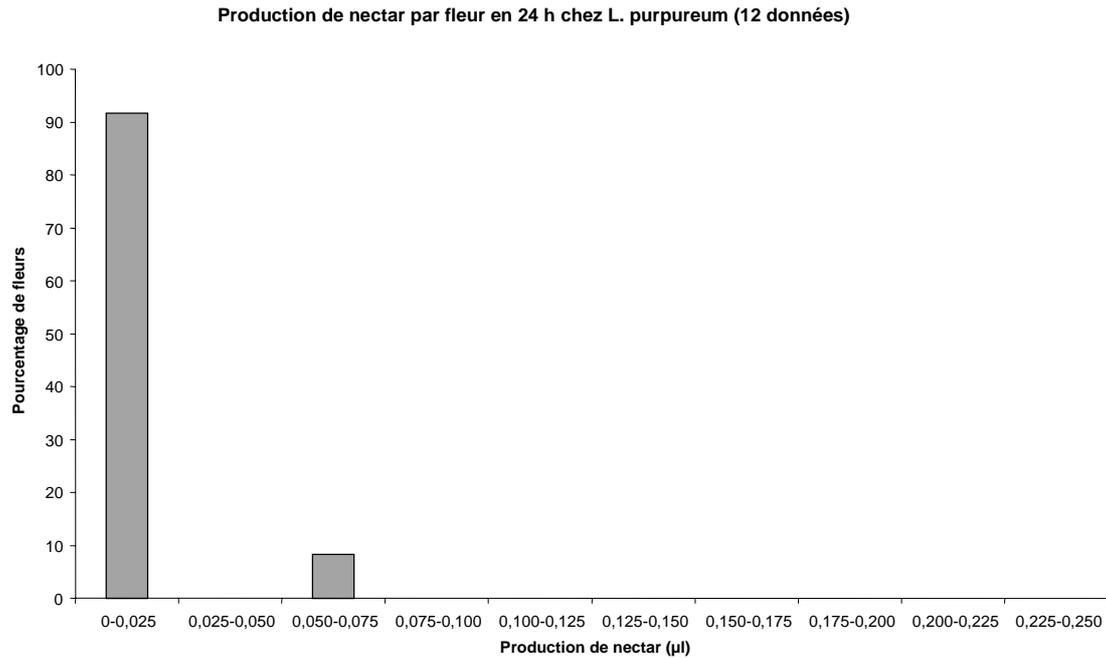
### 5.1.3. Nectar

#### Production de nectar

Les mesures de production de nectar par fleur réalisées sur 14 heures ont été ramenées à 24 heures afin de pouvoir estimer la production journalière des trois espèces étudiées (fig. 8, 9, 10).

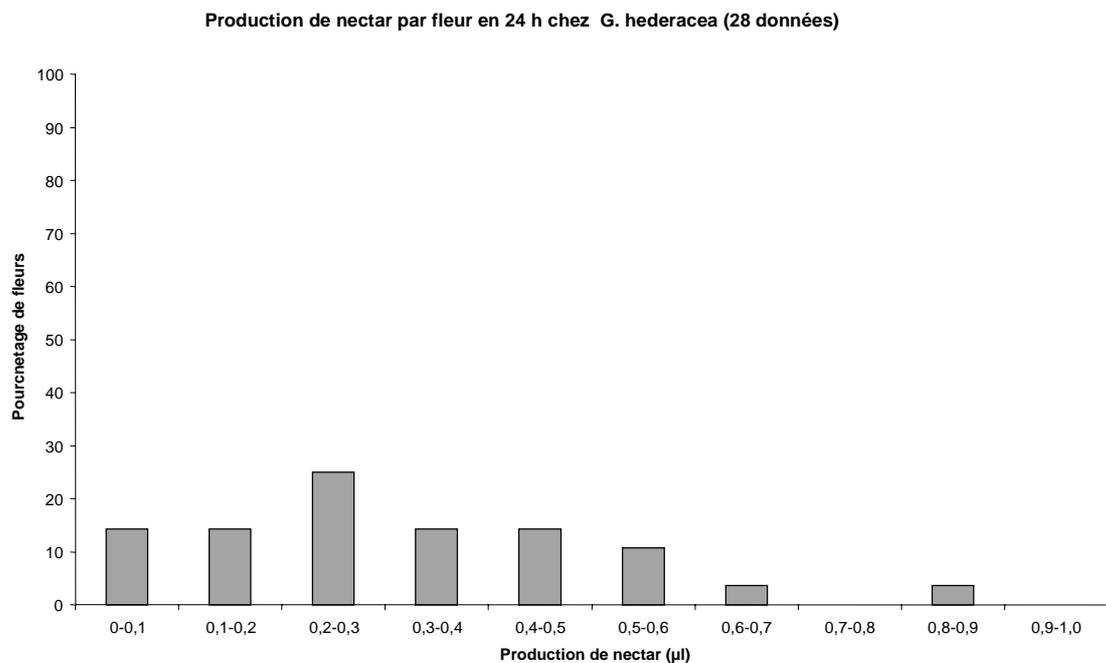


**Figure 8.** Distribution de la production de nectar chez *L. album*.



**Figure 9.** Distribution de la production de nectar chez *L. purpureum*.

Le faible nombre de données pour *L. purpureum* (fig. 9) est dû au nombre important de jours de pluie ou de forte humidité ainsi qu'à la destruction du matériel de recherche. Il convient donc de considérer ces mesures comme des estimations de la production.



**Figure 10.** Distribution de la production de nectar chez *G. hederacea*.

Le détail des mesures figure en annexe.

Toutes les fleurs ne sont pas productives, certaines sont vides (tableau 9).

**Tableau 9. Nombre de fleurs vides**

	Nombre	%	N
<i>L. purpureum</i>	11	91,7	12
<i>L. album</i>	24	68,6	35
<i>G. hederacea</i>	3	10,7	28

*L. album* présente un nombre important de fleurs vides. Les valeurs très élevées obtenues pour *L. purpureum* pourraient être dues au faible nombre de données.

La production moyenne de chaque espèce ainsi que l'écart type ont également été calculés (tableau 10).

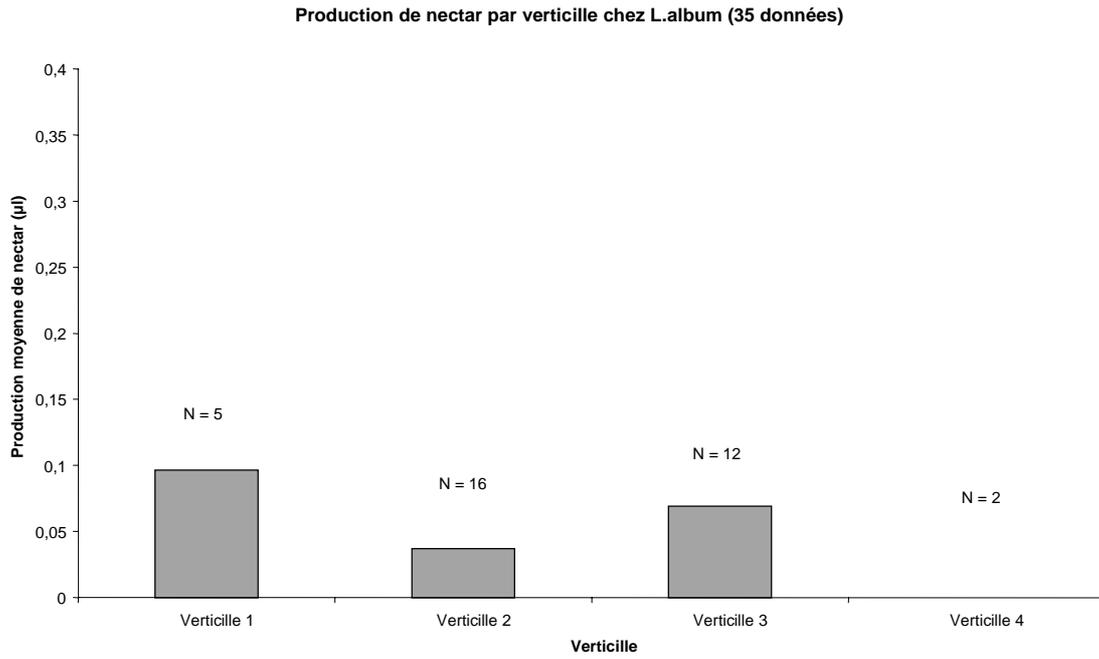
**Tableau 10. Production moyenne de nectar**

	Production moyenne de nectar (14 h, µl)	Estimation de la production journalière moyenne de nectar (24 h, µl)	Ecart-type (24 h)
<i>L. purpureum</i>	0,003	0,004	0,015
<i>L. album</i>	0,032	0,054	0,101
<i>G. hederacea</i>	0,182	0,316	0,205

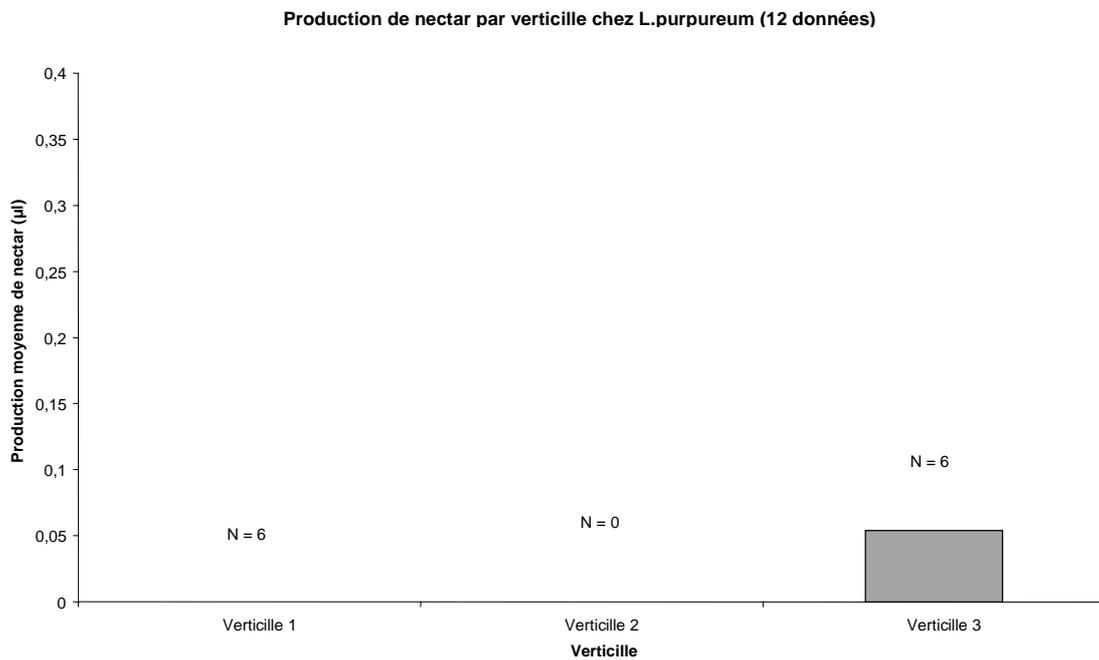
*G. hederacea* est, de loin, l'espèce la plus productive. C'est également celle qui présente la variance la plus importante. *L. purpureum* produit presque dix fois moins mais possède la plus faible variance. *L. album* est intermédiaire.

La production de nectar par inflorescence a été évaluée mais les données sont trop fragmentaires que pour pouvoir être étudiées.

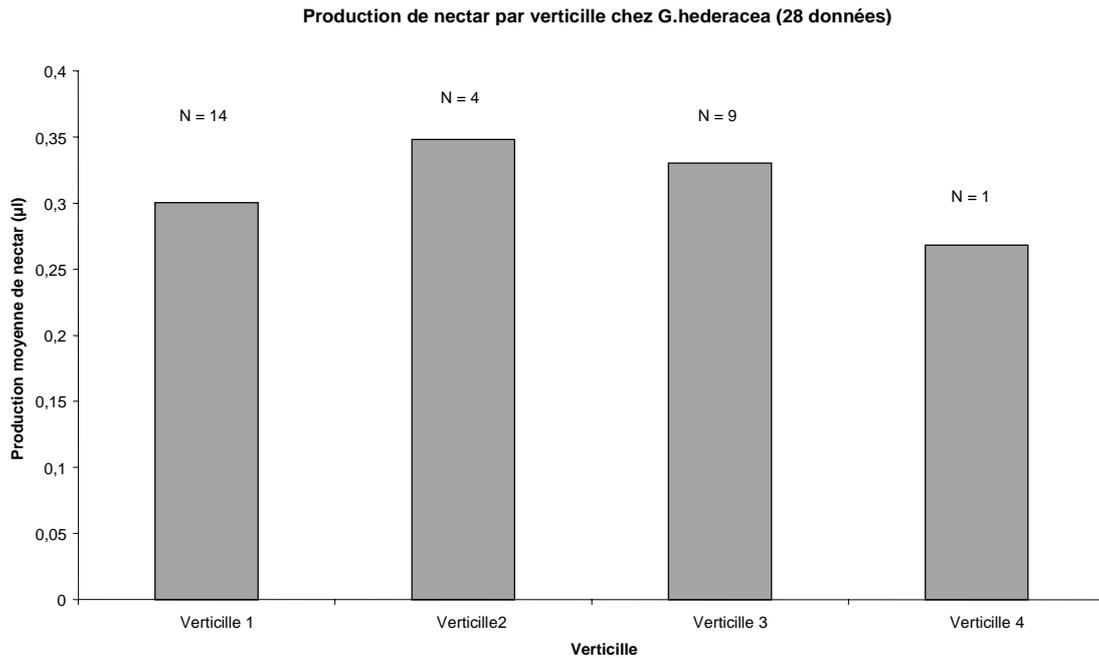
L'influence de la position de la fleur sur l'inflorescence (fig. 11, 12, 13) a été examinée. Dans le cas des trois espèces étudiées, les fleurs se répartissent sur plusieurs verticilles, le verticille 1 étant le plus haut sur l'inflorescence.



**Figure 11.** Production de nectar en fonction de la position de la fleur chez *L. album*.



**Figure 12.** Production de nectar en fonction de la position de la fleur chez *L. purpureum*.



**Figure 13.** Production de nectar en fonction de la position de la fleur chez *G. hederacea*.

La position de la fleur sur l'inflorescence ne semble guère influencer la production de nectar.

La production totale de la station étudiée a été obtenue en multipliant la production moyenne par fleur par la population florale totale de chaque espèce. Cette population évoluant au cours du temps, la production a été calculée pour les différentes dates auxquelles les mesures de densité ont été réalisées (tableau 11).

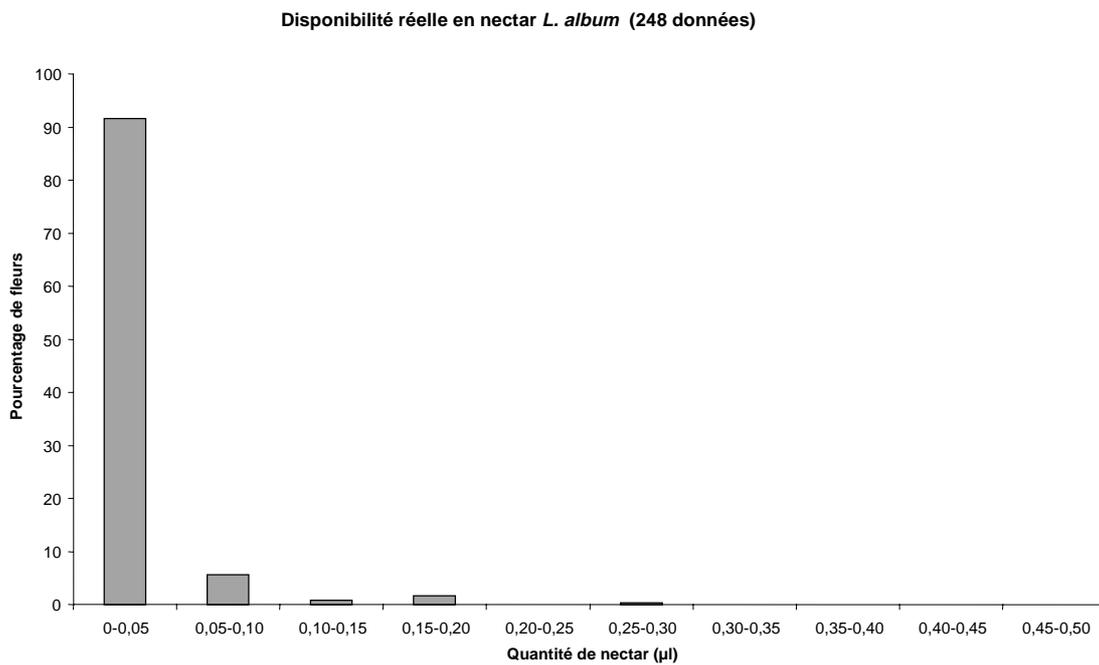
**Tableau 11. Production totale**

<b>Production de nectar (µl)</b>			
	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
<b>7/ 04/ 00</b>	7530	320	11
<b>14/ 04/ 00</b>	6727	698	10
<b>21/ 04/ 00</b>	6480	1297	12
<b>27/ 04/ 00</b>	4135	1784	8
<b>6/ 05/ 00</b>	3703	1095	1
<b>14/ 05/ 00</b>	1111	361	1
<b>18/ 05/ 00</b>	555	116	0
<b>27/ 05/ 00</b>	0	116	0
<b>Moyenne</b>	3780	723	5

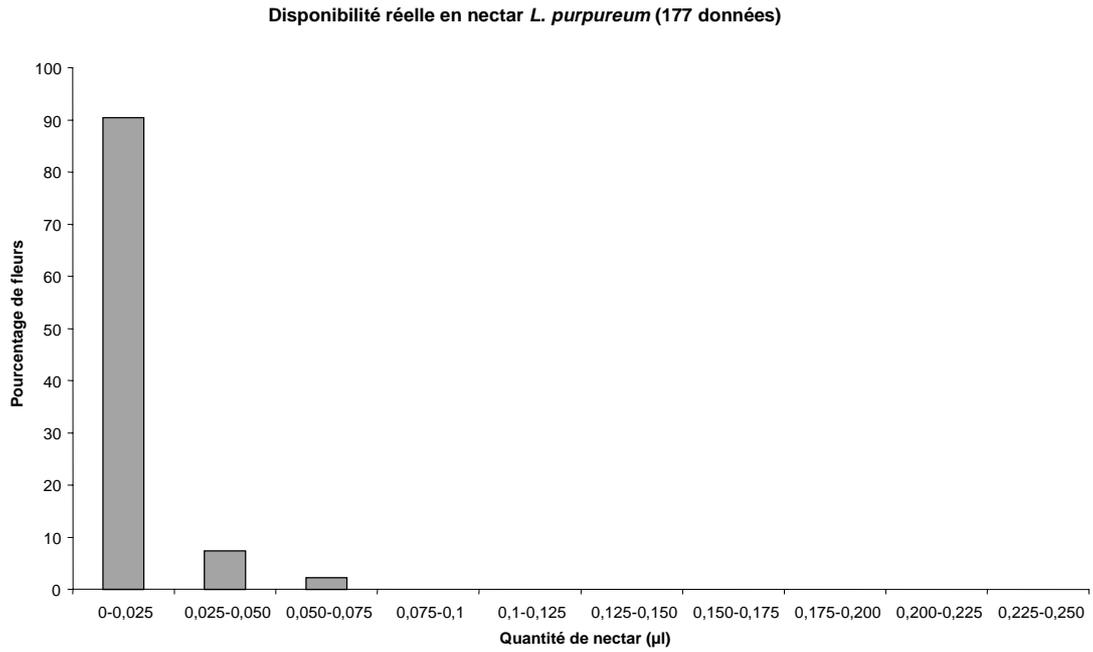
## Disponibilité réelle

La disponibilité en nectar durant l'activité des butineuses a été mesurée par fleur, par inflorescence et pour l'ensemble de la station.

