

Université de Mons-Hainaut

Faculté des Sciences

Service de Zoologie

**Eco-éthologie des pollinisateurs
de *Lythrum salicaria* L.**

par Isabelle Joris

Directeur de mémoire
Prof. Pierre Rasmont

Mémoire présenté par

Isabelle Joris

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

Année académique 2005-2006



I. Joris, 2006. *Eco-éthologie des pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L.* Mémoire de Licence en Zoologie, Université de Mons-Hainaut, Mons, 70 pp. + 3 planches.

Résumé: La pollinisation entomophile est le facteur clé de la reproduction d'un grand nombre d'espèces végétales. Au cours de l'évolution, les plantes ont développé des adaptations qui encouragent le butinage sélectif par les pollinisateurs (nectar, pollen, huile, morphologie spécifique, ...). Ce phénomène de butinage sélectif montre qu'il existe des interactions étroites entre les plantes et leurs pollinisateurs. Ces interactions peuvent être plus ou moins spécifiques selon que le pollinisateur soit spécialiste ou généraliste.

Le présent travail a pour but de comparer l'éco-éthologie des pollinisateurs oligolectiques (spécialistes) et polylectiques (généralistes) d'une espèce végétale inféodée au milieu humide: *Lythrum salicaria* L. Le pollinisateur spécialiste de *Lythrum salicaria* L. est une abeille solitaire appartenant à la famille des Melittidae: *Melitta nigricans* Alfken. Les pollinisateurs généralistes sont les abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.) et les bourdons (*Bombus* spp.).

L'étude se déroule principalement au terrier d'Hensies qui fait partie du vaste complexe marécageux d'Harchies-Hensies-Pommeroeul. Pour caractériser l'éco-éthologie des pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L. et leurs interactions avec cette plante, plusieurs caractères morphologiques, phénologiques et éthologiques sont mesurés. Dans un premier temps, une liste des pollinisateurs les plus fréquemment observés sur *Lythrum salicaria* L. est faite. Les pollinisateurs les plus fréquemment observés et déjà connus sont les Syrphidae, les abeilles domestiques et les bourdons. Par contre, la présente étude révèle l'importance de *Melitta nigricans* comme pollinisateur. Dans un second temps, la comparaison des caractères morphologiques mesurés montre qu'il n'existe pas de concordances entre la morphologie des pollinisateurs spécialistes ou généralistes et celle de *Lythrum salicaria* L. On n'a pas mesuré de différence significative entre les vitesses de butinage des pollinisateurs spécialistes et généralistes. Par contre, on constate une fidélité très forte de *Melitta nigricans* et d'*Apis mellifera* à *Lythrum salicaria*. Le rythme d'activité journalier de ce pollinisateur suit le rythme de production de nectar. Les pics d'abondance annuel de *Lythrum salicaria* L. et *Melitta nigricans* se déroulent en même temps.

Cette étude montre que le pollinisateur spécialiste de *Lythrum salicaria* L.: *Melitta nigricans* n'est pas favorisé par rapport aux généralistes au point de vue des caractères morphologiques et éthologiques. Il n'existe probablement pas d'adaptation morphologique ou éthologique du pollinisateur spécialiste à sa plante contrairement à d'autres abeilles spécialistes. Par contre, une nette concordance des phénologies journalières et annuelles des deux parties s'observe.

Mots clés: *Lythrum salicaria* L., *Melitta nigricans* Alfken, Oligolectisme, concordance éco-éthologiques.

Remerciements

Je tiens à remercier par ces quelques lignes, toutes les personnes qui ont contribué de près comme de loin à l'élaboration du présent travail.

Je remercie principalement le Prof. Pierre Rasmont de m' avoir accueillie dans son service et de m' avoir conseillé judicieusement.

Je remercie Mme Colette Delmarche (présidente du Comité de gestion des Marais d'Harchies-Hensies-Pommeroeul) pour m' avoir autorisée l' accès au terriil d'Hensies et pour les moyens techniques mis à notre disposition.

Je tiens à remercier tout particulièrement l' Ir. Denis Michez de m' avoir guidée tout au long de cette année, pour ses conseils avisés, sa présence constante sur le terrain, ses conseils judicieux et sa disponibilité.

Je remercie Mme Stéphanie Iserbytt pour l' aide précieuse et le temps qu' elle m' a accordé pour les analyses statistiques.

Que tous ceux qui m' ont aidée lors des récoltes sur le terrain reçoivent ici toute ma gratitude. Je pense ici surtout à de nombreux compagnons d' étude dont particulièrement Adeline Bonaert.

Je n' oublie pas mes compagnons de promotion et les différents membres du laboratoire de Zoologie de l' UMH (Dr. Michael Terzo, Dr. Yvan Barbier, Mme Olivia Ponchau, Melle Audrey Coppée et M. Francis Delmarquette) qui m' ont rendu, par leur gentillesse et leur sympathie, cette année encore plus agréable.

Que toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail et que je n' ai pas citées ici sachent que je ne les oublie pas et que je les remercie.

Table des matières

1. Introduction.....	1
1.1. La pollinisation entomophile.....	1
1.1.1. Principe général.....	1
1.1.2. Les pollinisateurs.....	3
1.1.2. Degré de spécialisation des choix floraux.....	4
1.1.2.1. Oligolectisme versus polylectisme.....	4
1.1.2.2. Contraintes liées à l'oligolectisme.....	6
1.1.2.3. Avantages et désavantages de la spécialisation.....	10
1.1.2.4. Contraintes liées au polylectisme.....	11
1.1.2.5. Origine de la spécialisation.....	11
1.2. Présentation de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	12
1.2.1. Morphologie de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	12
1.2.2. Distribution de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	14
1.2.3. Pollinisation de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	15
1.3. Présentation des pollinisateurs.....	17
1.3.1. <i>Melitta nigricans</i>	19
1.3.2. <i>Apis mellifera</i>	20
1.3.3. <i>Bombus</i> spp.....	21
2. Objectifs.....	21
3. Cadre géographique.....	21
3.1. Choix des sites.....	21
3.2. Choix des stations.....	24
4. Matériel et méthode.....	26
4.1. Pollinisateurs de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	26
4.2. Etude des caractères morphologiques.....	26
4.2.1. Morphologie florale.....	26
4.2.2. Morphologie des différents pollinisateurs.....	27
4.2.3. Mesure de la quantité de pollen récoltée.....	28
4.3. Etude des caractéristiques phénologiques.....	29
4.3.1. Phénologie de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	29
4.3.2. Phénologie des plantes associées à <i>Lythrum salicaria</i> L.....	29
4.3.3. Phénologie des pollinisateurs.....	29
4.3.4. Rythme d'activité des différents pollinisateurs.....	29
4.3.5. Mesure de la production de nectar.....	30
4.3.6. Disponibilité réelle en nectar.....	31
4.3.7. Production relative de pollen.....	31
4.4. Etude des caractéristiques éthologiques.....	31
4.4.1. Taux de visite.....	31
4.4.2. Analyse palynologique.....	32
4.5. Analyse des données.....	33
4.5.1. Logiciels utilisés.....	33
4.5.2. Tests.....	34
4.5.2.1. Test t de Student.....	34
4.5.2.2. Test de Wilcoxon Mann-Whitney.....	34
4.5.2.3. Test de Kolmogorov-Smirnov.....	35
4.5.2.4. Analyse en Composantes Principales.....	35
5. Résultats.....	36
5.1. Pollinisateurs de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	36
5.2. Caractéristiques morphologiques.....	37
5.2.1. Morphologie florale.....	37
5.2.1.1. Description.....	37
5.2.1.2. ACP.....	37
5.2.1.3. Test d'égalité de moyennes pour les caractères morphologiques.....	38
5.2.2. Morphologie des pollinisateurs.....	40

5.2.2.1. Description	40
5.2.2.2. ACP	41
5.2.2.3. Test d'égalité de moyennes pour les différents caractères morphologiques des taxons étudiés.....	42
5.2.3. Comparaison de la morphologie florale et des pollinisateurs.....	42
5.2.3.1. Comparaison de la largeur de la tête au diamètre de la corolle.....	42
5.2.3.2. Comparaison de la longueur de la langue à la profondeur de la corolle.....	42
5.2.4. Mesure de la quantité relative de pollen récolté.....	42
5.2.4.1. Description.....	42
5.2.4.2. Test d'égalité des médianes.....	43
5.3. Etude des caractéristiques phénologiques.....	43
5.3.1. Phénologie annuelle.....	43
5.3.1.1. Phénologie de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	43
5.3.1.2. Evolution des effectifs totaux des taxons étudiés.....	43
5.3.1.3. Comparaison des phénologies.....	45
5.3.2. Phénologie journalière.....	45
5.3.2.1. Production de nectar.....	45
5.3.2.2. Production de pollen.....	45
5.3.2.3. Rythme d'activité.....	46
5.4. Etude des caractéristiques éthologiques.....	49
5.4.1. Taux de visite.....	49
5.4.1.1. Description.....	49
5.4.1.2. Test d'égalité de moyenne.....	50
5.4.2. Proportion relative de pollen de <i>Lythrum salicaria</i> L. dans le pollen récolté.....	50
6. Discussion.....	52
6.1. Pollinisateurs de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	52
6.2. Caractéristiques morphologiques.....	52
6.2.1. Morphologie florale.....	52
6.2.2. Morphologie des pollinisateurs.....	53
6.2.3. Morphologie florale et des pollinisateurs.....	53
6.2.4. Mesure de la quantité relative de pollen récolté.....	54
6.3. Caractéristiques phénologiques.....	55
6.3.1. Phénologie annuelle.....	55
6.3.2. Phénologie journalière.....	56
6.4. Caractéristiques éthologiques.....	58
6.4.1. Taux de visite.....	58
6.4.2. Proportion relative de pollen de <i>Lythrum salicaria</i> L. dans le pollen récolté.....	58
7. Conclusion.....	60
8. Bibliographie.....	69
9. Annexes.....	73
Annexe I. Relevé phyto-sociologique des différentes stations.....	73
Annexe II. Mesures morphométriques de <i>Lythrum salicaria</i> L.....	79
Annexe III. Mesures morphométriques des pollinisateurs.....	82
Annexe IV. Mesures des quantités relatives de pollen.....	84
Annexe V. Mesures des proportions relatives de pollen.....	86
Annexe VI. Taux de visite des trois taxons étudiés.....	87

1. Introduction

La pollinisation entomophile est un facteur clé dans la reproduction sexuée d'un grand nombre d'espèces végétales.

Dans beaucoup d'écosystèmes, les abeilles pratiquent le butinage pour collecter le pollen, le nectar ou encore l'huile. Lorsque le pollinisateur va chercher le pollen ou le nectar sur une fleur, son corps, muni de soies plumeuses, se couvre de pollen qui est transporté jusqu'au stigmate de la prochaine fleur. Ce mécanisme permet la fécondation croisée des plantes à fleur et ainsi le brassage des allèles.

D'après Darwin (1876), le comportement de pollinisation des insectes est un facteur significatif qui contribue à la diversification des Angiospermes et, d'après lui, les plantes à fleur développeraient des adaptations pour encourager le butinage sélectif par les pollinisateurs. Ce phénomène de butinage sélectif montre qu'il existe une interaction bien réelle entre une faune pollinisatrice et une flore nourricière. Ces interactions peuvent être plus ou moins exclusives: très spécifiques pour les pollinisateurs spécialistes, à peu spécifiques pour les pollinisateurs généralistes.

Joseph Gottlieb Kölreuter (1733-1806) (cité par Waser & Ollerton, 2006) est le premier à avoir réalisé de véritables expérimentations sur la pollinisation par des insectes. Beaucoup d'auteurs citaient l'existence de cette interaction entre les plantes et les animaux mais personne avant lui n'a réellement testé cette aptitude. Il observe que les insectes qui volent autour des fleurs pour récolter le nectar, sont couverts de pollen et que ceux-ci transfèrent ce pollen de fleur en fleur. Après observation de ce phénomène, il décide de faire une expérience et compare la production de graines d'une plante non pollinisée par les insectes (recouverte d'un voile) et d'une plante pollinisée par les insectes. Il en conclue que les insectes ne fournissent probablement pas ce service de pollinisation à toutes les espèces florales mais à une grande partie au moins. Renner (cité par Waser & Ollerton, 1998) observe que plus de 90% des Angiospermes bénéficient de la pollinisation animale.

L'objet de cette étude est de mesurer l'interaction entre une plante, *Lythrum salicaria* L. et ses pollinisateurs dont, en particulier, une abeille solitaire fortement attachée à cette espèce végétale, *Melitta nigricans* Alfken (Melittidae).

1.1. La pollinisation entomophile

1.1.1. Principe général

La majorité des plantes à fleurs ou Angiospermes sont fécondées grâce aux insectes. Les insectes sont des convoyeurs de pollen qui compensent le fait que la plante ne peut pas se déplacer vers un autre individu qui pourrait être son partenaire sexuel. En règle générale, l'insecte, comme la plante, y trouvent un bénéfice mutuel. La plante peut

disséminer ses allèles grâce à l'insecte et celui-ci y trouve sa nourriture. Il se sert aussi de la plante comme lieu de repos et d'accouplement.

Les plantes à fleur et les insectes ont développé différentes adaptations pour faciliter le phénomène de pollinisation et de récolte de nourriture (Waser & Ollerton, 2006). Les plantes ont différents moyens attractifs comme le nectar, le pollen, la couleur, le parfum et d'autres signaux pour attirer les insectes.

Le nectar est une sécrétion aqueuse sucrée qui provient essentiellement de la sève élaborée. C'est un liquide composé principalement d'eau (de 50 à 80%), de sucres (oses et polysaccharides de 5 à 80%), d'huiles essentielles, d'acides organiques et de sels minéraux. Sa composition chimique est très variable selon les espèces de plantes. Sa teneur en sucres oscille entre 8 et 50 %. La nature des sucres ainsi que leurs proportions permet de classer les nectars en trois groupes: le premier groupe, où domine le saccharose; le second groupe, où le saccharose et l'association fructose-glucose sont en proportions égales; et enfin, le troisième groupe, où domine l'association fructose-glucose. D'autres sucres, dits mineurs, sont également présents (maltose, tréhalose, raffinose, mélibiose, etc.).

Le nectar a une grande valeur nutritive pour l'insecte car il contient des glucides qui constituent la source énergétique principale. Le nectar contient également des lipides mais en petite quantité.

Le pollen est également une source attractive pour les insectes pollinisateurs. Chez les végétaux supérieurs, le grain de pollen constitue le gamète mâle de la fleur: ce sont de minuscules grains de forme plus ou moins ovoïde de quelques dizaines de micromètres de diamètre, initialement contenus dans l'anthere.

Il est constitué habituellement de deux cellules non cloisonnées et comporte deux noyaux haploïdes, dont l'un plus gros est le noyau végétatif et l'autre le noyau génératif ou reproducteur. Il est enfermé dans une enveloppe résistante, l'exine, qui comporte des ouvertures, points de moindre résistance qui permettront l'émission du tube pollinique destiné à féconder l'ovule (Raven, 2000).

La morphologie du pollen est souvent spécifique d'un groupe végétal (famille, genre), parfois même de l'espèce: il est possible d'identifier une espèce végétale par son pollen. Les caractères observés sont la taille, de 2,5 à 200 micromètres, la forme générale et la structure de l'exine: stratification, sculptures, granulations, nombre, forme et disposition des ouvertures.

Le pollen est une source de nourriture primordiale pour les abeilles. Il contient une forte proportion de protéines (de 16 à 40 %) et de tous les acides aminés utiles (Ricciardelli D'Albore, 1997).

Le pollen contient encore une appréciable quantité de sucres divers, dont du lactose, encore jamais détecté dans les autres tissus végétaux. On y retrouve encore des ferments, dont certains influencent la digestion des sucres et de l'amidon, et d'autres agissent sur l'utilisation des phosphates par l'organisme. Le pollen transporte aussi des

substances hormonales, dont certaines sont des facteurs de croissance, et d'autres des stimulants endocriniens (Raven, 2000).

Le pollen contient encore un large éventail d'éléments minéraux (potassium, magnésium, calcium, phosphore, silicium, soufre, fer, manganèse, cuivre et or), une grande variété d'acides aminés et des stérols (Rasmont *et al.*, 2005).

La communication à courte distance, entre plantes et insectes, est principalement chimique. Le parfum, par exemple, peut imiter l'odeur des phéromones sexuelles ou une autre odeur à connotation sexuelle qui attire fortement l'insecte (Minckley & Roulston dans Waser & Ollerton, 2006).

La communication à plus longue distance est, principalement, visuelle et fait intervenir la forme et la couleur de la fleur.

La forme a toute son importance. Il est démontré que les Apidae et en particulier les bourdons montrent une nette préférence pour les fleurs à symétrie zygomorphe.

La couleur a un rôle à ne pas négliger car certains insectes comme les bourdons montrent une attirance certaine pour les fleurs de couleurs bleues ou pourpres. D'après Leong & Thorp (1999), les couleurs seraient une indication mimétique de l'accessibilité des nectaires, par exemple, les fleurs blanches possèdent des corolles courtes et des nectaires facilement accessibles.

1.1.2. Les pollinisateurs

La grande majorité des pollinisateurs des plantes entomophiles appartiennent à la superfamille des Apidae qui fait partie des Hyménoptères Apocrites.

Selon Michener (2000), on reconnaît 7 familles au sein des Hyménoptères Apocrites: les Stenotritidae, les Colletidae, les Andrenidae, les Halictidae, les Melittidae, les Megachilidae et les Apidae.

Toutes les abeilles nourrissent leurs larves avec un mélange de pollen et de nectar qu'elles peuvent mélanger en différentes proportions.

Les Melittidae appartiennent au groupe des abeilles à langue courte comme les Andrenidae, les Colletidae, les Halictidae et les Stenotritidae. Celles-ci possèdent de nombreux caractères plésiomorphes comme les segments des palpes labiaux de longueur égale ou encore trois ovarioles par ovaires (Michener, 1981; Rozen, 1986 cités par Michez, 2002). Cependant, elles s'en distinguent par un submentum échancré en V, synapomorphie que l'on retrouve chez les Megachilidae et les Apidae qui sont des abeilles à langue longue. Donc, les Melittidae se trouve phylogénétiquement entre les abeilles à langue courte et les abeilles à langue longue (Michez, 2002).

Les Mellitidae possèdent des brosses de récolte au niveau du tibia et du métatarse. Elles imprègnent le pollen de nectar pour le transporter au niveau de leurs pattes postérieures. Selon Engel (2001), la famille des Melittidae se compose de quatre

sous-familles: les Melittinae, les Macropidinae, les Meganomiinae et les Dasypodainae. La morphologie des brosses de récolte est très différente selon la sous-famille. Les Dasypodainae possèdent de longs poils ondulés ou plumeux qui couvrent le fémur et, en particulier, le tibia (Fig. 1). Ces brosses de récolte sont très développées et permettent une récolte de pollen abondante. La distinction entre mâles et femelles est très aisée grâce à cette caractéristique.

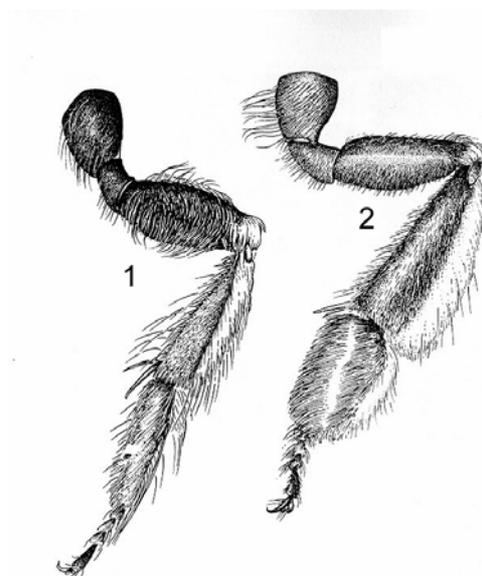


Figure 1. Structures de récolte du pollen: patte postérieure de Melittidae (1. Dasypodainae, 2. Melittinae) (d'après Michener, 2000).

1.1.2. Degré de spécialisation des choix floraux

1.1.2.1. Oligolectisme versus polylectisme

On observe qu'il existe une interaction entre une faune pollinisatrice et une flore nourricière qui pourrait impliquer des mécanismes de fidélisation entre la plante et l'insecte pollinisateur. Un insecte « choisi » de préférence une plante plutôt qu'une autre en fonction de l'offre de la plante. Ce phénomène de fidélisation entre la plante et l'insecte introduit les concepts d'insectes spécialistes et généralistes, de monolectisme, d'oligolectisme et de polylectisme.

Différentes définitions de ces termes ont été proposées par plusieurs auteurs durant ces dernières années.

Les termes oligolectique et polylectique ont été introduits par Robertson pour décrire le degré de spécialisation d'un pollinisateur pour la collecte de pollen (Pekkarinen, 1998).

Il considère qu'un pollinisateur est polylectique lorsqu'il butine une grande variété de plantes à fleur, c'est le cas pour la plupart des espèces de pollinisateurs comme les bourdons: *Bombus terrestris* (L.), *Bombus pascuorum* (Scopoli), *Bombus lapidarius* (L.) mais aussi pour d'autres genres d'Apoïdes comme *Apis mellifera* (L.).

Par contre, Eickwort & Ginsberg (1980) considèrent comme oligolectique un pollinisateur qui butine un nombre très faible de plantes appartenant à la même famille. Un petit nombre d'espèces est oligolectique comme par exemple *Bombus gerstaeckeri* (Morawitz) qui collecte exclusivement sur *Aconitum* spp. (Ponchau et al., 2002).

Des observations faites par Waser (1985) sur des espèces oligolectiques ont montré qu'une seule espèce de plante est pollinisée même si d'autres ressources de pollen sont disponibles.

Enfin, les espèces monolectiques collectent sur une seule espèce de plante. Pour Robertson, le terme monolectisme décrit un oligolectisme poussé à l'extrême, pour lui, le monolectisme au sens strict n'existe pas. L'exemple d'*Andrena florea* Fabricius peut illustrer ce phénomène de monolectisme car cette espèce butine une seule espèce végétale, *Bryonia dioica* Jacq. (Dipsacaceae).

Selon Pekkarinen (1997), un insecte est classé comme spécialiste à partir du moment où il est dépendant d'une famille, d'un genre ou d'une espèce de plante même si cette ou ces plantes peuvent être pollinisées par d'autres types d'insectes. Cette définition regroupe les pollinisateurs qui pratiquent le monolectisme et l'oligolectisme. Par contre, un pollinisateur généraliste butine tous les types de fleurs et donc, il est polylectique.

Pekkarinen insiste sur le fait qu'il ne faut pas confondre les termes oligolectique et polylectique avec la constance florale ou fidélité qui prend en considération le comportement du pollinisateur lors du butinage. Toutefois, ces définitions ne sont pas strictes car il existe des stades intermédiaires.

L'exemple de *Macropis europaea* Warnke, 1973 est à citer car il montre la nuance qui peut exister entre ces différentes définitions. Cette espèce récolte exclusivement le pollen sur *Lysimachia vulgaris* L. mais cette plante ne produit pas de nectar. Les mâles et les femelles visitent donc d'autres taxons végétaux pour y collecter le nectar et satisfaire leurs besoins glucidiques. Ces abeilles sont polylectiques au sens strict du terme car elles collectent le nectar sur de nombreuses familles telles que les Asteraceae, les Boraginaceae ou encore les Rosaceae. Par contre, une population de *Macropis* ne peut visiblement pas s'installer dans un biotope sans la présence de Lysimaques sur lesquelles elles collectent exclusivement le pollen (Michez & Patiny, 2005).

Dans ce travail, on utilise le terme monolectisme lorsque le choix floral de l'insecte se restreint à un seul genre. Il sera considéré comme oligolectique lorsqu'il butine un petit nombre de fleurs de la même famille et polylectique lorsqu'il visite une grande variété de plantes à fleurs.

1.1.2.2. Contraintes liées à l'oligolectisme

Etre monolectique ou oligolectique présente un risque. En effet, l'interaction entre la plante hôte et l'insecte spécialiste est étroite. L'efficacité de cette relation influence la survie des deux partis et donc, la disparition d'un des deux partenaires implique celle de l'autre. C'est pour cette raison que la plupart des abeilles sont polylectiques car ce régime est moins risqué (Ponchau, 2002).

On observe que beaucoup d'abeilles monolectiques ou oligolectiques possèdent des dispositifs morphologiques spécifiques qui correspondent à la morphologie particulière de la ou les plantes sur lesquelles elles collectent le nectar, le pollen ou l'huile (Minckley *et al.* 1994).

Selon Leppik (1966), les abeilles solitaires oligolectiques ont des adaptations morphologiques, physiologiques et éthologiques à la plante qui leur sert de source de pollen.

Ces contraintes liées à l'oligolectisme sont au nombre de trois.

1.1.2.2.1. La reconnaissance de la plante

La première adaptation associée à l'oligolectisme est liée à l'habileté que l'insecte possède à localiser les sources de pollen appropriées. Pour cela, l'insecte doit reconnaître de manière spécifique la plante. La plante a, en général, une couleur et/ou une odeur bien précise qui attire une certaine gamme d'insectes. D'après les observations de Michener (1953), les mégachiles ont une préférence certaine pour les fleurs de couleur bleue et pourpre. L'odeur a un rôle important aussi car les pollinisateurs ont un sens olfactif très développé. D'ailleurs Linsley (1958) pense que les sens olfactifs et visuels des abeilles solitaires sont plus développés que ceux des abeilles sociales.

L'habileté du spécialiste à manipuler la plante lors du butinage est aussi très importante. D'après Waser (1985), l'insecte doit être capable de reconnaître et de manipuler sa plante associée. Cette adaptation comportementale permet de diminuer le temps de vol entre chaque plante et le temps de butinage ce qui augmente l'efficacité de la pollinisation par rapport à une pollinisation effectuée par un généraliste. De plus, cette adaptation est un avantage car les généralistes doivent reconnaître plusieurs types de plantes ce qui les obligent à s'investir dans des apprentissages successifs plus longs.

