

Université de Mons
Faculté des Sciences
Laboratoire de Zoologie

Impact des variations de la taille sur l'interaction
entre *Bombus terrestris*, *Echium plantagineum* et
Borago officinalis

Mémoire de fin d'études présenté par
Maxime Bodson
En vue de l'obtention du grade de
Maitre en biologie des organismes et écologie

Promoteur : Prof. Denis Michez

Année académique 2020 – 2021

RÉSUMÉ

L'interaction entre plantes et polliniseurs permet la survie d'un très grand nombre d'espèces ayant coévolué durant des millions d'années. La pollinisation des plantes résultant de cette interaction rend un service écosystémique très important pour l'humanité. En effet, environ 90% des plantes sauvages et 80% des cultures dans le monde dépendent de la pollinisation. Cela représente une part importante des ressources alimentaires que notre espèce consomme.

Cependant, plusieurs phénomènes menacent cette interaction dont le changement climatique. Ainsi, les modifications des conditions environnementales pourraient provoquer des mésappariements entre les différentes espèces en interaction et donc diminuer leur succès reproductif ainsi que leur survie.

Lors de ce travail de fin d'études, l'efficacité de l'interaction entre *Bombus terrestris*, *Echium plantagineum* et *Borago officinalis* a été étudiée, dans un contexte de variations de tailles pour les polliniseurs ainsi que les fleurs afin d'évaluer l'impact d'un potentiel mésappariement morphologique entre les partenaires.

Durant cette étude, différentes tailles de fleurs ont été induites à l'aide de traitements thermiques puis les paramètres comportementaux, tels que le taux de visite et la durée d'une visite florale, ainsi que les dépôts de pollen selon les combinaisons de tailles entre partenaires ont été analysés.

Les résultats obtenus sont contrastés pour les deux espèces végétales, présentant des morphologies différentes. Ainsi, la quantité de grains de pollen déposés sur des fleurs de *Borago officinalis* exposées aux polliniseurs pendant plusieurs jours est plus grande lorsque les tailles des partenaires correspondent. Cependant, aucune différence n'a été observée chez *Echium plantagineum*. Quant aux paramètres comportementaux des polliniseurs, aucune différence significative n'a été observée pour le taux de visite. En revanche, les petites fleurs semblaient être visitées plus rapidement par les grands bourdons. Ces résultats suggèrent que des changements morphologiques ne sont pas nécessairement néfastes et que l'efficacité des interactions dans un tel contexte dépend des espèces concernées.

Mots clés : interaction, *Bombus terrestris*, *Echium plantagineum*, *Borago officinalis*, mésappariement, taille

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier les membres du laboratoire de zoologie de l'Université de Mons pour m'avoir accueilli dans leurs rangs pour cette dernière étape de mon parcours universitaire.

Je voudrais remercier plus particulièrement Pierre Rasmont et Denis Michez pour avoir accepté que j'effectue mon mémoire de fin d'études dans leur service. Leur passion pour leur domaine de recherche m'a permis de m'ouvrir l'esprit à la beauté que représente le monde des polliniseurs et m'a permis de saisir l'importance que ces animaux représentent pour l'humanité toute entière.

Merci à Denis Michez pour m'avoir placé sur ce projet de recherche et avoir prodigué de précieux conseils tant dans l'aspect expérimental que pour la rédaction de ce mémoire.

Merci à Sara Reverté Saiz qui a donné énormément de son temps, de son énergie et de son expérience pour concevoir le mode opératoire de ces expériences, qui m'a accompagné tout au long de celles-ci, qui m'a fourni de précieux conseils pour améliorer ma rédaction et qui m'a permis de vivre ma première expérience de recherche scientifique internationale.

Je souhaiterais également remercier tous les professeurs avec qui j'ai eu la chance d'effectuer une partie de mes études et qui ont su, par leur passion, me transmettre leur savoir et leur expertise.