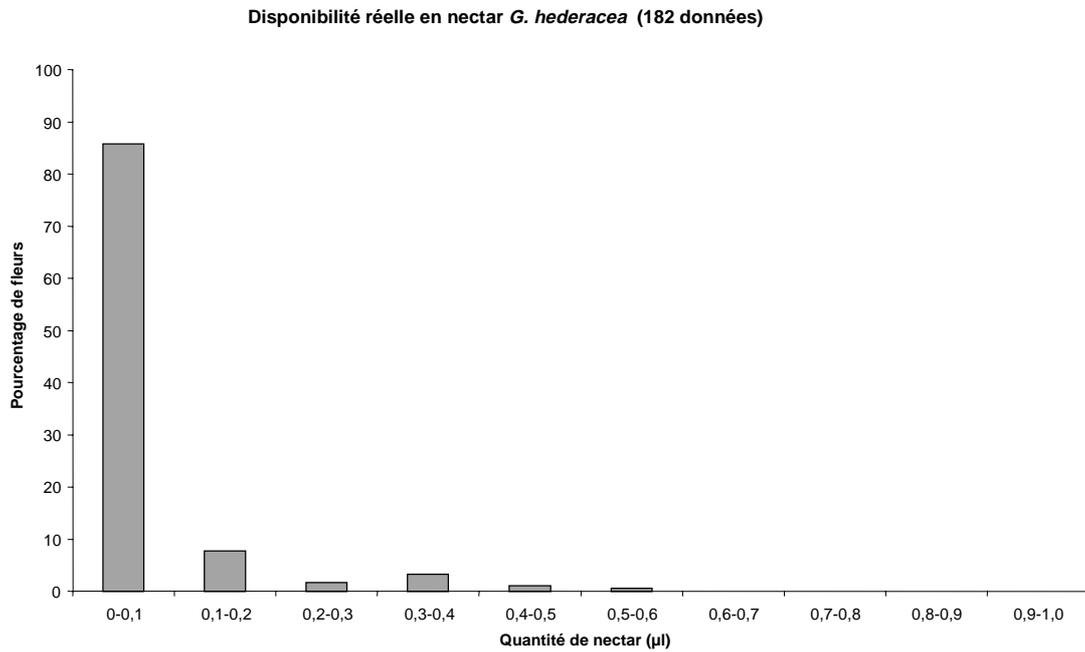
La distribution de la disponibilité réelle par fleur est donnée par les figures 14, 15 et 16.



**Figure 14.** Distribution de la disponibilité réelle en nectar par fleur chez *L. album*.



**Figure 15.** Distribution de la disponibilité réelle en nectar par fleur chez *L. purpureum*.



**Figure 16.** Distribution de la disponibilité réelle en nectar par fleur chez *G. hederacea*.

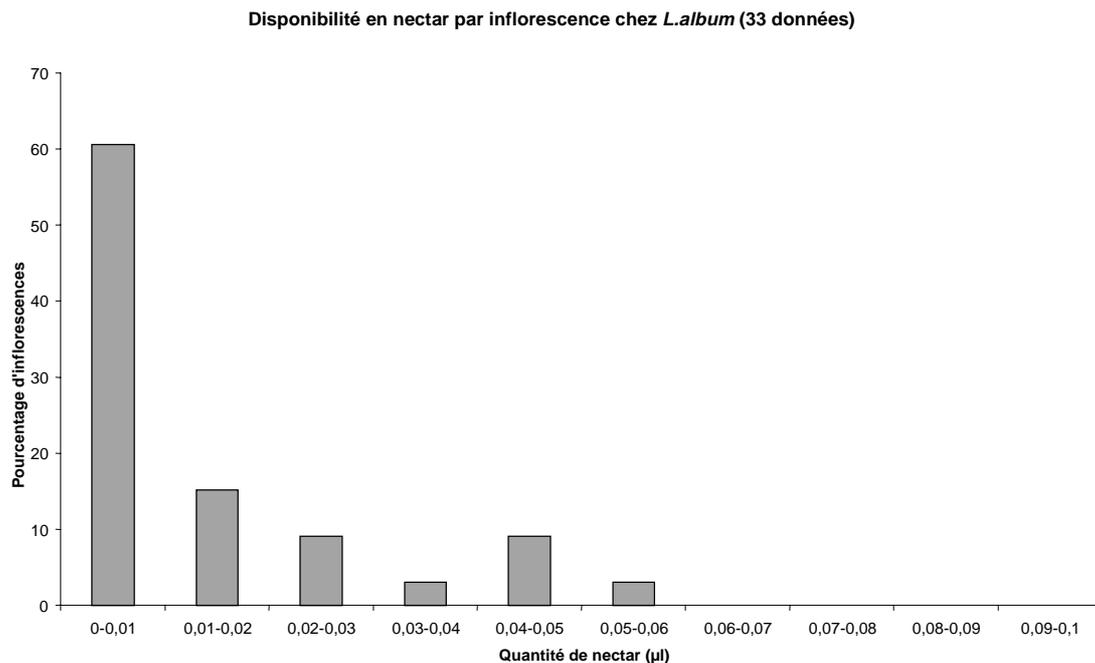
La disponibilité moyenne (tableau 12) est calculée sur base des différentes mesures effectuées durant la campagne d'observation. Cette valeur représente l'espérance mathématique.

**Tableau 12. Disponibilité moyenne en nectar**

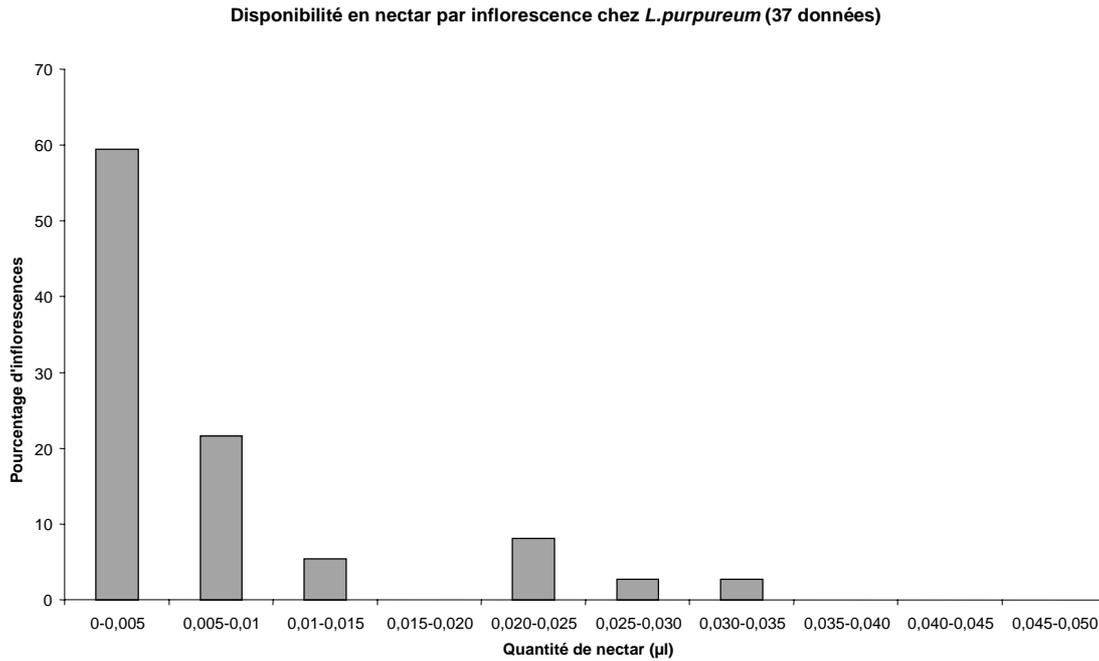
	Quantité de nectar ( $\mu$ l)	Ecart-type	C v (%)
<i>L. purpureum</i>	0,005	0,013	260
<i>L. album</i>	0,011	0,032	290
<i>G. hederacea</i>	0,038	0,095	250

A nouveau, la valeur la plus élevée est rencontrée chez *G. hederacea* et la plus faible chez *L. purpureum*. On remarque que l'écart entre la disponibilité réelle en nectar chez *L. album* et *G. hederacea* est plus faible que ce que leur productivité respective laisse espérer.

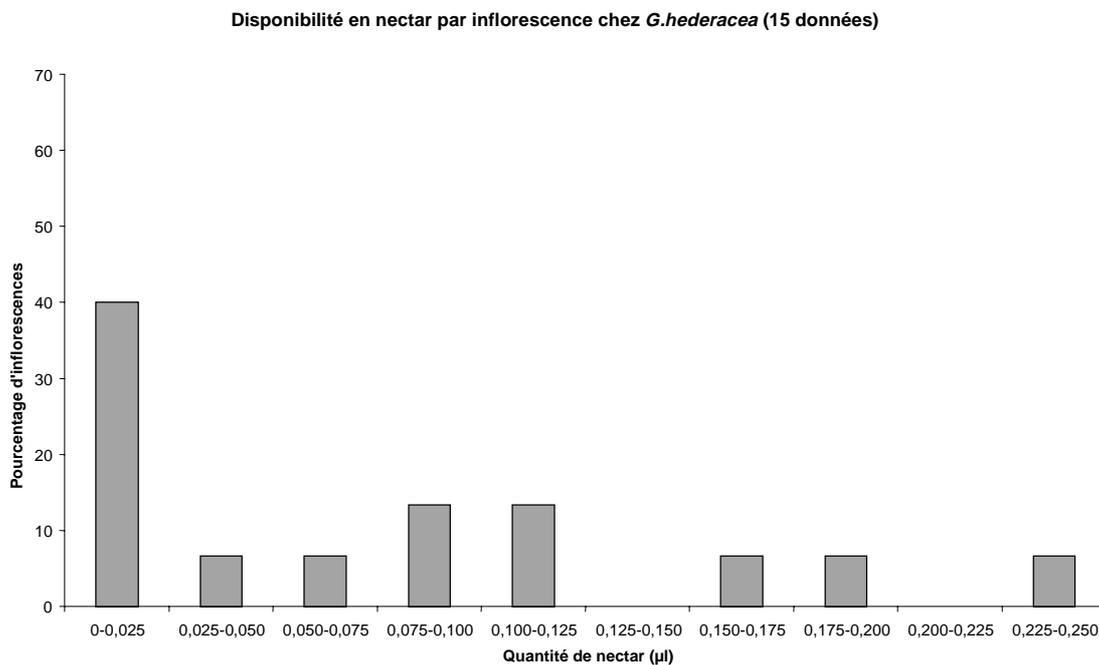
Les figures 17, 18 et 19 montrent la disponibilité réelle par inflorescence.



**Figure 17.** Distribution de la disponibilité réelle par inflorescence chez *L. album*.



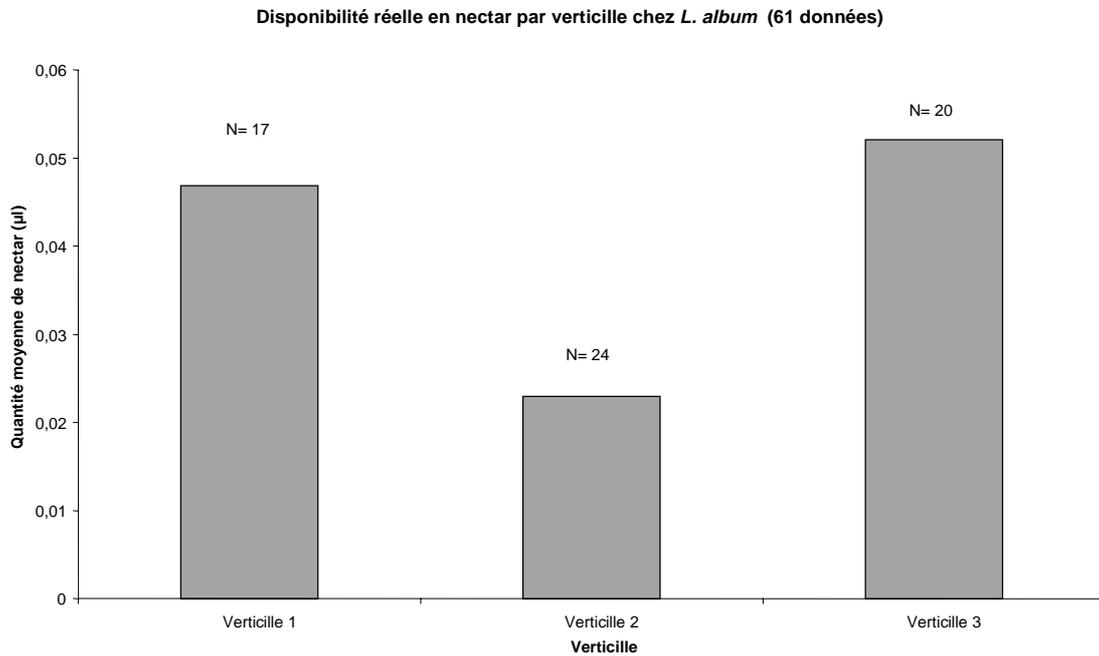
**Figure 18.** Distribution de la disponibilité réelle par inflorescence chez *L. purpureum*.



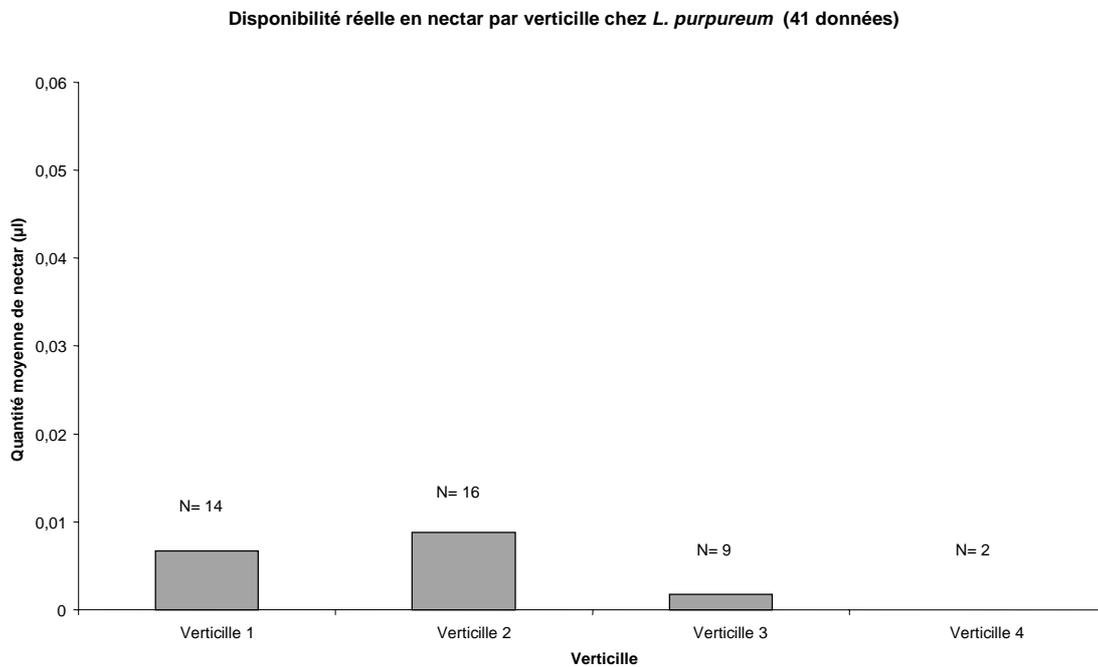
**Figure 19.** Distribution de la disponibilité réelle par inflorescence chez *G. hederacea*.

Les mesures du 6 avril sur *G. hederacea* n'ont pas été prises en compte car les inflorescences n'ont pas été distinguées.

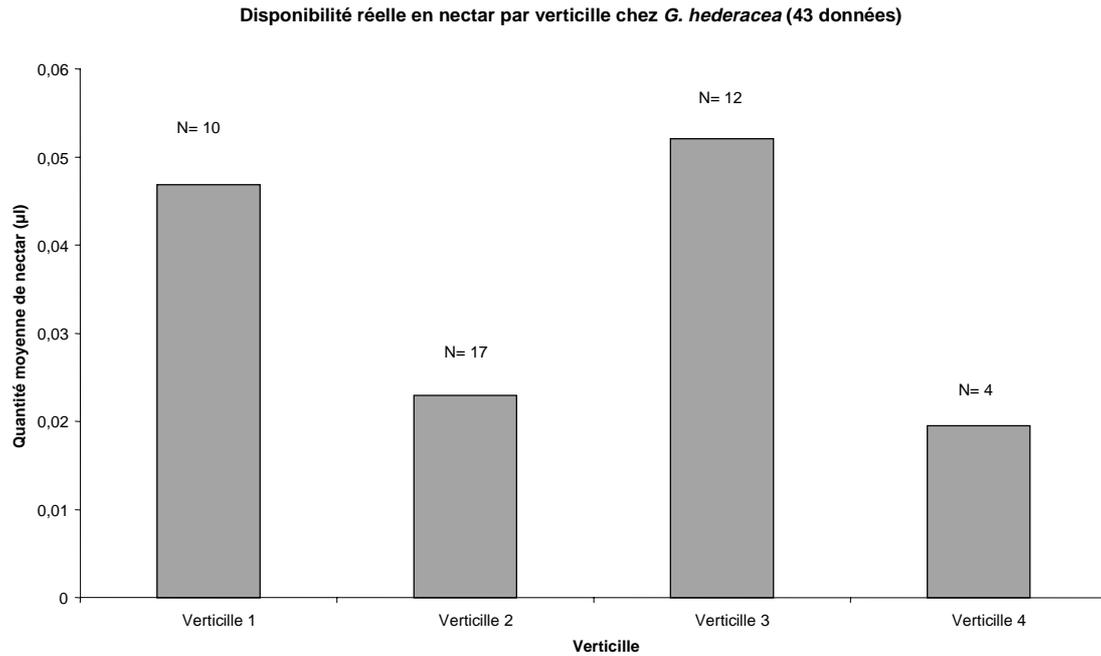
Ici aussi, la position de la fleur sur l'inflorescence a été examinée (fig. 20, 21, 22).



**Figure 20.** Disponibilité réelle en nectar en fonction de la position de la fleur chez *L. album*.



**Figure 21.** Disponibilité réelle en nectar en fonction de la position de la fleur chez *L. purpureum*.



**Figure 22.** Disponibilité réelle en nectar en fonction de la position de la fleur chez *G. hederacea*

A nouveau, la position de la fleur ne semble guère exercer une influence sur la quantité de nectar disponible.

La disponibilité totale a été obtenue en multipliant la disponibilité moyenne par fleur par les différentes mesures de population florale réalisées (tableau 13).

**Tableau 13. Disponibilité totale en nectar**

	Disponibilité réelle en nectar (µl)		
	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
<b>07/ 04/ 00</b>	911	67	13
<b>14/ 04/ 00</b>	814	146	12
<b>21/ 04/ 00</b>	774	271	14
<b>27/ 04/ 00</b>	500	372	9
<b>06/ 05/ 00</b>	448	229	1
<b>14/ 05/ 00</b>	134	75	1
<b>18/ 05/ 00</b>	67	24	0
<b>27/ 05/ 00</b>	0	24	0
<b>Moyenne</b>	456	151	6

La disponibilité 0 signifie que toutes les fleurs de cette espèce sont fanées.