1.1.2.2.2. Adaptations à la collecte

Darwin (1876) avait déjà remarqué ces adaptations comportementales des abeilles spécialistes: « Les abeilles, qui visitent une seule et même espèce de plante, favorisent la

fertilisation croisée des individus de la même espèce mais personne ne suppose que ces insectes agissent pour le bien être de la plante. La cause probable de ce phénomène est liée au fait que les insectes ont appris à travailler plus vite de cette façon: ils ont seulement appris la meilleure position à adopter dans la fleur et la meilleure direction avec laquelle ils doivent insérer leur proboscis dans le fond de la fleur. »

Les adaptations morphologiques à l'oligolectisme sont assez nombreuses et sont généralement liées à la récolte et au transport du pollen et du nectar. Jolivet (1998) compare ces adaptations morphologiques entre la fleur et son insecte associé comme un système clef-serrure.

A. Müller (1996) a étudié ces adaptations à la récolte du pollen chez plusieurs espèces d'Hyménoptères du centre de l'Europe. Il a surtout observé la collecte de pollen chez les plantes nototribes c'est-à-dire des plantes à symétrie zygomorphe où les anthères et le style sont placés de telle manière que le dos du pollinisateur soit en contact avec ceux-ci lors de la visite, comme les Lamiaceae et les Scrophulariaceae. Selon A. Müller, il existe des hyménoptères qui possèdent des adaptations morphologiques à la récolte de pollen dans une fleur nototribe. Par contre, certains ne possèdent pas ces adaptations et adoptent un comportement de butinage adapté à la conformation de la fleur. A. Müller cite Schremmer (1959) qui décrit les adaptations à la récolte du pollen d'une plante nototribe chez des guêpes appartenant à la famille des Masaridae, *Celonites abbreviatus* Villers 1789. Celle-ci a des poils faciaux qu'elle frotte sur les anthères pour y récolter le pollen. Il cite également, comme exemple, une Halictidae du genre *Rophites* qui a le même genre d'adaptation facial à la récolte du pollen des plantes nototribes (Ebmer & Schwammberger, 1986). A. Müller a étudié 14 espèces d'Hyménoptères et a observé que ces adaptations morphologiques étaient, en général, restreintes aux femelles (Fig. 2) sauf pour une espèce, *Celonites abbreviatus* où la pilosité faciale se retrouve chez le mâle et la femelle. Il décrit les poils faciaux comme étant divisé en deux parties: une partie basale épaissie chez toutes les espèces et une partie apicale qui est variable selon les espèces, cette pilosité se situe sur le front, sur le clypeus ou sur les deux selon les espèces.

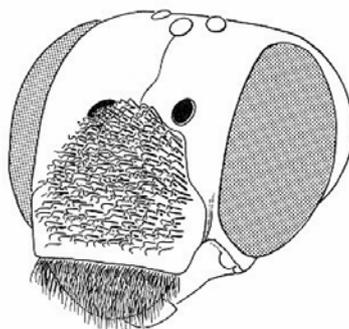


Figure 2. Face de *Tetraloniella* sp., poils au niveau du clypeus (d'après Michener, 2000).

D'une manière générale, la plupart des hyménoptères font vibrer leur corps avec une certaine fréquence qui varie entre 320 et 410 Hertz ce qui provoque la déhiscence des anthères et le saupoudrage du pollen sur leur corps (Jolivet, 1998). Ce phénomène a été observé chez plusieurs espèces de *Bombus* sur un certain nombre de genres floraux comme *Actinidia*, *Symphytum*, *Borago* et *Polygonatum* (Corbet, 2000). Cette « buzz pollination » existe chez les Myrtales sans doute depuis le Crétacé selon les fossiles mais actuellement, elle est surtout observée chez les Melastomataceae et les Lythraceae (Jolivet, 1998).

Ces adaptations morphologiques concernent aussi la récolte d'huile. Par exemple, le genre *Rediviva* est oligolectique sur Scrophulariaceae (*Diasca* sp., *Hemimeris* sp.) et Orchidaceae. Ce genre de Melittidae a des pattes antérieures assez longues pour aller jusque dans le fond des éperons nectarifères producteurs d'huile. Les poils spécifiques de ses pattes hypertrophiées permettent la récolte d'huile par capillarité, cette huile est ensuite transférée vers les pattes postérieures et mélangée au pollen (Steiner & Whitehead 1990, 1991). Cet exemple montre la haute spécificité que peut atteindre l'adaptation morphologique de l'insecte à sa plante hôte. Steiner & Whitehead (1990) ont mis en évidence qu'il existe une réelle co-évolution entre la plante et le pollinisateur en calculant la longueur moyenne des pattes antérieures de plusieurs populations de *R. neliana* et en comparant ces mesures aux moyennes des longueurs des éperons nectarifères de *Diasca capsularis* sur les mêmes sites (Fig. 3). Ils ont, de cette manière, mis en évidence la corrélation qui existe entre ces deux longueurs.

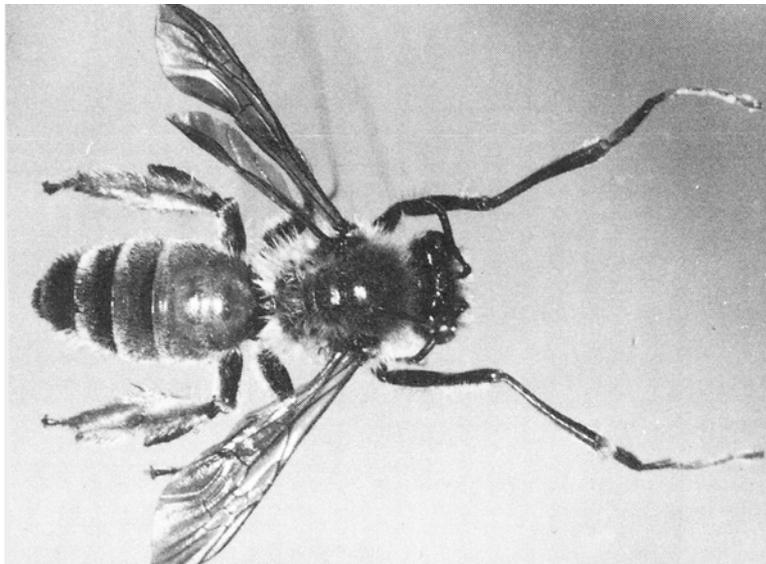


Figure 3. *Rediviva emdeorum* Voger & Michener. Femelle dont la longueur des pattes antérieures sont proportionnelles aux éperons nectarifères des fleurs de *Diasca* sp. (d'après Michener, 2000).

Un autre exemple de co-évolution plante-insecte est celui étudié par Manning & Goldblatt (1995). Ils ont étudié deux espèces de diptères du genre *Prosoeca* (Nemestridae), qui ont une langue de 20 à 50 mm de long (Fig 4). Ils ont observé que la longueur de la

langue de ces deux espèces est proportionnelle à la longueur de la corolle des plantes pollinisées.

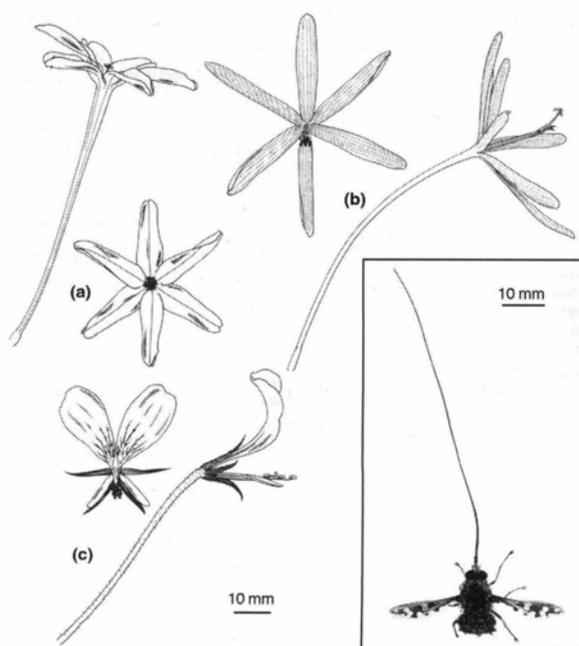


Figure 4. Visiteur à longue langue, *Moegistorhynxis longirostris* (Nemestridae) et ses plantes associées. (a) *Ixia paniculata*, (b) *Geissorhiza excapa*, (c) *Pelargonium longicaule* (d'après Manning & Goldblatt, 1995).

1.1.2.2.3. Synchronisation des phénologies

La troisième adaptation importante à l'oligolectisme est le fait que les phénologies de la plante et du pollinisateur se chevauchent dans la saison.

D'après Minckley *et al.* (1994), la synchronisation des phénologies de l'insecte et de la plante est très importante. Selon lui, un pollinisateur spécialiste utilise des ressources de courte durée de vie dont l'abondance varie au cours de la saison dès lors, le degré de synchronisation est un facteur sélectif puissant.

La période de récolte de pollen des pollinisateurs peut varier d'une saison à l'autre en fonction de l'abondance de la source de pollen.

La synchronisation entre l'insecte et sa source de pollen est également journalière car certaines espèces collectent le pollen plus volontiers au lever ou au coucher du soleil (Linsley, 1958). La production de nectar est un élément important aussi au niveau journalier car sa quantité et concentration varie au cours de la journée (Corbet, 2003).

1.1.2.3. Avantages et désavantages de la spécialisation

Dans la littérature, certains auteurs émettent l'hypothèse qu'une morphologie florale modifiée pourrait limiter le nombre de pollinisateurs qui visitent la plante, ce phénomène pourrait augmenter la fidélité du pollinisateur et l'oligolectisme donnerait un avantage à la plante.

Par contre, selon Lovell cité par Michener (1953), l'oligolectisme serait bénéfique seulement pour le pollinisateur et pas pour la plante. D'après lui, aucune preuve satisfaisante n'a été évoquée pour prouver que l'oligolectisme est un effort effectué par les abeilles afin d'éviter la concurrence. Donc, pour lui, l'oligolectisme est une adaptation des abeilles à la compétition pour le pollen dans un certain espace.

D'après Michener cité par Linsley (1958), l'oligolectisme n'apparaît pas comme un avantage, ce serait le polylectisme qui serait le plus avantageux car, pour lui, si l'environnement change et que la densité des plantes associées diminue, les insectes oligolectiques seraient éliminés au profit des polylectiques qui auraient toujours une source de nourriture.

Mais alors pourquoi l'oligolectisme est toujours observé actuellement ?

Selon Michener (1953a, 1954 cité par Linsley, 1958), de telles adaptations permettent la coexistence d'espèces qui ne sont pas en concurrence avec les autres. Il explique: *"Among any group of polylectic species competing with one another for pollen supplies, one species will in all probability be at least slightly better adapted for obtaining its pollen from one flower, while others will be better adapted to other flowers. For example one species is better adapted for obtaining pollen from flower A than from other flowers, while a second species is better adapted to flower B. In this instance individual of the first species visiting flower B will be at a disadvantage as compared to those visiting flower A because of the potent competition of the second on the flower to which it is best adapted. Therefore, the bulk of the reproduction of the first species will be by individuals obtaining pollen from flower A, that is, selection will be against those visiting flower B. If, because of inherited characteristics or preimaginal conditioning, bees that visit flower A tend to produce offspring that visit flower A, there will be a tendency for the first species to restrict itself to flower A. Thus the competition between the first is reduced. If, by a like process, the second species restricts itself to flower B, the two species are no longer in competition with each other."*

D'un autre côté, Linsley & Mac Swain (1957) soulignent le fait que l'oligolectisme est lié à un phénomène de spéciation et cette explication peut procurer des informations sur la plupart des phénomènes évolutifs observés chez les abeilles: *"To oversimplify, it permits the survival of large numbers of species in those groups which have this characteristic (e.g. most *Perdita*, many *Andrena*) by assuring that in years of pollen storage, competition for what is available will be among members of the same species. In years when the appropriate pollen is completely lacking, the less adaptable species will become locally extinct, fragmenting the species geographically and setting the stage for geographic speciation resulting in closely related allopatric species with the same pollen plant (e.g., many *Andrena*, *Diadasia*, *Perdita*). With the breakdown of geographical barriers permitting these species to come together, the result is a group of closely*

related sympatric species with the same pollen plant. On the other hand, the adaptable species, or preadapted species, will presumably be able to change its food habits and, if the flowers are also the site for mating, isolation may become effective and provide a mechanism for speciation resulting in closely related sympatric species with quite different pollen plants."

1.1.2.4. Contraintes liées au polylectisme

Le polylectisme est pratiqué de préférence par des insectes généralistes qui ne possèdent pas d'adaptation spécifique pour une espèce de plante.

D'après Motten *et al.* (1981), la pollinisation effectuée par des généralistes serait moins efficace que celle des spécialistes car ces pollinisateurs n'ont pas les adaptations morphologiques et comportementales d'un spécialiste. Le succès reproductif de la plante serait donc diminué. Par exemple, un généraliste qui visite beaucoup d'espèces différentes a tendance à perdre du pollen lors de chaque butinage et, de plus, à déposer du pollen non conspécifique sur le stigmate ce qui interférerait avec la germination de la plante. Ils précisent également que si un généraliste est contraint à visiter une seule espèce de plante, il transférerait moins de pollen par visite, par rapport à une espèce spécialiste, à cause de sa non adaptation à l'espèce végétale. Donc, pour ces auteurs, le polylectisme est considéré comme un désavantage pour la plante.

Par contre, Michener voit le polylectisme comme un mécanisme de pollinisation avantageux pour l'insecte comme expliqué plus haut.

Les pollinisateurs généralistes ou polylectiques présentent parfois des préférences. Par exemple, dans la nature, l'utilisation des mêmes ressources par les abeilles et les bourdons entraîne une compétition intense. Les interactions entre bourdons d'espèces différentes affectent aussi le comportement de butinage et les espèces les moins agressives sont exclues des fleurs de haute qualité par les espèces agressives. Ceci peut expliquer pourquoi différentes espèces de bourdons ont des préférences pour certaines espèces de fleurs (Winston, 1993). De plus, au sein des bourdons, le niveau de polylectisme est variable selon les espèces: *Bombus terrestris* L. est extrêmement polylectique et visite des centaines d'espèces de fleurs (309 espèces florales visitées en France et en Belgique) par contre, *Bombus cryptarum* (Fabricius) est nettement moins polylectique car, pour la France et la Belgique; seulement 35 espèces de fleurs visitées ont été répertoriées avec une préférence pour les Ericaceae (Rasmont, 1988).

1.1.2.5. Origine de la spécialisation

Selon Thompson (1994 cité par W. Scott Ambruster dans Waser & Ollerton, 2006), la spécialisation dérive de la généralisation. D'après lui, la spécialisation serait irréversible et des insectes ou des plantes spécialisées ne pourraient plus se généraliser.

W. Scoot Ambruster suggère que deux phénomènes peuvent mener à la spécialisation:

- 1) La spécialisation pourrait être générée par la compétition pour la pollinisation.
- 2) La spécialisation serait le résultat d'une « runaway-selection trap ».

Il teste ces hypothèses et en déduit que la spécialisation est labile et réversible lors de son évolution et donc que la spécialisation pourrait évoluer vers une généralisation. Minckley *et al.* (cités par Waser & Ollerton, 2006) confirment cette hypothèse et observent qu'il existe des passages de l'oligolectisme vers le polylectisme. En effet, ils ont étudiés 72 espèces d'Anthidiini de l'Ancien Monde et observent des passages de l'oligolectisme vers le polylectisme. Ce qui infirme l'idée de Thompson.

1.2. Présentation de *Lythrum salicaria* L.

1.2.1. Morphologie de *Lythrum salicaria* L.

Lythrum salicaria L. ou Salicaire est une plante herbacée vivace des milieux humides qui appartient à la classe des Magnoliopsida, à l'ordre des Myrtales et à la famille des Lythraceae (Planche I, photos 2 & 3). Cette plante est légèrement velue, à tige carrée de 60 à 300 cm de haut et à racine solide. Les feuilles sont sessiles, opposées ou réunies en verticilles de trois feuilles et longues de 4 à 7 cm. Les fleurs sont de couleurs pourpres, verticillées et réunies en épis denses pouvant atteindre 30 cm de long (Vermeulen, 2002).

Sa floraison s'étend de juillet à début septembre aux USA et au Canada (Gleason & Cronquist, 1991) et de juin à août en Belgique et en France (Vermeulen, 2002).

La salicaire peut produire jusqu'à 2,7 millions de graines par plant et par an et peut former des peuplements denses en quelques années. Ces graines peuvent rester en dormance pendant plusieurs années et germer dans des conditions environnementales très étendues. La plante peut également se propager par multiplication végétative grâce à des rejets et grâce à des racines adventives provenant de tiges coupées, piétinées ou enterrées. Les graines et les plantules peuvent également flotter (Harris & Corrigan, 2005).

La salicaire présente 2 groupes de 6 étamines de tailles différentes et est dite « tristylée » c'est à dire que l'espèce peut présenter trois formes distinctes de fleurs qui diffèrent l'une de l'autre par la hauteur des stigmates et des anthères de la fleur (Hermann *et al.*, 1999).

Les fleurs à style long présentent un style qui est toujours plus long que les étamines (Fig. 5; planche I, photos 1.). Les fleurs à style moyen ou intermédiaire montrent un style qui se trouve entre les deux groupes d'étamines. Et enfin, les fleurs à style court ont un style qui est plus petit que toutes les étamines.

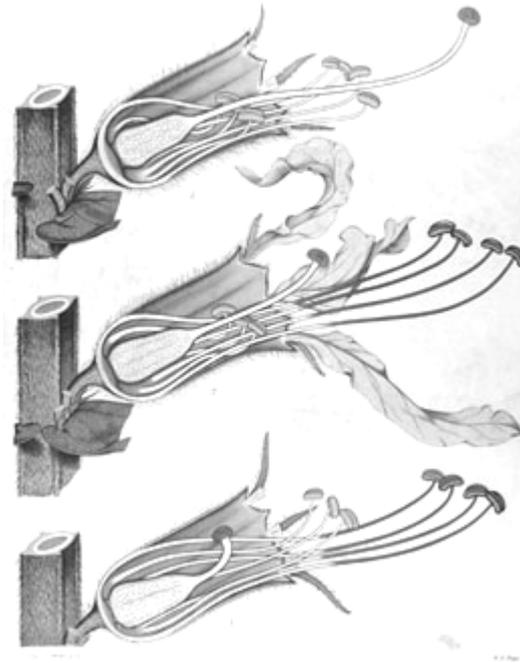


Figure 5. Coupe transverse à travers les trois morphes distinctes d'après Botanische Wandtafeln (réf.:<http://huntbot.andrew.cmu.edu/HIBD/Image/Lythrum%206699.040.jpg>).

A l'intérieur de la fleur, l'agencement des étamines peut empêcher le pollen de se rendre sur le stigmate de la même fleur ce qui introduit un obstacle à l'autopollinisation et rend la pollinisation croisée obligatoire par l'intervention d'un transporteur de pollen. Les fleurs à style long ne peuvent pas recevoir du pollen d'une fleur à style long et comme le *Lythrum* a trois longueurs différentes de styles il existe donc trois combinaisons de fécondation croisée possible (Barrett & Glover, 1985; Fig. 6).

Les pollens de *Lythrum salicaria* L. sont polymorphiques. Les grains de pollen sont trimorphes, striés et tricolpés avec de vrais colpus et trois pseudocolpus. Après mesure de la longueur et du diamètre des grains de pollen, on a démontré que les grains provenant d'étamines longues sont significativement plus gros que ceux provenant d'étamines moyennes, suivis des étamines courtes. Bien que l'on observe des différences significatives dans la dimension des grains de pollen provenant des étamines longues, moyennes et courtes, les caractéristiques morphométriques montrent un recouvrement entre les morphes. Le diamètre des pollens varie significativement selon la population d'origine (Mal & Hermann, 2000).

On trouve, sur une même parcelle, des plantes de morphes différentes.

Ces différentes morphes ne sont pas ou peu inter-fécondes et ce système est donc appelé système trimorphique d'auto-incompatibilité (Barrett & Glover, 1985).

D'après Mal & Hermann (2000), le polymorphisme des pollens, en conjugaison avec celui des stigmates, pourrait jouer un rôle fonctionnel dans les mécanismes d'auto-incompatibilité.

Chez les espèces auto-incompatibles, l'autofécondation ou tout autre régime consanguin s'accompagne dans la plupart des cas d'une perte de vigueur s'intensifiant au fil des générations de sorte que la plante peut devenir totalement chétive ou stérile (Mitteau, 1992 cité par Pouvreau 2000).

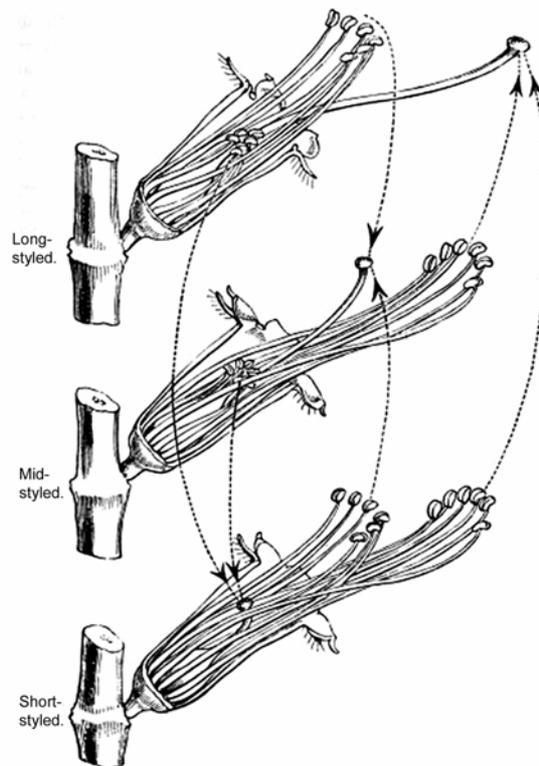


Figure 6. Schéma de pollinisation croisée (selon Darwin, 1896).

1.2.2. Distribution de *Lythrum salicaria* L.

Lythrum salicaria L. est originaire d'Eurasie, elle a été importée en Amérique du Nord et en Australie à cause d'une introduction accidentelle due au déversement des eaux de lest de navires étrangers et à l'importation de moutons et de litière pour le bétail au début des années 1800. Son introduction a été également volontaire à des fins médicinales et ornementale (Harris & Corrigan, 2005).

Cette espèce est très répandue en Belgique et surtout dans les lieux humides comme les berges des canaux ou les milieux marécageux (Fig.7).

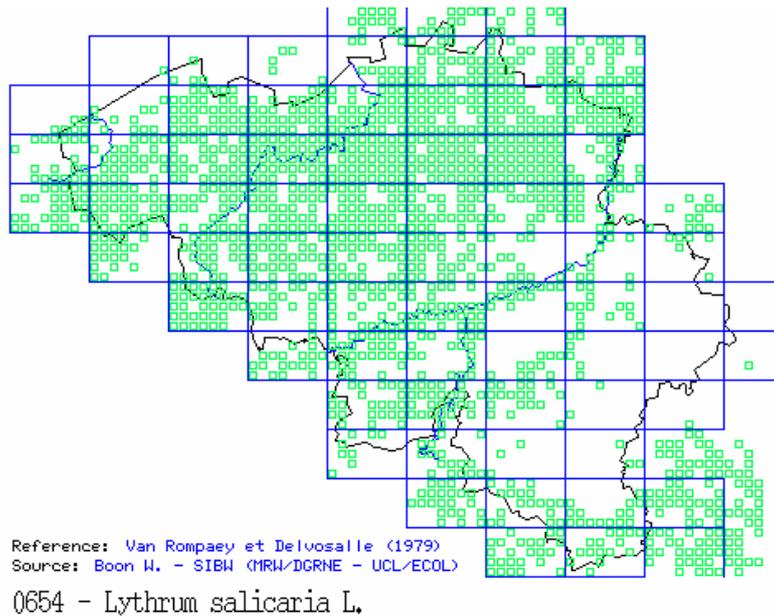


Figure 7. Distribution de *Lythrum salicaria* L. en Belgique.

1.2.3. Pollinisation de *Lythrum salicaria* L.

Ce système de tristylie nécessite des insectes pollinisateurs pour transférer les grains de pollen d'une plante vers une autre et donc promouvoir la dispersion de la plante. Beaucoup d'études démontrent que la fonction de l'hétérostylie est de favoriser la dispersion du pollen entre les plantes par les pollinisateurs. (Darwin, 1876; Ganders, 1979; Bawa & Beach, 1981; Barrett & Glover, 1992; Lloyd & Wedd, 1992; Stone & Thompson, 1994 cités par Ågren, 1996).

La pollinisation par les insectes dépend de la grandeur de la population de salicaires: les petites populations de *Lythrum* sont probablement moins attractives que les grandes populations (Ågren, 1996). Ågren a testé l'hypothèse d'une corrélation positive entre la taille de la population et la production de graines grâce à une plus grande pollinisation par les insectes. Ågren a comparé la pollinisation entomophile à la pollinisation artificielle faite à la main. Il en a conclu qu'il existe une interaction significative entre la taille de la population et la production de graines par la plante lorsque les plantes sont pollinisées par des insectes. Mais, par contre, lors de la pollinisation artificielle, il n'a pas observé d'augmentation de la production de graines par fleur par rapport à la taille de la population.

Barrett & Glover (1985) discutent du fait que la morphologie florale des plantes hétérostyles augmente la précision de la pollinisation croisée et réduit la fréquence de fécondations perdues.

A cause de sa grande facilité de dispersion, cette plante est invasive aux Etats-Unis et au Canada. Les répercussions de cette infestation sont assez graves comme, par

exemple, la disparition de plantes et d'animaux indigènes, la dégradation des prairies marécageuses et des prés de graminées sauvages, l'obstruction des canaux d'irrigation et la perte d'habitats naturels à vocation récréative (Harris & Corrigan, 2005). C'est pour cette raison que cette plante est très étudiée aux Etats-Unis.