Merci à toutes les personnes que j'ai pu rencontrer lors de mes études et celles qui sont devenues aujourd'hui des amis très proches. Par les bons moments passés ensemble, ces personnes ont su égayer ce parcours semé d'embûches que sont les études universitaires et le rendre, à leur manière, moins difficile.

Enfin, je souhaiterais remercier ma famille qui m'a offert l'opportunité de mener mes études dans le domaine qui me passionnait, en me soutenant dans les choix que je prenais sans jamais les remettre en doute. Maman, Papa, grâce à vous je suis devenu l'homme que je suis aujourd'hui et qui ne lâchera jamais rien pour atteindre ses objectifs. Un immense merci à vous.

Pour terminer, je remercie énormément Gwenaëlle, que j'ai eu l'immense chance de rencontrer dans les amphithéâtres de l'Université et qui a changé ma vie depuis lors. Merci à elle pour m'avoir toujours soutenu, m'avoir toujours conseillé, partagé son avis parfois différent du mien et qui m'a donc permis d'ouvrir mon esprit à d'autres possibilités. Elle a aussi façonné la personne que je suis devenu aujourd'hui et je ne l'en remercierai jamais assez.

TABLE DES MATIÈRES

1	Introduction	5
1.1	Généralités sur les abeilles	5
1.2	Généralités sur les Angiospermes	7
1.3	La pollinisation.....	8
1.3.1	Principes généraux.....	8
1.3.2	Intérêt de la pollinisation chez les Angiospermes	9
1.3.3	Intérêt de la pollinisation chez les insectes.....	10
1.3.4	Services écosystémiques et valeur économique	11
1.3.5	Interactions entre plantes et pollinisateurs.....	12
1.4	Changements environnementaux et déclin des abeilles	13
1.5	Impacts du changement climatique sur l'interaction plantes/polliniseurs	17
1.5.1	Temporels.....	17
1.5.2	Spatiaux	18
1.5.3	Morphologiques.....	20
1.5.4	Comportementaux	22
2	Objectifs	24
3	Matériel et méthodes	25
3.1	Matériel	25
3.1.1	<i>Bombus terrestris</i>	25
3.1.2	<i>Echium plantagineum</i>	26
3.1.3	<i>Borago officinalis</i>	27
3.1.4	Choix des espèces.....	28
3.1.5	Mesures	28
3.2	Méthode expérimentale	28
3.2.1	Préparation des plantes	28
3.2.2	Préparation des micro-colonies	29
3.2.3	Design expérimental	29
3.2.4	Paramètres mesurés	30
3.2.5	Statistiques.....	31
4	Résultats	32
4.1	Phénotype floral	32
4.1.1	<i>Echium plantagineum</i>	32
4.1.2	<i>Borago officinalis</i>	33
4.2	Phénotype des polliniseurs	34
4.3	Impact de la correspondance des tailles entre fleurs et polliniseurs sur le comportement de recherche alimentaire	35

4.3.1	<i>Echium plantagineum</i>	35
4.3.2	<i>Borago officinalis</i>	36
4.4	Impact de la correspondance des tailles entre fleurs et polliniseurs sur l'efficacité de la pollinisation	37
4.4.1	Etude du dépôt de pollen en une seule visite.....	37
4.4.2	Etude des stigmates exposés aux polliniseurs	38
4.4.3	Production de fruits	41
5	Discussion	42
5.1	Phénotype floral	42
5.2	Phénotype des polliniseurs	43
5.3	Durée d'une visite florale	44
5.4	Taux de visite	45
5.5	Dépôts de pollen.....	47
5.5.1	En une seule visite	47
5.5.2	Fleurs exposées tout au long de l'expérience	48
5.6	Production de fruits	50
6	Conclusion.....	52
7	Perspectives	53
8	Références	54
9	Annexes	63
9.1	Traits floraux	63
9.2	Dépôts de pollen.....	65
9.3	Taille des polliniseurs.....	73
9.4	Paramètres comportementaux	75
9.5	Production de fruits	79