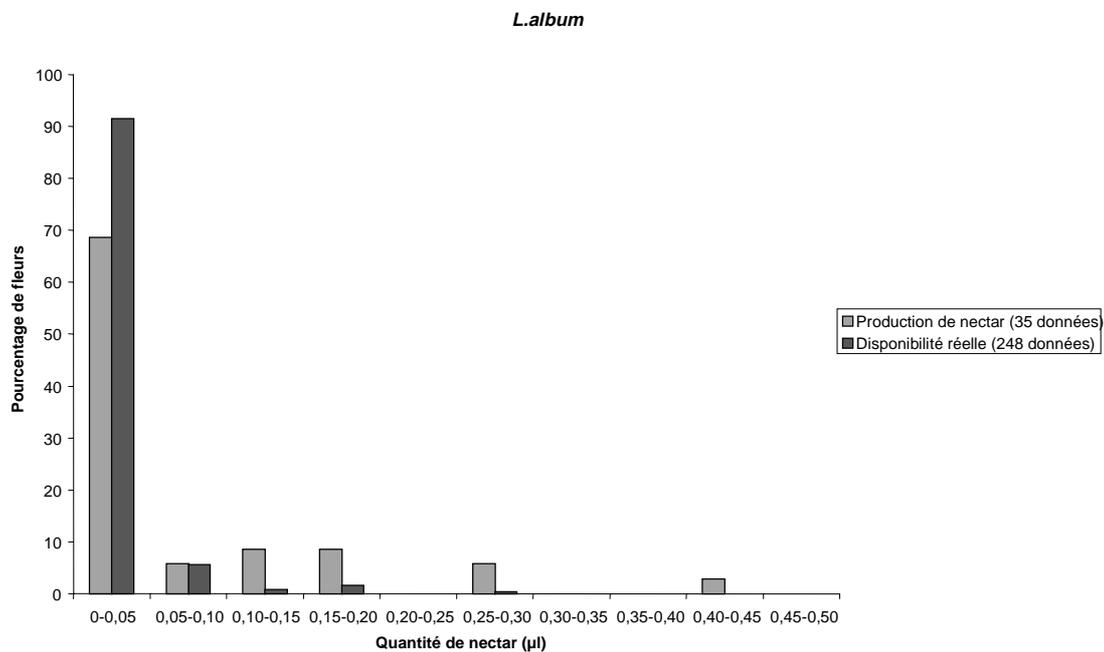
Real (1991) considère qu'un bourdon prend la décision de rester ou de quitter une inflorescence sur les deux ou trois dernières fleurs rencontrées. Les probabilités de trouver une, deux ou trois fleurs pleines ont été calculées selon la loi binomiale. La probabilité de trouver au moins une fleur pleine sur trois a été obtenue en additionnant les trois probabilités (tableau 14).

**Tableau 14. Probabilité de trouver:**

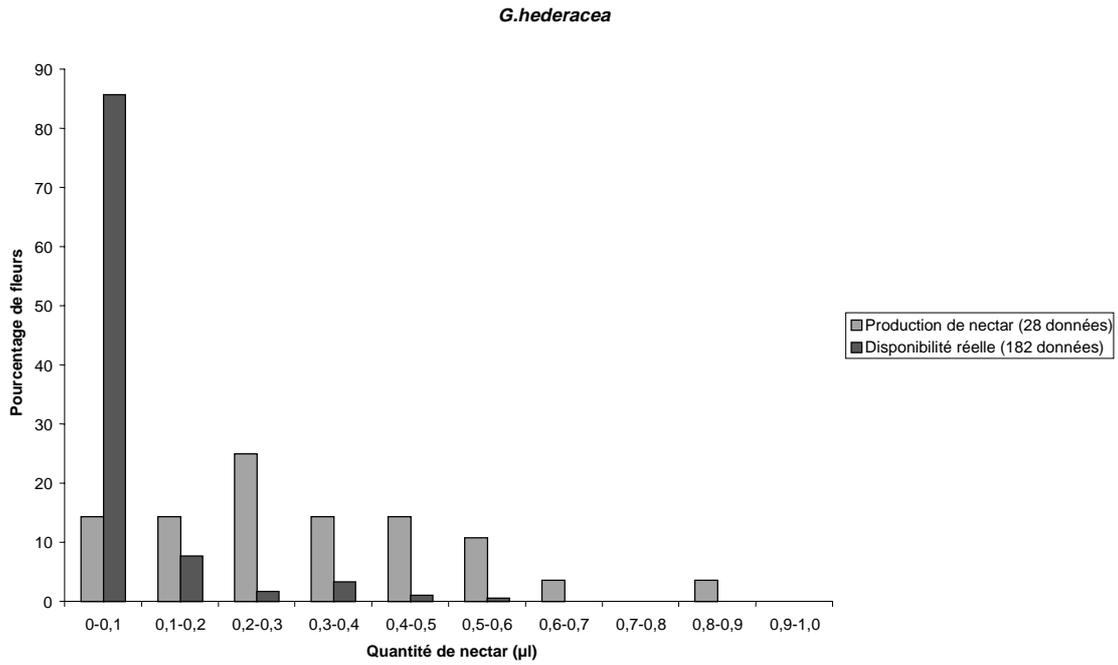
	1 fleur pleine	2 fleurs pleines	3 fleurs pleines	1 fleur pleine au moins sur 3
<i>G. hederacea</i>	0,39	0,10	0,03	0,51
<i>L. album</i>	0,37	0,08	0,01	0,46
<i>L. purpureum</i>	0,36	0,08	0,01	0,44

### Consommation par les butineurs

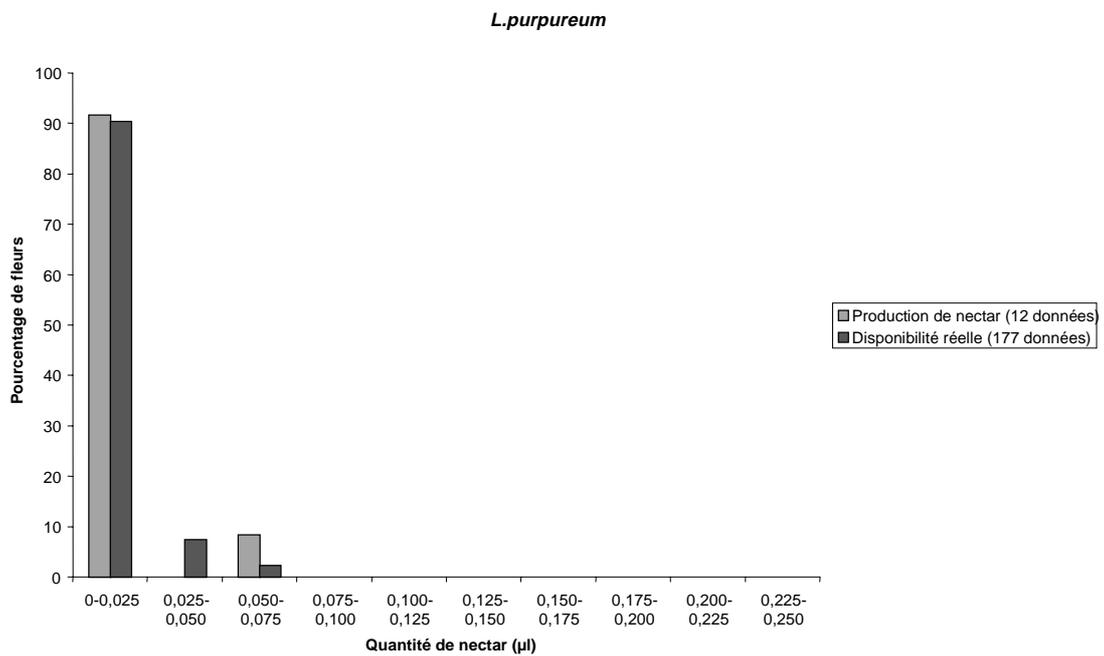
Il est intéressant de comparer production et disponibilité réelle en nectar pour évaluer la quantité consommée par les espèces pollinisatrices (fig. 23, 24, 25).



**Figure 23.** Comparaison entre production et disponibilité réelle en nectar chez *L. album*.



**Figure 24.** Comparaison entre production et disponibilité réelle en nectar chez *G. hederacea*.



**Figure 25.** Comparaison entre production et disponibilité réelle en nectar chez *L. purpureum*.

La consommation moyenne par fleur peut être calculée à partir des valeurs moyennes de production et de disponibilité réelle (tableau 15).

**Tableau 15. Consommation moyenne**

	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
Productivité moyenne par 24 h ( $\mu$ l)	0,316	0,054	0,004
Disponibilité réelle moyenne ( $\mu$ l)	0,038	0,011	0,005
Consommation moyenne ( $\mu$ l)	0,277	0,043	Non disponible

87,7% de la production de *G. hederacea* est consommée contre 79,6% pour *L. album*.

Le faible nombre de mesures pour *L. purpureum* ne permet pas d'établir la productivité moyenne avec certitude et donc d'établir la consommation.

#### Concentration en sucres du nectar

Les concentrations en sucres sont présentées au tableau 16. Elles ont été calculées sur base des mesures de disponibilité réelle.

**Tableau 16. Concentration en sucres du nectar**

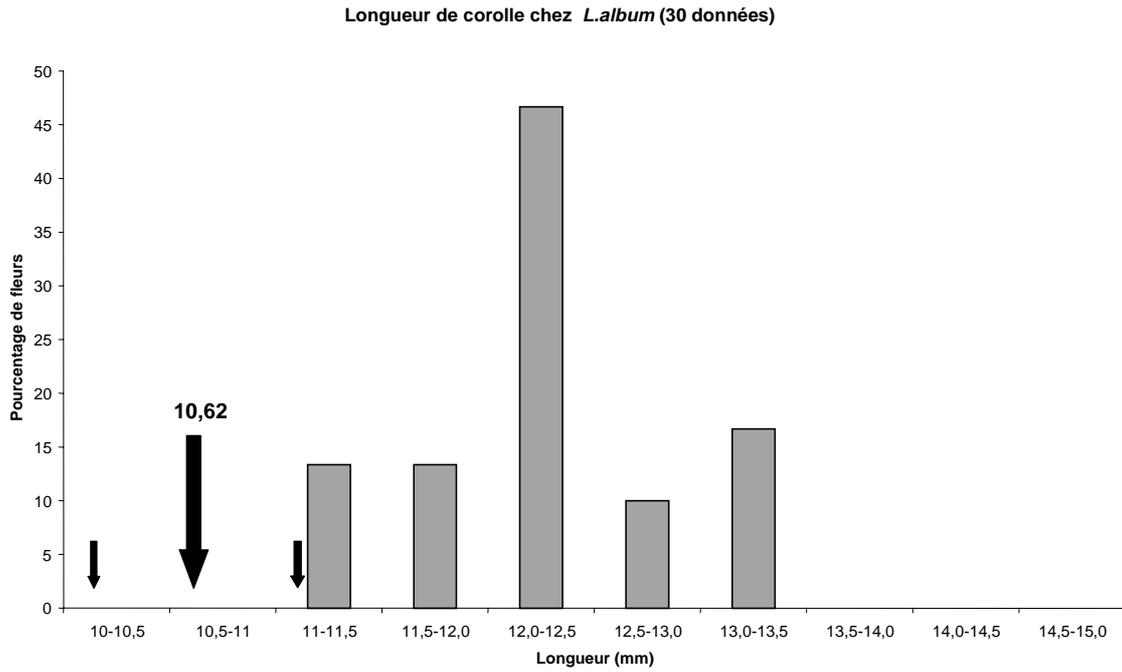
	<i>L. album</i>	<i>G. hederacea</i>
Disponibilité réelle moyenne en nectar ( $\mu$ l)	0,032	0,182
Pourcentage moyen (en poids) de sucres dans le nectar	34,556	17,636
Concentration moyenne en sucres (mg / $\mu$ l)	0,381	0,669
Poids de sucres (mg)	0,004	0,007
Valeur énergétique (joules)	0,068	0,113

Aucune donnée n'a pu être obtenue pour *L. purpureum*, les quantités de nectar étant trop faibles pour estimer le pourcentage en poids de sucres à l'aide du réfractomètre.

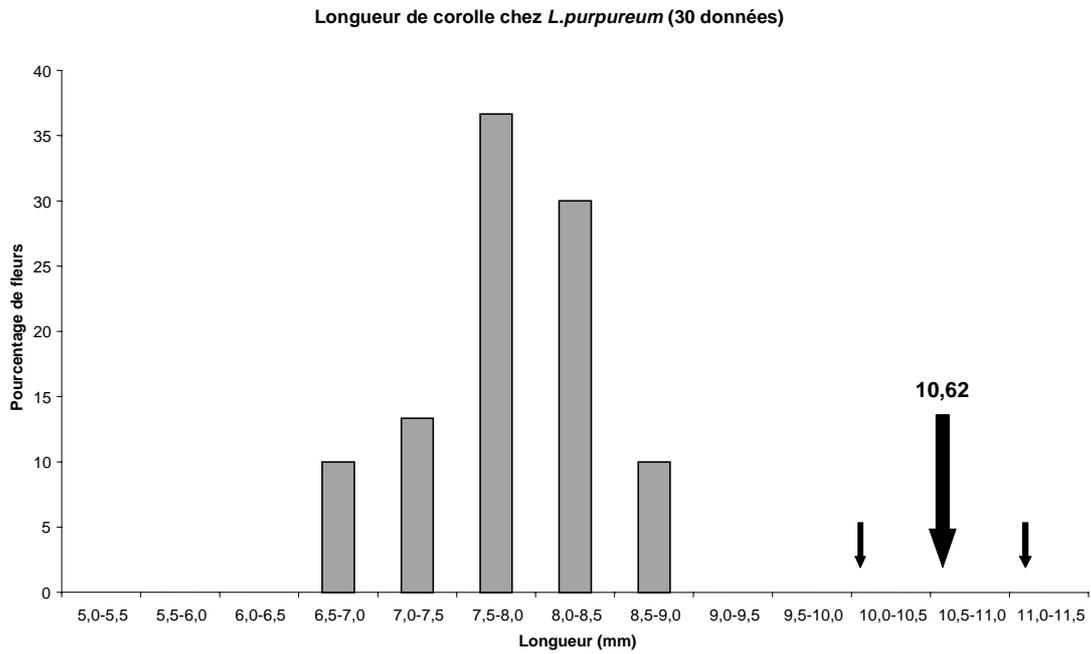
#### 5.1.4. Longueur de la corolle

Les résultats des mesures de longueur de corolle sont représentés sur les figures 26,27 et 28.

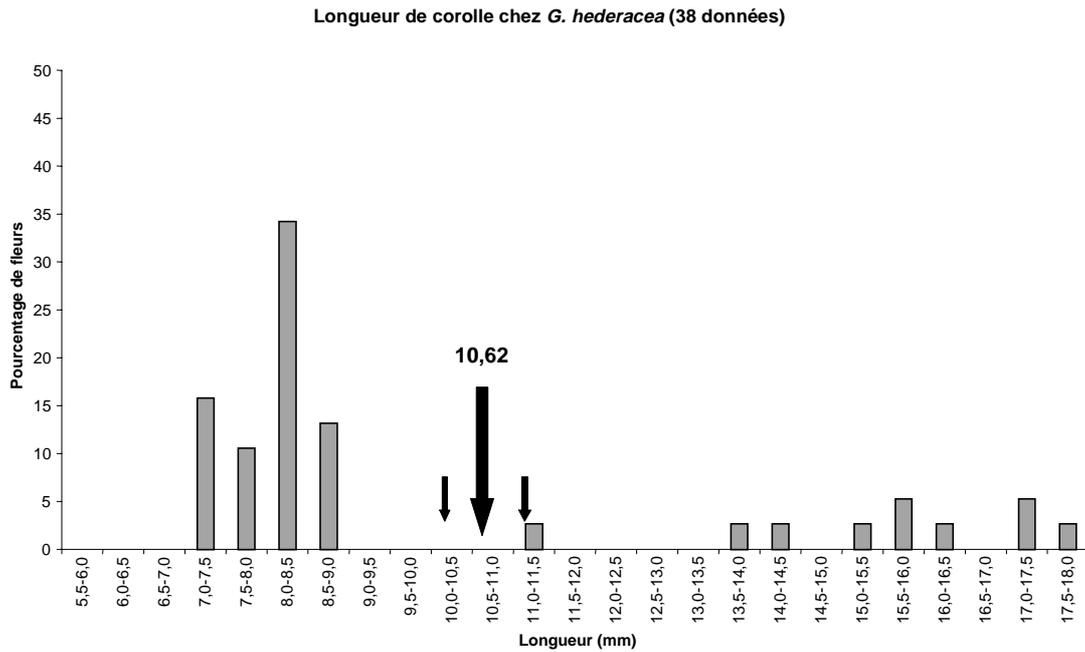
Selon Pekkarinen (1979), le proboscis des reines de *B. pascuorum* mesure  $10,62 \pm 0,52$  mm. La longueur moyenne est symbolisée sur les graphiques par une flèche épaisse et les écarts-types par une flèche mince.



**Figure 26.** Longueur de la corolle chez *L. album*.



**Figure 27.** Longueur de la corolle chez *L. purpureum*.



**Figure 28.** Longueur de la corolle chez *G. hederacea*

La figure 28 met en évidence un polymorphisme de longueur de corolle chez *G. hederacea*.

*L. purpureum* présente une corolle plus courte que le proboscis des reines de *B. pascuorum*. Celle de *L. album* est plus longue mais il faut noter que les reines peuvent y insérer la tête, leur permettant ainsi d'atteindre les nectaires.

### 5.1.5. Couleur de la corolle

Les différentes composantes rouge, verte et bleue présentes dans la couleur de la corolle sont présentées dans le tableau 17.

**Tableau 17. Couleur de la corolle**

	<i>L. purpureum</i>	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>
Rouge	123-182	103	255
Vert	18-80	95	255
Bleu	34-207	208	255

Chez *L. purpureum*, on constate la présence de 2 couleurs, ce qui explique les 2 valeurs présentes dans le tableau. Ce changement pourrait être du à l'âge de la fleur (Weiss 1991, cité par François 1993).

*G. hederacea* présente une corolle à dominante bleue. Celle de *L. purpureum* est à dominante rouge dans un premier temps puis à dominante bleue. La corolle de *L. album* est blanche.

La couleur dans l'ultraviolet n'a pas été analysée. Cependant, les bourdons sont capables de distinguer les couleurs dans cette gamme de longueurs d'onde et le spectre U.V. des fleurs pourrait influencer leur choix.

### 5.1.6. Synthèse des différents paramètres floraux

Les différents paramètres floraux des trois espèces étudiées sont résumés dans le tableau 18.