Brown & Mitchell (2001) ont étudié la compétition pour la pollinisation entre *Lythrum salicaria* L. et une autre espèce de *Lythrum* américaine, *Lythrum alatum*. Ils ont observé que le nombre de pollinisateurs qui visitent *L. alatum* diminue quand *L. salicaria* est présent et donc qu'elle produit moins de graines. Ils émettent l'hypothèse que cette préférence est due au fait que *L. salicaria* est plus attractive pour les pollinisateurs que *L. alatum* et que lorsque les deux pollens sont mélangés la production de graines chez *L. alatum* diminue.

D'après Levin (1970), la plante de *Lythrum* produit normalement du nectar en abondance. De nombreux facteurs agissent sur la sécrétion du nectar: la taille de la fleur et de leur nectaire, la position de la fleur sur la plante et la durée de floraison de celle-ci. Il a démontré que les grandes fleurs produisent plus de nectar que les petites et que dans la partie haute de l'inflorescence, les fleurs sont plus petites et secrètent moins de nectar.

Selon Comba *et al.* (1999), la représentation de la sécrétion de nectar chez *Lythrum salicaria* L. est basse le matin et en soirée mais montre un pic dans le milieu de la journée (Fig. 8).

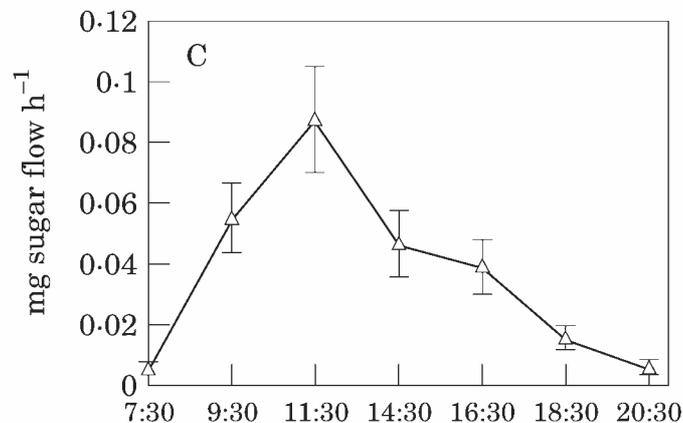


Figure 8. Production de nectar de *Lythrum salicaria* L. le 12 août 1997 (Comba *et al.*, 1999).

La durée de la floraison est importante car une des causes de l'attractivité est la quantité totale de sucre secrété par la fleur. D'après Levin (1970), le *Lythrum* posséderait entre 50 et 300 fleurs ouvertes par plants ce qui augmenterait l'attractivité vis à vis des pollinisateurs.

1.3. Présentation des pollinisateurs

D'après Olsson & Ågren (2002), les pollinisateurs principaux de *Lythrum salicaria* L. en Suède sont les bourdons, les abeilles domestiques, les Syrphes et les Lépidoptères.

Des observations effectuées par Levin (1970) aux USA ont montré que la pollinisation était principalement effectuée par les Mégachiles, les abeilles domestiques, les Xylocopes, les bourdons et des papillons comme *Pieris rapae*, *Colias philodice* et *Cercyonis pegala*, mais pour Levin, l'abeille domestique reste le principal pollinisateur de *Lythrum salicaria* L. dans le Nord-Est des Etats-Unis.

Batra *et al.* (1986) trouvent 14 espèces d'insectes visitant le *Lythrum* à New York et en conclu que le *Lythrum* est une plante qui possède des fleurs riches en pollen et en nectar.

Selon Comba *et al.*, les pollinisateurs observés sur *Lythrum salicaria* L. sont les syrphes, les papillons, les bourdons et les abeilles (Tab. I).

Des observations ont été réalisées en Europe par Batra *et al.* (1986). Ils ont observé les différents insectes qui visitent le *Lythrum* dans le but de trouver les prédateurs naturels du *Lythrum* pour effectuer un contrôle biologique des populations dans les zones infestées par la plante comme le Nord des Etats-Unis. Ils ont répertorié 120 espèces de phytophages dont 14 spécifiques du *Lythrum* et 64 espèces de pollinisateurs sur *Lythrum* (Tab. II).

Tableau I. Pollinisateurs observés sur *Lythrum salicaria* L. selon Comba et al. (1999)

Ordre	Famille	Genre/espèce
Diptère	Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i> (DeGeer)
		<i>Sphaerophoria scripta</i> (L.)
		<i>Syrphus</i> sp
		<i>Metasyrphus</i>
		<i>Heliophilus pendulus</i> (L.)
		<i>Eristalis tenax</i> (L.)
		<i>Eristalis intricarius</i> (L.)
Hyménoptère	Apidae	<i>Apis mellifera</i> L.
		<i>Bombus terrestris</i> (L.)
		<i>Bombus lucorum</i> (L.)
		<i>Bombus lapidarius</i> ((L.)
		<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli)

Tableau II. Visiteurs de *Lythrum salicaria* L. (d'après Batra *et al.*, 1986)

Ordre	Famille	genre/espèce	localisation	Réf
Coléoptère	Mordellidae	<i>Mordella</i> sp.	Italie	2
	Nitidulidae	<i>Brachypterolus pulicarius</i> (L.)	Ex-Y	1
		<i>Epuraea</i> sp.	Autriche	1
		<i>Meligethes</i> 2 spp.	Autriche et Ex-Y	1
	Oedemeridae	<i>Oedemera subulata</i> (Olivier)	Ex-Y	1
	Orthoperidae	<i>Sericoderus</i> sp.	Italie	1
Phalacridae	<i>Olibrus</i> sp.	Ex-Y	1	
Diptère	Anthomyiidae	<i>Delia platura</i> Meigen	Autriche	1
	Calliphoridae	<i>Pollenia</i> sp.	Autriche	1
	Ceratopogonidae	<i>Forcipomyia (Thyridomyia)</i> sp.	Autriche	1
	Chironomidae	Chironomid sp.	Autriche	1
	Chloropidae	<i>Meromyza</i> sp.	Autriche	1
		<i>Tricimba cincta</i> (Meigen)	Italie, Ex-Y, Autriche	1
	Dolichopodidae	<i>Chrysotus</i> sp.	Ex-Y	1
	Empididae	Empidid sp.	Autriche	1
	Muscidae	<i>Coenosia</i> nr. <i>Antennata</i> Wiedemann	Ex-Y	1
	Scatopsidae	<i>Scatopse</i> sp.	Autriche	1
	Sciaridae	<i>Bradysia</i> spp.	Autriche	1
		<i>Sciara</i> sp.	Autriche	1
	Simuliidae	<i>Simulium</i> sp.	Autriche	1
	Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i> (DeGeer)	Autriche, Sardaigne	1, 2
		<i>Eristalis tenax</i> (L.)	Autriche	1
		<i>Helophilus pendulus</i> (L.)	Autriche	1
		<i>Neoascia podagrica</i> (Fabricius)	Ex-Y	1
		<i>Platycheirus pelatutus</i> (Meigen)	Autriche	1
		<i>Platycheirus</i> sp.	Ex-Y	1
		<i>Scaeva pyrastris</i> (L.)	Autriche	1
<i>Sphaerophoria</i> spp.		Autriche et Ex-Y	1	
<i>Syrirta pipiens</i> (L.)		Ex-Y	1	
Syrphid sp.	Autriche	1		
Hémiptère	Anthocoridae	<i>Anthocoris nemorum</i> (L.)	Autriche	1
		<i>Anthocoris pilosus</i> (Jakovelev)	Ex-Y	1
		<i>Orius majusculus</i> (Reuter)	Autriche et Ex-Y	1
		<i>Orius minutus</i> (L.)	Autriche, Ex-Y, Italie	1
		<i>Orius niger</i> (Wolff)	Autriche, Ex-Y, Italie, Sicile	1
Hyménoptère	Apidae	<i>Apis mellifera</i> L.	Ex-Y	1
		<i>Bombus lapidarius</i> (L.)	Ex-Y	1
		<i>Bombus lucorum</i> (L.)	Ex-Y, Pologne	1
		<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli)	Pologne	3
		<i>Psithyrus</i> sp.	Ex-Y	1
	Anthophoridae	<i>Ceratina callosa</i> (Fabricius)	Russie	3
		<i>Ceratina cyanea</i> (Kirby)	Pologne	4
		<i>Nomada emarginata</i> Morawitz	Russie	3
		<i>Tetralonia nana</i> Morawitz	Russie, Ex-Y	1, 3
		<i>Tetralonia salicariae</i> (Lepelletier)	Russie, Hongrie	3, 5
<i>Triepeolus tristis</i> Smith	Russie	3		

	Famille	genre/espèce	localisation	Réf
	Bethylidae	<i>Goniozus</i> sp.	Italie	1
	Chalcidae	<i>Chalcis</i> sp.	Autriche	1
	Eulophidae	<i>Tetrastichus</i> sp.	Autriche, Italie	1
	Formicidae	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (L.)	Italie	1
		<i>Myrmica rubra</i> (L.)	Autriche	1
		<i>Plagiolepis pygmae</i> (Latreille)	Italie	1
	Halictidae	<i>Evylaeus</i> sp.	Ex-Y	1
	Ichneumonoidea spp.		Autriche	1
	Megachilidae	<i>Anthidium florentinum</i> Fabricius	Ex-Y	1
		<i>Megachile</i> sp.	Ex-Y	1
		<i>Megachile circumcincta</i> (Kirby)	Pologne	4
	Melittidae	<i>Melitta haemorroidalis</i> (Fabricius)	Ex-Y	1
		<i>Melitta nigricans</i> Alfken	Pologne, Hongrie	4, 5
	Proctotrupeoidea sp.		Autriche	1
	Scelionidae	<i>Telenomus</i> sp.	Italie	1
	Tenthredinidae	<i>Athalia rosae</i> (L.)	Autriche	1
		<i>Macrophya crassula</i> (Klug)	Ex-Y	1
Lépidoptère	Zygaenidae	Zygaenid sp.	Ex-Y	1

1: Batra; 2: Boldt; 3: Pesenko, 1974; 4: Banaszak, 1973; 5: Tanacs, 1978; Ex-Y: Ex Yougoslavie.

1.3.1. *Melitta nigricans*

Melitta nigricans Alfken est une abeille solitaire appartenant à la famille des Mellitidae.

Au niveau écologique, les Mellitidae se distinguent par l'oligolectisme de la plupart des espèces et donc certains genres comme *Dasygaster* Latreille 1802, *Macropis* Panzer 1809 et *Melitta* Kirby 1802 ont des choix floraux très orientés (Michez *et al.*, 2004, Michez & Patigny, 2005).

Melitta nigricans est monolectique sur *Lythrum salicaria* L. en Belgique mais on peut l'observer sur une autre espèce de *Lythrum* en Europe centrale du Sud-Est, *Lythrum virgatum*. Par contre, aucune collecte de nectar n'a été observée sur d'autres espèces européennes de *Lythrum* comme *L. hyssopifolia* et *L. junceum* (Westrich, 1990).

Des visites ponctuelles de récolte de nectar ont été observées sur *Senecio inaequidens* D.C., *Geranium pratense* L., *Epilobium angustifolium* L. et *Odontites luteus* (L.) (Michez, 2002).

Melitta nigricans est terricole c'est-à-dire qu'elle creuse son nid dans le sol où la végétation est plus ou moins clairsemée (Michez, comm. pers.). Chaque femelle creuse son propre nid. En général, elles préfèrent les terrains sablonneux et on peut observer un petit monticule bien apparent à l'entrée du nid appelé tumulus. Ce nid est formé de larges galeries souterraines dont le tunnel de communication avec l'extérieur est coudé. Il est généralement caché dans la végétation (Michez, comm. pers. et obs. personnelles). Celary (2006) a étudié une espèce proche de *Melitta nigricans* au niveau éco-éthologique, *Melitta leporina*. Celle-ci fabrique son nid en terrain meuble dans les pentes douces, et l'entrée est

cachée par la végétation. Les nids montrent une structure ramifiée dont les tunnels latéraux se terminent par une cellule larvaire. Selon Celary, le nid peut contenir de 9 à 12 cellules.

D'un point de vue biogéographique, elle se retrouve dans toute l'Europe: de l'Atlantique à l'Oural et du nord de l'Allemagne jusqu'au nord de l'Espagne, l'ouest du Portugal et l'est de la Turquie (Michez, in prep.).

Dès que les femelles émergent, les mâles patrouillent autour des sites de récolte de nectar fréquentés par les femelles pour essayer de s'accoupler avec une femelle vierge.

Les mâles ne récoltent pas le pollen mais seulement le nectar sur *Lythrum salicaria* L. et n'ont donc pas d'organe de récolte du pollen développé aux pattes postérieures comme les femelles.

Ils ne vivent pas dans un nid et ne s'occupent pas des larves, ils dorment dans les fleurs.

La phénologie de *Melitta nigricans* n'a pas été étudiée en Belgique mais nous savons que les mâles émergent avant les femelles et que cette espèce est univoltine, c'est-à-dire qu'elle produit une seule génération par an.

D'après Westrich (1990), en Allemagne, les mâles émergent à partir du 21 juillet jusqu'au 30 août et les femelles du 26 juillet au 30 août.

Westrich évoque l'existence d'un parasite de *Melitta* qui pourrait parasiter *Melitta nigricans*: *Nomada flavopicta* (Kirby, 1802) dont l'hôte principal est *Melitta leporina* (Panzer, 1799). Ce parasite a été observé sur différentes espèces de *Melitta* comme *M. haemorrhoidalis* (Fabricius, 1775) et *M. tricineta* Kirby, 1802.

Melitta nigricans se trouve généralement sur des sites où la densité en *Lythrum* est élevée mais, comme cette plante est considérée comme une mauvaise herbe, elle est fréquemment fauchée pendant l'apogée de sa floraison fin juillet ce qui entraîne une diminution des populations locales de *Melitta nigricans* (Westrich, 1990).

En Allemagne, des mesures de protection sont établies pour éviter le fauchage de certains sites riches en *Lythrum* et favoriser le fauchage tardif pour maintenir un effectif optimal. Par contre, en Belgique, cette espèce peu fréquente n'est pas protégée par la convention Natura 2000.

Celary (2006) a étudié une espèce proche de *Melitta nigricans* au niveau éco-éthologie, *Melitta leporina*.

1.3.2. *Apis mellifera* L.

L'abeille domestique ou *Apis mellifera* appartient à la famille des Apidae. Contrairement à *Melitta nigricans*, cette abeille est sociale et vit dans un nid construit par la colonie ou dans une ruche artificielle construite par l'homme où l'on trouve une structure

en cellules et en gâteaux. Les individus sont divisés en trois castes: les ouvrières, la reine et les mâles (Winston, 1993).

Comme *Melitta nigricans* et les bourdons, les abeilles domestiques se nourrissent de nectar et de pollen que les ouvrières emmagasinent dans leurs cellules en cire qui seront, par la suite, operculées. Par contre, les abeilles domestiques et certaines espèces de bourdons (comme *Bombus terrestris* et *pascuorum*) sont polylectiques contrairement à *Melitta nigricans* (Linsley, 1958).

1.3.3. *Bombus* spp.

Comme les abeilles domestiques, les bourdons sont des insectes sociaux dont la colonie est divisée en 3 castes distinctes.

La structure du nid chez les bourdons est différente. Les nids sont construits dans des cavités comme un ancien terrier de rongeur, un nid d'oiseau ou en-dessous de la végétation (Michener, 2000).

La distribution des bourdons est très étendue et il existe une grande diversité de sous-genres.

2. Objectifs

Le but de la présente étude est de comparer l'éco-éthologie des pollinisateurs oligolectiques et polylectiques de *Lythrum salicaria* L.

L'étude s'intéresse, en particulier, aux pollinisateurs appartenant à la superfamille des Apoidea.

3. Cadre géographique

3.1. Choix des sites

La capture et les mesures ont été effectuées en Hainaut (Belgique) sur trois sites riches en *Lythrum salicaria* L. (Fig. 9).

La majorité des observations sont faites sur le teruil d'Hensies (Fig. 10). Ce teruil est situé à environ 500 m de la frontière belgo française, au nord de la localité d'Hensies, au sud-ouest de Pommeroel et au sud de Bernissart. Il recouvre une superficie de 30 ha.

Sur le plan géologique, le teruil d'Hensies est situé sur les alluvions du bassin de la Haine. Ce teruil fait partie du vaste complexe marécageux d'Harchies-Hensies-Pommeroel qui recouvre une superficie de 425 ha.

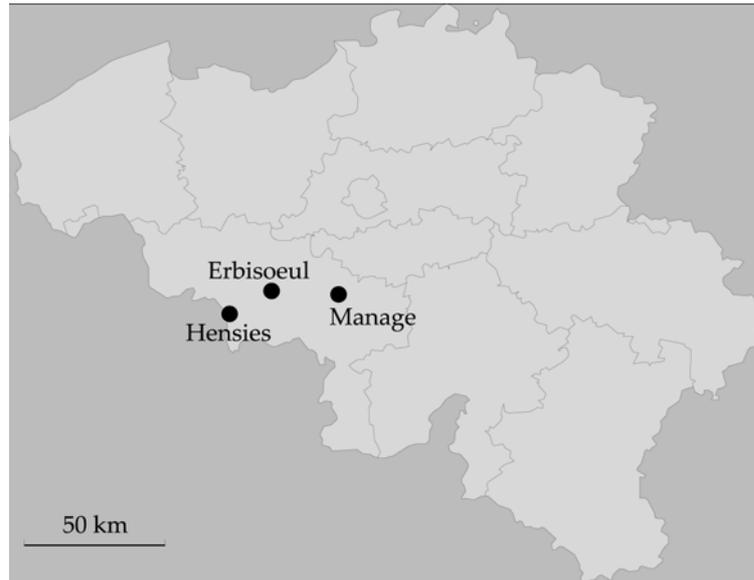


Figure 9. Localisation des sites étudiés.



Figure 10. Localisation topographique du Terril d'Hensies (extrait de carte IGN45/5-6, Echelle 1/20.000).

Comme la plupart des sites humides de la vallée de la Haine, les Marais d'Harchies-Hensies-Pommeroeul proviennent d'affaissements miniers formés dès le milieu des années '20. Les dépressions ainsi constituées se sont rapidement remplies d'eau pour donner naissance aux étangs actuels. Dès les années '50 le site était déjà renommé pour son intérêt biologique. Cela n'a pas empêché l'assèchement d'une vaste partie du site vers la fin des années '60, en vue de rendre les terres à l'agriculture. Heureusement, après l'échec de cette opération, le site est devenu propriété du Ministère de l'Education Nationale, pour en assurer la protection comme réserve ornithologique. Les marais sont maintenant gérés conjointement par le Ministère de la Région wallonne et les RNOB (Réserve Naturelle et Ornithologique de Belgique). L'origine minière du site est encore

bien visible grâce à la présence de nombreux terrils. Selon leur date d'apparition, certains sont déjà complètement boisés alors que d'autres sont toujours pratiquement dénudés. Ces milieux, extrêmement secs et chauds, abritent des espèces animales et végétales particulières, dont certaines d'origine méditerranéenne (le criquet à ailes bleues, *Oedipoda caerulescens* L. et de nombreuses espèces de guêpes et d'abeilles solitaires) (Barbier, 1988; Barbier *et al.*, 1990). Ces terrains remaniés sont envahis depuis quelques années par une espèce exotique: le Sénéçon sud-africain (*Senecio inaequidens* DC.). Cependant, l'intérêt principal réside dans la présence de milieux humides riches et variés. Les étangs et leurs cortèges de ceintures végétales (roselières, typhaies, cariçaies et jonchaies) occupent une vaste superficie où l'on retrouve de nombreuses plantes aquatiques ou palustres peu communes. On rencontre également des prairies humides et des mégaphorbiaies accueillant divers insectes (papillons, cétoines, carabes,...). Enfin, il existe d'importantes zones boisées, de surfaces réduites mais de grand intérêt biologique. On y retrouve des aulnaies, des saulaies et boulaies sur les terrils les plus anciens (SIBW/Base de données des réserves naturelles).

Un terril résulte de l'accumulation de matières extraites du sol et traitées par un ou plusieurs charbonnages. Le charbon était extrait de ces matières par divers procédés physiques comme le tamisage, le lavage et la sédimentation. Les matériaux résiduels, appelés « stérils », sont destinés au terril et sont principalement constitués de schistes. Ils peuvent également contenir du charbon, du grès, de la pyrite ou d'autres roches et minéraux en moindre quantité (Barbier, 1988).

Le terril d'Hensies dépendait autrefois du charbonnage des Sartis, c'est un terril tabulaire de hauteur assez insignifiante.

Le terril est formé de quatre types différents de substrat:

- des schistes fins d'un diamètre moyen de 1 mm;
- des schistes très fins et colloïdaux;
- des schistes grossiers;
- des cendres mélangées à des schistes fins.

La présence de schlamms est due au déversement des eaux dans les bassins de décantation. Ces schlamms sont des boues noires et collantes qui sèchent facilement. Elles contiennent encore beaucoup de charbon mais sont essentiellement formées d'argiles limoneuses ou colloïdales comme des kaolinites, des illites et des montmorillonites (Barbier, 1998).

Les terrils forment à eux seuls des écosystèmes à part entière grâce à leur composition physico-chimique particulière en comparaison du reste de la région. Ceci permet la formation d'une flore et d'une faune très intéressante.

3.2. Choix des stations

Les captures n'ont pas été effectuées sur le site du Terril d'Hensies mais sur des stations en dehors de la réserve à Manage et à Erbisoeul.

Pour chaque station, le relevé phyto-sociologique est fait, la densité en *Lythrum salicaria* L. est évaluée et la surface est mesurée à l'aide d'un GPS.

Les stations, où les mesures sont prises, se situent au terril d'Hensies et sont choisies en fonction de leur densité en *Lythrum salicaria* L. (Planches II & III). Douze stations sont sélectionnées et se distribuent dans toute la réserve naturelle du Terril d'Hensies. Les stations numérotées de 1 à 9 se situent le long des berges du bassin. Les stations numérotées de 10 à 12 se localisent dans l'intérieur de la réserve. La station 10 se trouve le long d'un chemin fréquemment inondé. Les stations 11 et 12 se situent sur le bassin à schlamm (Fig. 11).

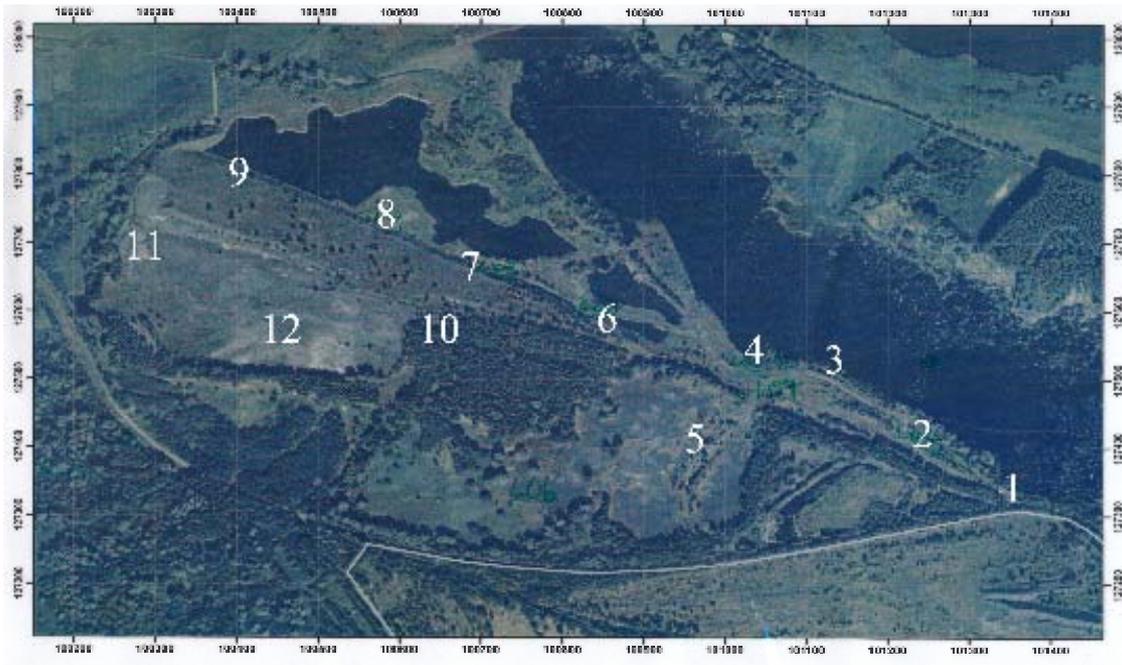


Figure 11: Vue aérienne des différentes stations sur le terril d'Hensies.

Les relevés phytosociologiques des différentes stations se trouvent en annexe (Annexe I).

La station n°1 est une station ripicole dont la surface est d'environ 3 m² (Planche II, photo 6). Coordonnées ED50: 50°27'17,7'' N; 3°41'01,1'' E; altitude: 23 m.

La station n°2 est une clairière avec pelouse généralement ombragée et très humide. Cette station est longue d'environ 80 m et large de 10 m. Coordonnées ED50: 50°27'19,8'' N; 3°40'56,7'' E; altitude: 13 m.

La station n°3 se trouve sur un chemin artificiel qui traverse le bassin (Planche II, photo 7). Elle est très exposée au vent et au soleil. Sa végétation est beaucoup plus diversifiée que pour les autres stations. Le chemin n'est pas facilement visible sur la photo aérienne du site. Coordonnées ED50: 50°27'22'' N; 3°40'55,4'' E; altitude: 18 m.

La station n°4 est une station ripicole qui forme un couloir de 4 ou 5 m (Planche II, photo 8). Coordonnées ED50: 50°27'23,2'' N; 3°40'48,1'' E; altitude: 18 m.

La station n°5 est une clairière humide à très humide en cuvette qui forme une surface carrée de 25 m² (Planche II, photo 9). Coordonnées ED50: 50°27'21,7'' N; 3°40'47,2'' E; altitude: 18 m.