1 INTRODUCTION

1.1 GÉNÉRALITÉS SUR LES ABEILLES

Les abeilles appartiennent au groupe des insectes Hyménoptères Aculéates, au sein duquel les individus femelles possèdent un dard, issu de la modification des ovipositeurs présents chez leurs ancêtres. Ces organismes font partie de la super-famille des Apoïdes. Au sein de cette super-famille, on distingue 2 groupes : les Spheciformes et les Apiformes. Au contraire des Spheciformes, les Apiformes n'ont pas de stade carnivore au cours de leur vie. D'un point de vue évolutif, les Apiformes seraient issus des Crabronidae, des Spheciformes carnivores, et seraient apparus entre le début et la moitié du Crétacé (Michener, 2000).

Leur caractéristique majeure est l'utilisation de pollen pour nourrir leurs larves et développer les ovaires chez les femelles. En effet, les larves d'Apoïdes étant dépourvues de membres, elles dépendent exclusivement des soins de la mère chez les espèces solitaires et des ouvrières chez les espèces sociales. Ainsi, chez les espèces accumulant des réserves de nourriture, les larves sont généralement positionnées au-dessus de celles-ci et s'en nourrissent jusqu'à la consommation totale des réserves, en effectuant des mues tout au long de leur développement jusqu'à atteindre le stade adulte, appelé imago. Durant le début de leur développement, ces larves sont incapables d'évacuer leurs excréments en raison d'une absence de connexion entre les segments moyen et postérieur de l'intestin. Les larves ayant atteint ce stade, nommé prépupal, sont capables d'interrompre leur croissance afin de faire face à des conditions environnementales moins favorables et d'achever leur développement lors du retour de conditions favorables (Michener, 2000).

Les abeilles présentent une très grande diversité d'espèces. En effet, elles compteraient plus de 16000 espèces (Danforth et al., 2006), classées en 7 familles (Michener, 2000). Certaines espèces sont solitaires tandis que d'autres vivent en colonies. D'autres sont parasites de colonies déjà formées, on appelle ces espèces kleptoparasites.

Les abeilles solitaires construisent leur nid et élèvent leurs larves seules. Généralement, ces abeilles meurent avant que leurs larves n'aient atteint l'âge adulte.

Les abeilles sociales, vivant en colonies, s'organisent en 2 castes : la reine et les ouvrières, les mâles ne servant qu'à la reproduction et ne participant pas aux tâches de la colonie. La reine pond les œufs et est donc la mère de la colonie entière, les ouvrières s'occupent de la récolte de nourriture ainsi que de l'élevage des larves.

Parmi les abeilles sociales, on distingue les abeilles eusociales évoluées (tribus des Meliponini et des Apini), incapables de vivre sans leur colonie, ainsi que les abeilles eusociales primitives, dont les tâches nécessaires à la survie de la colonie sont gérées entièrement par la reine, seule, jusqu'à ce que les premières larves soient capables de prendre le relais (majorité des Bombini, Halictinae, Xylocopinae). Les colonies des espèces eusociales primitives sont plus petites que les colonies des espèces eusociales évoluées.

Il est à noter que la socialité chez les abeilles peut présenter différentes nuances, par exemple lorsque des abeilles d'ordinaire solitaires partagent un même nid en constituant leur stock de nourriture personnel ou au contraire en partageant les ressources. Il existe ainsi une multitude d'autres modalités d'associations entre abeilles (Michener, 2000).



Figure 1: *Bombus terrestris*, espèce commune d'Europe. Source : Bill Temples

1.2 GÉNÉRALITÉS SUR LES ANGIOSPERMES

Les Angiospermes, également appelées plantes à fleurs, sont le groupe de plantes apparues le plus récemment. Celles-ci dominent tous les écosystèmes terrestres à l'exception des forêts boréales et des toundras.

Ces plantes sont aussi les seules plantes vasculaires à avoir colonisé le milieu marin. Les principales caractéristiques de ce groupe sont liées à leur mode de reproduction unique. En effet, les ovules de ces plantes sont entourés par un tissu protecteur, appelé carpelle, à travers lequel germeront les grains de pollen, produits par les sacs polliniques localisés sur les étamines.