**Tableau 18. Paramètres floraux: comparaison des trois espèces florales**

	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
Nombre de moyen de fleurs par inflorescence	4 (N= 67)	7 (N= 56)	4 (N= 82)
Productivité moyenne par fleur par 24 heures ( $\mu$ l)	0,316 (N= 28)	0,054 (N= 35)	0,004 (N= 12)
Variance de la production	0,014	0,003	0,0001
Coefficient de variation (%)	378	110	250
Disponibilité réelle en nectar par fleur ( $\mu$ l)	0,038 (N= 182)	0,011 (N= 248)	0,005 (N= 177)
Variance de la disponibilité réelle	0,009	0,001	0,0002
Coefficient de variation (%)	250	290	260
Nombre de <i>patches</i>	4	22	36
Taille moyenne des <i>patches</i> (dm <sup>2</sup> )	391,0	132,9	11,1
Densité moyenne (nombre fleurs / dm <sup>2</sup> )	7,7	4,6	3,0
Population moyenne	11974	13310	1186
Longueur moyenne de la corolle (mm)	9,9 (N= 38)	12,2 (N= 30)	7,7 (N=30)

## 5.2.Faune pollinisatrice

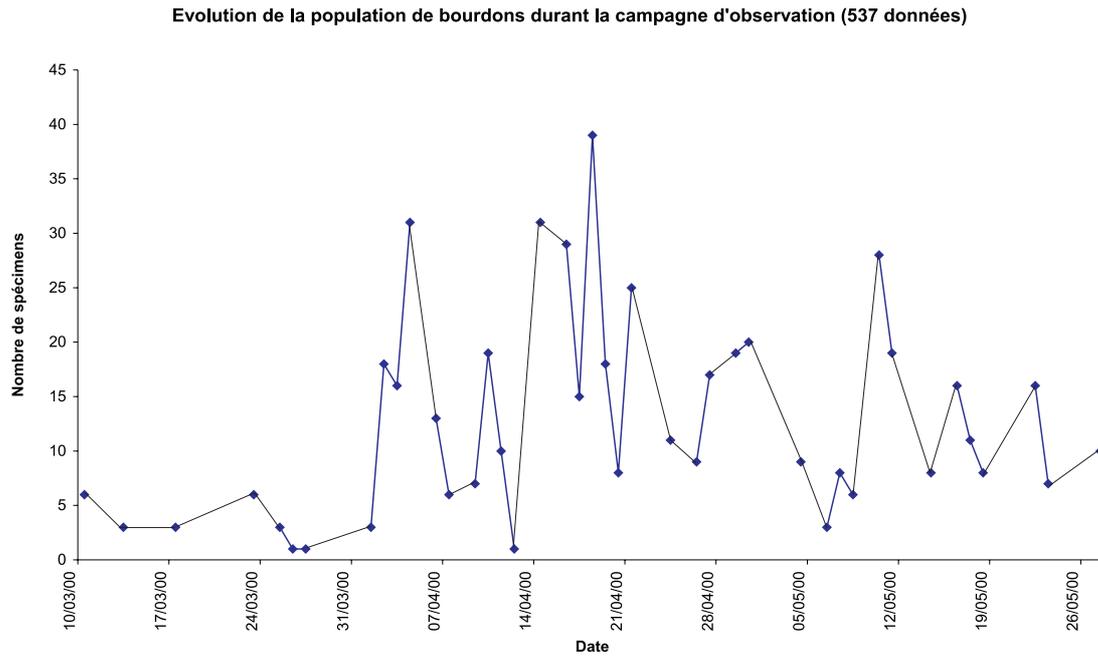
Au cours de cette étude, les pollinisateurs suivants (tableau 19) ont été observés sur l'ensemble des plantes: (l'ordre est indiqué quand il ne s'agit pas d'Hyménoptères)

**Tableau 19. Taxons observés**

<b>Taxons</b>	<b>Nind</b>	<b>% Nind</b>
<i>Bombus pascuorum</i>	327	42,5
<i>Bombus</i> ( <i>Bombus</i> s. s.)	108	14,0
<i>Apis mellifera</i>	86	11,2
<i>Anthophora plumipes</i>	54	7,0
<i>Bombus pratorum</i>	35	4,6
Syrphidae (Diptera)	34	4,4
Autres Apoidea	33	4,3
<i>Bombus</i> sp.	32	4,2
<i>Bombus hypnorum</i>	18	2,3
<i>Bombus lapidarius</i>	12	1,6
Bombyliidae (Diptera)	8	1,0
<i>Bombus hortorum</i>	4	0,5
<i>Osmia</i> sp.	3	0,4
Ichneumonidae	2	0,3
<i>Nomada</i> sp.	2	0,3
<i>Andrena fulva</i>	1	0,1
<i>Andrena haemorrhoa</i>	1	0,1
<i>Andrena</i> sp.	1	0,1
<i>Anthocaris cardamines</i> (Lepidoptera)	2	0,3
<i>Bombus</i> (gr. <i>Psithyrus</i> )	1	0,1
Muscidae (Diptera)	1	0,1
Autres Hymenoptera	1	0,1
<i>Inachis io</i> (Lepidoptera)	1	0,1
Autres Lepidoptera	1	0,1
Autres Nymphalidae (Lepidoptera)	1	0,1
<b>Total</b>	<b>769</b>	<b>100,0</b>

Les bourdons représentent 66% de la faune pollinisatrice.

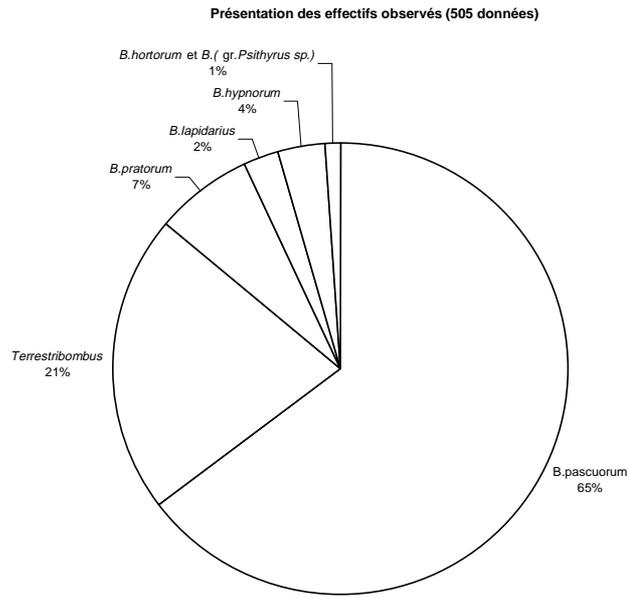
L'évolution de la population est présentée sur la figure 28.



**Figure 29.** Evolution de la population de bourdons.

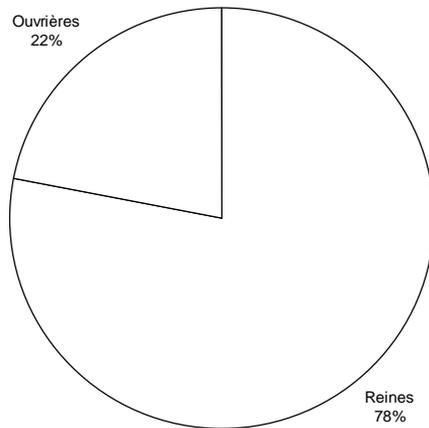
Sept espèces ont été observées (fig. 30), *B. pascuorum* étant la plus abondante. Les effectifs des différentes castes sont présentés à la figure 31. Seuls 3 mâles ont été vus.

La faible abondance d'ouvrières et de mâles s'explique par le fait que la plupart des observations a été réalisée tôt dans la saison.



**Figure 30.** Effectifs des espèces de bourdons.

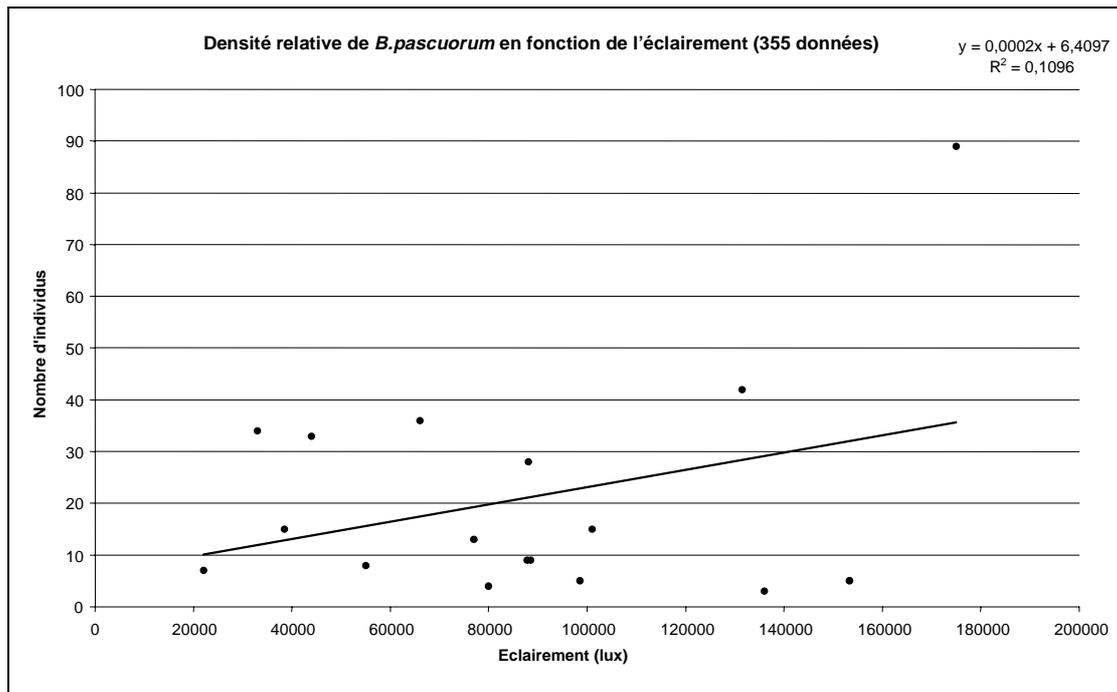
Effectifs des différentes castes (505 données)



**Figure 31.** Effectifs des différentes castes.

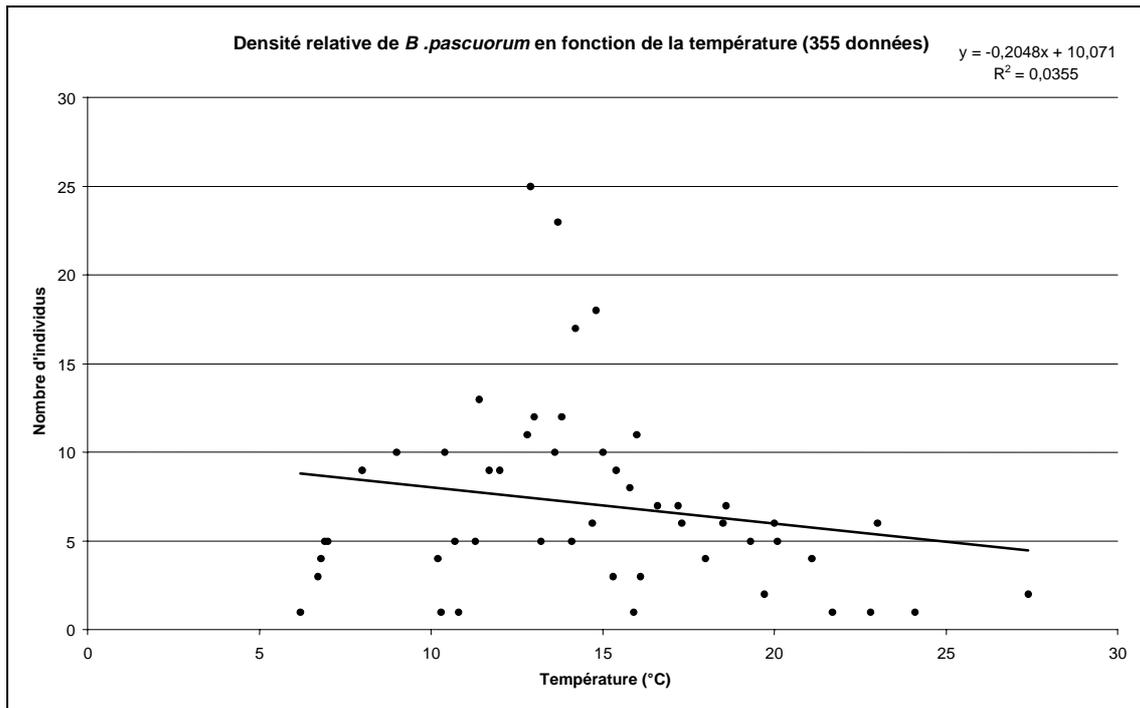
L'influence de divers paramètres climatiques mesurés a été envisagée. Les corrélations ont été calculées pour *B. pascuorum*, l'espèce la plus abondante.

Aucune corrélation significative entre la densité relative et un des paramètres (type de temps, intensité lumineuse, vitesse du vent et température) n'a été trouvée (fig. 32, 33, 34).



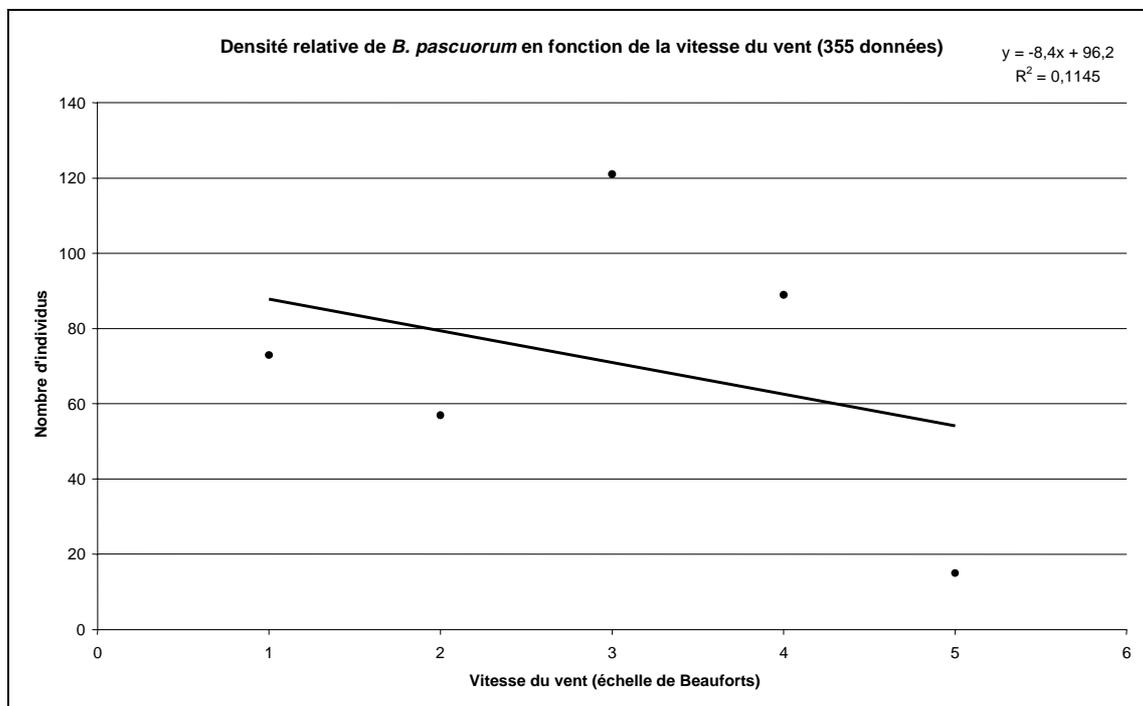
**Figure 32.** Influence de l'éclairement sur la densité relative.

L'éclairement ne semble pas influencer la densité des reines de *B. pascuorum*.



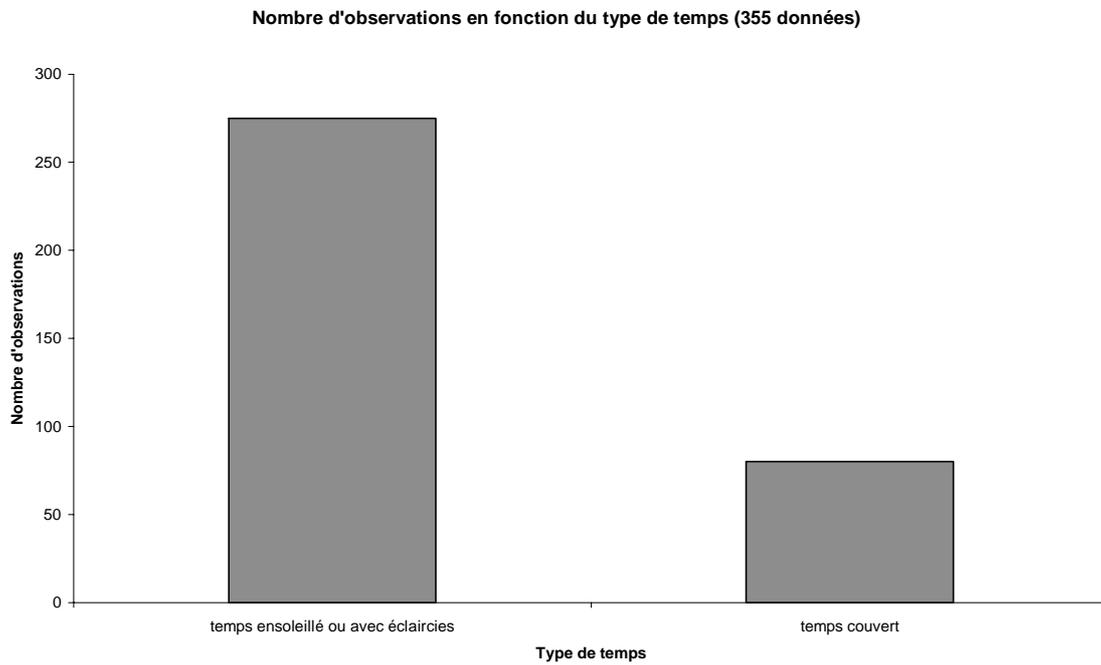
**Figure 33.** Influence de la température.

La température ne semble pas non plus influencer la densité relative des butineuses.



**Figure 34.** Influence de la vitesse du vent.

La densité relative des reiens ne semble pas être influencée par la vitesse du vent.



**Figure 35.** Influence du type de temps.

Il semble exister une relation entre la présence d'éclaircies et la densité des reines de *B. pascuorum* (fig. 35).

### 5.3.Choix floraux

Les différents pollinisateurs observés ont visité 21 espèces florales (tableau 20), ce qui représente 52 % des espèces en fleur.

**Tableau 20. Espèces florales visitées. En gras, les espèces florales étudiées**

<b>Espèce</b>	<b>Nind</b>	<b>%Nind</b>
<b><i>Lamium album</i> L.</b>	296	38,5
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link.	118	15,3
<b><i>Glechoma hederacea</i> L.</b>	89	11,6
<b><i>Lamium purpureum</i> L.</b>	52	6,8
<i>Prunus avium</i> L.	45	5,9
<i>Rosa canina</i> L.	43	5,6
<i>Veronica persica</i> Poiret	23	3,0
<i>Prunus</i> sp.	21	2,7
<i>Taraxacum</i> sp.	17	2,2
<i>Vicia sativa</i> L.	17	2,2
<i>Salix caprea</i> L.	13	1,7
<i>Chelidonium majus</i> L.	12	1,6
<i>Prunus laurocerasus</i> L.	5	0,7
<i>Trifolium pratense</i> L.	5	0,7
<i>Rubus</i> sp.	4	0,5
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	3	0,4
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	2	0,3
<i>Fragaria vesca</i> L.	1	0,1
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	1	0,1
<i>Sambucus nigra</i> L.	1	0,1
<i>Trifolium repens</i> L.	1	0,1
<b>Total</b>	<b>769</b>	<b>100,0</b>

*L. album*, *L. purpureum* et *G. hederacea* figurent parmi les plantes les plus butinées.

Les bourdons ont butiné 20 espèces de plantes, soit 50% des espèces florales (tableau 21). Seuls les bourdons ayant été déterminés jusqu'à l'espèce sont pris en compte.