La station n°6 est une station ripicole et très inondée en dehors des périodes estivales (Planche II, photo 10). Elle se situe en bas de la digue. Coordonnées ED50: 50°27'26,2'' N; 3°40'33,4'' E; altitude: 20 m.

Les stations n°7 et n°8 sont des stations ripicoles. Station n°7: coordonnées en ED50: 50°27'28,9'' N et 3°40'26,1'' E; altitude: 20m. Station n°8: coordonnées ED50: 50°27'30,3'' N et 3°40'21,3'' E; altitude: 16m.

La station n°9 est également une station ripicole et se situe en contre-bas de la digue (Planche II, photo 11). Elle est proche d'une station très riche en Vipérine (*Echium vulgare* L.). Coordonnées ED50: 50°27'32,7'' N; 3°40'12,5'' E; altitude: 15 m.

La station n°10 se trouve en bordure de chemin fréquemment inondé puis asséché (Planche III, photo 12). Elle forme une bande de 4 m de large. Coordonnées ED50: 50°27'26,3'' N; 3°40'26,1'' E; altitude: 21 m.

La station n°11 se situe sur le bassin à schlamm et forme une cuvette successivement inondée puis asséchée (Planche III, photo 13). Cette station est réservée pour le rythme d'activité spécifiquement. Coordonnées ED50: 50°27'29,3'' N; 3°40'06,9'' E; altitude: 16 m.

La station n°12 se situe également sur le bassin à schlamm mais elle est beaucoup plus exposée que la station n°11 à cause de la pauvreté de la strate arbustive (Planche III, photo 14). Cette station est utilisée pour le taux de visite. Coordonnées ED50: 50°27'23,2'' N; 3°40'14,3 E; altitude: 15 m.

Les sites utilisés pour le prélèvement d'individus sont au nombre de deux:

- le premier site se situe à Manage, rue du Congo, le long d'une route de campagne peu fréquentée (Planche III, photo 15). Les plants de *Lythrum salicaria* L. prennent racines dans un fossé toujours humide, coordonnées ED50: 50°29'99 '' N; 04°14'89''E; altitude: 125 m.
- le deuxième site se localise à Erbisoeul, coordonnées ED50: 52°30'30,9''N; 03°52'37,8''E; altitude: 30 m.

4. Matériel et méthode

Pour caractériser l'éco-éthologie des pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L. et leurs interactions avec cette plante, plusieurs facteurs morphologiques, phénologiques et éthologiques sont mesurés.

4.1. Pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L.

La liste des différents pollinisateurs est effectuée grâce aux observations faites durant toute la durée du rythme d'activité et dont le détail et la méthodologie se trouve ci-après. Cette liste est faite par comptage de la totalité des individus observés.

4.2. Etude des caractères morphologiques

4.2.1. Morphologie florale

Le but de l'étude de la morphologie florale est d'effectuer des mesures des différents composants de la fleur de *Lythrum salicaria* L. et de les comparer aux mesures morphologiques effectuées sur les différents pollinisateurs. Cette comparaison des morphologies est utilisée pour estimer le degré d'adaptation morphologique des taxons étudiés à la plante visitée.

Ces mesures sont faites sur 30 fleurs de chaque morphes récoltées au terril d'Hensies durant le mois d'août et conservées dans l'éthanol 70%.

Ces mesures ont été proposées par Olsson & Ågren (2002), (Fig. 12):

- le diamètre de la corolle obtenu grâce à la mesure du périmètre (A) en utilisant la formule: $\text{Diamètre} = \text{périmètre} / \pi$;
- la profondeur de la corolle (B);
- la longueur des pétales (C);
- la longueur des 2 lots différents d'étamines;
- la longueur du style.

Les fleurs sont étalées sur une lame et observées au binoculaire muni d'un oculaire gradué.

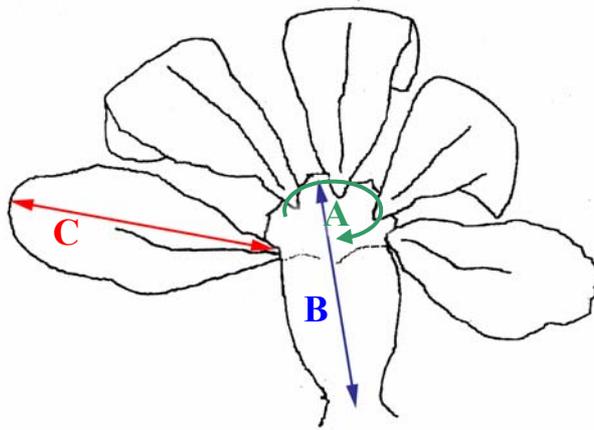


Figure 12. Diagramme schématique d'une fleur de *Lythrum salicaria* L.

4.2.2. Morphologie des différents pollinisateurs

Les mesures sont effectuées sur des individus prélevés sur les sites de Manage et d'Erbioeul car la collecte sur le terril d'Hensies n'est pas autorisée.

Les différentes mesures sont (Fig. 13):

- la largeur de la tête (a);
- la largeur du thorax (entre les deux tegulae) (b);
- la longueur de la langue (c).

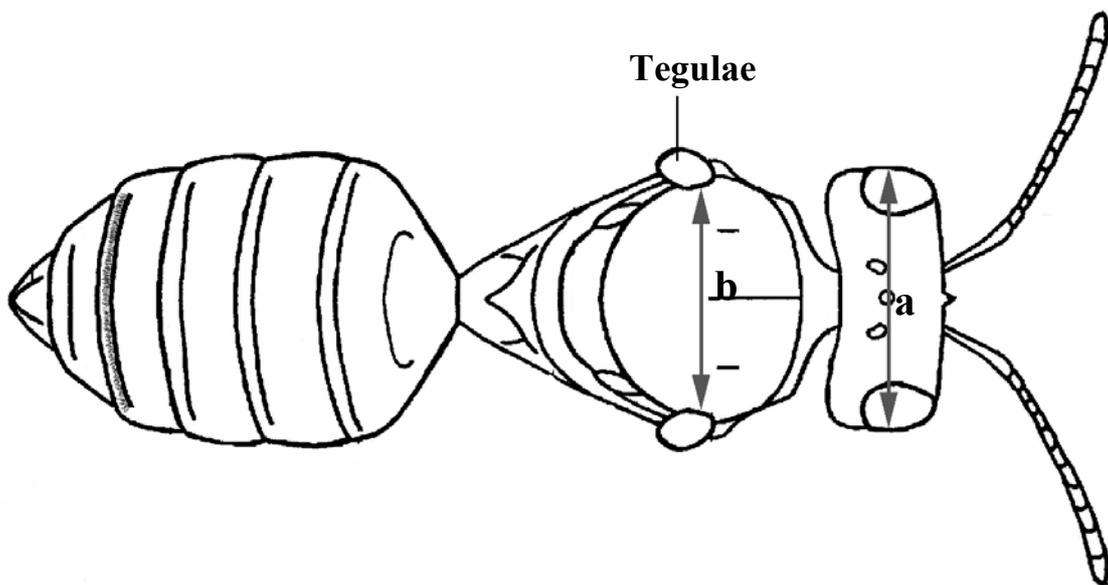


Figure 13. Structure générale d'un apoïde (d'après Scheuchl, 1996).

Ces mesures sont effectuées sur les individus grâce à un binoculaire muni d'un oculaire gradué.

Pour mesurer la taille de la langue, la méthode de Harder (1982), Macior (1978) et Heinrich (1976) est utilisée. Cette méthode considère la longueur du prémentum et de la glosse. Pour *Apis mellifera*, les mesures sont réalisées sur des individus à l'état frais, l'insecte est épinglé et sa langue est coincée entre 2 lames pour être mesurée au binoculaire à oculaire gradué. Différentes méthodes de mesure du proboscis ont été utilisées par plusieurs auteurs mais celle de Heinrich (1976), Macior (1978) et Harder (1982) semble la plus appropriée.

Il est constaté que les mesures effectuées sur les individus morts avec le proboscis rétracté sont toujours inférieures à celles obtenues chez les individus morts avec le proboscis en extension (Durant, 2000).

Pour *Bombus pascuorum* et *Melitta nigricans*, une dissection des pièces buccales est effectuée car les individus ne sont pas frais et donc, la langue est difficile à tirer et cassante même après ramollissement.

4.2.3. Mesure de la quantité de pollen récoltée

Les différents pollinisateurs sont capturés sur *Lythrum salicaria* L. sur des stations en dehors de la réserve (sites de Manage et d'Erbisoeul) durant le mois d'août. Ils sont récoltés dans des pots en verre et mis directement au congélateur à -20°C.

Les mesures sont effectuées sur les 3 taxons principaux d'apocètes pollinisateurs de *Lythrum*: *Melitta nigricans*, *Apis mellifera* et *Bombus pascuorum* (30 *Apis mellifera*, 21 *Bombus pascuorum* et 19 *Melitta nigricans*).

La mesure de la quantité de pollen transporté par individu est calculée de la façon suivante:

- l'extraction des pollens se fait grâce à des processus physico-chimiques visant à recueillir la totalité des pollens emprisonnés dans les poils (Pouvreau & Loublier, 1995);
- les insectes, conservés au congélateur, sont séchés à l'étuve pendant 1 nuit et pesés. On obtient de cette façon le poids sec de l'insecte avec pollen;
- ensuite chaque femelle est déposée dans un Ependorf, on y rajoute de l'eau distillée à 2 % de Triton; chaque tube est agité sur Vortex pendant 2 minutes; la femelle est récupérée et rincée à l'eau distillée au dessus du tube; l'insecte récupéré est mis à l'étuve pendant 24 h pour le peser et obtenir le poids sec de l'insecte sans pelote de pollen.

4.3. Etude des caractéristiques phénologiques

4.3.1. Phénologie de *Lythrum salicaria* L.

La phénologie de la plante est suivie durant toute la saison estivale à Hensies. Tous les plants de *Lythrum salicaria* L. visibles le 23 juin 2005 le long des douze stations du Terril d'Hensies sont marqués et numérotés à l'aide d'un collier (voir photo 10, planche II).

654 plants sont marqués. Trente-trois plants sont tirés au sort à l'aide d'une table de nombres générés aléatoirement par le logiciel R (R Development Core Team, 2004). Toutes les semaines, une vérification de l'état de floraison des plants est effectuée et le nombre de fleurs ouvertes par grappe et le nombre de grappes en fleur sont notés.

4.3.2. Phénologie des plantes associées à *Lythrum salicaria* L.

Les plantes les plus souvent observées dans les alentours de *Lythrum salicaria* L. et considérées comme plante socio-écologiquement similaires à *Lythrum salicaria* L. dans la banque de données Sophy de Brisse sont *Lysimachia vulgaris*, *Mentha aquatica*, *Lycopus europaeus* et *Iris pseudacorus*. Les autres plantes reprises dans la phénologie sont présentes sur le site du Terril d'Hensies avec un coefficient d'abondance d'au moins 1 et sont susceptibles d'être entomophiles.

4.3.3. Phénologie des pollinisateurs

La banque de données BDFGM (Banque de Données fauniques de Gembloux et Mons) est utilisée pour extraire la phénologie des espèces d'apoïdes.

4.3.4. Rythme d'activité des différents pollinisateurs

Le but de ces observations est d'évaluer le rythme d'activité journalier des différents pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L. (gilde de pollinisateurs) et de comparer ces observations avec la production de nectar et de pollen.

Avant chaque manipulation, l'heure, la température et l'humidité relative sont mesurées grâce à un thermo-psychromètre Lufft C200/C210 (Fellbach).

Ces facteurs environnementaux sont importants car ils influencent l'activité des insectes pollinisateurs et l'état de la plante (Krebs *et al.*, 1991 cités par Graham, 1999).

Pour les pollinisateurs, une température minimum est nécessaire pour permettre à l'insecte de voler. Selon Kearns & Inouye (1993), entre 13°C et 21°C, l'efficacité de la pollinisation augmente linéairement. Ce qui montre qu'en dessous d'une certaine température, certains pollinisateurs n'effectuent pas leur travail. Généralement, ces pollinisateurs possèdent un niveau d'endothermie assez bas et leur activité dépend fortement de la température ambiante (Graham, 1999). La température de l'air a un effet autant sur les plantes que sur leurs pollinisateurs. Au niveau de la plante, elle influence la floraison et le développement de la plante, la sécrétion de nectar, la déhiscence des anthères et le développement de la graine (Corbet *et al.*, 2003).

Les abeilles possèdent la capacité d'évaluer la quantité et la qualité du pollen et du nectar produit par la plante. Ceux-ci peuvent opérer une sélection des fleurs dans un groupe floral (Harder, 1988; Buchmann *et al.*, 1989; Gonzalez *et al.*, 1995 cités par Graham, 1999). Il est donc intéressant de comparer la production de nectar et de pollen avec le rythme d'activité.

L'humidité relative (HR%) influence plus la plante que le pollinisateur car elle a un effet sur les sources d'eau. L'humidité affecte la concentration en nectar et la présentation du pollen par les anthères (Corbet, 2003).

Les observations sont faites à six reprises sur la station n°11 réservée à cet effet, durant les mois de juillet et août 2005:

- 29 juin 2005;
- 5, 13 et 26 juillet 2005;
- 2 et 29 août 2005.

Les observations se font tout au long de la journée de 8h30 à 19h si possible (avec des variations selon la météo). Nous avons suivi le protocole de Minckley *et al.*(1994) et capturé tous les insectes qui visitent les fleurs de *Lythrum* pendant un quart d'heure et cela toutes les heures et durant toute la journée. Les insectes capturés sont déterminés et répertoriés dans les différents groupes fonctionnels, nous notons également si il est porteur de pollen ou non.

Une seule journée de rythme d'activité (2 août 2005) est sélectionnée car tous les pollinisateurs étaient très actifs lors de celle-ci.

4.3.5. Mesure de la production de nectar

La mesure de la production de nectar intervient dans l'évaluation de la quantité de nectar disponible dans une fleur à un moment donné. Celle-ci est variable dans le temps et dans l'espace (Corbet, 2003).

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 à 16 heures. Nous avons couvert au moins trente fleurs de chaque morphe. La gaze

empêche l'accès aux butineurs. Cette couverture est effectuée en soirée et les mesures sont prises en même temps que le début des mesures de rythme d'activité. A partir de cette mesure, on extrapole la production journalière de nectar. Il s'agit d'une approximation puisque la production de nectar varie selon un cycle circadien.

Le nectar est prélevé à l'aide d'un micro capillaire de 1 microlitre et le volume est déterminé par rapport à la hauteur de la colonne de nectar.

4.3.6. Disponibilité réelle en nectar

Le volume de nectar effectivement disponible durant l'activité des pollinisateurs est également mesuré. Les prélèvements sont fait la journée, en même temps que les mesures du rythme d'activité, sur des fleurs non couvertes de gaze. Trente fleurs de chaque morphe sont utilisées.

La mesure est effectuée de la même façon, à l'aide d'un micro capillaire.

4.3.7. Production relative de pollen

Une mesure de la production de pollen par des fleurs pollinisées (non couvertes par un tulle) et non pollinisées (couvertes par un tulle) est effectuée le 2 août en même temps que le rythme d'activité et la production de nectar.

A certaines heures de la journée, dix fleurs de chaque morphes sont prélevées et trempées trois fois dans l'alcool à 70%. La proportion relative de grains de pollen est ensuite comptée au microscope.

4.4. Etude des caractéristiques éthologiques

4.4.1. Taux de visite

Le but de cette manipulation est d'observer les comportements et les stratégies de butinage des différents pollinisateurs. Cette méthode d'observation permet de savoir si la vitesse de butinage de *Melitta nigricans* est plus rapide et mieux adaptée que celle des autres pollinisateurs.

Pour cela, deux parcelles de terrain sur la station n°12 sont délimitées par de fines cordes pour faire les observations. Ces parcelles se trouvent sur des endroits dont la densité en *Lythrum* est élevée.

La parcelle 1 mesure environ 5,8 m² et la parcelle 2 mesure 7,8 m².

Ces observations sont effectuées à trois reprises:

- 27 juillet 2005 de 11h à 14h;
- 30 juillet 2005 de 10h20 à 12h55;
- 1^{er} août 2005 de 11h à 16h20.

Avant chaque nouvelle campagne d'observations, le nombre de grappes en fleurs par parcelle est compté. Lors de chaque nouvelle observation, la température et l'humidité relative sont mesurées.

Les observations se font durant un quart d'heure toutes les heures. Cette technique nécessite deux observateurs car le nombre de fleurs butinées et le nombre de grappes visitées doivent être comptés. A partir du moment où un insecte entre dans les limites de la parcelle, le chronomètre est mis en route et le comptage des fleurs et des grappes commence. On arrête la mesure du temps quand l'insecte sort des limites de la parcelle.

4.4.2. Analyse palynologique

Le but de cette manipulation est d'évaluer la fidélité des différents pollinisateurs à *Lythrum salicaria* L. Pour cela, le pollen collecté est analysé de manière qualitative sur différents individus de la réserve d'Hensies. Ces prélèvements sont effectués à différents moments durant les mois de juillet et août, et seulement sur des spécimens qui butinent *Lythrum salicaria* L. Cette opération ne porte pas préjudice à l'individu car celui-ci est maintenu dans un tube de contention pendant que le pollen est prélevé délicatement au moyen d'un cure-dent. L'insecte est ensuite relâché. Les pelotes de pollen récoltées sont stockées au congélateur en attendant leur analyse.

Ces pollens sont ensuite comparés à 8 échantillons de pollen témoins prélevés sur les plantes majoritairement présentes sur le site.

Ces échantillons de pollen sont prélevés sur: *Lysimachia vulgaris*, *Symphytum officinale*, *Lythrum salicaria*, *Melilotus alba*, *Hypericum perforatum*, *Senecio inaequidens*, *Echium vulgare* et *Dipsacus fullonum*.

Cette analyse palynologique requiert un traitement chimique acétolytique qui est constitué de 9 parts d'anhydride acétique pour 1 part d'acide sulfurique rajouté goutte à goutte. Ce traitement permet d'enlever tout l'exine qui entoure les grains de pollen (Namur *et al.*, 2005).

Les pelotes de pollen sont disposées durant 30 minutes au minimum dans un tube Ependorf rempli d'acide acétique glacial.

Une centrifugation à 2400 tours par minute est réalisée et cela pendant 5 minutes. Le surnageant est enlevé pour récupérer le culot qui contient les pollens à analyser.

Une solution acétolytique est rajoutée au culot. Le tube est agité et secoué pour favoriser la dissolution. Le tube est placé au bain marie jusqu'à ce que la température

d'ébullition soit atteinte (le tube doit être remué occasionnellement). Quand cette température est atteinte, le bain marie est arrêté et les tubes sont laissés à refroidir dans le bain durant 15 minutes.

La solution acétolytique est évacuée par centrifugation durant 5 minutes à 2400 tours par minute. Le culot est nettoyé avec une solution d'eau et d'alcool à 95% (3:1). Le surnageant est évacué par une centrifugation de 5 minutes à 2400 tours par minute et séché pendant une nuit.

Ce culot est ensuite observé grâce à son montage avec de la gélatine glycéinée sur lame microscopique.

Pour 30 cm³ de gélatine, il faut ramollir 7 g de gélatine dans 25 ml d'eau distillée pendant 2 heures. Ensuite, 20 ml de glycérine pure et 1 ml de phénol sont rajoutés pour éviter la moisissure. Le récipient est chauffé légèrement en agitant pendant 1 minute. Ensuite, le mélange est versé dans une boîte de pétri.

Pour le montage, 1 mm³ de gélatine glycéinée est prélevé à l'aide d'une pince. Cette gélatine est frottée au culot séché pour ramasser les grains de pollen. Le morceau de gélatine est déposé sur une lame chauffée légèrement pour provoquer la fusion de la gélatine et la formation d'une goutte de 5 mm de diamètre maximum. La gélatine est couverte avec une lamelle couvre-objet tant qu'elle est encore liquide. De la paraffine très chaude est coulée sur le bord de la lamelle chauffée pour conserver l'échantillon. La lamelle est tournée vers le bas pendant son refroidissement.

La quantité de pollen de *Lythrum* trouvée dans les pelotes est calculée en comptant le pourcentage de grains de *Lythrum* présent dans la pelote. Pour faciliter le comptage, des photos au microscope sont prises à un grossissement de 100. Sur chaque photographie numérique, un quadrillage de 12 carrés identiques est effectué. Un carré parmi les douze est tiré au hasard à l'aide du logiciel R-commander. Ce carré est utilisé pour le comptage.

4.5. Analyse des données

4.5.1. Logiciels utilisés

Pour le stockage des données et les différentes opérations mathématiques le logiciel EXCEL est utilisé.

La gestion des relevés phyto-sociologiques et des données de CMR est effectuée à l'aide de Data Fauna Flora version 2.1.4. (Barbier *et al.*, 2000).

L'analyse statistique est effectuée au moyen du logiciel NT SYS version 2.02.

4.5.2. Tests

4.5.2.1. Test t de Student

Le test t de Student (Siegel & Castellan, 1988) est un test utilisé pour les mesures paramétriques. Il est utilisé pour les tests de significativité de la comparaison de deux moyennes. Son utilisation est utile pour comparer les mesures morphologiques des pollinisateurs et des trois morphes de *Lythrum*.

Le but de son utilisation est de voir si il existe une différence significative entre les moyennes des mesures morphologiques effectuées sur les insectes et sur les trois morphes de *Lythrum*.

Le principe du test t de Student est de tester une hypothèse selon laquelle les deux moyennes sont égales, cette hypothèse est rejetée ou non selon les résultats obtenus. Pour cela, il faut comparer une valeur observée à une valeur critique définie en fonction du degré de signification choisi.

Si la valeur observée est supérieure à la valeur de la table alors la différence est significative et est notée *, **, *** selon les seuils choisis.

Si la valeur observée est inférieure à la valeur de la table alors la différence est non significative et est notée NS.

Pour effectuer ce test, il faut respecter les conditions d'application:

- échantillonnage aléatoire;
- observations indépendantes;
- distribution normal.

4.5.2.2. Test de Wilcoxon Mann-Whitney

Le test de Wilcoxon Mann-Whitney (Siegel & Castellan, 1988) est un test utilisé pour les mesures non paramétriques qui ne suivent pas une distribution normale. Il est utilisé pour les tests de significativité de la comparaison de deux moyennes. Son utilisation est utile pour comparer les mesures des rapports des charges de pollen.

Le but de son utilisation est de voir si il existe une différence significative entre les moyennes des rapports des charges de pollen de chaque pollinisateur.

Le principe du test de Wilcoxon Mann-Whitney est identique à celui du test t sauf qu'il peut s'appliquer à des distributions non normales ou inconnues.

4.5.2.3. Test de Kolmogorov-Smirnov

Le test de Kolmogorov-Smirnov (Siegel & Castellan, 1988) est un test qui permet de comparer les distances entre les différents individus. Son utilisation est pertinente pour comparer les rythmes d'activité des différents pollinisateurs et son but est d'estimer si il existe une différence entre les rythmes d'activité des pollinisateurs.

Le test de Kolmogorov-Smirnov ne fait pas d'hypothèse sur la distribution des données, c'est un test cumulatif et non paramétrique. L'hypothèse nulle est rejetée si l'écart maximum, D_{max} , entre les données cumulées et la distribution normale cumulée dépasse une valeur critique, définie en fonction du degré de signification choisi.

4.5.2.4. Analyse en Composantes Principales

L'analyse en composantes principales permet de déterminer quelle est la plus grande part de variance que l'on peut trouver dans un groupe composé de n objets, ainsi que les variables qui sont responsables de cette variance (Legendre & Legendre, 2004).

Les matrices utilisées pour effectuer cette analyse sont tirées de la matrice des données brutes.

5. Résultats

5.1. Pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L.

Le tableau III est obtenu grâce au comptage des individus capturés sur *Lythrum salicaria* L. durant les six jours du rythme d'activité.

Tableau III. Liste des différents taxons observés sur *Lythrum salicaria* L.

Taxons	Nombre de femelles	Nombre de mâles	Somme	Effectif relatif
Apidae				
- <i>Apis mellifera</i>	187	0	187	18,2%
- <i>Bombus pascuorum</i>	165	2	167	16,2%
- <i>Terrestribombus</i>	23	25	48	4,7%
- <i>Bombus lapidarius</i>	1	0	1	0,1%
- <i>Anthophora</i> sp.			2	0,2%
Melittidae				
<i>Melitta nigricans</i>	86	25	111	10,8%
Halictidae			29	2,8%
Megachilidae			5	0,5%
Pieridae			17	1,6%
Syrphidae			461	44,9%
TOTAL			1028	100%

La majeure partie des visiteurs est représentée par la famille des Syrphidae. Cette famille représente plus de 44% des effectifs totaux observés. La contribution des Syrphidae à la pollinisation est médiocre par rapport à celle des Apoïdes (Waser & Ollerton, 2006). Ceux-ci ne sont donc pas considérés comme pollinisateurs principaux de *Lythrum salicaria* L. lors de cette étude basée principalement sur les pollinisateurs appartenant à la famille des Apoïdes.

On constate que *Lythrum salicaria* L. attire également des pollinisateurs tel que des Megachilidae, des Halictidae et des Pieridae mais ceux-ci ne représentent que 5% des pollinisateurs.

Les Hyménoptères pollinisateurs les plus fréquemment rencontrés sur *Lythrum salicaria* L. sont *Apis mellifera* (Apidae), *Bombus pascuorum* (Apidae) et *Melitta nigricans* (Melittidae). La famille des Apidae représente 39% des effectifs totaux et les Melittidae, 11%. Ce sont ces pollinisateurs qui intéressent en particulier la présente étude.

5.2. Caractéristiques morphologiques

5.2.1. Morphologie florale

5.2.1.1. Description

On constate que la longueur des étamines longues et le périmètre de la corolle augmentent avec la diminution de la longueur du style, que les longueurs des styles des trois morphes sont très différents et sans intermédiaires et que la longueur des pétales et la profondeur de la corolle ne varient pas beaucoup d'une morphe à l'autre (Tab.IV).