Les gamétophytes mâles et femelles, respectivement les grains de pollen et un ensemble de cellules contenus dans l'ovule, sont très réduits au sein de ce groupe. Un autre particularité de ces plantes consiste en une double fécondation, qui donnera naissance à un tissu nutritif triploïde : l'endosperme (Friis et al., 1987). Après la fécondation du gamète femelle, l'ovule va se développer en graines et les carpelles se développeront en fruits afin de protéger les graines (Kigel, 1995).

Les Angiospermes présentent des morphologies très diversifiées. La majorité des plantes à fleurs sont autotrophes mais certaines espèces ont des modes de vie variés allant du parasitisme au saprophytisme.

Ces organismes constituent le groupe végétal le plus diversifié. En effet, ce groupe comporte 295 383 espèces (78,9 % du nombre d'espèces végétales au total) réunies dans 64 ordres, 416 familles et environ 13 000 genres (Christenhusz & Byng, 2016).

Les plus vieux fossiles connus d'Angiospermes datent d'environ 130 millions d'années, au début du Crétacé (Soltis & Soltis, 2004). La très grande diversification des Angiospermes à la moitié/fin du Crétacé coïncide avec l'apparition des grands groupes d'abeilles actuels, ce qui suggère un lien étroit entre ces organismes (Cardinal & Danforth, 2013).

1.3 LA POLLINISATION

1.3.1 Principes généraux

La pollinisation consiste en le transfert de pollen depuis les organes mâles de la fleur vers les organes femelles. Les vecteurs de pollinisation sont très variés mais peuvent être classés en vecteurs abiotiques et vecteurs biotiques. Parmi les Angiospermes, également appelées plantes à fleurs, environ 80% des espèces dépendent des vecteurs biotiques et environ 20% des espèces dépendent des vecteurs abiotiques pour effectuer la pollinisation (Campbell & Reece, 2015).

Les vecteurs biotiques sont les animaux polliniseurs. Ils sont très diversifiés mais les principaux sont les Apoïdes, les Lépidoptères, les Chiroptères, les Diptères et les Oiseaux. Dans la majorité des cas, les plantes assurent le retour de leur pollinisateur en offrant des récompenses aux organismes polliniseurs, qui leur sont favorables. Les plantes attirent les organismes polliniseurs de différentes manières, dépendantes des organismes à attirer. Les fleurs disposent donc de méthodes chimiques et physiques pour attirer l'attention de leurs polliniseurs. Ainsi, les fleurs arborent des couleurs résultant de la présence de pigments dans le tissu de leur corolle pour se démarquer du feuillage environnant. Elles peuvent également présenter des couleurs qui résultent de la diffraction/interférence de la lumière avec des structures microscopiques sur la fleur. Ces couleurs sont dites structurelles. De plus, la polarisation de la lumière pourrait être modifiée par la structure de la corolle et cela est détecté par la vision de certains polliniseurs, comme les bourdons, qui se servent habituellement de la polarisation de la lumière pour se repérer dans leur environnement (Moyroud & Glover, 2017). Au niveau chimique, les plantes sont capable d'émettre des composés volatiles majoritairement dérivés de terpénoïdes et d'acides gras afin d'attirer les espèces capables de les polliniser efficacement ou d'attirer les prédateurs d'espèces qui leur sont nuisibles (Pichersky & Gershenson, 2002). Environ 65% des espèces d'Angiospermes sont pollinisées par les insectes. Les Apoïdes sont attirés par les fleurs à couleurs vives telles que le jaune et le bleu (mais pas le rouge, qu'elles ne perçoivent pas) ainsi que les ultraviolets. Ils sont également attirés par les odeurs émises par les fleurs produisant une solution sucrée appelée nectar qui, avec le pollen, sont les principales sources de nourriture des Apoïdes.

L'interaction entre les plantes et leurs polliniseurs fait l'objet d'un compromis. En effet, les plantes produisent des récompenses afin d'assurer le retour de leurs polliniseurs.