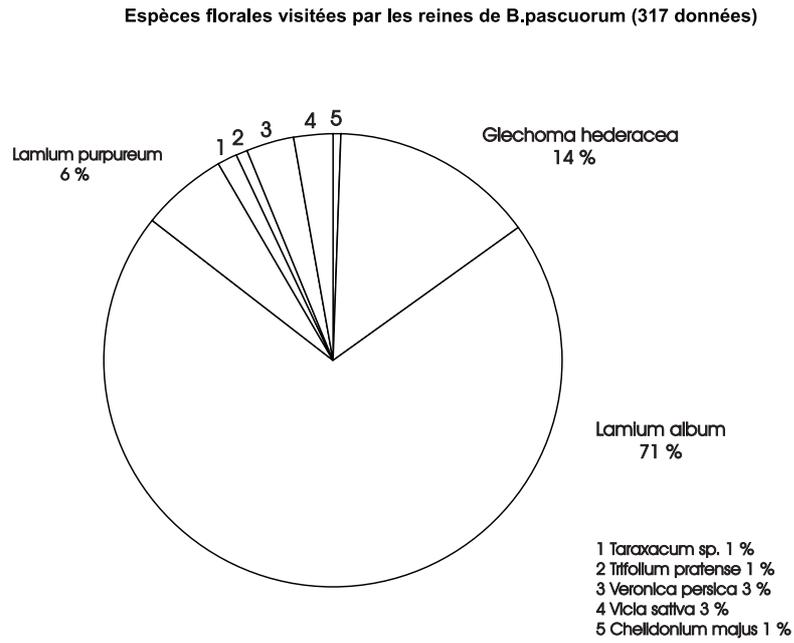
**Tableau 21. Espèces florales visitées par les bourdons. En gras, les espèces florales étudiées**

<b>Espèce</b>	<b>Nind</b>	<b>%Nind</b>	<b>Nreines</b>	<b>Nouvrières</b>	<b>Nmâles</b>
<b><i>Lamium album</i> L.</b>	259	51,3	248	11	0
<b><i>Glechoma hederacea</i> L.</b>	59	11,7	58	1	0
<i>Cytisus scoparius</i> (L. ) Link.	50	9,9	2	48	0
<i>Rosa canina</i> L.	31	6,1	2	29	0
<b><i>Lamium purpureum</i> L.</b>	30	5,9	29	1	0
<i>Vicia sativa</i> L.	15	3,0	10	5	0
<i>Prunus avium</i> L.	12	2,4	12	0	0
<i>Veronica persica</i> Poiret	10	2,0	10	0	0
<i>Chelidonium majus</i> L.	8	1,6	2	6	0
<i>Prunus sp.</i>	6	1,2	6	0	0
<i>Taraxacum sp.</i>	6	1,2	6	0	0
<i>Trifolium pratense</i> L.	5	1,0	3	2	0
<i>Rubus sp.</i>	4	0,8	0	1	3
<i>Salix caprea</i> L.	4	0,8	4	0	0
<i>Prunus laurocerasus</i> L.	2	0,4	1	1	0
<i>Fragaria vesca</i> L.	1	0,2	1	0	0
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1	0,2	0	11	0
<i>Sambucus nigra</i> L.	1	0,2	1	0	0
<i>Trifolium repens</i> L.	1	0,2	0	1	0
<b>Total</b>	<b>505</b>	<b>100,0</b>	<b>395</b>	<b>117</b>	<b>3</b>

Les espèces visitées par les reines sont au nombre de 17, celles visitées par les ouvrières sont au nombre de 12 tandis que les mâles n'ont été observés que sur une seule espèce.

*L. album* et *G. hederacea* sont les deux espèces les plus butinées. *L. purpureum* figure également parmi les espèces favorites des bourdons.

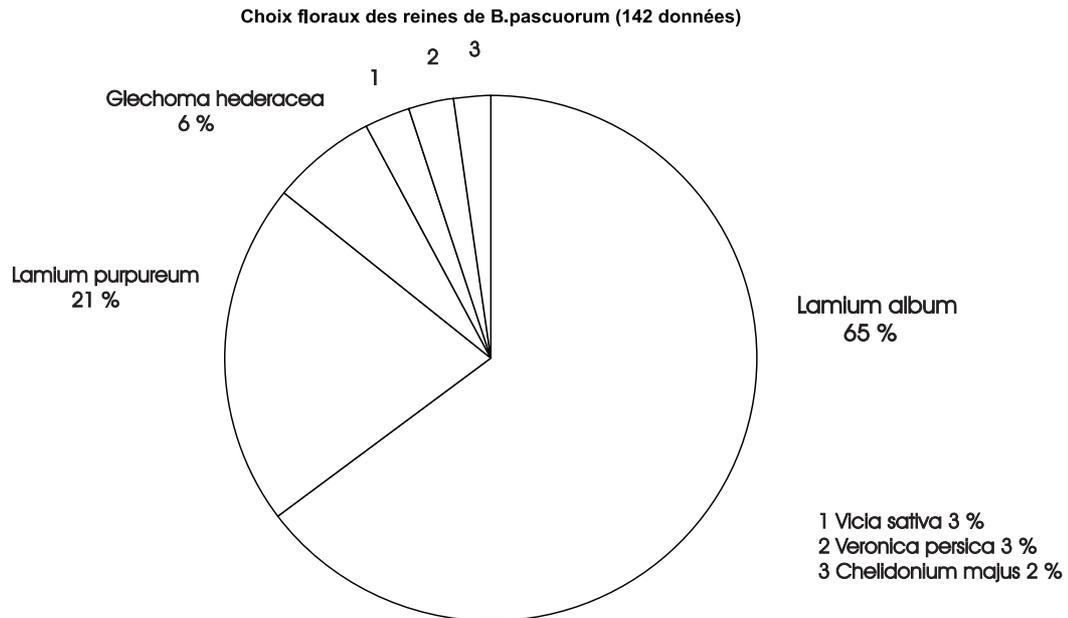
*Bombus pascuorum* est l'espèce la plus abondante. Elle totalise 64,8 % des visites. Ses choix floraux sont examinés plus attentivement. *B. pascuorum* a été observé sur 12 espèces florales. Les reines représentant 97% de la population, seuls leurs choix sont pris en compte dans la suite de l'étude. Les reines de *B. pascuorum* ont visité 9 espèces florales. Les espèces les plus butinées sont *Lamium album*, *Glechoma hederacea* et *Lamium purpureum* (fig. 36).



**Figure 36.** Espèces florales visitées par les reines de *B. pascuorum* dans les transects.

## 5.4. Comportement de butinage des reines de *B. pascuorum*

Les espèces florales visitées par les individus suivis coïncident avec celles observées ci-dessus (fig. 37).



**Figure 37.** Choix floraux des reines au cours des observations de séquences comportementales.

Pour comparer les données recueillies au cours des séquences à celles des transects, seule la première espèce florale butinée dans chaque séquence a été comptabilisée.

Le test de Kolmogorov-Smirnov ne montre pas de différence significative entre les deux échantillons.

A nouveau, les plantes les plus visitées sont *Lamium album*, *Lamium purpureum* et *Glechoma hederacea*. *L. album* a été visité au moins une fois par 71% des individus, *L. purpureum* par 33% et *G. hederacea* par 8%.

La plupart des individus n'ont visité qu'une seule espèce: seulement un individu sur trois a visité plus d'une espèce. Lorsque plusieurs espèces sont butinées, la plupart des séquences ne comptent que deux espèces. Aucun individu visitant plus de quatre espèces n'a été observé (tableau 22).

**Tableau 22. Nombre d'espèces florales visitées au cours d'une séquence**

	Nombre	Pourcentage
Séquences sur une seule espèce florale	105	73,9
Séquences sur deux espèces florales	35	24,6
Séquences sur trois espèces florales	1	0,7
Séquences sur quatre espèces florales	1	0,7

La fidélité florale est élevée (74% de séquences mono florales), ce qui dénote une spécialisation importante des individus.

Les plantes butinées au cours des séquences sur une seule espèce florale sont:

**Tableau 23. Espèces visitées au cours des séquences monoflorales**

	Nombre	% dans les séquences mono florales
<i>Lamium album</i>	75	71,4
<i>Lamium purpureum</i>	18	17,1
<i>Glechoma hederacea</i>	7	6,7
<i>Chelidonium majus</i>	2	1,9
<i>Vicia sativa</i>	3	2,9
<b>Total</b>	105	100,0

La spécialisation la plus importante se fait sur *L. album*.

Les combinaisons de plantes suivantes ont été observées:

**Tableau 24. Combinaisons de plantes**

	Nombre	% des combinaisons
<i>Lamium album</i> + <i>Lamium purpureum</i>	21	56,8
<i>Lamium pupureum</i> + <i>Veronica persica</i>	4	10,8
<i>Lamium album</i> + <i>Glechoma hederacea</i>	2	5,4
<i>Lamium album</i> + <i>Chelidonium majus</i>	2	5,4
<i>Lamium album</i> + <i>Veronica persica</i>	2	5,4
<i>Veronica persica</i> + <i>Taraxacum sp.</i>	1	2,7
<i>Lamium purpureum</i> + <i>Cerastium fontanum</i>	1	2,7
<i>Chelidonium majus</i> + <i>Glechoma hederacea</i>	1	2,7
<i>Vicia sativa</i> + <i>Sambucus nigra</i>	1	2,7
<i>Veronica persica</i> + <i>Taraxacum sp.</i> + <i>Lamium purpureum</i>	1	2,7
<i>Veronica persica</i> + <i>Lamium purpureum</i> + <i>Lamium album</i> + <i>Cerastium fontanum</i>	1	2,7
<b>Total</b>	37	100,0

Il est intéressant de noter que les combinaisons les plus fréquentes incluent les deux espèces les plus visitées dans les séquences monospécifiques.

Certaines espèces sont tout à fait accidentelles. C'est le cas de *C. fontanum* et *S. nigra*, qui n'ont reçu que très peu de visites (2 visites).

Certaines séquences sur plusieurs espèces florales se déroulent en majorité voire presque exclusivement sur une seule espèce, la ou les autre(s) espèce(s) n'étant que très peu visitées. Ces observations renforcent l'idée de spécialisation.

Les calculs des indices de préférence permettent de mettre en évidence les choix et les refus des bourdons au cours de la saison (tableau 25).

**Tableau 25. Indice de préférence d'IVLEV 1**

	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>	<i>G. hederacea</i>
7/04-13/04	3,879	2,790	0,099
14/04-20/04	1,784	5,464	0,056
21/04-26/04	1,339	4,592	0,130
27/04-5/05	1,333	1,926	0,040
6/05-13/05	1,593	-	-

*G. hederacea* est toujours et très fortement refusé. *L. album* est consommé proportionnellement à son abondance sauf au début de la saison (du 7 avril au 13 avril) où les butineuses montrent un choix relativement important pour cette espèce. *L. purpureum* est l'espèce réellement choisie, avec un indice très élevé entre le 14 et le 26 avril.

Aucune fleur de *L. purpureum* et de *G. hederacea* n'a été visitée entre le 6 et le 13 mai.

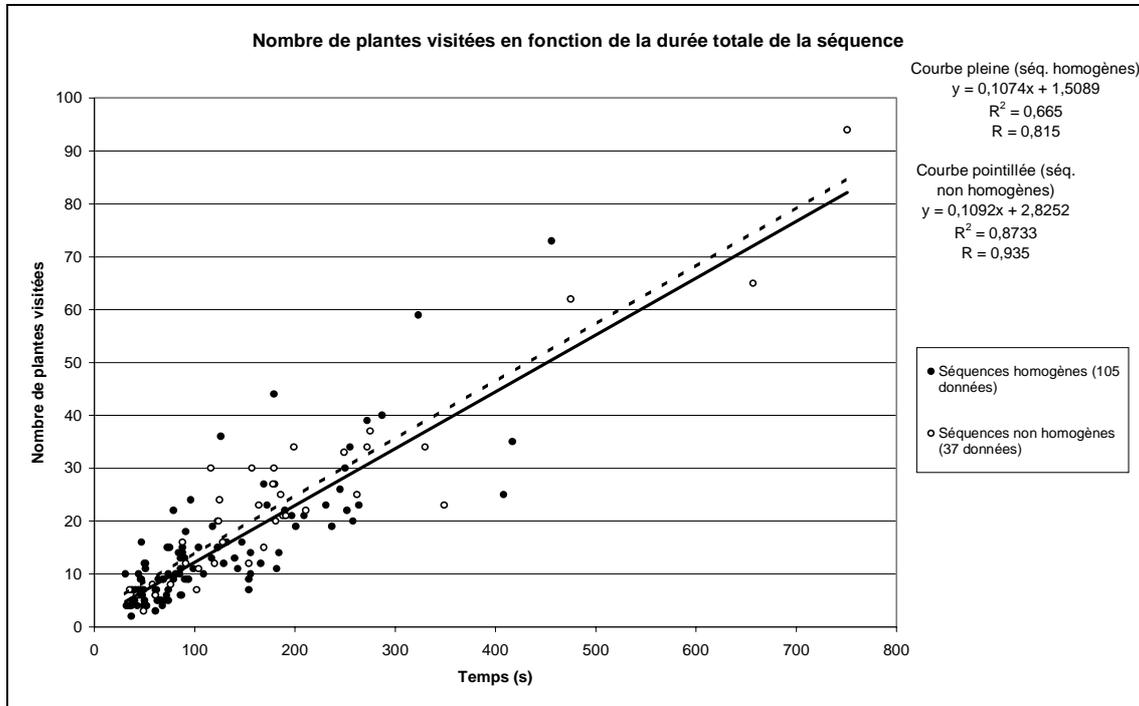
**Tableau 26. Indice de préférence d'IVLEV 2**

	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>	<i>G. hederacea</i>
7/04-13/04	0,590	0,472	-0,819
14/04-20/04	0,282	0,691	-0,893
21/04-26/04	0,145	0,642	-0,770
27/04-5/05	0,143	0,316	-0,922
6/05-13/05	0,229	-	-

Le calcul du deuxième indice confirme les résultats obtenus (tableau 26). La préférence des bourdons va donc en sens inverse de la production en nectar et de son écart-type.

L'efficacité d'exploitation des ressources a également été étudiée. Les différents paramètres ayant fait l'objet d'une analyse sont la durée totale de la séquence, le nombre de plantes butinées au cours de celle-ci, le nombre de fleurs visitées.

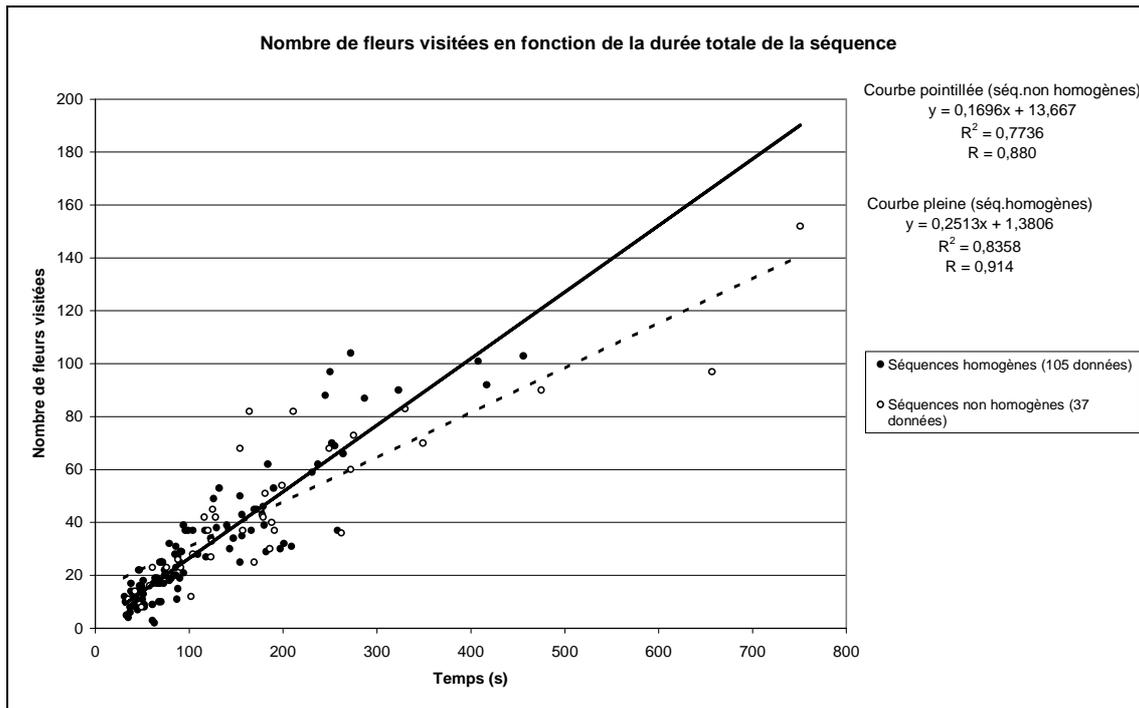
Le nombre de plantes visitées en fonction de la durée totale de la séquence est constant quelle que soit l'espèce (fig. 38). Les séquences sont dites homogènes lorsqu'une seule espèce est visitée et non homogènes lorsque plusieurs espèces sont butinées.



**Figure 38.** Nombre de plantes visitées en fonction de la durée de la séquence.

Le test d'égalité de deux coefficients de corrélation (Dagnelie, 1975) n'a pas mis en évidence de différence significative entre les séquences homogènes et non homogènes.

Le nombre de fleurs visitées en fonction de la durée totale de la séquence est également constant, que la séquence soit homogène ou non (fig.39).

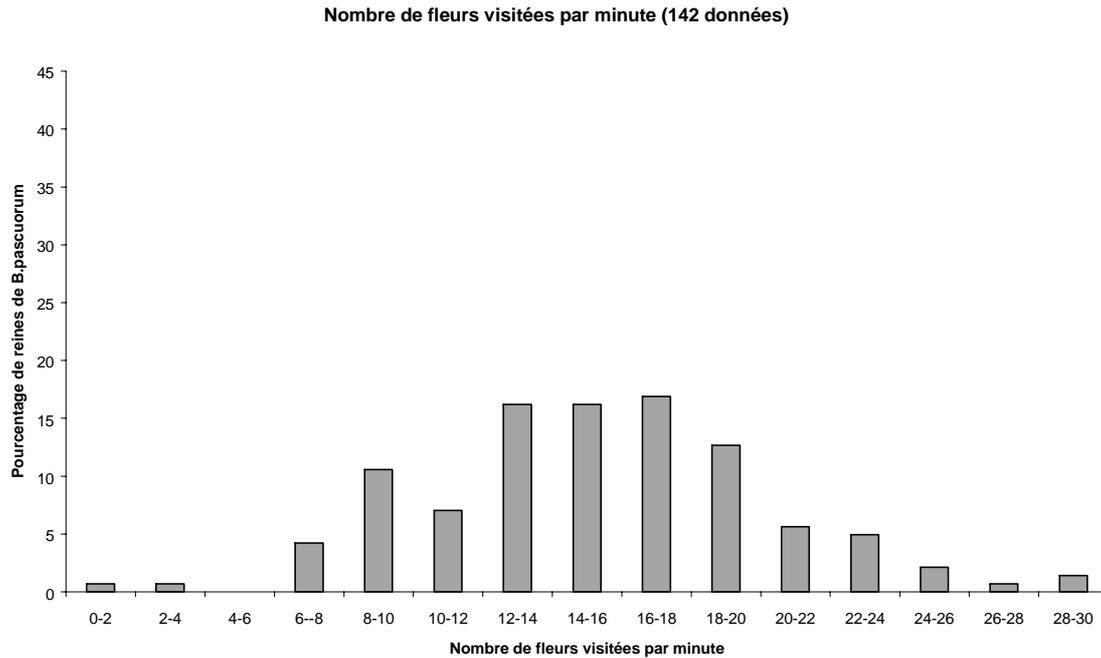


**Figure 39.** Nombre de fleurs visitées en fonction de la durée totale de la séquence.

Il existe une différence significative entre les coefficients de corrélation des séquences homogènes et non homogènes.

On peut donc déduire que la vitesse de butinage est constante quelle que soi(en)t l'espèce ou les espèces visitées.

Le nombre de fleurs visitées par minute est calculé en divisant le nombre total de fleurs visitées au cours de la séquence par la durée totale de la séquence (fig. 40).