Le tableau brut des mesures morphométriques effectuées sur *Lythrum salicaria* L. se trouve en annexe (Annexe II).

Tableau IV. Moyennes \pm écart-type des mesures morphologiques de *Lythrum salicaria* L.

	Longueur des étamines longues (mm)	Longueur des étamines courtes (mm)	Longueur du style (mm)	Longueur des pétales (mm)	Profondeur de la corolle (mm)	Périmètre de la corolle (mm)
Style long (n=30)	5,85 \pm 0,57	2,88 \pm 0,35	8,38 \pm 0,74	8,38 \pm 1,03	6,3 \pm 0,64	6,28 \pm 0,61
Style moyen (n=30)	8,83 \pm 0,87	2,6 \pm 0,76	4,48 \pm 0,72	8,2 \pm 1,02	6,3 \pm 0,83	6,4 \pm 0,76
Style court (n=30)	9,3 \pm 0,94	5,85 \pm 0,82	1,34 \pm 0,23	8 \pm 1,14	6,45 \pm 0,7	6,65 \pm 0,67

5.2.1.2. ACP

Pour mettre en évidence l'existence de trois morphes qui se distinguent par certains caractères, une ACP est effectuée, en tant que méthode exploratoire, sur base des six caractères mesurés (Fig. 14).

La variance expliquée par l'axe 1 contribue pour 42,47% à la variance du jeu de données et l'axe 2 contribue pour 27,64%. Les 2 premiers axes sont donc choisis car ils expliquent une grande proportion de la variance.

Les trois morphes s'ordonnent linéairement suivant l'axe 1 qui est influencé positivement par la longueur des étamines courtes et longues et négativement par la longueur du style. Cette analyse montre également qu'il n'existe pas d'individus avec des morphologies intermédiaires et que les groupes sont bien distincts.

D'après ces observations, seul l'axe 1 permettrait d'ordonner les objets en 3 groupes.

Cette analyse montre que les trois morphes peuvent se distinguer uniquement sur base de trois caractères: la longueur du style ainsi que la longueur des étamines longues et courtes.

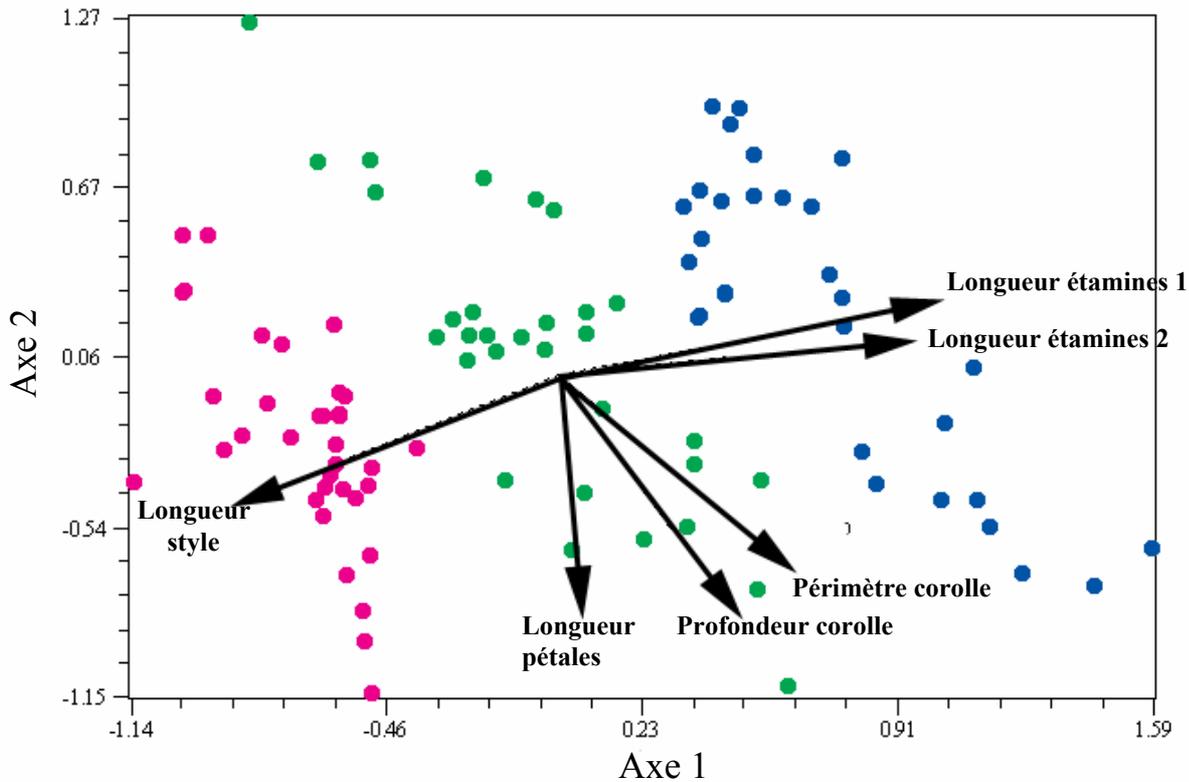


Figure 14. Analyse en composantes principales. Projection des individus et des facteurs sur les deux premiers axes. Les points roses représentent les fleurs à style court. Les points verts représentent les fleurs à style moyen. Les points bleus représentent les fleurs à style long.

5.2.1.3. Test d'égalité de moyennes pour les caractères morphologiques

Les six caractères morphologiques mesurés sur *Lythrum salicaria* L. sont testés individuellement par un test t de Student.

5.2.1.3.1. Test d'égalité de moyennes sur les étamines les plus longues

On constate que la longueur des étamines les plus longues est significativement différente pour les morphes à style moyen et long et les morphes à style moyen et court mais ce n'est pas le cas pour les morphes à style court et moyen (Tab. V).

Tableau V. Résultats des tests de comparaison de moyennes pour la longueur des étamines les plus longues

	Style long (5,85 ± 0,57mm)	Style moyen (8,83 ± 0,87mm)	Style court (9,3 ± 0,94mm)
Style long			
Style moyen	**		
Style court	**	NS	

5.2.1.3.2. Test d'égalité de moyennes sur les étamines les plus courtes

La longueur des étamines les plus courtes est significativement différente pour les morphes à style court et long et les morphes à style court et moyen mais pas pour les morphes à style moyen et court (Tab VI).

D'après ces résultats, les fleurs à style moyen et court possèdent des étamines longues du même ordre de grandeur. Par contre, pour la longueur des étamines les plus courtes, ce sont les fleurs à style moyen et long qui possèdent des longueurs équivalentes.

Tableau VI. Résultats des tests de comparaison de moyennes pour la longueur des étamines les plus courtes

	Style long (2,88 ± 0,35mm)	Style moyen (2,6 ± 0,76mm)	Style court (5,85 ± 0,82mm)
Style long			
Style moyen	NS		
Style court	**	**	

5.2.1.3.3. Test d'égalité de moyennes sur la longueur des styles

Les tests révèlent que, comme prévu, la longueur des styles est significativement différente pour les trois morphes.

5.2.1.3.4. Test d'égalité de moyennes sur la longueur des pétales et la profondeur de la corolle

Ces caractères morphologiques ne sont pas différents pour les trois morphes et donc ne varient pas selon la morphologie considérée.

5.2.1.3.5. Test d'égalité de moyennes sur le périmètre de la corolle

Il existe une différence significative entre les périmètres des corolles des fleurs à style long et à style court mais pas entre les fleurs à style moyen et long ni entre les fleurs à style moyen et court (Tab. VII).

Tableau VII. Résultats des tests de comparaison de moyennes pour le périmètre de la corolle

	Style long (6,28 ± 0,61mm)	Style moyen (6,4 ± 0,76mm)	Style court (6,65 ± 0,67mm)
Style long			
Style moyen	NS		
Style court	**	NS	

Ces résultats montrent que, mis à part la longueur des styles et des étamines, les trois morphes ont une morphologie assez semblable.

5.2.2. Morphologie des pollinisateurs

5.2.2.1. Description

Les tableaux bruts des mesures morphologiques effectuées sur les différents pollinisateurs se trouvent en annexe (Annexe III). Les moyennes et les écart-types de ces mesures brutes se trouvent dans le tableau VIII.

Tableau VIII. Moyennes des mesures morphométriques des différents pollinisateurs

Taxons	Largeur du thorax (mm)	Largeur de tête (mm)	Longueur de la langue (mm)
<i>Apis mellifera</i> (n=30)	3,59±0,54	3,85±0,17	5,43±0,59
<i>Bombus pascuorum</i> (n=19)	4,74±0,4	3,8±0,25	8,35±1,14
<i>Melitta nigricans</i> (n=17)	3,93±0,26	3,58±0,12	2,96±0,21

D'après le tableau, les moyennes des mesures de largeur de thorax des trois taxons étudiés sont différentes. *Apis mellifera* présente une largeur de thorax plus faible que *Melitta nigricans* qui est elle-même plus faible que celle de *Bombus pascuorum*. Les moyennes des mesures de largeur de la tête sont également différentes. La largeur de la

tête de *Melitta nigricans* est plus faible que celle de *Bombus pascuorum* qui est elle-même plus faible qu'*Apis mellifera*.

5.2.2.2. ACP

Une ACP a été réalisée sur base des caractères morphologiques des différents taxons étudiés (Fig. 15).

La variance expliquée par l'axe 1 explique une grande part de la variance du jeu de données.

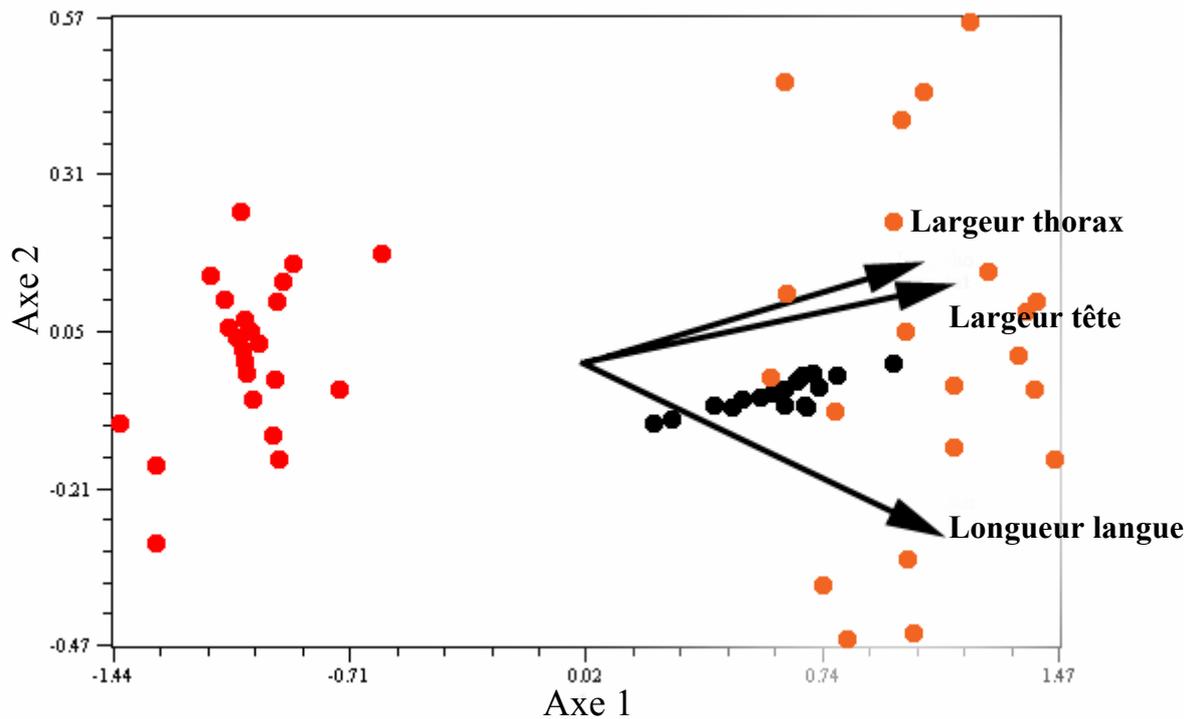


Figure 15. Analyse en composantes principales. Projection des individus et des facteurs sur les 2 premiers axes. Les points rouges représentent *Apis mellifera*. Les points oranges représentent *Bombus pascuorum*. Les points noirs représentent *Melitta nigricans*

La projection des individus et des facteurs sur l'axe 1 montre que les objets s'ordonnent selon deux groupes: un groupe d'*Apis mellifera* et un groupe contenant *Bombus pascuorum* et *Melitta nigricans*. Les vecteurs « largeur du thorax », « largeur de la tête » et « longueur de la langue » influencent fortement et positivement l'axe 1. Le vecteur longueur de la langue influence plus fortement *Bombus pascuorum* et *Melitta nigricans* que sur *Apis mellifera*.

5.2.2.3. Test d'égalité de moyennes pour les différents caractères morphologiques des taxons étudiés

Le test d'égalité de moyennes utilisé est le test t de Student. Pour chaque caractère morphologique, un test de comparaison de moyennes est effectué.

Les largeurs du thorax, de la tête et la longueur de la langue sont hautement significativement différentes pour les trois taxons étudiés. Chacun des caractères morphologiques considérés un à un permet une bonne distinction des trois taxons étudiés.

5.2.3. Comparaison de la morphologie florale et des pollinisateurs

Un test t de Student permet de comparer la largeur de la tête au diamètre de la corolle et la longueur de la langue à la profondeur de la corolle du *Lythrum salicaria L.*

5.2.3.1. Comparaison de la largeur de la tête au diamètre de la corolle

Pour effectuer cette comparaison, 30 mesures de profondeur de corolle sont tirées aléatoirement parmi les 90 mesurées. Ce tirage aléatoire parmi les trois morphes est permis car les profondeurs de corolle ne sont pas différentes selon la morphe considérée.

Les résultats du test t de Student montrent que le diamètre de la corolle est significativement différent de la largeur de la tête des trois taxons étudiés

5.2.3.2. Comparaison de la longueur de la langue à la profondeur de la corolle

Pour le test de comparaison de moyenne de la longueur de la langue et de la profondeur de la corolle, un tirage aléatoire des mesures est, également, effectué parmi les 90 mesures.

Les résultats du test t de Student montrent que la profondeur de la corolle est significativement différente de la longueur de la langue des trois pollinisateurs.

5.2.4. Mesure de la quantité relative de pollen récolté

5.2.4.1. Description

L'ensemble des mesures effectuées sur les trois taxons étudiés se trouve en annexe (Annexe IV). Les médianes des mesures se trouvent dans le tableau (Tab IX).

Le tableau (IX) montre que la charge de pollen récolté sur *Lythrum salicaria* L. par *Bombus pascuorum* est faible comparée à celle récoltée par *Apis mellifera* et *Melitta nigricans*. Les médianes des rapports de charge de pollen sont très différentes selon le taxon étudié.

5.2.4.2. Test de médianes

Les médianes des rapports de charge de pollen récolté sont testées par un test de Wilcoxon Mann-Whitney qui s'applique à une distribution soupçonnée être non normale. Il n'existe pas de différence significative entre les charges de pollen portées par *Apis mellifera* et *Melitta nigricans*. Par contre, il existe une différence significative entre les charges portées par *Melitta nigricans* et *Bombus pascuorum* et *Apis mellifera* et *Bombus pascuorum* (Tab.IX).

Tableau IX. Test de Wilcoxon-Mann Whitney sur le rapport poids/charge de pollen

	<i>Apis mellifera</i> (6,68 ± 8,19mg)	<i>Bombus pascuorum</i> (0,67 ± 4.2mg)	<i>Melitta nigricans</i> (7.69±13.21mg)
<i>Apis mellifera</i> (n=30)			
<i>Bombus pascuorum</i> (n=21)	***		
<i>Melitta nigricans</i> (n=19)	NS	***	

5.3. Etude des caractéristiques phénologiques

5.3.1. Phénologie annuelle

5.3.1.1. Phénologie de *Lythrum salicaria* L.

L'établissement de la phénologie de *Lythrum salicaria* L. montre un pic d'abondance du nombre de fleur et du nombre de grappes en fleurs au alentour du 9 août (Fig. 16).

5.3.1.2. Evolution des effectifs totaux des taxons étudiés

Lors de la période d'observation, on constate que les pics d'abondance des trois taxons étudiés sont différents dans le temps. Le pic d'abondance de *Melitta nigricans*

s'observe le 10 août. Le pic d'abondance d'autres espèces s'observe le 20 juillet pour *Apis mellifera* et le 13 juillet pour *Bombus pascuorum* (Fig.17).

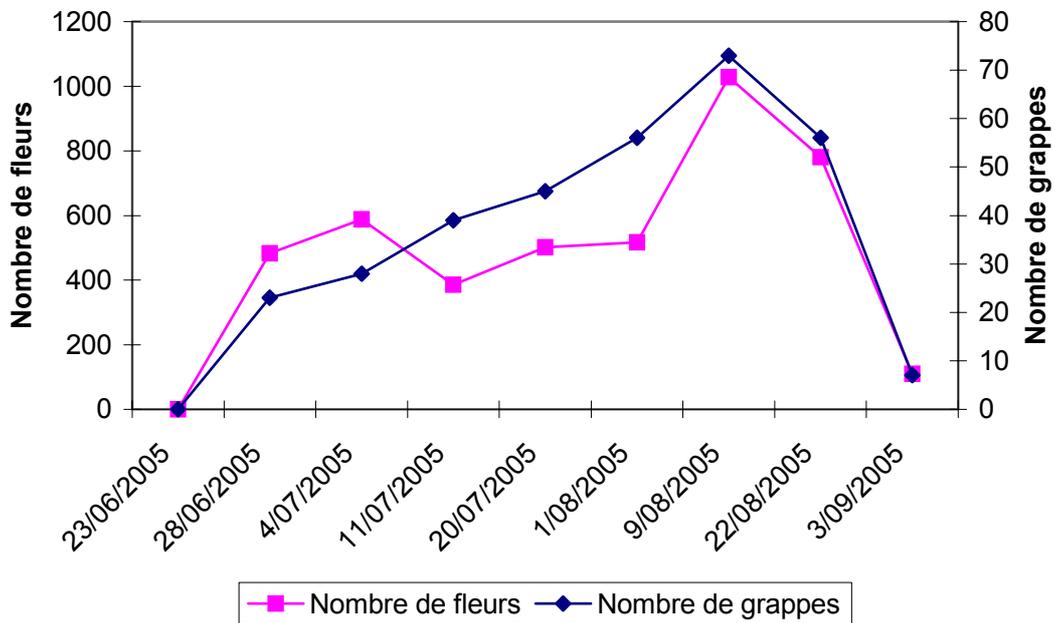


Figure 16. Phénologie de *Lythrum salicaria* L. (données originales).

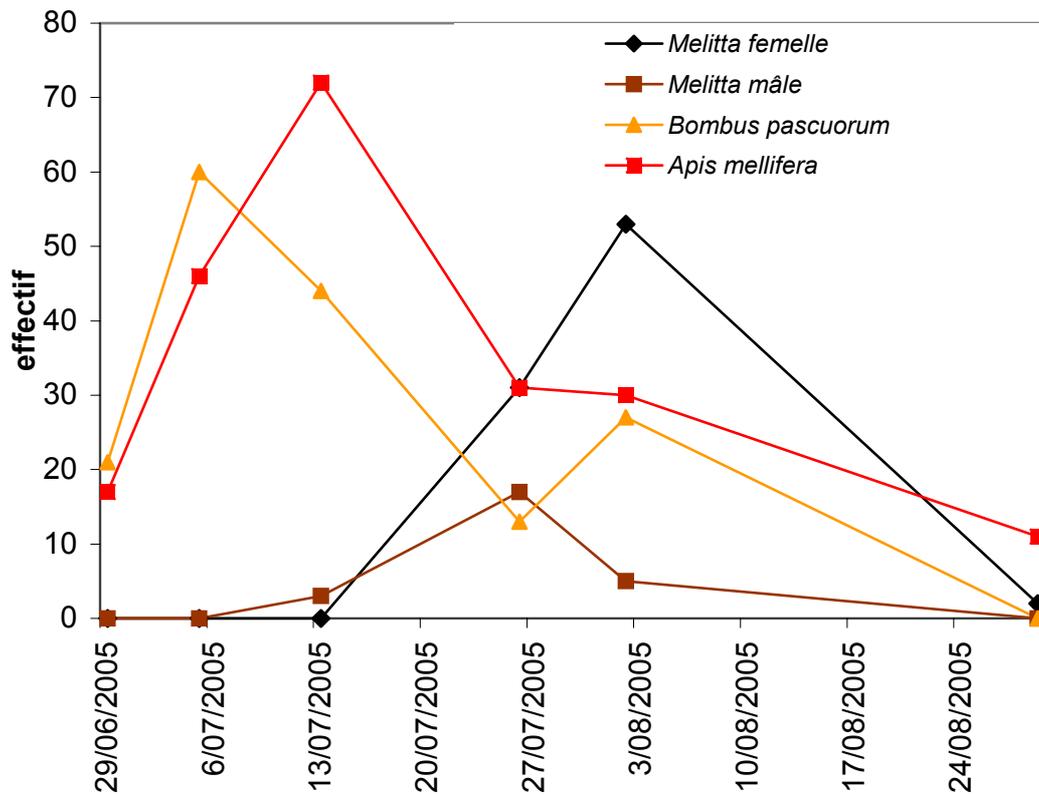


Figure 17. Evolution des effectifs totaux des taxons étudiés durant la période estivale.

5.3.1.3. Comparaison des phénologies

Les pics d'abondance de *Melitta nigricans* et *Lythrum salicaria* L. coïncident dans le temps (Fig.18).

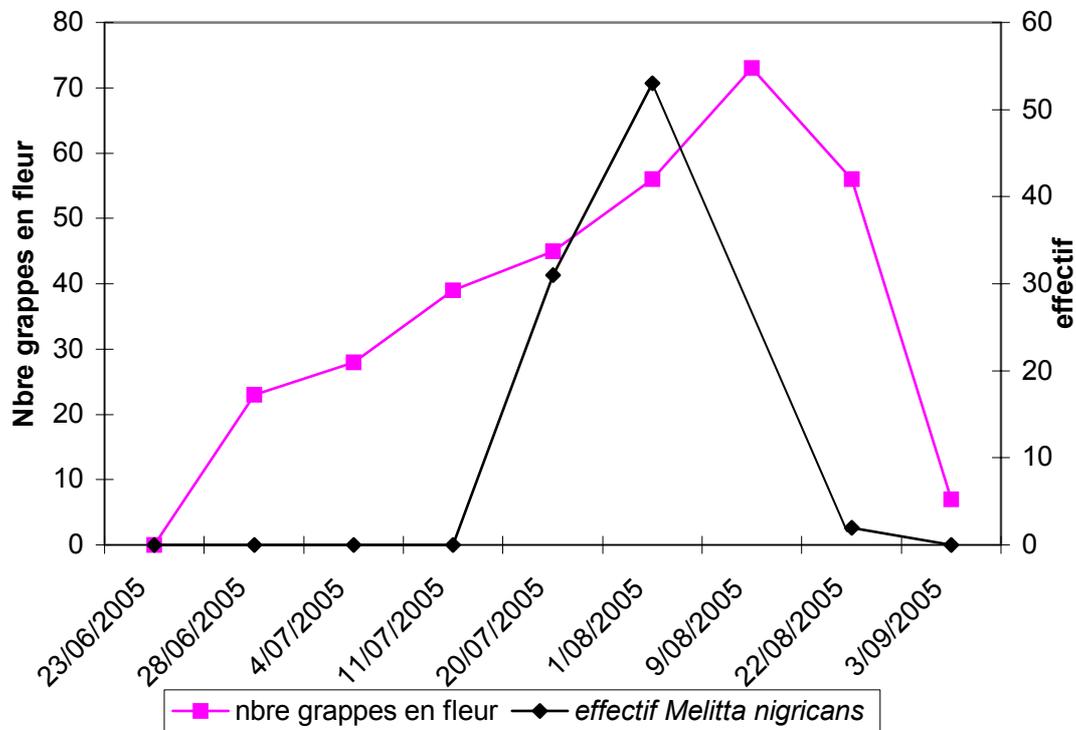


Figure 18. Comparaison des phénologies de *Melitta nigricans* et *Lythrum salicaria* L.

5.3.2. Phénologie journalière

5.3.2.1. Production de nectar

Il n'a pas été possible de mesurer la production journalière de nectar. Les micro capillaires utilisés (minicaps 5µl) ne semblent pas être adaptés au prélèvement de nectar sur *Lythrum salicaria* L. Les résultats obtenus sont très variables et diffèrent fortement de la production de nectar recensé par Comba *et al.* (1999) (Fig.8).

5.3.2.2. Production de pollen

La production de pollen est effectuée le 2 août 2005 à partir de 9h15. Le graphe de la production relative de pollen (en %) est établi grâce au calcul de la production de pollen à un moment donné par rapport à la quantité de pollen totale produite au cours de la journée. Ce graphe de pollen par *Lythrum salicaria* L. (Fig.19) montre que la production est

élevée en début de matinée et diminue progressivement au cours de la journée pour être nulle en soirée. La production relative de pollen des fleurs pollinisées et non pollinisées diminue de la même façon au niveau qualitatif. Par contre, les valeurs quantitatives sont différentes.

On constate que la production relative de pollen diminue en même temps que l'humidité relative (HR%).