Cependant, cela représente un certain coût énergétique. Du côté des polliniseurs, ceux-ci doivent visiter des fleurs, les unes après les autres afin de trouver les ressources dont ils ont besoin, ce qui représente également un coût énergétique pour se déplacer et manipuler les fleurs. Il est donc important que les plantes produisent une quantité optimale de récompenses pour attirer les polliniseurs, tout en réduisant les coûts de fabrication de ces récompenses, afin que ceux-ci puissent se nourrir tout en visitant le moins de fleurs possibles dans le but de minimiser les coûts de déplacement. Les polliniseurs choisissent les fleurs qu'ils vont visiter sur base de préférences innées, n'offrant pas spécialement de récompenses comme la couleur des fleurs, ainsi que d'informations acquises au fil des visites effectuées, telles que la quantité et la qualité des récompenses florales que produisent les diverses fleurs dans leurs environnement (Latty & Trueblood, 2020).

De nombreuses espèces de plantes ont évolué de manière interdépendante avec leur pollinisateur. La sélection naturelle s'effectuant en favorisant les individus, plantes ou insectes en l'occurrence, présentant certaines caractéristiques leur conférant un avantage.

Ainsi la fitness d'une des espèces en interaction est maximale lorsque les traits morphologiques correspondent à ceux de l'autre espèce et inversement. Leur évolution est donc interdépendante. On appelle ce phénomène coévolution. Ce principe est observé chez les abeilles. En effet, la longueur de leurs pièces buccales, leur servant à récolter le nectar, est directement corrélée à la profondeur de la corolle des fleurs qu'ils visitent, au fond de laquelle sont localisés les organes de production de nectar, appelés nectaires. Ce phénomène permet de restreindre l'accès aux récompenses florales afin que seuls les organismes adaptés à la plante puissent se nourrir. Ce sont en effet ces organismes qui permettent d'effectuer une pollinisation efficace, se nourrissant tout en transportant le pollen de fleurs en fleurs. (Stang et al., 2009).

1.3.2 Intérêt de la pollinisation chez les Angiospermes

Au point de vue des plantes, environ 90% des plantes à fleurs sauvages dépendent au moins partiellement des animaux pour effectuer la pollinisation (Ollerton et al., 2011).

Une fois le pollen déposé sur le pistil d'autres fleurs appartenant à des individus de la même espèce, celui-ci germera et fécondera l'ovule. La pollinisation permet donc de réaliser la reproduction sexuée des plantes. Cela a pour conséquence de maintenir la diversité génétique des populations, nécessaire à l'adaptation aux variations des contraintes environnementales.

L'ovule fécondé se développera en fruits qui permettront la dispersion des graines qui germeront à leur tour en de nouveaux individus fertiles (Campbell & Reece, 2015). Certains traits caractéristiques des Angiospermes, comme le développement de l'ovaire en fruit, auraient évolué suite à la pression sélective qu'exerçaient les animaux se nourrissant des embryons végétaux, afin de protéger ceux-ci lors de leur transit dans le système digestif des herbivores (Janzen, 1984).

De plus, les interactions entre plantes et polliniseurs ont favorisé la diversification de nombreux groupes animaux et végétaux. En effet, la pollinisation ainsi que la dispersion des graines réalisées par les animaux consommant les fruits, étant spécifiques dans certains cas, cela maintient l'isolement reproductif entre différentes populations de plantes. De plus, les animaux peuvent disperser les graines dans des endroits assez isolés. Ces éléments favorisent donc le phénomène de spéciation allopatrique, qui est un des moteurs principaux de l'évolution (Dodd et al., 1999).