**Figure 40.** Nombre de fleurs visitées par minute.

**Tableau 27. Nombre de fleurs visitées par minute**

	Nombre de fleurs visitées par minute
Toutes espèces confondues (N= 105)	15,4 ± 4,8
<i>L. album</i> (N= 75)	16,4 ± 5,1
<i>L. purpureum</i> (N= 18)	15,4 ± 4,6
<i>G. hederacea</i> (N= 7)	16,2 ± 4,3

Il n'y a pas de grande différence entre les vitesses de butinage des différentes Lamiaceae (tableau 27). Ce qui confirme que la vitesse est constante. Il faut noter que les reines de *B. pascuorum* semblent être plus lentes sur *L. purpureum* que sur les deux autres espèces. La corolle étant plus étroite, il est possible que les reines éprouvent plus de difficulté à y insérer leur proboscis.

## 6. Discussion

### 6.1. Choix floraux

*B. pascuorum* est l'espèce la plus polylectique parmi celles observées. Ce résultat est cohérent avec celui de Rasmont (1988). Cependant, les résultats montrent clairement l'importance des trois espèces de Lamiaceae présentes sur la station, les espèces les plus butinées par les reines de *B. pascuorum* étant *Lamium album*, *Glechoma hederacea* et *Lamium purpureum*. Cette préférence coïncide avec les observations de Leclercq (1960). Rasmont (1988) cite également les Lamiaceae parmi les plantes favorites de *B. pascuorum*.

*L. album* et *L. purpureum* sont les plantes majeures du spectre d'espèces butinées par les individus. Peu de reines semblent présenter des choix mineurs, la majorité des séquences se déroulant sur une seule espèce florale.

L'indice de préférence des reines montre que *L. purpureum* est fortement choisi, *L. album* est consommé proportionnellement à son abondance et *G. hederacea* est toujours fortement refusé. Ces choix sont relativement paradoxaux lorsque l'on confronte les résultats avec les théories présentées par différents auteurs.

Plusieurs paramètres floraux pourraient expliquer ces choix et préférences. Le tableau 26 rappelle ces paramètres.

**Tableau 28. Paramètres floraux**

	<i>G. hederacea</i>	<i>L. album</i>	<i>L. purpureum</i>
Nombre de moyen de fleurs par inflorescence	4 (N= 67)	7 (N= 56)	4 (N= 82)
Productivité moyenne par fleur par 24 heures ( $\mu$ l)	0,316 (N= 28)	0,054 (N= 35)	0,004 (N= 12)
Variance de la production	0,014	0,003	0,0001
Coefficient de variation (%)	378	110	250
Disponibilité réelle en nectar par fleur ( $\mu$ l)	0,038 (N= 182)	0,011 (N= 248)	0,005 (N= 177)
Variance de la disponibilité réelle	0,009	0,001	0,0002
Coefficient de variation (%)	250	290	260
Nombre de <i>patches</i>	4	22	36
Taille moyenne des <i>patches</i> (dm <sup>2</sup> )	391,0	132,9	11,1
Densité moyenne (nombre fleurs / dm <sup>2</sup> )	7,7	4,6	3,0
Population moyenne	11974	13310	1186
Longueur moyenne de la corolle (mm)	9,9 (N= 38)	12,2 (N= 30)	7,7 (N=30)

### 6.1.1 Disponibilité en ressources

Pour beaucoup d'auteurs, les ressources disponibles conditionnent en grande partie les choix et stratégies des bourdons.

#### Nectar

De nombreux travaux montrent que la quantité de nectar est un facteur important voire décisif dans le choix des bourdons. La plupart de ces études révèlent que les bourdons choisissent les fleurs qui contiennent le plus de nectar (Heinrich, 1976; Morse, 1980).

Comparativement aux données de la littérature (tableau 29), *L. purpureum* et *L. album* sont des espèces peu productives en nectar. Pourtant, elles sont nettement préférées par rapport à *G. hederacea*. Ce résultat est en opposition avec les travaux d'Heinrich (1976) et de Morse (1980). De plus, il ne concorde pas avec la vision traditionnelle de la productivité des Lamiaceae; il est généralement admis que les Lamiaceae produisent de grandes quantités de nectar.

**Tableau 29. Production de nectar. En gras, les espèces étudiées**

	Production moyenne de nectar (µl)
<i>Teucrium polium</i> (1)	0,000
<i>Lamium purpureum</i>	0,004 *
<i>Delphinium nelsoni</i> (2)	0-3,47
<i>Lamium album</i>	0,054
<i>Thymus capitatus</i> (1)	0,070
<i>Trifolium repens</i> (3)	0,100
<i>Glechoma hederacea</i>	0,316
<i>Stachys cretica</i> (1)	0,44-1,94
<i>Lamium amplexicaule</i> (1)	0,63-1,33
<i>Aconitum columbianum</i> (2)	1,58-2,62
<i>Vicia cracca</i> (3)	2,000

\*Pour rappel: valeur estimative

(1) Petanidou et Vokou 1993

(2) Pyke 1978

(3) Morse 1980

Pour *G. hederacea*, la mesure de la quantité de sucre produite en 24 heures est identique à celle mesurée par Heinrich (1976).

Les espèces choisies par les bourdons semblent être peu productives. Cependant, d'une part elles s'insèrent dans le tableau 29 qui recense les productivités connues et d'autre part la productivité des autres espèces présentes sur la station n'est pas connue. Il se pourrait donc que les Lamiaceae soient en réalité les espèces les plus riches en nectar.

Il est intéressant de constater que toutes les fleurs ne sont pas productives. Il est donc possible que les Lamiaceae de la station 1 soient attractives tout en produisant peu de nectar. Elles seraient donc visitées et pollinisées sans dépenser de grandes quantités d'énergie.

L'énergie servant normalement à la production de nectar pourrait être investie dans d'autres processus comme la production de graines. Selon la théorie des jeux (Krebs & Davies, 1993), cette stratégie n'est viable que si seulement une partie de la population «triche». Dans le cas contraire, l'espèce ne serait plus visitée après un certain temps. Etant donné que, chez les espèces étudiées, la probabilité de trouver au moins une fleur pleine sur trois est relativement élevée (environ 0,5), la «tricherie » pourrait fonctionner.

La mesure de la disponibilité réelle donne la quantité de nectar présente dans les fleurs lorsque les butineuses sont actives (tableau 30). Bien que relativement faibles, les valeurs observées sont comparables à celles trouvées par Heinrich (1976) pour certaines espèces butinées par les bourdons. Il trouve toutefois que les espèces les plus attractives ont une disponibilité réelle plus élevée.

**Tableau 30. Disponibilités réelles mesurées par Heinrich (1976) et dans cette étude (en gras)**

	Disponibilité réelle (mg)
* <i>Rubus strigosus</i>	0,0000
* <i>Trifolium hybridum</i>	0,0010
* <i>Solidago grammifolia</i>	0,0040
<i>Lamium album</i>	<b>0,0040</b>
<i>Glechoma hederacea</i>	<b>0,0070</b>
* <i>Prunus serotina</i>	0,0098
** <i>Aconitum sp.</i>	0,0230
** <i>Epilobium angustifolium</i>	0,0490
** <i>Vaccinium canadensis</i>	0,1680
** <i>Impatiens biflora</i>	0,1740
** <i>Robinia pseudoacacia</i>	0,2060

\*\* espèce préférentiellement utilisée par les bourdons

\* espèce habituellement utilisée par les bourdons

A nouveau, aucune mesure n'a été réalisée sur les autres espèces présentes. Il est donc possible que les Lamiaceae soient les espèces dont la disponibilité réelle en nectar est la plus élevée.

Le choix des bourdons est en opposition avec les résultats des auteurs cités habituellement par rapport à la disponibilité en nectar puisqu'ils préfèrent les espèces dont la disponibilité est faible.

Real (1991) a étudié le rôle de la variance de la ressource dans les choix floraux des bourdons. Les ressources les plus stables sont privilégiées. Dans cette optique, *L. purpureum* serait l'espèce la plus intéressante tandis que *G. hederacea* serait rejetée (tableau 28). Cependant, l'effet de la variance peut être contré en augmentant la récompense moyenne. *G. hederacea* devrait donc être choisie.

Par rapport aux théories développées sur l'*optimal foraging*, la disponibilité de la ressource « nectar » ne semble pas être le facteur déterminant le choix des bourdons pour une espèce de plante. D'autres facteurs pourraient donc contrebalancer l'importance du nectar.

### **Pollen**

L'attrait des fleurs pourrait être le pollen.

Les reines qui sortent d'hibernation ont d'importants besoins en pollen pour le développement de leurs ovaires et donc la production d'œufs (Röseler, 1991). Une espèce florale fournissant du pollen en quantité et/ou en qualité supérieure pourrait être plus attractive. Aucune mesure de productivité en pollen n'ayant été réalisée, il nous est impossible de quantifier et de caractériser le pollen des Lamiaceae étudiées.

Cependant, *B. pascuorum* ne récolte presque jamais de pollen directement; celui-ci se dépose sur le corps lors de la collecte de nectar (Brian, 1957; Petanidou *et al.* 1995). De plus, la récolte de pollen semble aléatoire, au moins chez *B. terrestris* (Verhaeghe *et al.*, 1999). Les choix des reines ne semblent donc pas être conditionnés par le pollen.

### **6.1.2. Répartition topographique des fleurs**

La présentation des fleurs peut être un facteur important dans les stratégies de récolte. De nombreux travaux ont montré l'influence de la densité et de la population florale sur les choix des butineuses (Teräs, 1985; Sowig, 1989; Real, 1991; Smithson & Macnair, 1997).

*L. album* est consommé proportionnellement à son abondance. Sa population et sa densité sont donc des facteurs déterminant dans son succès. Sa population est la plus importante (comparée à celle des deux autres espèces) durant la majeure partie de la campagne d'observation. De plus, les *patches* sont de grande taille et présentent un nombre de fleurs élevé, ce qui permet un gain d'énergie intéressant pour les bourdons (Sowig, 1989).

Les inflorescences étant proches les unes des autres, le temps et la distance de vol sont réduits, réduisant en même temps le coût énergétique du vol (Pyke 1978b, Zimmerman, 1982).

Enfin, *L. album* est l'espèce présentant le plus de fleurs par inflorescence. Ce qui permet de diminuer le coût du butinage. Pyke (1978b) a montré que, sur *Delphinium nelsonii*, les butineuses ont intérêt à quitter l'inflorescence avant d'avoir visité toutes les fleurs. Ce comportement est lié à la présentation du nectar: les fleurs les plus basses sont plus riches en nectar. A un moment de sa progression sur l'inflorescence, la butineuse atteint une fleur dont la quantité de nectar est telle que son gain net d'énergie serait supérieur si elle vole jusqu'à la fleur inférieure d'une autre inflorescence. Cependant, les mesures de nectar réalisées dans cette étude n'ont pas mis en évidence de rôle de la position de la fleur dans la production de nectar. Le nombre de fleurs par inflorescence chez *L. album* semble donc augmenter le gain en énergie des reines en réduisant le nombre d'inflorescences à visiter pour trouver une quantité suffisante de nectar.

*L. purpureum*, choisi par les reines, se présente sous forme de petits *patches* par rapport aux deux autres espèces étudiées. Selon Sowig (1989), *B. pascuorum* semble exploiter plus fréquemment les *patches* de petite taille. Ce facteur pourrait donc intervenir dans la préférence de *B. pascuorum* pour *L. purpureum*.

*G. hederacea* se présente sous forme de *patches* de grande taille et très denses. Cependant le nombre de *patches* présents sur la station est plus faible que pour les deux espèces ci-dessus

### 6.1.3. Paramètres morphologiques

La forme des inflorescences ainsi que les fleurs relativement étroites rendent l'accès aux fleurs de *G. hederacea* difficile pour les reines de *B. pascuorum*. Elles ne leur permettent pas de s'y poser facilement et de s'y maintenir de manière stable. Les seules possibilités pour y accéder sont de se poser sur une inflorescence rampante ou sur le sol à proximité d'une fleur. Ceci réduit donc le nombre de fleurs pouvant être visitées, les plus hautes étant relativement inaccessibles.

La morphologie de la plante pourrait donc expliquer son rejet par les bourdons.

Le polymorphisme de longueur de corolle observé (figure 28) permet sans doute d'attirer différents groupes de pollinisateurs. Cette caractéristique, en relation avec la production élevée de nectar peut créer une concurrence importante pour la ressource, conduisant ainsi les bourdons à changer de plante (Heinrich, 1979a).

Dans ses travaux sur les choix floraux de différentes espèces de bourdons, Brian (1957) conclut que les bourdons visitent des fleurs dont la longueur de corolle est nettement inférieure à celle de leur proboscis. Dans ce cas, *L. purpureum* aurait été choisie.

Les bourdons peuvent se poser sur les inflorescences de *L. purpureum* et ainsi atteindre les fleurs. Toutefois, la corolle plus étroite que celle de *L. album* et *G. hederacea*, impose une vitesse de butinage plus lente car les bourdons ont plus de difficulté à y insérer la langue.

La morphologie florale de *L. album* permet aux reines de s'agripper à la corolle. Les bourdons peuvent également y insérer la tête ce qui leur permet d'accéder au nectar malgré que leur proboscis soit plus court que la corolle. Dans ces conditions, on peut considérer que *L. album* possède la corolle dont la longueur est la plus proche de celle du proboscis des reines. Selon Ranta & Lundberg (1980), cette espèce est exploitée plus efficacement que les deux autres. Lorsqu'on examine le nombre de visites, ce travail va dans ce sens.

Les trois Lamiaceae visitées par les reines de *B. pascuorum* présentent des couleurs très différentes. *L. album* est blanche, *L. purpureum* est pourpre et *G. hederacea* présente une corolle à dominante bleue. En nombre de visites, la couleur blanche semble être préférée. Ces résultats ne concordent pas avec ceux de Teräs (1976) qui observe une préférence de *B. pascuorum* pour les fleurs bleues. Il est possible que la couleur de la corolle ne soit pas un facteur déterminant dans le choix des reines de *B. pascuorum*. Brian (1957) n'observe pas de nette préférence pour une couleur chez *B. pascuorum*.

Enfin, d'autres composantes de la coloration comme le spectre U.V. et la pureté spectrale des pièces florales (Lunau, 1990, 1993) peuvent intervenir. Une éventuelle influence de ces paramètres ne doit pas être négligée.

## 6.2. Comportement de butinage

Le comportement des reines de *B. pascuorum* semble être indépendant des facteurs externes.

L'éclairement ne semble pas exercer d'influence sur la densité des reines de *B. pascuorum*.

Selon Teräs (1976), l'activité des butineuses ainsi que le nombre de visites effectué diminuent avec l'éclairement. Cependant, il observe que *B. pascuorum* est l'espèce butinant au plus faible éclairement. L'absence de corrélation peut aussi s'expliquer par le fait que les reines peuvent être actives à très faible intensité lumineuse, pouvant même butiner après le coucher du soleil (Heinrich, 1976).

La température ne semble pas non plus influencer la densité relative des butineuses. Ceci coïncide avec les observations de Teräs (1983) et Shelly *et al.* (1991).

*B. pascuorum* peut butiner par grand vent (Teräs, 1976), ce qui pourrait expliquer l'absence de corrélation significative entre la vitesse du vent et la densité relative.

De plus, Heinrich (1979) indique que les ouvrières de plus grande taille sont plus aptes à butiner car elles peuvent plus facilement réguler leur température et voler par grand vent. Il est donc possible que la taille des reines leur permette d'être actives par plus grand vent et plus basse température.

Enfin, une possible influence combinée des différents paramètres climatiques ne doit pas être négligée.

La vitesse de butinage est constante quelle(s) que soi(ent) l'espèce ou les espèces florales visitée(s).

Les vitesses observées sur les trois espèces étudiées sont proches de celle mentionnée par Heinrich (1979) pour les reines butinant les fleurs de *Vaccinium* (15 fleurs par minute). Elles sont cependant nettement plus faible que celles observées par Delbrassinne & Rasmont (1988) sur le colza (30 à 40 fleurs par minute).

Les reines sont plus lentes sur *L. purpureum*. Ceci pourrait être en rapport avec la faible largeur de la corolle. Les bourdons éprouvent plus de difficulté à insérer leur langue dans une corolle étroite que dans des corolles plus larges comme celles de *L. album* et *G. hederacea*.

La plupart des individus n'a visité qu'une seule espèce florale au cours d'une séquence, seul un individu sur trois a visité plus d'une espèce. Lorsque plusieurs espèces sont butinées, la plupart des séquences ne comptent que deux espèces et aucun individu n'a été observé visitant plus de quatre espèces. Ces résultats concordent avec ceux de Teräs (1976).

La fidélité florale est donc élevée ce qui traduit une spécialisation importante des individus (Heinrich, 1976). Cette spécialisation des pollinisateurs sur les Lamiaceae a été observée par Petanidou & Vokou (1993). Il convient toutefois de considérer cette valeur comme une mesure relative. Il est en effet difficile de mesurer exactement la fidélité lors de suivis de bourdons dont on ne voit pas toute la séquence. Teräs (1976), en comparant ses résultats à ceux obtenus par plusieurs auteurs lors de l'analyse du pollen ramené par les butineuses, conclut à une surestimation de la fidélité d'environ 25%. Par contre, lors d'analyses de pollen, Petanidou *et al.* (1995) obtiennent une préférence supérieure à celle observée sur le terrain. De plus, les reines de bourdons changent moins d'espèce florale au cours d'une séquence que les ouvrières (Teräs, 1985).

Cette idée de spécialisation est toutefois renforcée par le fait que les séquences sur plusieurs espèces florales se déroulent très souvent en majorité sur une seule espèce, la ou les autre(s) n'étant que très peu visitée(s).

La spécialisation la plus importante semble se faire sur *L. album*, espèce qui se présente sous forme de grands *patches*. Cela concorde avec la théorie de l'*optimal foraging* (MacArthur & Pianka 1966, cités par Heinrich, 1976) qui prévoit que les grands *patches* seront utilisés de manière plus spécialisée que les *patches* de petite taille. Il est toutefois possible que, de par la population importante de *L. album*, plus de séquences aient été réalisées sur cette espèce. Cela conduirait à une surestimation de la spécialisation sur *L. album*.

Tout comme dans les travaux de Teräs (1976), les combinaisons les plus fréquentes incluent les deux espèces les plus visitées dans les séquences uniflorales, confirmant ainsi les préférences de l'espèce.

### 6.3. Compétition

En début de saison, le faible nombre d'espèces florales induit une compétition importante pour les ressources (Heinrich, 1979b).

La diversité florale du milieu étudié est très faible. Si on compare les productions et les disponibilités réelles en nectar, on remarque que les ressources disponibles sont faibles: 4/5 de la production de *L. album* et environ 9/10 de celle de *G. hederacea* sont consommées. La compétition pourrait donc être très rude. Toutefois, *B. pascuorum* est l'espèce nettement dominante sur la station et exerce un monopole des ressources. Il n'existe donc pas de réelle compétition inter-spécifique chez les bourdons.

La population de reines de *B. pascuorum* est très importante ce qui pourrait conduire à une compétition intra-spécifique élevée. Les individus seraient donc forcés d'exploiter n'importe quelle ressource disponible. Ceci expliquerait l'apparente fidélité florale élevée: lorsqu'un individu trouve une ressource, il l'exploite quelle que soit la récompense relative par rapport aux autres espèces présentes sur le site. Il n'existe donc pas de réelle spécialisation comme définie par Heinrich (1976). Selon Teräs (1985), le faible nombre de plantes en fleur en début de saison peut forcer les reines à choisir des morphologies florales qui ne leur sont pas ou moins adaptées. Les Lamiaceae, et en particulier *L. album*, étant les espèces les plus abondantes produisant du nectar, elles recueillent un nombre de visites important. Dans cette optique, *L. album* est l'espèce la plus visitée parce qu'elle est la plus abondante et donc celle que les reines ont le plus de chance de rencontrer. Un nombre élevé de fleurs de *L. purpureum* est butiné (cf. indice de préférence) car, chez cette espèce, il faut visiter plus de fleurs pour trouver une quantité équivalente de nectar. La vitesse constante de butinage ainsi que l'absence d'influence des paramètres climatiques pourraient également traduire cette compétition élevée conduisant à une absence de choix.