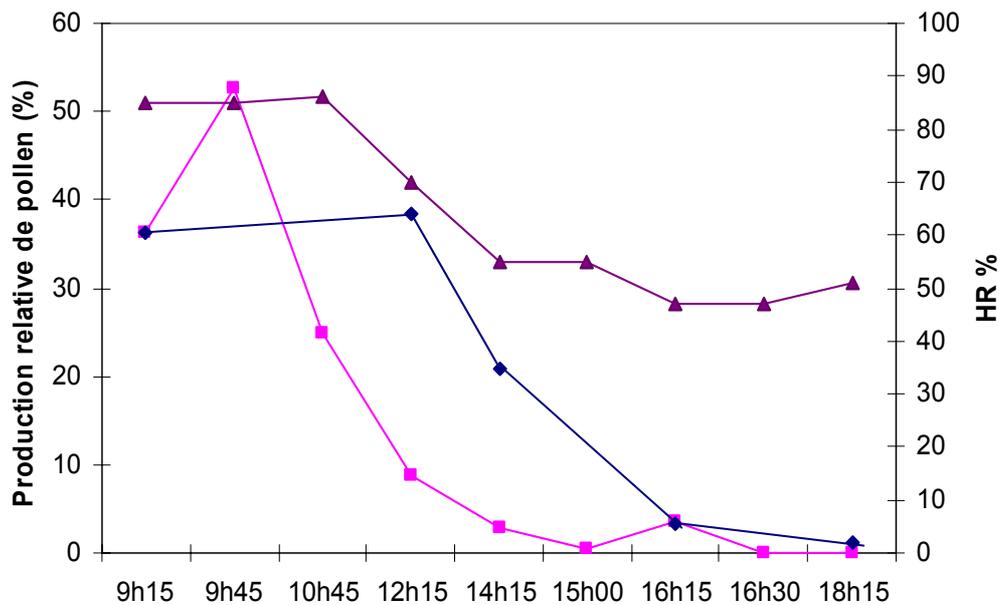


Figure 19. Production relative de pollen par *Lythrum salicaria* L. le 2 août 2005. La courbe rose représente la production relative de pollen par des fleurs non couvertes, la courbe bleue représente la production relative de pollen par des fleurs couvertes et la courbe violette représente la variation de l'humidité relative au cours de la journée

5.3.2.3. Rythme d'activité

Parmi les mesures du rythme d'activité, la journée du 2 août 2005 est sélectionnée pour caractériser le rythme d'activité journalier des différents taxons étudiés sur *Lythrum salicaria* L. L'établissement du rythme d'activité de *Melitta nigricans* permet d'observer que les pics d'activité des mâles et des femelles sont différents dans le temps. De plus, l'activité de récolte du pollen et du nectar diffère également dans le temps. On constate que la courbe d'activité des mâles suit la courbe d'activité des femelles qui récoltent le nectar mais que l'effectif des mâles est plus faible. Le pic d'activité maximal de récolte de pollen se situe aux alentours de 10h50. La récolte de pollen s'effectue surtout en fin de matinée et pendant l'heure de midi. A partir de 13h, la récolte de pollen diminue fortement jusqu'à s'arrêter après 15h. Par contre, à cette heure là, l'activité de récolte du nectar est notable (Fig.20).

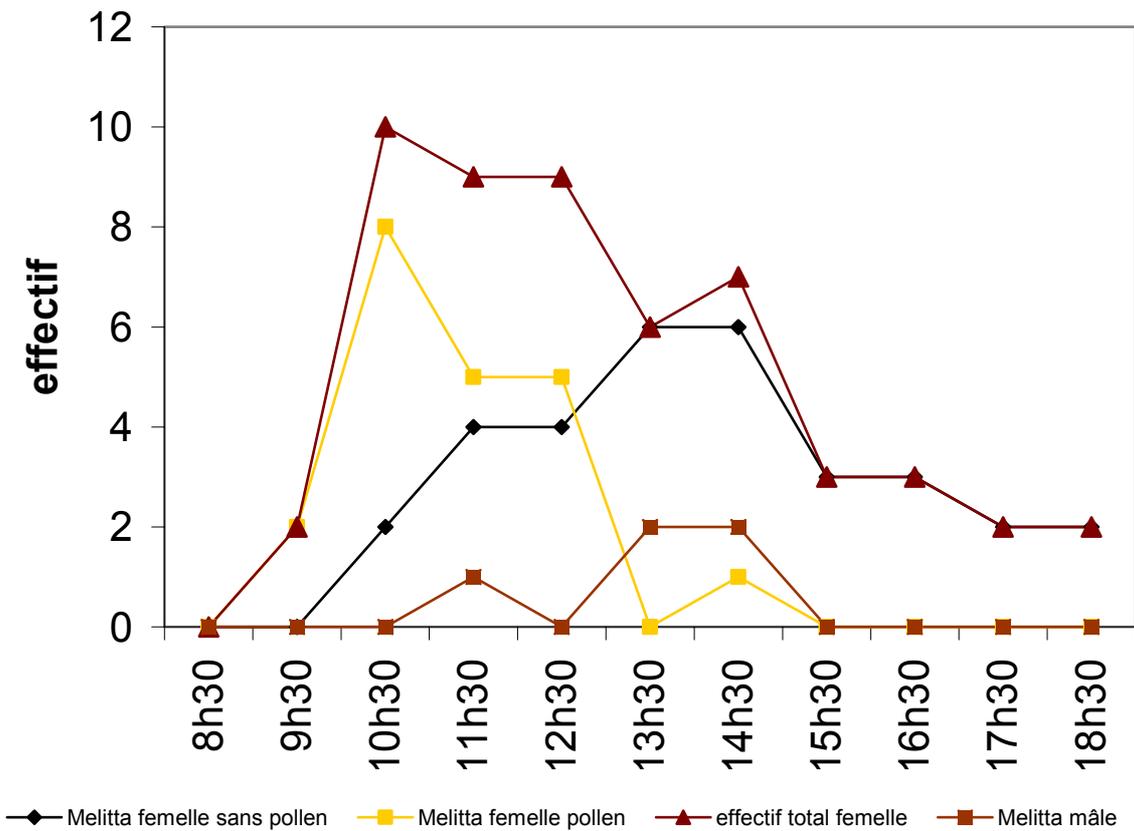


Figure 20. Rythme d'activité de *Melitta nigricans* le 2 août 2005.

Selon certains auteurs, l'évolution des températures peut avoir une influence sur le rythme d'activité des pollinisateurs au cours de la journée (Fig.21).

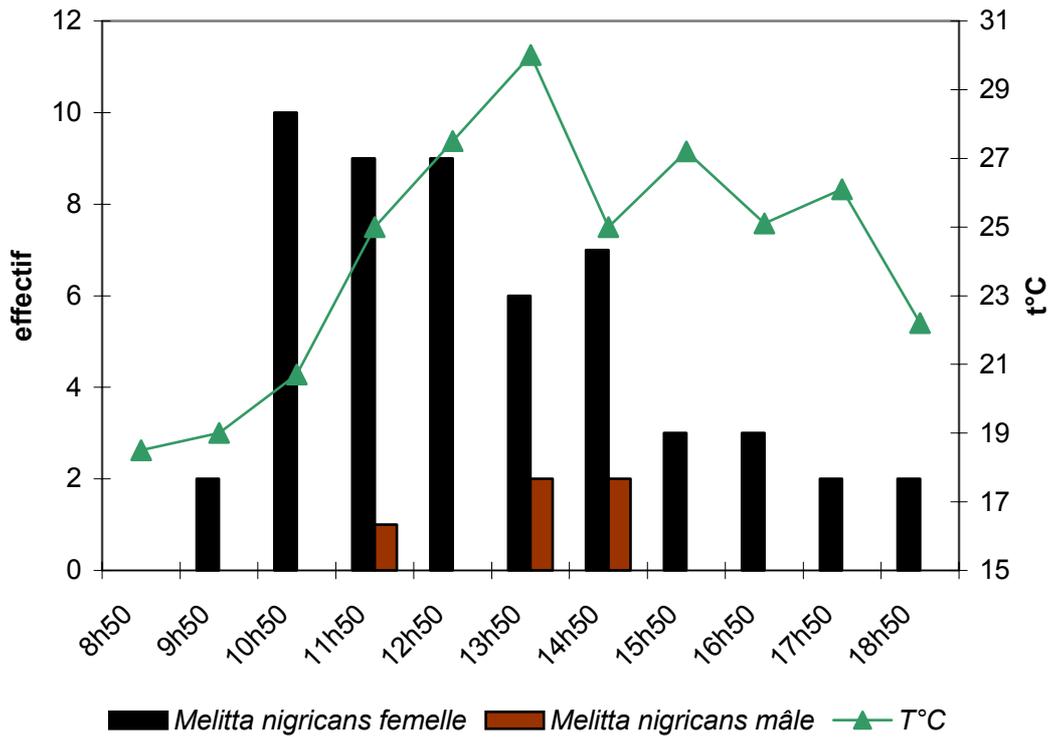


Figure 21. Evolution des effectifs de *Melitta nigricans* et des températures journalières.

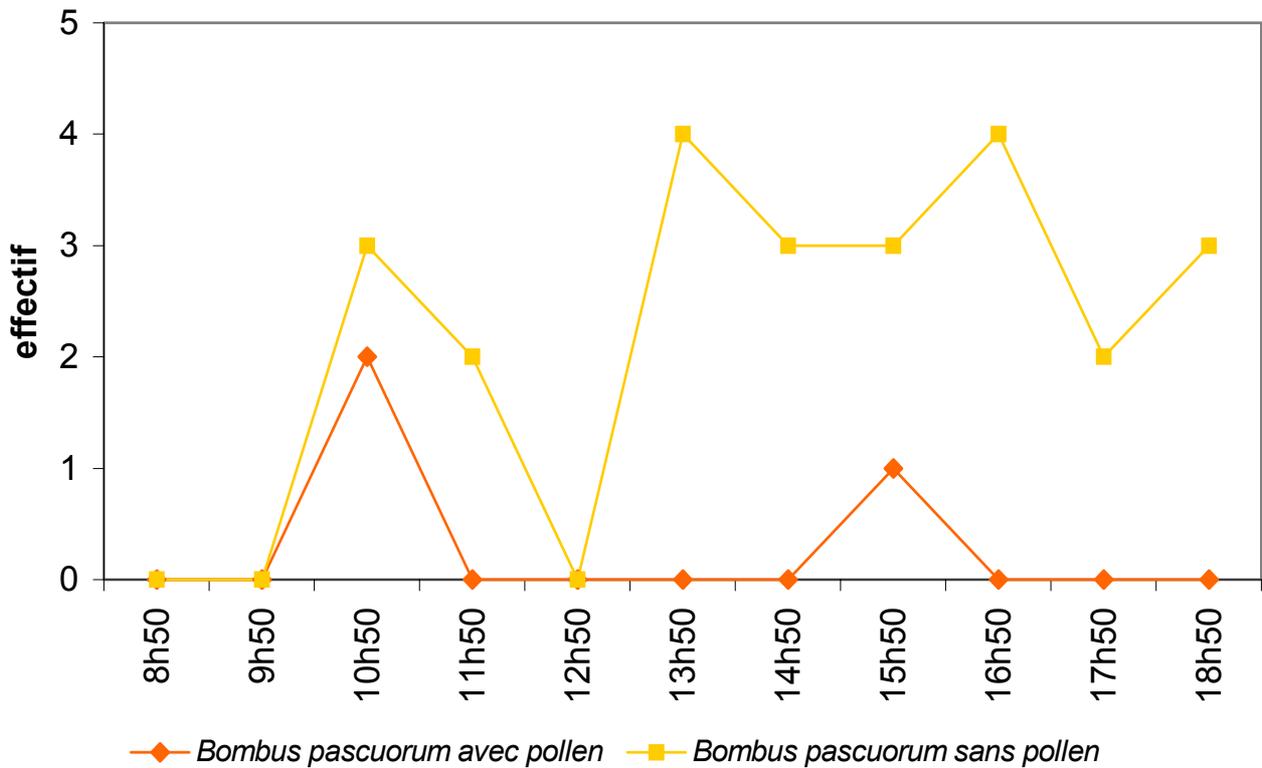


Figure 22. Rythme d'activité de *Bombus pascuorum*.

Peu de *Bombus pascuorum* mâles ont été observés. Le rythme d'activité de *Bombus pascuorum* est variable durant la journée et une diminution de l'activité de récolte est observée durant l'heure de midi contrairement à *Melitta nigricans* (Fig.22). Peu d'observations concernant la récolte de pollen sont enregistrées et donc, il serait superflu d'émettre une hypothèse quant à une différence temporelle de la récolte de pollen.

Comme pour *Melitta nigricans*, le pic d'activité d'*Apis mellifera* L. se situe en fin de matinée et l'activité la plus intense se déroule durant l'heure de midi (Fig. 23).

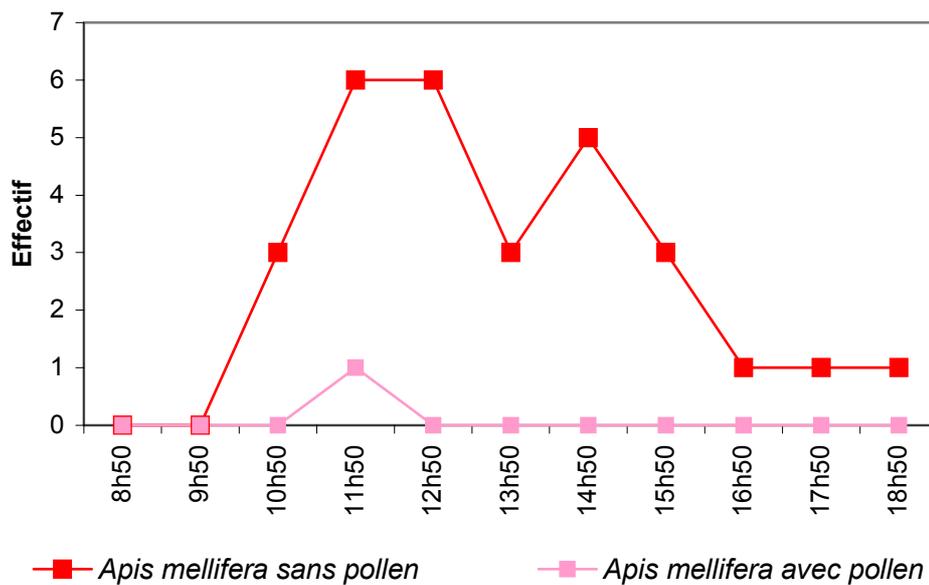


Figure 23. Rythme d'activité d'*Apis mellifera*.

Un test de Kolmogorov-Smirnov est effectué sur les rythmes d'activité des taxons étudiés. Il n'existe pas de différence entre les rythmes d'activité de *Melitta nigricans* et de *Bombus* et de *Melitta nigricans* et d'*Apis mellifera* par contre, les rythmes d'activité d'*Apis mellifera* et *Bombus pascuorum* sont significativement différents.

5.4. Etude des caractéristiques éthologiques

5.4.1. Taux de visite

5.4.1.1. Description

Les mesures du nombre de fleurs butinées et le nombre de grappes visitées par les trois taxons étudiés se trouvent en annexe (Annexe VI).

Les taux de visite du nombre de fleurs par minute et du nombre de grappes par minute de *Melitta nigricans* et de *Bombus pascuorum* sont proches. Le taux de visite d'*Apis mellifera* est beaucoup plus faible que les deux autres taxons étudiés (Tab. XI).

5.4.1.2. Test d'égalité de moyennes

Le test d'égalité de moyennes utilisé est le test t de Student car la distribution des mesures de taux de visite est normale.

Il n'existe pas de différence significative entre les taux de visite de *Melitta nigricans* et de *Bombus pascuorum* (Tab. XI). Par contre, il existe une différence significative entre les taux de visite de *Bombus pascuorum* et *Apis mellifera* et les taux de visite de *Melitta nigricans* et *Apis mellifera*.

Tableau XI. Comparaison de moyennes du nombre de fleurs/min et du nombre de grappes/min

	<i>Apis mellifera</i> 17 ± 3 fleurs/min 7 ± 2 grappes/min	<i>Bombus pascuorum</i> 29 ± 7 fleurs/min 12 ± 6 grappes/min	<i>Melitta nigricans</i> 27 ± 11 fleurs/min 13 ± 8 grappes/min
<i>Apis mellifera</i> (n = 8)			
<i>Bombus pascuorum</i> (n = 30)	**		
<i>Melitta nigricans</i> (n = 30)	**	NS	

5.4.2. Proportion relative de pollen de *Lythrum salicaria* L. dans le pollen récolté par les trois taxons étudiés

Le pollen récolté par *Melitta nigricans* est constitué de 100% de pollen de *Lythrum salicaria* L. (Fig. 24). Le pollen d'*Apis mellifera* est principalement constitué de pollen de *Lythrum salicaria* L., sa proportion relative allant de 98 à 100%(Fig. 24). Par contre, la proportion de pollen de *Lythrum salicaria* L. observé dans les pelotes de pollen de *Bombus pascuorum* est très variable et varie de 0 à 93% (Fig. 24 et Annexe V).

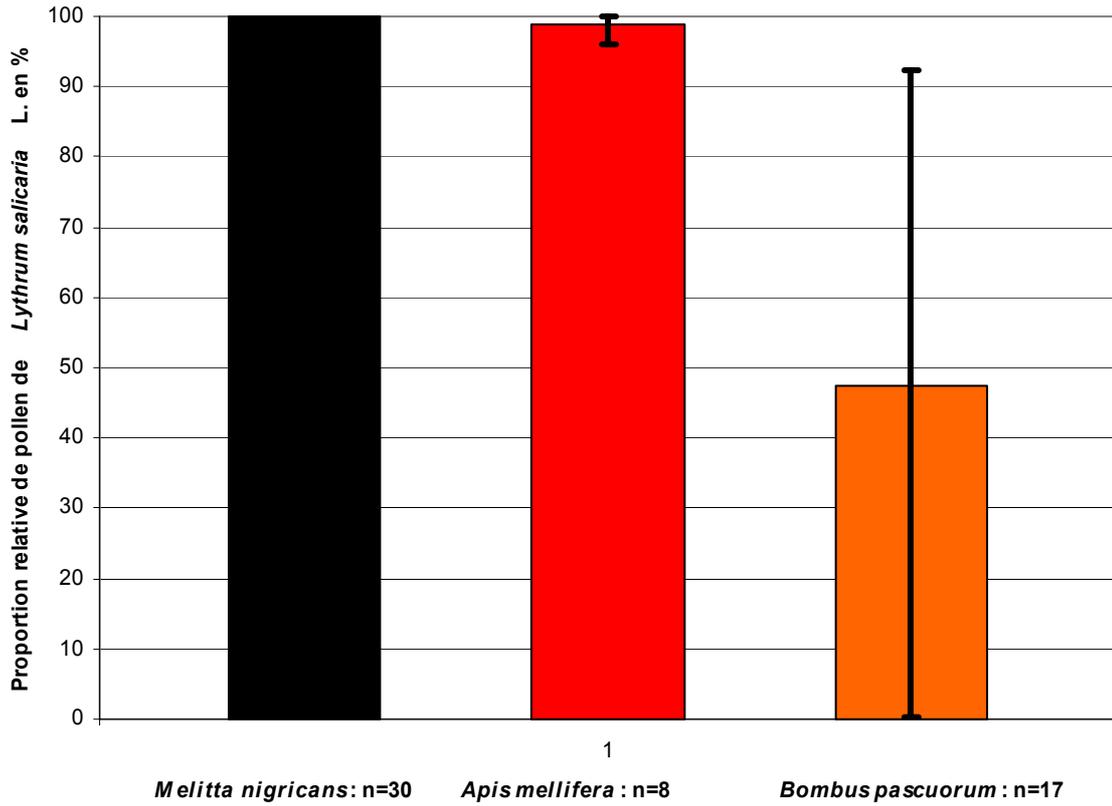


Figure 24. Proportion relative de pollen de *Lythrum salicaria* L. dans les pelotes de pollen des taxons étudiés. La barre d'erreur représente les valeurs minimales et maximales observées

6. Discussion

6.1. Pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L.

La présente étude confirme les précédentes observations effectuées par Ågren (1996), Batra *et al.* (1986), Levin (1970) et Levin & Kerster (1973) qui citent *Apis mellifera* et *Bombus* sp. comme pollinisateurs principaux de *Lythrum salicaria* L.

Les pollinisateurs comme les Megachilidae, les Halictidae et les Pieridae sont cités à plusieurs reprises dans les études de recensement des visiteurs de *Lythrum salicaria* L. (Anderson, 1995; Batra *et al.*, 1986; Levin, 1970 et Levin & Kerster, 1973). Nos observations montrent que leur abondance est faible. Nous ne les considérons pas comme des pollinisateurs fréquents sur *Lythrum salicaria* L.

Contrairement aux autres études, notre étude révèle que *Melitta nigricans* est un pollinisateur fréquent sur *Lythrum salicaria* L. Son abondance n'est pas à négliger car cette espèce représente 10,8% des effectifs totaux.

La famille des Syrphidae est très abondante mais leur contribution à la pollinisation de *Lythrum salicaria* L. est médiocre. D'après Waser & Ollerton (2006), les Syrphidae déposent deux fois moins de grains de pollen par unité de temps que les bourdons. Leur faible capacité de transport de pollen par rapport aux bourdons est due à la pauvreté de leur pilosité et à la morphologie simple de leurs soies alors qu'elles sont fortement barbues chez les Apoidea. Cette conformation barbue des soies des Apoidea permet de mieux transporter le pollen.

6.2. Caractéristiques morphologiques

6.2.1. Morphologie florale

Comme on pouvait s'y attendre, l'ACP montre que les trois morphes s'ordonnent en trois groupes bien distincts. Il n'y a pas d'intermédiaires ni de recouvrements entre ceux-ci. La dispersion des individus dans les différents groupes est influencée surtout par trois des six mesures morphologiques étudiées (longueur des étamines les plus longues et les plus courtes, longueur du style). La considération d'un des trois caractères permet d'ordonner les fleurs dans les différentes morphes. Quelque soit la morphe, la longueur des pétales et la profondeur de la corolle ne varient pas. La présente étude ne confirme pas les observations de Comba *et al.* (1999). Ils observent des profondeurs de corolle

différentes selon les trois morphes. Cette différence est peut être à mettre en relation avec le faible nombre d'individus étudiés par ces derniers (douze individus par morphe).

6.2.2. Morphologie des pollinisateurs

Les mesures morphométriques des trois caractères, largeur de la tête et du thorax et longueur de la langue, diffèrent selon le pollinisateur considéré.

D'après le tableau des moyennes des mesures morphométriques (Tab.VIII), la largeur du thorax est plus grande que la largeur de la tête pour *Bombus pascuorum* et *Melitta nigricans*, par contre, ce n'est pas le cas pour *Apis mellifera*.

Les longueurs moyennes des langues d'*Apis mellifera* et de *Bombus pascuorum* sont nettement plus élevées que la longueur moyenne de la langue de *Melitta nigricans*. Ce résultat est cohérent car *Apis mellifera* et *Bombus pascuorum* sont des abeilles à langue longue et *Melitta nigricans* est une abeille à langue courte. Les résultats des mesures obtenues pour *Apis mellifera* correspondent aux mesures prises par Ruttner *et al.* (1978) où le proboscis étendu de l'ouvrière peut atteindre 5,3 à 7,2mm selon la race de l'abeille. Selon Winston (1993), la longueur de la langue diffère quelque peu selon les variétés d'abeilles domestiques considérées. La longueur du proboscis de *Apis mellifera* détermine en partie les fleurs que les ouvrières peuvent butiner puisque le proboscis doit pouvoir pénétrer très loin dans la corolle des fleurs pour sucer le nectar de la base de chaque fleur.

L'ACP ordonne les trois taxons étudiés en deux groupes distincts selon les trois mesures effectuées: un groupe qui comprend *Bombus pascuorum* et *Melitta nigricans* et un groupe qui contient *Apis mellifera*. Les analyses des mesures morphologiques montrent que ces trois caractères ordonnent les individus dans les différents groupes taxonomiques et donc, la considération d'un des trois caractères permet d'ordonner les individus dans les différentes groupes taxonomiques.

6.2.3. Morphologie florale et des pollinisateurs

Ces comparaisons montrent qu'il n'existe pas de concordance entre la morphologie de *Melitta nigricans* et la morphologie de sa plante hôte, *Lythrum salicaria* L. *Melitta nigricans* ne présente donc pas, à première vue, une morphologie mieux adaptée au butinage de *Lythrum salicaria* L. que les autres taxons étudiés, en tous cas en ce qui concerne les caractères morphologiques mesurés ici. Ces résultats montrent que l'insecte oligolectique n'est pas avantage, grâce à sa morphologie, par rapport aux autres pollinisateurs. Certaines espèces comme *Bombus gerstaeckeri* présente une morphologie qui les avantage, lors du butinage, par rapport aux autres pollinisateurs. En effet, cette espèce présente une longueur de proboscis qui correspond exactement à la profondeur de la corolle de la plante butinée, *Aconitum lycoctonum* (Ponchau, 2002). La corolle d'*Aconitum lycoctonum* est très longue et cette adaptation morphologique permet à *B. gerstaeckeri* de collecter le nectar facilement. Les adaptations morphologiques des pollinisateurs

spécialistes à leurs plantes hôtes peuvent être le résultat d'une coévolution entre les deux partis. La coévolution morphologique entre plante et insecte spécialiste est observée dans certains cas mais pas ici. L'exemple de *Rediviva* et *Diasca* énoncé plus haut illustre ce phénomène de coévolution.

Selon A. Müller (1996), quatorze espèces d'Apoïdes d'Europe centrale présentent des structures morphologiques adaptées à leur plante hôte. Ces structures peuvent être des organes de récolte du pollen localisés à des endroits précis. En général, les brosses de récolte du pollen se situent sur le basitarse ou sur une autre partie des pattes. Il observe que les brosses de récolte peuvent se situer sur d'autres parties du corps telles que le clypeus ou le front chez certains Masaridae et Halictidae (Fig.2). Cette adaptation facilite la récolte de pollen sur des fleurs nototribe comme des Lamiaceae ou des Scrophulariaceae.

Ces adaptations morphologiques ne se restreignent pas qu'aux pollinisateurs oligolectiques, certains insectes, hautement polylectiques comme des Megachilidae, présentent des adaptations à la récolte du pollen de certaines fleurs. Ces individus utilisent leurs dispositifs similaires à ceux des Masaridae cités plus haut mais seulement lorsqu'ils visitent certaines familles florales comme les Lamiaceae ou les Scrophulariaceae.