1.3.3 **Intérêt de la pollinisation chez les insectes**

Au point de vue des insectes, tels que les abeilles, celles-ci dépendent exclusivement des ressources florales mises à leur disposition telles que le pollen et le nectar pour se nourrir. Le nectar, composé majoritairement d'eau et de sucre à différents volumes et concentrations, constitue la source d'énergie majoritaire. Les abeilles sont capables de détecter la concentration en sucres du nectar. Ainsi, selon les conditions environnementales, les espèces des régions tempérées choisiront un nectar possédant une concentration en sucres élevée afin de maximiser le gain d'énergie tandis que les espèces de milieux arides préféreront un nectar plus dilué, afin de recueillir l'eau nécessaire à leur survie. Le nectar contient aussi des métabolites secondaires permettant d'attirer le pollinisateur adapté à la plante et/ou de repousser les insectes qui ne bénéficieraient pas à la plante.

Le pollen est la source de protéines, lipides, vitamines et minéraux nécessaire au développement des larves. En effet, celles-ci doivent synthétiser les hormones nécessaires aux mues sur base des composés en provenance de leur alimentation. Ces ressources alimentaires sont collectées par les ouvrières chez les espèces eusociales, qui les ramènent au nid afin de nourrir les larves et le reste de la colonie. Chez les espèces solitaires, chaque individu doit se nourrir individuellement, sauf durant le stade larvaire où la mère stocke du pollen pour nourrir celles-ci. Le pollen est mélangé à du nectar afin d'en faciliter le transport.

Des sécrétions glandulaires ainsi que des bactéries seront ajoutées à ce mélange et la fermentation qui en résultera permettra de produire du « pain d'abeille », dont la valeur nutritive est plus élevée que celle du pollen seul (Nicolson, 2011). Ces ressources alimentaires produites par les plantes sont communément appelées récompenses florales.

1.3.4 **Services écosystémiques et valeur économique**

La pollinisation représente aussi un intérêt majeur pour les humains. En effet, 87 espèces parmi les 115 espèces majoritairement cultivées dépendent des polliniseurs, ce qui représente 35 % des cultures à travers le monde, en termes de volumes. Par exemple, sur les 264 espèces cultivées en Europe, 84 % de ces espèces dépendent des polliniseurs, de près ou de loin (Klein et al., 2007)

En termes de revenus financiers, les cultures dépendantes des polliniseurs génèrent 153 milliards de dollars américains par an, ce qui représente 9,5 % des revenus totaux de l'agriculture mondiale (chiffres de 2007) (Ollerton et al., 2011). En 2020, une équipe ayant regroupé les différentes valeurs issues des précédentes études a estimé que le revenu mondial généré par la pollinisation des cultures s'étend de 195 à 387 milliards de dollars américains par an (Porto et al., 2020).

Etant donné le nombre d'organismes sauvages dépendants de la pollinisation et la valeur économique que ce service écosystémique représente, la pollinisation joue un rôle crucial au sein des écosystèmes et pour l'humanité. Le déclin des polliniseurs est donc un phénomène représentant une menace considérable à l'échelle mondiale.

1.3.5 Interactions entre plantes et polliniseurs

Au sein des écosystèmes, les espèces de plantes et de polliniseurs sont interconnectées et forment des réseaux de pollinisation. Selon le nombre d'interactions les reliant, on distingue 2 types d'espèces. Ainsi, un faible nombre d'interactions entre une plante et les polliniseurs caractérise les espèces dites spécialistes. Ces espèces spécialistes peuvent présenter des morphologies très adaptées l'une à l'autre, de manière à favoriser uniquement les individus appartenant à ces espèces, pour l'accès aux récompenses florales par exemple. De la même façon, un grand nombre d'interactions caractérise les espèces dites généralistes, moins favorisées par l'interaction avec une seule espèce mais compensant cela par la visite de plusieurs espèces différentes.

Des variations environnementales pourraient modifier la structure des interactions en interrompant certaines d'entre elles. Ainsi le succès reproductif des espèces spécialistes en étroite interaction s'en trouverait très négativement impacté. Des espèces généralistes, quant à elles, résisteraient mieux à ces éventuelles variations des conditions environnementales. Des facteurs comme la disparition d'espèces, la modification des récompenses florales, la diminution de la durée de vie des polliniseurs, les mésappariements temporels ainsi que morphologiques pourraient affaiblir ces réseaux de pollinisation (Scaven & Rafferty, 2013).