Il est possible que *B. pascuorum* soit l'espèce la plus abondante car, du fait de son polylectisme, elle est la plus apte à subsister dans un environnement pauvre en ressource. La population peut se maintenir car les individus peuvent exploiter plusieurs ressources avec efficacité. Selon Rasmont (1988), le polylectisme est un facteur de prospérité des bourdons.

Ceci coïncide avec les résultats de Rasmont (1988). La diminution de la diversité florale entraîne une régression des espèces méso et oligolectiques au profit d'espèces polylectiques comme *B. pascuorum*.

## 7. Conclusion

Sur le site étudié, les Lamiaceae sont une ressource très importante pour les pollinisateurs.

Contrairement à toute attente, la disponibilité en nectar ne semble pas être le facteur déterminant le choix floral des reines de *Bombus pascuorum*.

La population, la densité ainsi que la morphologie florale doivent être prises en compte. Ces paramètres permettent de diminuer le coût énergétique de la récolte et donc de faire face à l'importante compétition intra spécifique due à la faible diversité florale. Cette compétition pourrait forcer les bourdons à exploiter n'importe quelle ressource disponible, quelle que soit sa récompense relative par rapport aux autres espèces présentes. Cette hypothèse est renforcée par le fait que la vitesse de butinage est constante quelle que soit l'espèce ainsi que par la très faible influence des facteurs climatiques sur l'activité des reines.

La dominance et l'abondance de *B. pascuorum* sur le site serait donc liée à sa capacité à exploiter de nombreuses ressources avec efficacité. Ceci permettrait le succès de l'espèce dans un environnement pauvre en ressources.

## Bibliographie

- Alford D.V.**, 1975. *Bumblebees*. Davis Poynter, London, 352 pp.
- Baker H.G. & Baker I.**, 1983. Floral sugar constituents in relation to pollinator type, 177-241 pp. In: C.E. & R.J. Little, *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. (cité par François, 1993).
- Barbier Y. & Perrin D.**, 1987. Analyse écologique des terrils de La Grande Machine à Feu et du Rianwelz. *Rapport destiné à la S.A. Ryan Europe*, Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat, Gembloux, 27pp.
- Barbier Y., Rasmont P., Dufrière M. & Sibert J.-M.**, 2000. Data Fauna Flora 1.0., Université de Mons-Hainaut, 106 pp., 1 CD rom.
- Brian A.D.**, 1957. Differences in the flowers visited by four species of bumblebees and their causes. *J. Anim. Ecol.*, 26:71-98.
- Cameron S.A.**, 1981. Chemical Signals in Bumblebee Foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9:257-260.
- Chittka L., Spaethe J., Schmiidt A. & Hickelsberger A.**, sous presse. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. In: Chittka L. & Thomson J.D., *Cognitive Ecology of Pollination*, Cambridge University Press, 29+6 pp.
- Corbet S.A.**, 1978a. Bees and the nectar of *Echium vulgare*. 21-30 pp. In: A.J. Richards *The Pollination of flowers by Insects*, Linnean Society of London, Academic press, London.
- Corbet S.A.**, 1978b. Bees Visits and the nectar of *Echium vulgare* and *Sinapsis alba*. *Ecol. Entomol.*, 3: 25-37.
- Cumber R.A.**, 1953. Some aspect of the biology and ecology of bumblebees bearing upon the yields of red clover seed in New-Zealand. *New Zealand journal of Science and technology*, B34: 227-240.
- Dagnelie P.**, 1975. *Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Volume II*. Presses agronomiques de Gembloux, 463 pp.
- Delbrassinne S. & Rasmont P.**, 1988. Contribution à l'étude de la pollinisation du Colza, *Brassica napus* L. var. *oleifera* (Moench) Delile, en Belgique. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, 23: 123-152.
- Doye L.**, 1999. *Partition des tâches et régulation sociale de la récolte chez Bombus terrestris (L.) (Hymenoptera, Apidae)*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 58 pp.
- Flagothier D.**, 1996. *Biogéographie et choix floraux des bourdons (Hymenoptera, Apidae) de la Turquie*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 69 + III pp.

- Francois C.**, 1993. *Etude comparative du comportement de butinage de deux espèces de bourdons (Bombus hortorum (L.) et Bombus pascuorum (Scopoli): Hymenoptera, Apoidea) en conditions naturelles à Treignes (Belgique: Province de Namur)*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 80 pp.
- Free J.B.**, 1955. The division of labour within bumblebee colonies. *Insectes sociaux*, 2(3): 195 – 212.
- Giurfa M. & Nunez A.**, 1992. Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia*, 89:113-117.
- Heinrich B. & Raven P.H.**, 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, 176: 597-602 (cité par Heinrich, 1979b).
- Heinrich B.**, 1976. Ressource partitioning among some eusocial insects: Bumblebees. *Ecology*, 57: 874 – 889.
- Heinrich B., Mudge P.R. & Deringis P.**, 1977. Laboratory analysis of flower constancy in foraging bumblebees: *Bombus ternarius* and *B. terricola*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2, 247 – 265.
- Heinrich B.**, 1979a. « Majoring » and « minoring » by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology*, 60:245-255.
- Heinrich B.**, 1979b. *Bumblebee economics*. Harvard university press, Cambridge, 246 pp.
- Heinrich B.**, 1979c. Resource heterogeneity and patterns of foraging in bumblebees. *Oecologia*, 42: 234-245 (cité par Heinrich, 1983).
- Heinrich B.**, 1983. Do Bumblebees Forage Optimally and Does It Matter ? *Amer. Zool.*, 23:273-281.
- Hobbs G.A.**, 1964. Ecology of species of *Bombus* Latreille (Hymenoptera, Apidae) in southern Alberta. I. Subgenus *Alpinobombus* Skor. *The Canadian Entomologist*, 96.
- Inouye D.W.**, 1977a. Species Structure of Bumblebee Communities in North America and Europe 35-45 pp. In: Mattson, W. J., *The role of Arthropods in forest ecosystems*. Springer, Berlin- Heidelberg-New York.
- Inouye D.W.**, 1977b. Ressource partitioning in bumblebees. *New York entomological Society*, 85(4): 253-254.
- Inouye D.W.**, 1978. Ressource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology*, 59(4): 672-678.
- Josens G. & Meerts P.**, 1999. *Ecolgie animale et végétale*, travaux pratiques de 1<sup>ère</sup> Licence Sciences Biologiques, Presses universitaires de Bruxelles.
- Kato M.**, 1988. Bumblebee visits to *Impatiens* spp.: pattern and efficiency. *Oecologia*, 76:364-370.
- Krebs C. J.**, 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row Publishers, New-York, 654 pp.
- Krebs J.R. & N.B. Davies**, 1993. *An introduction to Behavioral Ecology*, 3<sup>rd</sup> edition. Blackwell Scientific Publication, 620 pp.

- Leclercq J.**, 1960. Fleurs butinées par les bourdons ( Hym. Apidae Bombinae) dans la région liégeoise (1945-1959). *Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherches de Gembloux*, 28: 180-198.
- Lunau K.**, 1990. Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: Flower dummy experiments with bumblebees. *J. Comp Physiol. A.*, 166: 827 – 834.
- Lunau K.**, 1993. Interspecific diversity and uniformity of flower colour patterns as cues for learned discrimination and innate detection of flowers. *Experientia*, 49: 1002-1010.
- MacArthur R.H. & Pianka E.R.**, 1966. On the optimal use of a patchy habitat. *American Naturalist*, 100: 603-609 (cité par Heinrich, 1979a).
- Morse D.H.**, 1978. Interactions among bumble bees on roses. *Insectes Sociaux*, 25(4): 365-371.
- Morse D.H.**, 1980. The effect of nectar abundance on foraging patterns of bumble bees. *Ecological Entomology*, 5: 53-59.
- Pekkarinen A.**, 1979. Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. *Acta zoologica fennica*, 158:1-60.
- Petanidou T. & Vokou D.**, 1993. Pollination ecology of Labiatae in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *American Journal of Botany*, 80 (8): 892-899
- Petanidou T., Den Nijs J.C.M., Oostermeijer J.G.B. And Ellis-Adam A.C.**, 1995. Pollination ecology and patch-dependent reproductive success of the rare perennial *Gentiana pneumonanthe* L. *New Phytol.*, 129: 155-163
- Petanidou T., Van Laere A.J., & E. Smets**, 1996. Change in floral nectar components from fresh to senescent flowers of *Capparis spinosa* (Capparidaceae), a nocturnally flowering Mediterranean shrub. *Pl. Syst. Evol.*, 199: 79-92.
- Plowright C.M.S.**, 1977. The advantage of short tongues in bumblebees (*Bombus*)—Analyses of species distribution according to flower corolla depth, and of working speeds on white clover. *The Canadian Entomologist*, 129: 51 – 59.
- Pouvreau A.**, 1990. Sur le marquage des sources de nourriture chez les bourdons. *Actes Coll. Insectes sociaux*, 6: 83-90.
- Proctor M., Yeo P. & Lack A.**, 1996. *The Natural History of Pollination*, Harper Collins Publishers, 479 pp.
- Prys-Jones O.E & Corbet S.A.**, 1991. *Bumblebees*, The Company of Biologists Ltd, The Richmond Publishing Co Ltd, 92pp.
- Pyke G.H.**, 1978a. Optimal Foraging movement Patterns of Bumblebees between Inflorescences. *Theoretical Population Biology*, 13: 72-98.
- Pyke G. H.**, 1978b. Optimal foraging in Bumblebees and Coevolution with their Plants *Oecologia*, 36: 281 – 293.
- Ranta E. & Lundberg H.**, 1980. Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. *Oikos*, 35: 298 – 302.

- Ranta E. & Vespsäläinen K.**, 1981. Why are there so many species ? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. *Oikos*, 36: 28-34.
- Ranta E., Teräs I. & Lundberg H.**, 1981. Phenological spread in flowering of bumblebee-pollinated plants. *Ann. Bot. Fennici*, 18: 229-236.
- Ranta E.**, 1983. Foraging differences in bumblebees. *Ann. Ent. Fenn.*, 49: 17 – 22.
- Rasmont P.**, 1983. La notion d'exergue appliquée à *Megabombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli) (Hymenoptera, Apidae). *Bull. Annl. Soc. R. belge Ent.*, 119:185-195.
- Rasmont P.**, 1988. *Monographie écologique et zoogéographique des Bourdons de France et de Belgique*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat Gembloux, 309 + LXII pp.
- Rasmont P., Verhaeghe J-C., Rasmont R. & Terzo M.** (en préparation). *West-Paleartic Bumblebees*, Apollo, Stenstrup, 400 + 40 pp..
- Real L. A.**, 1991. Animal Choice Behavior and the Evolution of Cognitive Architecture. *Science*, 253:980-986.
- Regali A.**, 1992. *Contribution à la connaissance de la diète de Bombus terrestris auct., (Hymenoptera, Apidae): recherche d'une méthode de test*. Mémoire de licence, Université de Mons Hainaut, 69 + 10 pp.
- Reinig W. F.**, 1970. Ökologische Studien an mittelund südosteuropäischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802) (Hym., Apidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 60.
- Röseler P.-F.**, 1991. Roles of morphogenetic hormones in caste polymorphism in Bumblebees, 384-399 pp. In: *Morphogenetic hormones of Arthropods*, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey.
- Ruszkowski A.**, 1969. Rosliny pokarmowe trzmiela rudego- *Bombus agrorum* (F.) i jego znaczenie gospodarcze [Food plants of *Bombus agrorum* (F.) and its economic importance]. *Pamiętnik Pulawski*, 37: 385-409.
- Shelly T.E., Buchmann S.L., Villalobos E.M. & O'rourke M.K.**, 1991. Colony ergonomics for a desert-dwelling bumblebee species (Hymenoptera:Apidae). *Ecological entomology*, 16: 361-370.
- Siegel S. & Castellan N.J.Jr.**, 1988. *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill International edition, New York, 399 pp.
- Smithson A. & Macnair M.R.**, 1997. Density-dependent and frequency-dependent selection by bumblebees *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera:Apidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 401-417.
- Sowig P.**, 1989. Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* 78: 550 – 558.
- Teräs I.**, 1976. Flower visits of bumblebees, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. *Ann. Zool. Fennici*, 13: 200 – 232.

- Teräs I.**, 1983. Estimation of bumblebee densities (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae). *Acta Ent. Fenn.*, 42: 103-113.
- Teräs I.**, 1985. Food plants and flowers visits of bumblebees (*Bombus*:Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. *Acta Zoologica Fennica*, 120 pp.
- Verhaeghe J-C., Simon X., Vandewiele A. & Bogatyrev N.R.**, 1999. La division du travail entre récolteuses de pollen et de nectar chez le bourdon *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera, Apidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 12: 23-31.
- Viville P.**, 1992. *Contribution à la connaissance de la diète de Bombus terrestris auct.: analyse du pollen d'Arbutus unedo*, Mémoire de licence, Université de Mons Hainaut, 137 pp.
- Waddington K.D.**, 1980. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. *Oecologia*, 44: 199-204.
- Waddington K.D.**, 1987. Nutritionnal ecology of bees. In: Slansky F. Jr & Rodriguez J.G, *Nutritionnal ecology of insectes, mites, spiders and related invertebrates*.
- Waser N.M. & Mitchell R.J.**, 1990. Nectar standing crops in *Delphinium nelsonii* flowers: Spatial autocorrelation among plants ? *Ecology*, 71(1): 116-123.
- Weiss M.R.**, 1991. Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*, 354: 227-230. (cité par François, 1993).
- Zimmerman M.**, 1979a. Optimal foraging: A case of Random Movement. *Oecologia*, 43: 261-279.
- Zimmerman M.**, 1979b. *An analysis of the reproductive strategies of Polemion in Colorado*. Ph D Thesis, Washington University, St Louis.
- Zimmerman M.**, 1981. Nectar Dispersion Patterns in a Population of *Impatiens capensis*. *Virginia Journal of Science*, 32(4):150-152.
- Zimmerman M.**, 1982a. The Effect of Nectar Production on Neighborhood Size. *Oecologia*, 52: 104-108.

## **Annexes**

## Annexes A

**Tableau a. Nombre de fleurs par inflorescence chez *G. hederacea***

	N	Moyenne
<b>6/ 04/ 00</b>	30	3
<b>8/ 04/ 00</b>	8	4
<b>17/ 04/ 00</b>	10	4
<b>29/ 04/ 00</b>	5	8
<b>9/ 05/ 00</b>	5	6
<b>14/ 05/ 00</b>	9	4

**Tableau b. Nombre de fleurs par inflorescence chez *L. album***

	N	Moyenne
<b>6/ 04/ 00</b>	6	8
<b>10/ 04/ 00</b>	20	6
<b>11/ 04/ 00</b>	5	7
<b>17/ 04/ 00</b>	10	6
<b>29/ 04/ 00</b>	11	9
<b>18/ 05/ 00</b>	4	9

**Tableau c. Nombre de fleurs par inflorescence chez *L. purpureum***

	N	Moyenne
<b>6/ 04/ 00</b>	10	3
<b>10/ 04/ 00</b>	26	4
<b>11/ 04/ 00</b>	6	3
<b>17/ 04/ 00</b>	10	4
<b>26/ 04/ 00</b>	10	4
<b>29/ 04/ 00</b>	8	5
<b>1/ 05/ 00</b>	9	4
<b>12/ 05/ 00</b>	5	2

**Tableau d. Production de nectar sur 14 heures**

Quantité de nectar ( $\mu$ l)	Quantité de nectar ( $\mu$ l)	Quantité de nectar ( $\mu$ l)
0,125	0,000	0,000
0,125	0,031	0,031
0,141	0,031	0,000
0,078	0,156	0,000
0,156	0,000	0,000
0,156	0,000	0,000
0,063	0,000	0,000
0,313	0,063	0,000
0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000
0,250	0,094	0,000
0,219	0,000	0,000
0,000	0,000	<b>N= 12</b>
0,094	0,250	<b>moyenne= 0,003</b>
0,219	0,000	<b>écart type= 0,009</b>
0,156	0,000	
0,156	0,000	
0,031	0,000	
0,469	0,000	
0,344	0,094	
0,188	0,000	
0,281	0,000	
0,375	0,000	
0,344	0,000	
0,219	0,000	
0,281	0,000	
0,094	0,000	
0,281	0,094	
<b>N= 28</b>	0,063	
<b>moyenne= 0,182</b>	0,000	
<b>écart- ype= 0,120</b>	0,000	
	0,172	
	0,063	
	0,000	
	0,000	
	<b>N= 35</b>	
	<b>moyenne= 0,032</b>	
	<b>écart type= 0,059</b>	

**Tableau e. Disponibilité réelle en nectar chez *G. hederacea***

<b>6/ 04/ 00</b>	0,000	0,000	0,000	<b>moyenne</b>	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	<b>17/ 04/ 00</b>	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,313	0,000	0,000	0,000	0,000	0,078
0,156	0,000	0,000	0,000	0,000	0,031	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,344	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,109	0,031	0,000
0,000	0,000	0,156	0,000	0,000	0,219	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,375	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,219	0,000
0,000	0,000	0,547	0,000	0,000	0,281	0,000
0,078	0,000	0,000	0,000	0,000	N= 42	0,000
0,078	0,000	0,000	0,000	0,469	<b>moyenne</b>	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,406	0,082	0,000
0,000	0,000	0,000	0,156	0,000	<b>29/ 04/ 00</b>	0,000
0,000	0,156	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,078	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,547	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,344	0,078	0,156
0,000	0,000	0,000	0,313	0,188	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,078	0,000	0,172	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	N =97	0,031	0,000	0,313
0,000	0,000	0,000		0,188	0,000	N= 43
						<b>moyenne</b>
						0,036

**Tableau f. Disponibilité réelle en nectar chez *L. album***

<b>10/ 04/ 00</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,172	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,094
0,031	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,078	N= 69	0,000
0,000	0,000	0,000	N=118	0,000	<b>moyenne</b>	0,031
0,000	0,000	0,000	<b>moyenne</b>	0,000	0,014	0,000
0,000	0,000	0,000	0,008	0,000	<b>29/ 04/ 00</b>	0,000
0,063	0,000	0,000	<b>17/ 04/ 00</b>	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,125	0,250	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,063	0,000	0,047	0,000
0,000	0,000	0,000	0,125	0,000	0,000	0,000
0,156	0,000	0,031	0,078	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000
0,000	0,000	0,000	0,031	0,016	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,031	0,000	0,000	0,063
0,000	0,078	0,000	0,000	0,000	0,031	0,063
0,031	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,063
0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,094	0,000	0,031	0,063	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,047	0,000	0,000	0,000	0,000	0,078	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,094	0,000
0,000	0,000	0,063	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,031	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,016	0,000	0,031	0,000	0,000	0,016	0,000
0,000	0,000	0,016	0,000	0,031	0,016	0,000
0,000	0,000	0,016	0,000	0,031	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	N= 61
						<b>moyenne</b>
						0,015

**Tableau g. Disponibilité réelle en nectar chez *L. purpureum***

<b>10/ 04/ 00</b>	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000	0,078
0,031	0,031	0,000	0,016	0,000	0,031	0,156
0,000	0,000	0,047	0,016	0,000	0,000	0,156
0,000	0,016	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	N= 43	0,000
0,000	0,031	0,000	0,000	0,000	<b>moyenne</b>	0,000
0,031	0,000	0,000	0,000	0,016	0,004	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>29/ 04/ 00</b>	0,000
0,000	0,063	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,047	0,016	0,000	0,016	0,000	0,000
0,031	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	N= 93	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	<b>moyenne</b>	0,016	0,078	0,000
0,000	0,000	0,000	0,005	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	<b>17/ 04/ 00</b>	0,031	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,156
0,000	0,031	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,031	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
0,000	0,000	0,000	0,016	0,000	0,000	0,313
0,000	0,047	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>N= 43</b>
						<b>moyenne</b>
						0,036