Chez d'autres espèces, aucune coévolution morphologique n'est observée malgré que ces espèces soient oligolectiques. C'est le cas chez *Andrena florea* qui est une espèce monolectique qui butine exclusivement sur *Bryonia dioica* sans présenter d'adaptations morphologiques (Westrich, 1990).

6.2.4. Mesure de la quantité relative de pollen récolté

D'après les mesures effectuées par Westrich (1990), la quantité de pollen transporté pour *Apis mellifera* se situe entre 12 et 29 mg mais cette quantité de pollen mesuré est pesée fraîche et non sèche et de plus, le pollen est récolté à l'entrée de la ruche grâce à des grilles de récolte de pollen et non sur l'insecte qui butine. Le poids du pollen sec et frais diffère très nettement. Une mesure de la différence entre le poids du pollen frais et le poids du pollen sec qui a été mis à l'étuve pendant une nuit est effectuée. On observe une diminution de 20% du poids. Les valeurs absolues des quantités de pollen transportées publiées par certains auteurs ne peuvent pas être comparées aux valeurs absolues des mesures obtenues. Le but des mesures effectuées est de comparer le poids de pollen transporté par les taxons étudiés à un moment donné et pas de comparer les charges maximales transportées.

Le tableau de comparaison des médianes (Tab.IX) montre que les charges de pollen récoltées par *Apis mellifera* et *Melitta nigricans* ne sont pas différentes pour un individu de même poids. Ces résultats montrent que *Melitta nigricans*, qui est une espèce spécialiste, ne transporte pas plus de pollen de *Lythrum salicaria* L. qu'un autre taxon polylectique, pour un même poids corporel. Cela pourrait signifier que son efficacité lors de la récolte du pollen n'est pas plus élevée que celle des autres pollinisateurs. Des études montrent que

certaines insectes spécialistes comme *Andrena hattorfiana* (Fabricius, 1775) (Andrenidae) transportent plus de pollen que des insectes généralistes (Larsson, 2005). *A. hattorfiana* est oligolectique sur *Knautia arvensis* (L.) (Dipsacaceae) mais cette espèce végétale est visitée par d'autres pollinisateurs polylectiques comme des bourdons et des mouches. Larsson (2005), montre que la femelle de cette espèce spécialiste transporte plus de pollen par visite que les pollinisateurs généralistes.

Ces mesures de quantité relative de pollen récolté confirment les résultats de la comparaison des morphologies florales et des pollinisateurs. Ces mesures démontrent qu'il n'existe pas de caractères morphologiques qui avantagent *Melitta nigricans* à sa plante hôte. Si *Melitta nigricans* ne présente pas une morphologie spécifique qui la lie intimement à *Lythrum salicaria* L., une des autres caractéristiques étudiées doit probablement favoriser son interaction avec *Lythrum salicaria* L.

6.3. Caractéristiques phénologiques

6.3.1. Phénologie annuelle

D'après G. Ricciardelli D'Albore (2000), en règle générale, la phénologie de la plante choisie par un insecte spécialiste est synchronisée avec le cycle biologique de celui-ci.

Selon Waser & Ollerton (2006), l'insecte oligolectique survit grâce à sa faculté de rester en diapause lorsque sa plante hôte n'est pas en fleur et d'émerger de façon synchrone avec la floraison. La synchronisation de la floraison et de l'émergence permet à l'insecte de toujours avoir une source de nourriture disponible. D'après eux, ce phénomène est probablement l'élément le plus important pour l'établissement d'une interaction entre une plante et un insecte.

La comparaison des phénologies annuelles de *Lythrum salicaria* L. et de *Melitta nigricans* montre qu'il existe une réelle concordance entre celles-ci (Fig.18). On constate que *Lythrum salicaria* L. fleurit deux semaines avant l'émergence des premiers mâles et que les mâles émergent une semaine avant les femelles (Fig.17). Selon Eikwort & Ginsberg (1980), le pic saisonnier d'activité de certains taxons est directement corrélé avec la période pendant laquelle leurs fleurs source de pollen présentent une floraison maximale. On observe le même phénomène entre *Lythrum salicaria* L. et *Melitta nigricans*. Le pic d'abondance des effectifs femelles survient au même moment que le pic de floraison maximal de *Lythrum salicaria* L. (Fig.18). La fin de floraison de *Lythrum salicaria* L. coïncide également avec la disparition des individus femelles.

Cette synchronisation n'apparaît pas dans le cas des autres taxons étudiés. Kearns & Inouye (1993) constatent qu'il existe une variation saisonnière de l'effectif des différents pollinisateurs sur une même espèce végétale et dans une même station. En effet, la

floraison simultanée des espèces végétales environnantes affecte le taux de visite de l'espèce végétale étudiée.

6.3.2. Phénologie journalière

Selon Eikwort & Ginsberg (1980), les insectes oligolectiques sont synchronisés temporellement avec leur plante hôte. Par exemple, *Andrena* et *Sphecodogastra* butinent les Onagraceae qui s'ouvrent seulement en fin de journée. Selon eux, beaucoup d'insectes polylectiques butinent de préférence à certaines heures de la journée et cette spécialisation temporelle de l'activité peut être innée ou apprise. D'après Linsley & Cazier (cité par Eikwort & Ginsberg, 1980), il existe cinq catégories d'activité de butinage: matinal, diurne, en fin d'après-midi, crépusculaire et nocturne. Selon Stone *et al.* (1999) le rythme d'activité des abeilles femelles résultent de l'interaction entre la physiologie de l'animal, les changements microclimatiques de l'environnement et la disponibilité de la ressource florale au cours du temps. En effet, l'activité des pollinisateurs requiert une certaine température ou un certain gradient de température. Selon Kearns & Inouye (1993), entre 13°C et 21°C, l'efficacité de la pollinisation augmente linéairement. Par contre, Decuyper (1993) constate que l'activité des individus de *Ceratina cucurbitina* (Rossi), en élevage, augmente avec le gradient de température positif. Si la température diminue, l'activité des insectes s'annule. Selon lui, la température instantanée importe peu, seul le gradient de température positive provoque l'augmentation de l'activité. D'ailleurs, on observe que dans la nature, les Cératines sortent de préférence la première partie de la journée. Pour cette espèce, l'activité est unimodale car un seul pic d'activité maximale est observé. Mais certaines espèces montrent une activité bimodale (matin et fin d'après midi) en rapport avec l'activité de leur plante hôte (Eikwort & Ginsberg, 1980). Stone *et al.* (1999) observent qu'une abeille solitaire déserticole, *Anthophora pauperata* Walker 1871, montre une activité bimodale lorsqu'elle butine sa plante hôte, *Alkanna orientalis* (L.) Boiss (Boraginaceae). Les pics d'activité se manifestent le matin et l'après midi et sont séparés l'un de l'autre de deux ou trois heures. Cette espèce revient et reste dans son nid durant cette période d'inactivité. Selon Graham, il existe une « thermal window » pour laquelle il existe une activité du spécialiste. Cette espèce a donc besoin d'une certaine gamme de températures pour être active. Graham observe également que *A. pauperata* montre une préférence lors de la collecte: les femelles collectent le pollen sur les fleurs au stade mâle et le nectar sur les fleurs femelles. Les mesures de la production de pollen et de nectar de *Alkanna orientalis* montrent que cette espèce produit du nectar de façon constante tout au long de la journée, par contre, la production de pollen présente un pic en début d'après-midi. Il observe que les femelles collectent de préférence le pollen sur les fleurs mâles en début d'après-midi. Il en conclut que le rythme d'activité de cette espèce est influencé par la température et la production de pollen.

L'humidité relative (HR%) influence également le rythme d'activité journalier des pollinisateurs. L'humidité relative affecte la plante en faisant varier la concentration du nectar et la présentation du pollen par les anthères (Corbet, 2003).

On constate que les activités de *Melitta nigricans* et d'*Apis mellifera* présentent, toutes les deux, un pic au alentour de midi et donc, leur activité est unimodale. Ce pic d'activité pourrait être une conséquence d'un gradient positif de température durant la matinée (Fig.21) ou de la variation des ressources offertes par la plante. En effet, le rythme d'activité journalier peut être comparé à la production de nectar de *Lythrum salicaria* L. (Fig. 25).

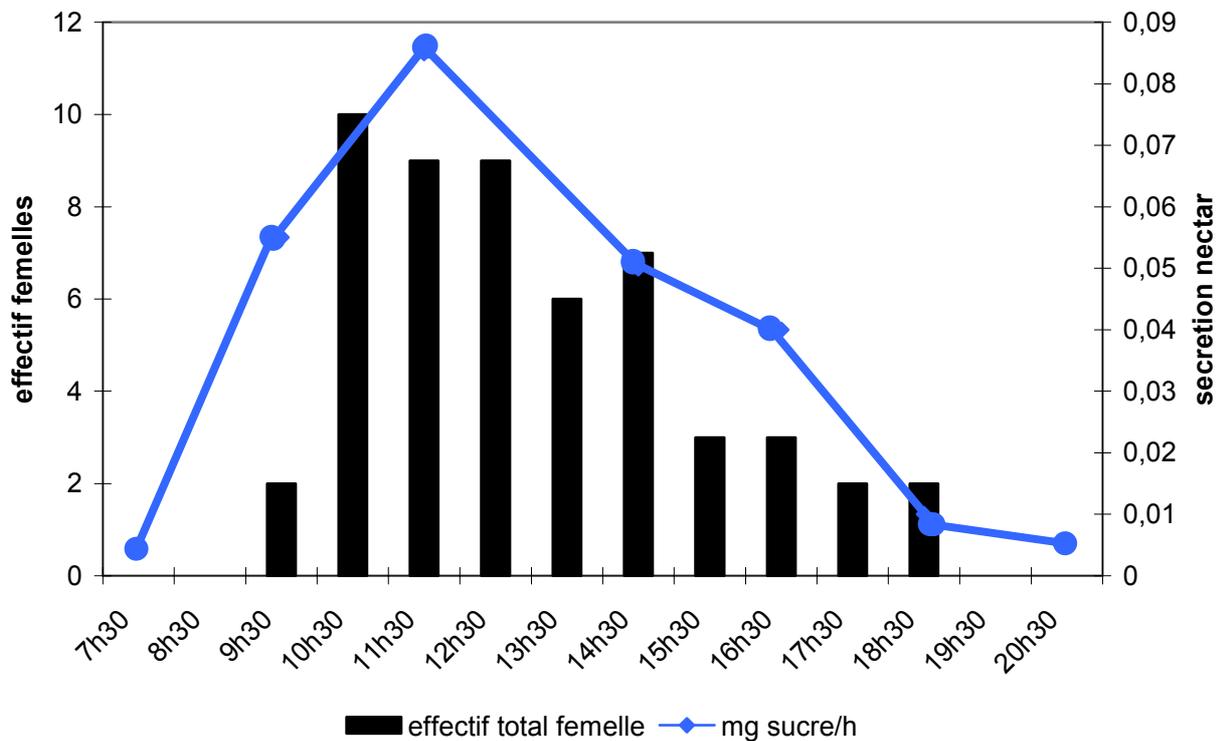


Figure 25. Comparaison des rythmes d'activité de *Melitta nigricans* femelle et de la sécrétion journalière de nectar de *Lythrum salicaria* L. en août obtenue par Comba *et al.* (1999).

Cette comparaison montre que l'évolution des effectifs durant le rythme d'activité coïncide avec la sécrétion de nectar et donc, le volume de nectar sécrété par *Lythrum salicaria* L. influence le rythme d'activité des pollinisateurs et en particulier, *Melitta nigricans*. Selon Stone *et al.* (1999) la variation de la sécrétion journalière de nectar et de pollen impose des limites au temps de butinage des abeilles.

On constate que la variation journalière des effectifs pourrait être provoqué par la variation de facteurs environnementaux comme la température et l'humidité relative mais également par la quantité et la disponibilité des ressources proposée par l'espèce florale étudiée.

La mesure des caractéristiques phénologiques montre qu'il existe une réelle concordance phénologique journalière et annuelle entre *Melitta nigricans* et *Lythrum salicaria* L. En effet, d'après Minckley *et al.* (1994), beaucoup d'abeilles solitaires sont

synchronisées parfaitement avec leur plante hôte. Ce phénomène est, selon lui, un des grands avantages de la spécialisation entre un insecte et une plante.

6.4. Caractéristiques éthologiques

6.4.1. Taux de visite

On constate que le taxon polylectique, *Bombus pascuorum*, collecte un peu plus vite que *Melitta nigricans* ce qui démontre que l'espèce spécialiste ne collecte pas plus vite sur *Lythrum salicaria* L. qu'un taxon généraliste. Par contre ces deux taxons collectent plus vite qu'*Apis mellifera*. Comme les vitesses de butinage sont identiques, et il n'y a pas d'augmentation de la pollinisation croisée entre les plantes. Strickler (1979) démontre que certains spécialistes comme *Hoplitis anthocopoides* (Schenck, 1853) présentent un taux de visite plus élevé et récolte proportionnellement plus de pollen que des pollinisateurs généralistes. Ce n'est pas le cas ici car les mesures du taux de visite montrent que *Melitta nigricans* n'adopte pas une vitesse de butinage qui pourrait augmenter l'efficacité de sa récolte de pollen. Par contre, celle-ci pourrait utiliser une technique de récolte du pollen plus efficace mais ce comportement n'a pas été étudié lors de cette étude. Ces techniques de récolte peuvent être une adaptation comme dans le cas de *Celonites abbreviatus* (A. Müller, 1996). Cette espèce présente un comportement spécifique lors de la récolte de pollen car elle utilise ses muscles alaires pour effectuer un « buzzing » et faire tomber plus facilement le pollen sur ces organes de récolte du pollen faciaux. D'autres comportements sont observés par A. Müller comme *Anthophora furcata* (Panzer) qui exerce une pression au moyen de sa tête sur les anthères puis effectue un « buzzing » pour secouer les étamines et récolter le pollen plus facilement. Selon lui, la quantité de progéniture produite par l'abeille est directement liée à l'efficacité de sa récolte de pollen (quantité de pollen collecté par unité de temps).

6.4.2. Proportion relative de pollen de *Lythrum salicaria* L. dans le pollen récolté

La distribution spatiale de butinage varie selon les taxons considérés. Selon Eickwort & Ginsberg (1980), les bourdons peuvent butiner sur des patches situés loin du nid. La distribution spatiale d'*Apis mellifera* dépend de plusieurs variables comme la distribution de la ressource et la présence d'autres colonies. Elles peuvent parcourir de un à quatorze kilomètres quand c'est nécessaire. Plusieurs auteurs remarquent que les abeilles domestiques reviennent jour après jour sur les mêmes patches floraux. L'abeille, en tant qu'individu, se fidélise à un patch floral spécifique et cela, pendant une certaine période. D'ailleurs, d'après A. Müller (1996), certaines espèces polylectiques peuvent

montrer, à une échelle individuelle, un haut degré de constance florale par rapport à certains individus oligolectiques. Il cite comme exemple *Apis mellifera* L.

Par contre, beaucoup d'abeilles solitaires et d'abeilles sociales primitives butinent à quelques centaines de mètres de leur nid. Selon Gathmann & Tschamntke (2002), les abeilles solitaires ne parcourent pas plus de 150 à 600 m à partir de leur nid pour récolter leur nourriture. Il a observé que la distance parcourue pour butiner et la durée du voyage sont corrélées avec la longueur du corps de l'insecte et la disponibilité en nourriture aux alentours du nid.

L'étude de la proportion relative de pollen de *Lythrum salicaria* L. dans le pollen récolté par *Apis mellifera* confirme l'observation d'Eickwort & Ginsberg (1980) et A. Müller (1996) car la composition des pelotes de pollen est très homogène. On constate donc qu'*Apis mellifera*, qui est une espèce polylectique, est fidèle à une espèce végétale donnée à un moment donné. Ce phénomène est appelé constance florale. Par contre, la composition des pelotes de pollen de *Bombus pascuorum* est très hétérogène. En effet, cette espèce est très polylectique et peut visiter jusqu'à 333 espèces florales différentes en Belgique et en France (Durant, 2000) ce qui explique l'hétérogénéité de la composition des pelotes de pollen.

L'analyse des pelotes de pollen de *Melitta nigricans* montre que cette espèce est totalement fidèle à *Lythrum salicaria* L. et ne collecte pas de pollen sur une autre espèce végétale. Ces observations confirment bien que *Melitta nigricans* est monolectique (en tout cas en ce qui concerne la récolte de pollen) sur *Lythrum salicaria* L. en Belgique car elle collecte du pollen sur une seule espèce florale.

7. Conclusion

Les principaux pollinisateurs Apoidea de *Lythrum salicaria* L. sont les bourdons, les abeilles domestiques et une espèce particulière appartenant à la famille des Melittidae, *Melitta nigricans* Alfken. Cette espèce est solitaire et confirmée monolectique sur *Lythrum salicaria* L. en Belgique.

Les différentes observations et mesures effectuées lors de cette présente étude montrent qu'aucun des taxons étudiés, généralistes ou spécialistes, ne présentent des caractères morphologiques et éthologiques avantageux qui favorisent le butinage de *Lythrum salicaria* L. Par contre, on observe une synchronisation parfaite des phénologies journalière et annuelle de *Melitta nigricans* et de *Lythrum salicaria* L. Cette concordance des phénologies est le seul avantage qu'a *Melitta nigricans* par rapport aux autres pollinisateurs. Cet avantage pourrait être une adaptation de l'insecte oligolectique à sa plante hôte. Ce phénomène de chevauchement des phénologies est de toute façon indispensable pour l'établissement de cette interaction plante-insecte.

Cette étude montre l'existence d'une relation très intime entre *Melitta nigricans* et *Lythrum salicaria* L. mais aucune adaptation morphologique et éthologique n'est confirmée ici comme dans le cas de *Rediviva* et *Diasca*.

On constate que les pollinisateurs généralistes de cette espèce végétale peuvent être très fidèles à l'échelle individuelle comme *Apis mellifera*, fidèle à l'échelle spécifique comme *Melitta nigricans* ou erratiques comme les bourdons. L'éco-éthologie des pollinisateurs de *Lythrum salicaria* L. est donc différente selon le taxon étudié.

8. Bibliographie

- Ågren J. & Ericson L., 1996. Population Structure and Morph-Specific Fitness Differences in Tristylos *Lythrum salicaria* L. *Evolution*, 50: 126-139.
- Ågren J., 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria* L. *Ecology*, 77: 1779-1790.
- Anderson M.G.E.M., 1995. Interactions Between *Lythrum salicaria* L. and Native Organisms: A Critical Review. *Environmental Management*, 19: 225-231.
- Banque de données botaniques et écologiques. <http://sophy.u-3mrs.fr/>
- Barbier Y., 1988. Entomofaune comparée des terrils d'Hensies et de St-Antoine (Hainaut). Faculté des sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux, 98pp + annexes.
- Barbier Y., Rasmont P. & Wahis R., 1990. Aperçu de la faune des Hyménoptères Vespiformes de deux terrils du Hainaut occidental (Belgique). *Notes fauniques de Gembloux*, 21: 23-38.
- Barbier Y., Rasmont P., Dufrière M. & Sibert J.M., 2000. *Data Fauna-Flora. Guide d'utilisation*. Université de Mons-Hainaut, Mons, 107pp.
- Barrett S.C.H. & Glover D.E., 1985. On the Darwinian Hypothesis of the Adaptive Significance of Tristyly. *Evolution*, 39: 766-774.
- Batra S.W.T., Schroeder D., Boldt P.E. & Mendl W., 1986. Insects associated with Purple Loosestrife in Europe. *Proceeding Entomological Society Washington*, 88: 748-759.
- Bellmann H., 1999. *Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe*. Lausanne (Suisse), 340pp.
- Botanische Wandtafeln. <http://huntbot.andrew.cmu.edu/HIBD/Image/Lythrum%206699.040.jpg>
- Brown B.J. & Mitchel R.J., 2001. Competition for pollination: effects of pollen of invasive plant on seed set of native congener. *Oecologia*, 129: 43-49.
- Brown B.J., Mitchell R.J. & Graham S.A., 2002. Competition for pollination between an invasive species (Purple loosestrife) and native congener. *Ecology*, 83: 2328-2336.
- Celary W., 2006. Biology of the Solitary Ground-nesting Bee *Melitta leporina* (Panzer, 1799) (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 79: 136-145.
- Comba L., Corbet S.A., Hunt L. & Warren B., 1999. Flowers, Nectar and Insect Visits: Evaluating British Plant Species for Pollinator-friendly Gardens. *Annals of Botany*, 83: 369-383.
- Corbet S.A., 2003. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie*, 34: 1-10.
- Corbet S.A., 2000. Conserving Compartments in Pollination Webs. *Conservation Biology*, 14: 1229-1231.
- Darwin C., 1876. *The effect of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. London.
- Darwin C., 1896 *The different forms of flowers on plants of the same species*. New York.
- Decuyper C., 1993. *Mise en élevage de Ceratina cucurbitina* (Rossi) (Hymenoptera, Anthophoridae, Xylocopinae). Université de Mons-Hainaut, Mons, 62pp.
- Durant A., 2000. *Stratégie de butinage de Bombus pascuorum* (Scopoli) dans une friche industrielle. Université de Mons-Hainaut, Mons, 89pp.
- Ebmer P.A.W. & Schwammler K.-H., 1986. Die Bienengattung *Rophites* Spinola 1808 (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae: Dufoureae). *Senckenbergiana biologica*, 66: 271-304.
- Eickwort G.C. & Ginsberg H.S., 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology*, 25: 421-446.

- Engel M.S., 2001.** A monograph of the Baltic Amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 259: 1-192.
- Gathmann A. & Tschardt T., 2002.** Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 71: 757-764.
- Harris P. & Corrigan J., 2005.** Lutte biologique classique contre les mauvaises herbes, http://res2.agr.ca/lethbridge/weedbio/index_f.htm#table.
- Heinrich B., 1976.** Ressource partitioning among some eusocial insects: Bumblebees. *Ecology*, 57: 874-889
- Hermann B.P., Mal T.K., Williams R.J. & Dollahon N.R., 1999.** Quantitative evaluation of stigma polymorphism in tristylous weed, *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae). *American Journal of Botany*, 86: 1121-1129.
- Herrera C.M. & Pellmyr O., 2002.** *Plant-animal interactions*. Blackwell Publishing, 313pp.
- Jolivet P., 1998.** *Interrelationship Between Insects and Plants*. CRC Press, Florida, 310pp.
- Kearns C.A. & Inouye D.W., 1993.** *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado, Niwot, 579.
- Lambinon J., De Langhe J.-E., Delvosalle L., Duvigneaud J. & coll. e., 1982.** *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes)*. Meise, 1092.
- Larsson M., 2005.** Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia*, 144.
- Legendre L. & Legendre P., 1984.** *Ecologie numérique 1. Le traitement multiple des données écologiques*. Presse de l'Université du Québec, Paris, 260.
- Leong J.M. & Thorp R.W., 1999.** Colour-coded sampling: the pan trap colour preferences of oligolectic and nonoligolectic bees associated with a vernal pool plant. *Ecological Entomology*, 24: 329-335.
- Legendre L. & Legendre P., 1984.** *Ecologie numérique 2. La structure des données écologiques*. Presses de l'Université du Québec, Paris, 335.
- Leppik E.E., 1966.** Floral evolution and pollination in the Leguminosae. *Annales Botanici Fennici*, 3: 299-308.
- Levin D.A. & Kerster H.W., 1973.** Assortative pollination for stature in *Lythrum salicaria* L. *Evolution*, 27: 144-15.
- Levin D.A., 1970.** Assortative Pollination in *Lythrum*. *American Journal of Botany*, 57: 1-5.
- Linsley E.G., 1958.** The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, 27: 543-599.
- Mal T.K. & Hermann B.P., 2000.** Quantitative evaluation of pollen polymorphism in tristylous weed, *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae). *Canadian Journal of Botany*, 78: 1086-1094.
- Manning J.C. & Broth.ers D.J., 1986.** Floral relations of for species of *Rediviva* in Natal (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 49: 107-114.
- Manning J.C. & Goldbatt P., 1995.** The *Prosoeca peringueyi* (Diptera: Nemestrinidae) pollination guild in southern Africa: long-tonged flies and their tubular flowers. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82: 517-534.
- Michener C.D., 2000.** *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 913pp.
- Michener C.D., Cross E.A., Daly H.V., Rettenmeyer C.W. & Wille A., 1955.** Additional techniques for studying the behavior of wild bees. *Insectes sociaux*, 2: 237-249.
- Michener C.D., 1981.** Classification of the bee family Melittidae with a review of species of Meganomiinae. *Contribution of the American Entomological Institute*, 18: 1-135.
- Michener C.D., 1953.** the biology of a leafcutter bee (*Megachil brevis*) and its associates. *University of Kansas Science Bulletin*, 35: 1659-1748.

- Michez D. & Patiny S., 2005.** World revision of the oil-collecting bee genus *Macropis* Panzer 1809 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae) with a description of a new species from Laos. *Annales de la Société entomologique de France*, 41: 15-2
- Michez D., Patiny S. & Iserbyt S., 2004.** Apoidea remarquables observés dans les Pyrénées-Orientales, France (Hymenoptera, Melittidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 109: 379-382.
- Michez D., 2001.** Écologie et zoogéographie des Melittidae (Hymenoptera, Apoidea) de la région ouest-paléarctique, étude d'un cas particulier dans les Pyrénées-Orientales (France). Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux, 81 pp. + 37 cartes.
- Michez D., 2002.** Monographie systématique, biogéographique et écologique des Melittidae (Hymenoptera, Apoidea) de l'Ancien Monde - Premières données et premières analyses. Faculté universitaire des Sciences agronomiques, Gembloux, 107pp.
- Michez D., 2005.** *Dasypoda (Megadasypoda) intermedia* sp. nov. (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae), new species from Iran. *Zoologische mededelingen*, 79: 123-127
- Minckley R.L., Cane J.H. & Kervin L., 2000.** Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 265-271.
- Minckley R.L., Wcislo W.T., Yanega D. & Buchmann S.L., 1994.** Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability. *Ecology*, 75: 1406-1419.
- Motten A.F., Campbell D.R., Alexander D.E. & Miller H.L., 1981.** Pollination Effectiveness of Specialist and Generalist Visitors to a North Carolina Population of *Claytonia Virginica*. *Ecology*, 62: 1278-1287.
- A. Müller A. & Bansac N., 2004.** A specialized pollen-harvesting device in western palaerctic bees of the genus *Megachile* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Apidologie*, 35: 329-337.
- A. Müller A. 1996.** Host-plant specialization in Western Palearctic anthidiine bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Ecological Monographs* 66: 235-257.
- A. Müller A., 1996.** Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57: 235-252.
- Namur B., Michez D., Iserbyt S. & Rasmont P., 2005.** *Structuration de l'espace de vol en fonction du vent chez Bombus terrestris (L.) (Hymenoptera, Apidae)*. Université de Mons-Hainaut, Mons, 86pp.
- Olsson K. & Ågren., 2002.** Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria* L. *Journal of evolution biology*, 15: 983-996.
- Pekkarinen A., 1997.** Oligolectic bee species in Northern Europe (Hymenoptera, Apoidea). *Entomologica Fennica*, 8: 205-214.
- Ponchau O., 2002.** *Structure de la population de Bombus gerstaeckeri Morawitz (Hymenoptera, Apidae) de la vallée d'Eyna (France, Pyrénées-Orientales)*. Rapport de recherche, rapport de fin d'étude. Université de Mons-Hainaut, Mons 57pp + 4 planches.
- Pouvreau A. & Loublie Y., 1995.** Observations sur la biologie de *Dasypoda hirtipes* (F., 1973). *Annales de la Société entomologique de France*, 31: 237-248.
- Pouvreau A., 2004.** *Les insectes pollinisateurs*. Delachaux & Niestlé, Paris, 189pp.
- Rasmont P., 1988.** *Monographie écologique et biogéographique des bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae)*. Service zoologie générale et appliquée. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Gembloux, 309 + LXII.
- Rasmont P., Barbier Y. & Pauly A., 1990.** Faunistique comparée des Hyménoptères Apoïdes de deux terrils du Hainaut occidental. *Notes fauniques de Gembloux*, 21: 39-58.
- Rasmont, A. Regali, T.C. Ings, G. Lognay, E. Baudart, M. Marlier, E. Delcarte, P. Viville, C. Marot, P. Falmagne, J.-C. Verhaeghe and L. Chittka. 2005.** Analysis of pollen and nectar of *Arbutus unedo* as a food source for *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 98(3): 656-663.

- Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E., 2000.** *Biologie végétale*. Paris, 944pp.
- R Development Core Team, 2004.** *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Ricciardelli D'Albore G.R., 1997.** *Fiori E Api La flora vivitata dalle Api e dagli altri Apoidei in Europa*. Italie, 308pp
- Robertson C., 1899.** Flowers and Insects. XIX. *Botanical Gazette*, 28: 27-45.
- Rozen J.G. & Snelling R.R., 1986.** Ethology of the bee *Exomalopsis nitens* and its cleptoparasite. *Journal of the New York Entomological Society*, 94: 480-48
- Ruttner F., Tassencourt L. & Louveaux J., 1978.** Biometram-statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. *Apidologie*, 9: 363-381.
- SIBW / Base de données des réserves naturelles**
<http://mrw.wallonie.be/cgi/dgrne/sibw/sibw.resnat.for2.pl?CODE=235>
- Siegel S. & Castellan N.J.J., 1988.** *NonParametric Statistics for the behavioral sciences*. Singapore, 399pp.
- Stone G.N., Gilbert F., Willmer P., Potts S., Semida F. & Zalut S., 1999.** Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. *Ecological Entomology*, 24: 208-221.
- Strickler K., 1979.** Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology*, 60: 998-1009.
- Strickler K., 1982.** Parental investment per offspring by a specialist bee: Does it change seasonally *Evolution*, 36: 1098-1100.
- Thorp R.W. & Leong J.M. , 1998.** Specialist Bee Pollinators of Showy Vernal Pool Flowers. *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems*, Sacramento, California Native Plant Society.
- Vermeulen N., 2002.** *Plantes aromatiques et médicinales*. Rebo production b.v., Lisse, 320pp.
- Vogel S., 1984.** The *Diasca* Flower and its Bee - an Oil-based Symbiosis in Southern Africa. *Acta Botanica Neerl.*, 33: 509-518.
- Waser N.M. & Ollerton J., 2006.** *Plant-Pollinator Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago, 445pp.
- Waser N.M., 1985.** Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist*, 127: 593-603.
- Westrich P., 1990.** *Die Wildbienen Baden-Württembergs*. Ulmer, Stuttgart, 972pp.
- Westrich P., 1999.** Analysis of pollen from wild bees. *BWARS Newsletter*, 7-10.
- Williams N.M., 2003.** Use of novel pollen species by specialist and generalist solitary bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Oecologia*, 134: 228-237.
- Winston M.L., 1993.** *La biologie de l'abeille*. Frison-Roche, Paris, 276pp.

10. Annexes

Annexe I. Relevé phyto-sociologique des différentes stations

Station n°1

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Carex</i> sp.	2
<i>Salix aurita</i> L.	1
<i>Betula pendula</i> Roth.	1
<i>Rosa</i> sp.	1
<i>Quercus robur</i> L.	1
<i>Senecio inaequidens</i> DC.	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1
<i>Rubus</i> sp.	1
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	1
<i>Iris pseudacorus</i> L.	1
<i>Rumex</i> sp.	1
<i>Convolvulus</i> sp.	1
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	1
<i>Carduus</i> sp.	1
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	1
<i>Anagalis arvensis</i> L.	1
<i>Prunella vulgaris</i> L.	+
<i>Sanguisorba minor</i> Scop	+
<i>Primula</i> sp.	+
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	+

Station n°2

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Lythrum salicaria</i> L.	3
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	2
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	2
<i>Mentha aquatica</i> L.	2
<i>Alismaceae</i> sp.	1
<i>Betula pendula</i> Roth.	1
<i>Carex</i> spp.	1
<i>Cenunculus minimus</i> L.	1
<i>Dipsacus fullonum</i> L.	1
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	1
<i>Galium aparine</i> L.	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1
<i>Iris pseudacorus</i> L.	1
<i>Oenothera parviflora</i> L.	1
<i>Rubus</i> sp.	1
<i>Salix alba</i> L.	1
<i>Scrophularia</i> sp.	1
<i>Senecio inaequidens</i> DC.	1
<i>Symphytum officinale</i> L.	1
<i>Trifolium dubium</i> Sibth.	1
<i>Carduus crispus</i> L.	+
<i>Lamium maculatum</i> L.	+
<i>Lycopus europaeus</i> L.	+
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	+

Station n°3

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Melilotus alba</i> Med.	2
<i>Typha angustifolia</i> L.	2
<i>Anagalis arvensis</i> L.	1
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	1
<i>Aster novi-belgii</i> L.	1
<i>Betulus</i> sp.	1
<i>Carduus</i> sp.	1
<i>Convolvulus</i> sp.	1
<i>Dipsacus pilosus</i> L.	1
<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	1
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1
<i>Lotus corniculatus</i> L.	1
<i>Lycopus europaeus</i> L.	1
<i>Lythrum salicaria</i> L.	1
<i>Medicago sativa</i> L.	1
<i>Myosotis</i> sp.	1
<i>Oenothera parviflora</i> L.	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	1
<i>Salix</i> sp.	1
<i>Solanum dulcamara</i> L.	1
<i>Symphytum officinale</i> L.	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	1
<i>Urtica dioica</i> L.	1
<i>Vicia disperma</i> DC.	1
<i>Lamium maculatum</i> L.	+
<i>Phragmites australis</i> (CAV.) Steud.	+
<i>Senecio inaequidens</i> DC.	+
<i>Verbascum thapsus</i> L.	+
<i>Vicia cracca</i> L.	+
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	+

Station n°4

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Carex</i> sp.	2
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	2
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1
<i>Carduus</i> sp.	1
<i>Iris pseudachorus</i> L.	1
<i>Lycopus europaeus</i> L.	1
<i>Mentha aquatica</i> L.	1
<i>Phragmites australis</i> (CAV.) Steud.	1
<i>rubus</i> sp.	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	1
<i>Salix aurita</i> L.	1
<i>Solanum dulcamara</i> L.	1
<i>Symphytum officinale</i> L.	1

Station n°5

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	3
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2
<i>Mentha aquatica</i> L.	2
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	1
<i>Betula pendula</i> Roth.	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1
<i>Iris pseudachorus</i> L.	1
<i>Juncus</i> sp.	1
<i>Lycopus europaeus</i> L.	1
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	1
<i>Salix aurita</i> L.	1
<i>Symphytum officinale</i> L.	1
<i>Typha angustifolia</i> L.	1

Station n°6 et 7

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Phragmites australis</i> (CAV.) Steud.	3
<i>Iris pseudachorus</i> L.	2
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaernt	1
<i>Dispacus fullonum</i> L.	1
<i>Juncus</i> sp.	1
<i>Lycopus europaeus</i> L.	1
<i>Lythrum salicaria</i> L.	1
<i>Mentha aquatica</i> L.	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	1
<i>Salix aurita</i> L.	1
<i>Typha angustifolia</i> L.	1

Station n°8

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	2
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2
<i>Betula pendula</i> Roth.	1
<i>Dipsacus fullonum</i> L	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1
<i>Lycopus europaeus</i> L.	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	1
<i>Salix aurita</i> L.	1
<i>Sambucus nigra</i> L.	1
<i>Senecio inaequidens</i> L.	1
<i>Symphytum officinale</i> L.	1

Station n°9

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Dipsacus fulonum</i> L.	1
<i>Echium vulgare</i> L.	1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1
<i>Iris pseudachorus</i> L.	1
<i>Lythrum salicaria</i> L.	1
<i>Phragmites australis</i> (CAV.) Steud.	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	1
<i>Solanum dulcamara</i> L.	1

Station n°10

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2
<i>Typha latifolia</i> L.	2
<i>Alisma lanceolatum</i> With.	1
<i>Juncus</i> sp.	1

Station n°11

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Lythrum salicaria</i> L.	3
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.)Roth.	2
<i>Hypericum perforatum</i> L.	2
<i>Lycopus europaeus</i> L.	2
<i>Mentha aquatica</i> L.	2
<i>Senecio inaequidens</i> DC.	2
<i>Alnus glutinosa</i> L.	1
<i>Anagalis arvensis</i> L.	1
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	1
<i>Salix aurita</i> L.	1
<i>Iris pseudachorus</i> L.	+

Station n°12

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Lythrum salicaria</i> L.	3
<i>Juncus</i> sp.	2
<i>Mentha aquatica</i> L.	2
<i>Anagalis arvensis</i> L.	1
<i>Salix aurita</i> L.	1

Station de Manage

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Carduus</i> sp.	2
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	2
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	2
<i>Symphytum officinale</i> L.	2
<i>Trifolium repens</i> L.	2
<i>Typha latifolia</i> L.	2
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	1
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	1
<i>Lythrum salicaria</i> L.	1
<i>Mentha aquatica</i> L.	1

Station d'Erbisoeul

Espèces	Coefficient d'abondance
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2
<i>Phragmites australis</i> (CAV.) Steud.	2
<i>Urtica dioica</i> L.	2
<i>Convolvulus</i> sp.	2
<i>Rubus idaeus</i> L.	1
<i>Mentha aquatica</i> L.	1
<i>Alnus glutinosa</i> L.	1
<i>Lycopus europaea</i> L.	1
<i>Epilobium</i> sp.	1
<i>Chenopodium</i> sp.	1
<i>Pulicaria</i> sp.	1
<i>Vicia cracca</i> L.	1
<i>Juncus</i> sp.	1
<i>Rubus</i> sp.	1

Annexe II. Mesures morphométriques sur *Lythrum salicaria* L.

Résultats des mesures morphométriques effectuées sur les fleurs à style long

	longueur des étamines longues (mm)	longueur des étamines courtes (mm)	longueur du style (mm)	longueur des pétales (mm)	profondeur de la corolle (mm)	périmètre de la corolle (mm)
1	4,50	2,25	8,25	10,50	6,00	5,25
2	6,75	3,00	8,25	10,50	6,00	6,00
3	6,00	3,00	8,25	7,50	6,75	6,75
4	4,50	3,00	7,50	7,50	6,00	7,50
5	6,00	3,00	8,25	8,25	6,00	6,75
6	6,00	3,00	9,00	7,50	6,00	6,75
7	6,00	2,25	7,50	6,75	6,00	5,25
8	6,00	3,00	9,00	9,00	6,00	6,75
9	6,00	3,00	8,25	9,00	6,00	6,00
10	5,25	2,25	8,25	8,25	6,00	6,00
11	5,25	3,00	9,00	9,00	7,50	6,75
12	6,00	3,00	8,25	9,00	6,00	6,75
13	6,00	3,00	9,00	9,00	6,00	7,50
14	6,00	3,00	7,50	7,50	6,00	7,50
15	5,25	3,00	7,50	9,00	6,00	6,75
16	6,00	2,25	9,00	9,00	6,00	6,00
17	6,75	3,00	7,50	9,00	6,00	6,00
18	6,00	3,75	9,00	9,00	6,00	6,75
19	6,00	3,00	9,00	8,25	6,00	6,00
20	5,25	3,00	8,25	7,50	6,00	5,25
21	6,00	3,00	7,50	7,50	6,75	6,00
22	6,75	3,00	7,50	7,50	6,00	6,00
23	5,25	3,00	7,50	7,50	6,00	6,00
24	6,00	3,00	8,25	7,50	6,00	6,00
25	6,00	3,00	8,25	7,50	6,75	6,00
26	6,75	3,00	9,75	9,75	7,50	6,00
27	6,00	3,00	9,75	9,75	8,25	6,00
28	5,25	2,25	7,50	6,75	5,25	6,00
29	6,00	2,25	9,75	7,50	6,75	6,00
30	6,00	3,00	9,00	9,00	7,50	6,00

Résultats des mesures morphométriques effectuées sur les fleurs à style moyen

	longueur des étamines longues (mm)	longueur des étamines courtes (mm)	longueur du style (mm)	longueur des pétales (mm)	profondeur de la corolle (mm)	périmètre de la corolle (mm)
1	9,00	3,00	4,50	9,00	6,75	7,50
2	9,00	2,25	3,75	9,00	6,00	6,00
3	9,00	3,75	4,50	7,50	7,50	6,75
4	9,00	3,00	4,50	9,00	6,75	7,50
5	8,25	1,50	4,50	9,00	6,75	7,50
6	9,00	3,00	5,25	9,00	7,50	6,00
7	7,50	1,50	3,75	7,50	6,75	6,00
8	9,75	3,00	5,25	9,00	6,00	6,00
9	9,75	3,00	3,75	9,00	6,00	6,00
10	9,00	2,25	5,25	9,00	6,00	6,00
11	8,25	3,00	4,50	9,00	6,75	7,50
12	6,75	2,25	5,25	7,50	6,75	7,50
13	9,00	3,75	5,25	9,00	6,00	6,75
14	9,75	3,00	4,50	7,50	6,00	6,75
15	9,75	3,75	4,50	9,00	6,75	6,75
16	8,25	1,50	4,50	7,50	6,00	6,75
17	7,50	2,25	3,75	7,50	4,50	4,50
18	7,50	1,50	3,00	7,50	5,25	6,00
19	7,50	3,00	4,50	8,25	6,00	6,00
20	9,00	3,00	3,75	6,75	6,00	6,00
21	8,25	1,50	4,50	6,75	5,25	6,00
22	9,00	1,50	4,50	9,00	4,50	5,25
23	9,00	2,25	3,00	7,50	5,25	6,00
24	9,00	1,50	4,50	7,50	6,75	6,00
25	8,25	3,00	4,50	9,00	6,00	6,00
26	9,75	3,00	4,50	6,75	6,00	6,00
27	10,50	3,75	6,00	10,50	7,50	7,50
28	9,75	3,00	6,00	6,00	7,50	6,00
29	9,75	3,00	4,50	9,00	7,50	7,50
30	9,00	2,25	3,75	7,50	6,75	6,00

Résultats des mesures morphométriques effectuées sur les fleurs à style court

	longueur des étamines longues (mm)	longueur des étamines courtes (mm)	longueur du style (mm)	longueur des pétales (mm)	profondeur de la corolle (mm)	périmètre de la corolle (mm)
1	8,25	6,00	1,50	9,00	6,75	7,50
2	9,00	6,75	1,20	8,25	6,75	7,50
3	10,50	6,75	1,50	9,00	8,25	7,50
4	9,00	6,00	1,05	6,75	6,00	6,75
5	9,00	6,00	1,20	9,75	6,75	6,75
6	10,50	6,00	1,50	9,75	6,75	7,50
7	9,00	6,00	0,75	7,50	5,25	6,00
8	9,00	5,25	1,50	9,00	6,00	6,00
9	9,00	6,75	1,50	8,25	6,00	6,75
10	9,00	6,00	1,50	8,25	7,50	7,50
11	9,00	6,00	1,50	6,00	6,00	6,00
12	12,00	7,50	1,80	9,75	7,50	7,50
13	9,00	6,00	1,20	7,50	6,00	6,00
14	7,50	6,00	1,35	8,25	6,00	6,00
15	9,75	6,00	1,20	6,00	6,00	6,75
16	9,00	3,75	1,50	8,25	6,00	6,75
17	9,00	4,50	0,90	7,50	6,00	6,00
18	9,00	6,00	1,20	6,75	6,00	6,00
19	9,75	6,00	1,20	9,00	7,50	7,50
20	9,75	6,75	1,50	9,75	7,50	7,50
21	7,50	3,75	1,50	7,50	7,50	7,50
22	9,00	5,25	1,05	6,00	6,00	6,00
23	9,00	4,50	1,20	7,50	6,00	6,00
24	10,50	6,00	1,50	9,00	6,00	6,00
25	10,50	6,00	1,50	9,00	6,00	6,00
26	8,25	6,00	1,20	7,50	6,00	6,00
27	9,00	6,00	1,20	6,75	6,00	6,00
28	10,50	6,00	1,50	7,50	6,75	7,50
29	9,00	6,00	1,50	7,50	6,75	6,75
30	9,75	6,00	1,50	7,50	6,00	6,00

Annexe III. Mesures morphométriques sur les trois taxons étudiés

Résultats des mesures morphométriques effectuées sur *Apis mellifera* L.

	largeur du thorax (mm)	largeur de la tête (mm)	longueur de la langue (mm)
1	3,75	3,75	4,50
2	4,20	4,50	6,00
3	3,75	3,75	5,25
4	3,75	4,05	5,25
5	3,75	3,75	5,25
6	3,75	3,75	5,40
7	3,75	3,75	5,25
8	3,90	4,05	5,25
9	3,75	3,75	5,10
10	3,75	3,75	5,25
11	3,75	3,75	4,80
12	3,75	4,05	4,20
13	3,75	3,75	5,25
14	3,75	3,75	5,40
15	3,90	3,90	5,40
16	3,75	3,75	5,40
17	3,75	3,75	5,25
18	3,75	3,75	6,00
19	3,75	3,75	5,55
20	3,75	3,90	6,00
21	3,75	3,75	5,25
22	3,75	3,75	5,70
23	3,75	3,75	6,45
24	4,05	4,05	6,75
25	2,25	3,75	6,00
26	2,25	3,90	5,25
27	2,25	3,75	4,50
28	2,25	3,90	5,25
29	3,90	4,05	5,25
30	3,75	3,75	6,75

Résultats des mesures morphométriques effectuées sur *Bombus pascuorum* L.

	largeur du thorax (mm)	largeur de la tête (mm)	longueur de la langue (mm)
1	4,50	3,80	6,00
2	4,50	3,50	7,20
3	4,20	3,40	7,50
4	5,50	4,00	7,00
5	5,20	4,00	9,00
6	4,50	4,00	7,50
7	5,00	4,00	9,20
8	5,00	4,00	9,50
9	4,50	3,50	8,20
10	4,00	3,50	9,50
11	4,80	3,40	9,60
12	5,00	4,00	7,00
13	5,00	4,00	8,50
14	4,00	3,50	9,00
15	4,80	4,00	7,00
16	5,00	4,00	10,00
17	5,00	3,60	9,20
18	4,50	4,00	8,80
19	5,00	4,00	8,90

Résultats des mesures morphométriques effectuées sur *Melitta nigricans* Alfken

	largeur du thorax (mm)	largeur de la tête (mm)	longueur de la langue (mm)
1	3,70	3,50	3,30
2	3,70	3,50	3,01
3	4,00	3,60	3,42
4	3,80	3,60	2,95
5	4,00	3,60	2,77
6	4,50	3,80	2,83
7	3,90	3,70	2,83
8	4,00	3,70	2,95
9	3,90	3,50	3,13
10	4,50	3,80	2,89
11	4,00	3,70	2,77
12	4,00	3,50	2,89
13	3,50	3,40	2,77
14	3,90	3,50	2,71
15	3,80	3,50	3,30
16	4,00	3,60	2,95
17	3,60	3,40	2,89

Annexe IV. Mesures des quantités relatives de pollen

Résultats des mesures de quantité relative de pollen sur *Apis mellifera* L.

	charge de pollen (mg)	poids de l'individu (mg)	rapport charge / poids
1	4,40	30,30	14,52
2	7,60	29,20	26,03
3	5,60	24,10	23,24
4	8,10	27,40	29,56
5	1,30	29,10	4,47
6	0	27,10	0
7	3,90	26,30	14,83
8	1,70	25,50	6,67
9	1,60	23,90	6,69
10	4,50	29,40	15,31
11	1,50	25,00	6,00
12	1,50	26,80	5,60
13	1,60	25,00	6,40
14	2,00	23,30	8,58
15	2,30	25,20	9,13
16	1,50	24,20	6,20
17	1,30	23,80	5,46
18	2,70	25,70	10,51
19	3,40	25,00	13,60
20	3,40	25,60	13,28
21	0,50	22,70	2,20
22	0	27,00	0
23	0,50	21,20	2,36
24	3,40	28,00	12,14
25	4,20	24,60	17,07
26	1,70	26,90	6,32
27	0,70	23,90	2,93
28	0,80	24,00	3,33
29	5,50	19,70	27,92
30	0,10	21,90	0,46

Résultats des mesures de quantité relative de pollen sur *Bombus pascuorum* L.

	charge de pollen (mg)	poids de l'individu (mg)	rapport charge / poids
1	0	25,50	0
2	0,30	39,00	0,77
3	0,10	42,00	0,24
4	0,40	53,50	0,75
5	0	26,60	0
6	0	204,00	0
7	0	41,30	0
8	00	42,30	0
9	0	28,90	0
10	0	42,40	0
11	2,20	30,80	7,14
12	0,90	43,10	2,09
13	0,70	36,60	1,91
14	0,30	44,60	0,67
15	0,70	42,00	1,67
16	0	32,90	0
17	7,70	59,30	12,98
18	0	37,20	0
19	4,60	43,30	10,62
20	1,50	34,70	4,32
21	5,90	51,50	11,46

Résultats des mesures de quantité relative de pollen sur *Melitta nigricans* Alfken

	charge de pollen (mg)	poids de l'individu (mg)	rapport charge / poids
1	0,80	17,30	4,62
2	1,10	19,30	5,70
3	1,20	21,20	5,66
4	7,00	22,10	31,67
5	0,40	18,50	2,16
6	6,00	22,50	26,67
7	1,40	18,10	7,73
8	3,60	21,80	16,51
9	3,30	19,80	16,67
10	11,50	22,00	52,27
11	0,80	21,50	3,72
12	2,60	20,50	12,68
13	0,40	15,20	2,63
14	0,90	19,30	4,66
15	3,00	17,10	17,54
16	0,00	19,20	0,00
17	1,20	15,60	7,69
18	4,90	21,30	23,00
19	0,30	22,50	1,33

Annexe V. Mesures des proportions relatives de pollen

Pourcentage de pollen de *Lythrum salicaria* L. dans les pelotes de pollen des trois espèces les plus fréquentes

	Moyenne	Maximum	Minimum
<i>Apis mellifera</i> (n=8)	98,96	95	100
<i>Bombus pascuorum</i> (n=17)	47,39	0	92,86
<i>Melitta nigricans</i> (n=30)	100	100	100

Annexe VI. Taux de visite des trois taxons étudiés

Taux de visite de *Melitta nigricans* (n = 30)

	fleur/min	grappes/min
1	27	12
2	63	42
3	21	11
4	31	14
5	35	13
6	30	14
7	28	12
8	26	9
9	60	34
10	20	20
11	36	24
12	40	13
13	18	9
14	27	16
15	31	13
16	27	11
17	17	5
18	13	7
19	17	7
20	22	18
21	20	20
22	23	9
23	20	11
24	30	7
25	28	15
26	29	10
27	32	11
28	18	5
29	22	8
30	7	7
médiane	27	12
moyenne	27	14

Taux de visite de *Bombus pascuorum* (n = 30)

	fleur/min	grappes/min
1	21	14
2	31	18
3	32	17
4	32	18
5	30	13
6	34	15
7	18	16
8	35	29
9	31	14
10	31	13
11	25	9
12	31	19
13	28	11
14	17	10
15	24	8
16	34	12
17	21	5
18	34	12
19	42	13
20	42	12
21	25	5
22	29	10
23	43	10
24	20	5
25	25	8
26	40	12
27	42	9
28	22	11
29	26	6
30	33	7
médiane	31	12
moyenne	30	12

Taux de visite d'*Apis mellifera* (n = 8)

	fleur/min	grappes/min
1	21	12
2	13	6
3	17	9
4	19	7
5	21	7
6	18	7
7	22	7
8	21	6
Médiane	20	7
Moyenne	19	8