**Tableau h. Longueur de la corolle**

<b>Longueur (mm)</b>		
<b>L. album</b>	<b>L. purpureum</b>	<b>G. hederacea</b>
12,35	7,80	8,40
12,35	8,00	7,75
12,30	8,05	8,45
11,75	7,95	8,30
11,50	8,60	8,40
13,35	7,95	7,30
11,20	7,00	8,35
12,40	7,90	8,50
12,30	7,95	7,10
11,80	7,75	8,50
12,75	7,70	7,25
12,00	8,80	7,20
12,00	7,75	8,30
11,60	8,00	8,10
12,00	8,05	7,10
12,00	8,05	7,10
12,20	7,10	8,25
11,35	7,50	8,10
12,50	7,00	7,75
12,00	8,00	8,45
13,40	8,00	8,10
12,50	7,50	7,65
11,45	6,75	8,85
13,00	6,50	8,35
11,00	6,60	8,20
12,00	7,50	8,90
13,40	7,00	8,50
13,00	8,00	7,90
12,40	8,30	16,00
12,00	8,50	17,80
		15,50
		15,75
		11,40
		15,00
		13,50
		17,00
		17,00
		14,00
<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Moyenne</b>
12,20	7,72	9,95
<b>N</b>	<b>N</b>	<b>N</b>
30	30	38

## Annexes B

**Tableau i. Températures**

Date	Température (°C)	Date	Température (°C)
10/03/2000	12,2	18/04/2000	15,8
13/03/2000	11,7	19/04/2000	11,4
17/03/2000	9,3	19/04/2000	13,8
21/03/2000	11,8	20/04/2000	16,6
23/03/2000	13,7	21/04/2000	13,7
23/03/2000	18,0	21/04/2000	18,5
25/03/2000	13,1	21/04/2000	18,6
26/03/2000	8,0	24/04/2000	14,8
27/03/2000	9,0	26/04/2000	1,8
01/04/2000	6,8	26/04/2000	19,3
01/04/2000	7,0	27/04/2000	14,2
02/04/2000	11,4	29/04/2000	1,2
02/04/2000	12,0	29/04/2000	12,9
02/04/2000	15,3	30/04/2000	1,6
03/04/2000	14,8	30/04/2000	2,0
03/04/2000	15,8	04/05/2000	15,0
03/04/2000	15,9	06/05/2000	21,1
04/04/2000	10,3	07/05/2000	17,2
04/04/2000	12,8	08/05/2000	20,1
04/04/2000	14,1	08/05/2000	24,1
04/04/2000	14,7	11/05/2000	2,3
06/04/2000	6,2	11/05/2000	21,7
06/04/2000	6,8	11/05/2000	23,0
06/04/2000	8,0	14/05/2000	19,6
07/04/2000	6,9	14/05/2000	19,7
09/04/2000	17,3	16/05/2000	22,1
10/04/2000	6,7	16/05/2000	22,5
10/04/2000	13,7	16/05/2000	22,8
11/04/2000	7,0	16/05/2000	27,4
11/04/2000	11,3	16/05/2000	28,3
12/04/2000	10,8	16/05/2000	28,9
14/04/2000	8,0	17/05/2000	16,1
14/04/2000	9,0	17/05/2000	18,7
14/04/2000	13,2	17/05/2000	18,8
14/04/2000	13,6	18/05/2000	1,5
16/04/2000	1,3	18/05/2000	14,2
16/04/2000	10,4	18/05/2000	15,0
17/04/2000	10,7	22/05/2000	10,8
17/04/2000	11,7	22/05/2000	14,4
18/04/2000	10,2	23/05/2000	14,7
18/04/2000	12,9	27/05/2000	18,9
18/04/2000	15,4		

**Tableau j. Eclaircement**

<b>Date</b>	<b>Eclaircement (lux)</b>	<b>Date</b>	<b>Eclaircement (lux)</b>
10/03/2000	66000	19/04/2000	44000
13/03/2000	16500	19/04/2000	55000
17/03/2000	88000	20/04/2000	22000
21/03/2000	136500	21/04/2000	88000
23/03/2000	77000	21/04/2000	88500
23/03/2000	131500	21/04/2000	131500
25/03/2000	66000	24/04/2000	131500
26/03/2000	44000	26/04/2000	66000
27/03/2000	44000	26/04/2000	175000
01/04/2000	33000	27/04/2000	33000
01/04/2000	88000	29/04/2000	33000
02/04/2000	66000	29/04/2000	38500
03/04/2000	33000	30/04/2000	66000
03/04/2000	44000	30/04/2000	131500
03/04/2000	136000	04/05/2000	131500
04/04/2000	66000	06/05/2000	131500
04/04/2000	101000	07/05/2000	38500
04/04/2000	175000	08/05/2000	131500
06/04/2000	153250	08/05/2000	175000
06/04/2000	175000	10/05/2000	33000
07/04/2000	88000	11/05/2000	175000
09/04/2000	101000	14/05/2000	175000
10/04/2000	88000	16/05/2000	33000
10/04/2000	175000	16/05/2000	44000
11/04/2000	66000	16/05/2000	131500
11/04/2000	88000	16/05/2000	175000
12/04/2000	44000	17/05/2000	66000
14/04/2000	77000	17/05/2000	88000
14/04/2000	88000	17/05/2000	175000
14/04/2000	175000	18/05/2000	55000
16/04/2000	175000	18/05/2000	131500
17/04/2000	87750	22/05/2000	22000
17/04/2000	98500	22/05/2000	88000
18/04/2000	44000	23/05/2000	44000
18/04/2000	66000	23/05/2000	88000
18/04/2000	80000	27/05/2000	44000
18/04/2000	175000		

**Tableau k. Vitesse du vent**

<b>Date</b>	<b>Vitesse du vent(échelle de Beaufort)</b>	<b>Date</b>	<b>Vitesse du vent (échelle de Beaufort)</b>
10/03/2000	3	19/04/2000	2
13/03/2000	2	19/04/2000	3
17/03/2000	1	20/04/2000	3
21/03/2000	0	21/04/2000	4
23/03/2000	0	24/04/2000	2
25/03/2000	2	26/04/2000	2
26/03/2000	2	26/04/2000	3
27/03/2000	3	27/04/2000	1
01/04/2000	2	29/04/2000	1
01/04/2000	3	30/04/2000	1
02/04/2000	2	04/05/2000	3
02/04/2000	3	06/05/2000	2
02/04/2000	4	07/05/2000	1
03/04/2000	4	08/05/2000	1
04/04/2000	3	08/05/2000	3
04/04/2000	4	10/05/2000	3
06/04/2000	3	11/05/2000	3
07/04/2000	3	14/05/2000	1
09/04/2000	3	14/05/2000	2
10/04/2000	3	16/05/2000	2
10/04/2000	4	16/05/2000	3
11/04/2000	2	16/05/2000	4
11/04/2000	4	17/05/2000	4
12/04/2000	5	17/05/2000	5
14/04/2000	1	18/05/2000	4
14/04/2000	2	18/05/2000	5
14/04/2000	3	22/05/2000	3
16/04/2000	2	23/05/2000	3
16/04/2000	3	23/05/2000	4
17/04/2000	5	27/05/2000	4
18/04/2000	4		

Tableau I. Tableau de contingence pollinisateurs \* plantes

Espèce	Synthèse ligne	Chelidonium majus	Hypochoeris radicata	Crataegus monogyna	Cytisus scoparius	Fragaria vesca	Glechoma hederacea	Lamium	Lamium purpureum	Leucantheum vulgare	Prunus sp.	Prunus avium	Prunus laurocerasus	Rosa canina	Rubus sp.	Salix caprea	Sambucus nigra	Taraxacum sp.	Trifolium pratense	Trifolium repens	Veronica persica	Vicia sativa
<i>Andrena fulva</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andrena haemorrhoa</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andrena sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Anthocaris cardamines</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Anthophora plumipes</i>	54	1	0	0	2	0	20	21	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apis mellifera</i>	86	0	0	0	57	0	1	2	0	0	6	17	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Bombus (Bombus s. s.)</i>	108	0	0	0	47	0	8	12	6	0	6	11	1	15	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Bombus (gr. Psithyrus)</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bombus hortorum</i>	4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Bombus hypnorum</i>	18	6	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	6	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Bombus lapidarius</i>	12	0	0	0	0	0	0	3	4	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Bombus pascuorum</i>	327	2	0	0	1	1	45	225	20	0	0	0	0	1	0	0	0	4	5	1	10	12
<i>Bombus pratorum</i>	35	0	0	0	2	0	5	13	0	0	0	1	1	9	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>Bombus sp.</i>	32	0	0	2	2	0	0	0	3	0	8	7	0	2	0	8	0	0	0	0	0	0
Bombyliidae	8	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
Muscidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syrphidae	34	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	6	1	6	0	1	0	6	0	0	8	0
Apoidea	33	3	1	0	7	0	5	5	6	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	1	0
Ichneumonidae	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hymenoptera	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Inachis io</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhopalocera	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nomada sp.</i>	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Osmia cornuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Osmia sp.</i>	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Papilionidae	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Total</b>	<b>769</b>	<b>12</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>118</b>	<b>1</b>	<b>89</b>	<b>296</b>	<b>52</b>	<b>2</b>	<b>21</b>	<b>45</b>	<b>5</b>	<b>43</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>1</b>	<b>17</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>23</b>	<b>17</b>

Tableau m. Tableau de contingence bourdons \* plantes

<b>Espèce</b>	Synthèse ligne	Chelidonium majus	Cytisus scoparius	Fragaria vesca	Glechoma hederacea	Lamium album	Lamium purpureum	Leucanthemum vulgare	Prunus sp.	Prunus avium	Prunus laurocerasus	Rosa canina	Rubus sp.	Salix caprea	Sambucus nigra	Taraxacum sp.	Trifolium pratense	Trifolium repens	Veronica persica	Vicia sativa
<i>Bombus (Bombus s. s.)</i>	108	0	47	0	8	12	6	0	6	11	1	15	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Bombus ( gr. Psithyrus)</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bombus hortorum</i>	4	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Bombus hypnorum</i>	18	6	0	0	1	3	0	0	0	0	0	6	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Bombus lapidarius</i>	12	0	0	0	0	3	4	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Bombus pascuorum</i>	327	2	1	1	45	225	20	0	0	0	0	1	0	0	0	4	5	1	10	12
<i>Bombus pratorum</i>	35	0	2	0	5	13	0	0	0	1	1	9	3	0	0	1	0	0	0	0
<b>Total</b>	505	8	50	1	59	259	30	1	6	12	2	31	4	4	1	6	5	1	10	15



**Université de Mons-Hainaut**  
**Faculté des Sciences**  
**Service de Zoologie**

Stratégie de butinage de *Bombus pascuorum*  
(Scopoli) dans une friche industrielle

**Errata**

**5 septembre 2000**

Directeurs de mémoire

Prof. J.-C. Verhaeghe  
Prof. P. Rasmont

Mémoire présenté par

**Aurore Durant**

en vue de l'obtention du diplôme de  
Licencié en Sciences Biologiques

Année académique 1999-2000

Table des matières, titre 4.3.1., lire: "Productivité et disponibilité en nectar" au lieu de "Production et disponibilité en nectar".

Table des matières, titre 4.3.1.1., lire: "Productivité en nectar" au lieu de "Production de nectar".

Table des matières, 5.1.3., lire: "Productivité en nectar" au lieu de "Production de nectar".

p. 2, § 5, ligne 6: lire: "...Plowright & Plowright, 1997..." au lieu de "...Plowright, 1977...".

p. 3, § 1, ligne 1: lire: "*B. pascuorum* (Scopoli, 1763) présente une distribution..." au lieu de "*B. pascuorum* présente une distribution...".

p. 3, § 1, ligne 3: lire: "...jusqu'à celles de la mer de Barents au nord..." au lieu de "...jusqu'à celle de la mer de Barents au nord...".

p. 3, § 2, ligne 2: lire: "Reinig (1970)" au lieu de "Reinig (1972)".

p. 6, tableau 1: lire: "productivité" au lieu de "production".

p. 6, tableau 1: lire "Productivité moyenne de nectar ( $\mu\text{l}/24\text{h}$ )" au lieu de "Production moyenne de nectar ( $\mu\text{l}$ )".

p. 9, § 1, ligne 1: lire: "La morphologie de la fleur conditionne..." au lieu de "La morphologie de la fleur conditionnent...".

p. 9, § 3, ligne 4: lire: "Plowright & Plowright, 1997..." au lieu de "Plowright, 1977...".

p. 10, § 7, ligne 3: lire " Une espèce oligolectique butine un nombre très faible d'espèces." au lieu de " Une espèce oligolectique butine un nombre très faible nombre d'espèces."

p. 12, § 4, ligne 7, lire: "Kato (1988) montre qu'il y a bien marquage..." au lieu de "Kato (1988) qui montre qu'il y a bien marquage...".

p. 12, § 4, ligne 9, lire: "...celles qui ont été visitées depuis très longtemps." au lieu de "...celle qui ont été visitées depuis très longtemps."

p. 16, ajouter en bas de page: "Figure 3. Agrandissement de la carte topographique 45/6 sud, détail de la Machine à Feu et localisation des stations".

p. 20, titre 4.3.1, titre 4.3.1.1 et § 1, ligne 1 et 5: lire "productivité" au lieu de "production"..

- p. 21, §4, ligne 3: lire: "...le pourcentage en poids de sucres." au lieu de "...le pourcentage en poids de sucre."
- p. 23, légende de la formule: lire "Nombre de fleurs de l'espèce i visitées" au lieu de "Nombre de fleurs de l'espèce i visitée".
- p. 24, § 9, légende de la formule: lire: "...où C = poids de sucres..." au lieu de "...où C = poids de sucre..."
- p. 24, § 10, ligne 2: lire: "...de sucres (en milligrammes)..." au lieu de "...de sucre (en milligrammes)..."
- p. 25, § 1, ligne 2: lire: "...calculée à l'aide de la loi binomiale..." au lieu de "...calculée à laide de la loi binomiale..."
- p. 31, titre: lire: "Productivité en nectar" au lieu de "Production de nectar".
- p. 31, § 1, lignes 1 et 2, figure 8: lire: "productivité" au lieu de "production".
- p. 32, figures 9 et 10: lire: "productivité" au lieu de "production".
- p. 32, figure 9, titre: lire "...par fleur en 24 h chez *L. purpureum*" au lieu de "... par fleur en 24 h chez *L. purpureum*".
- p. 32, figure 10, titre: lire: "...par fleur en 24 h chez *G. hederacea*" au lieu de "...par fleur en 24 h chez *G. hederacea*".
- p. 33, § 4, ligne 1: lire: "La productivité moyenne..." au lieu de "La production moyenne..."
- p. 33, tableau 10: : lire: "productivité" au lieu de "production".
- p. 34, figures 11 et 12: lire: "productivité" au lieu de "production".
- p. 34, figure 11, titre: lire: "...par verticille chez *L. album*" au lieu de "...par verticille chez *L.album*".
- p. 34, figure 12, titre: lire: "...par verticille chez *L. purpureum*" au lieu de "...par verticille chez *L.purpureum*".
- p. 35, figure 13, titre: lire: "Productivité de nectar par verticille chez *G. hederacea*" au lieu de "Production de nectar par verticille chez *G.hederacea*".
- p. 35, § 1, ligne 2; § 2, lignes 1,2 et 3; tableau 11: lire: "productivité" au lieu de "production".
- p. 42, § 1, ligne 1 et figure 23: lire: "productivité" au lieu de "production".
- p. 43, figures 24 et 25: lire: "productivité" au lieu de "production".

- p. 44, § 1, ligne 2 et § 2, ligne 1: lire: "productivité" au lieu de "production".
- p. 46, § 4, ligne 2: lire: "Ce changement pourrait être dû..." au lieu de "Ce changement pourrait être du...".
- p. 47, tableau 18, lire: "Variance de la productivité" au lieu de "Variance de la production".
- p. 48, § 1, ligne 3: lire: "...quand il ne s'agit pas d'Hyménoptères)." au lieu de "...quand il ne s'agit pas d'Hyménoptères)".
- p. 48, § 3, ligne 1: lire: "L'évolution de la population est présentée à la figure 29." au lieu de "L'évolution de la population est présentée à la figure 28."
- p. 51, § 1, ligne 2: lire: "...ont été calculées pour les reines de *B. pascuorum*..." au lieu de "...ont été calculées pour *B.pascuorum*...".
- p. 51, figure 32, titre: lire: "Densité relative de *B. pascuorum* en fonction de l'éclairement (90 mesures)" au lieu de "Densité relative de *B. pascuorum* en fonction de l'éclairement (355 données)".
- p. 52, figure 33, titre: lire: "Densité relative de *B. pascuorum* en fonction de la température (90 mesures)" au lieu de "Densité relative de *B. pascuorum* en fonction de la température (355 données)".
- p. 52, figure 34, titre: lire: "Densité relative de *B. pascuorum* en fonction de la vitesse du vent (90 mesures)" au lieu de "Densité relative de *B. pascuorum* en fonction de la vitesse du vent (355 données)".
- p. 53, § 1, ligne 1: lire: "La densité relative des reines..." au lieu de "La densité relative des reiens...".
- p. 53, figure 35, titre: lire: "Nombre d'observations en fonction du type de temps (90 mesures)" au lieu de "Nombre d'observations en fonction du type de temps (355 données)".
- p. 59, § 7, ligne 2: lire: "...en sens inverse de la productivité..." au lieu de "...en sens inverse de la production...".
- p. 63, tableau 28: lire: "Variance de la productivité" au lieu de "Variance de la production".
- p. 64, tableau 29: lire: "Productivité moyenne de nectar ( $\mu\text{l}/24\text{ h}$ )" au lieu de "Production moyenne de nectar ( $\mu\text{l}$ )".
- p. 64, tableau 29: lire: ***Lamium purpureum*, *Lamium album*** et ***Glechoma hederacea*** au lieu de *Lamium purpureum*, *Lamium album* et *Glechoma hederacea*.

p. 67, § 3, ligne 3: lire: "...*Delphinium nelsoni*..." au lieu de "...*Delphinium nelsonii*...".

p. 71, § 2, ligne 2: lire: "Si on compare les productivités..." au lieu de "Si on compare les productions...".

p. 71, § 5, ligne 1: lire: "Ceci coïncide avec les résultats..." au lieu de "Ceci coincide avec les résultats...".

p. 72, § 4, ligne 1: lire: "La dominance et l'abondance de *B. pascuorum* sur le site seraient donc liées..." au lieu de "La dominance et l'abondance de *B. pascuorum* sur le site serait donc liée...".

p. 74, lire: "**François C.**, 1993..." au lieu de "**Francois C.**, 1993...".

p. 75, lire "**Lunau K.**, 1990. Colour saturation triggers..." au lieu de "Colour saturation triggeers...".

p. 75, lire: "**Plowright C.M.S. & Plowright R.C.**, 1997." au lieu de "**Plowright C.M.S.**, 1977.".

p. 77, lire "**Zimmerman M.**, 1979b. *An analysis of the reproductive strategies of Polemonium*..." au lieu de "**Zimmerman M.**, 1979b. *An analysis of the reproductive strategies of Polemion*...".

p. 80, tableau d, titre: lire: "Productivité en nectar sur 14 heures" au lieu de "Production de nectar sur 14 heures".