Il faut cependant noter que ces réseaux ne sont pas des structures fixes. En effet, ceux-ci sont hautement dynamiques et l'apparition de nouvelles interactions est possible. Ces nouvelles interactions seraient dépendantes de l'abondance des individus de la nouvelle espèce ainsi que de la longueur de la phénophase (Olesen et al., 2008).

Des études montrent que les polliniseurs spécialistes dont la plante hôte disparaîtrait seraient plus sujets à l'extinction. Au contraire, une plante spécialiste dont le pollinisateur spécialiste disparaîtrait serait peu impactée, de la même manière que les plantes généralistes (Schleuning et al., 2016).

Cependant, la majorité des interactions entre plantes et polliniseurs au sein des écosystèmes sont asymétriques, c'est-à-dire que les espèces spécialistes interagissent le plus souvent avec des espèces qui sont hautement généralistes et donc moins sensibles à la perte de certaines espèces qui leur sont connectées (Bascompte et al., 2003).

En effet, les espèces ne pouvant plus interagir entre elles peuvent former de nouvelles interactions avec d'autres espèces.

Il est aussi important de noter que si des changements s'effectuaient de manière complémentaire entre une espèce et son pollinisateur, l'interaction pourrait perdurer. Les réseaux de pollinisation sont des structures présentant une relative résistance aux variations (Bascompte et al., 2003; Schleuning et al., 2016).



Figure 2: *Apis mellifera* visitant une Asteraceae. Source : Pixabay

1.4 **CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX ET DÉCLIN DES ABEILLES**

Depuis environ 50 ans, les populations d'abeilles sauvages sont en déclin. En effet, les activités humaines sont responsables de la destruction de leur habitat, diminuant ainsi la diversité et l'abondance des fleurs dont elles se nourrissent. De nouveaux parasites et pathogènes sont apparus, transportés par l'Homme à travers le monde. Enfin, l'intensification de l'agriculture et l'utilisation croissante de pesticides, toxiques pour les abeilles, sont aussi des facteurs ayant contribué au déclin des abeilles. Le changement climatique, dont les effets sont de plus en plus marqués, représente une menace supplémentaire pour les abeilles et pour beaucoup d'autres espèces (Dave Goulson et al., 2015).

Le changement climatique est un réchauffement progressif de la température moyenne de la planète causé par l'essor des activités humaines depuis la révolution industrielle.

En effet, l'Homme s'est développé dans différents domaines technologiques qui nécessitent la combustion d'énergies fossiles telles que le charbon, le pétrole et le gaz pour

fonctionner. De plus, l'Homme a constamment besoin d'espace pour installer différentes infrastructures, ce qui nécessite d'éliminer des zones considérables de forêts.

Ces dernières constituant des puits à CO₂ en effectuant la photosynthèse, leur disparition rapide ne permet plus de contrecarrer l'augmentation de ce gaz dans l'atmosphère.

Le principal moteur du changement climatique est l'effet de serre. Celui-ci consiste à l'accumulation de gaz dits « à effet de serre » dans l'atmosphère afin de capter une fraction des rayons solaires réfléchis par le sol. Cela a pour conséquence directe de réchauffer l'atmosphère (Houghton, 2005). Cet effet de serre était déjà présent sur Terre avant l'apparition de l'Homme et a permis d'établir une température moyenne suffisante pour maintenir la vie telle que nous la connaissons aujourd'hui. Mais depuis environ 170 ans, cet effet de serre a considérablement augmenté suite à l'émission de nombreux gaz à effets de serre liés aux activités humaines (Mitchell, 1989). Ces gaz sont le dioxyde de carbone, le méthane, le protoxyde d'azote, l'hexafluorure de soufre, les hydrofluorocarbures et les perfluorocarbures (US EPA, 2015).

Le changement climatique est une menace à de nombreux niveaux. De nombreuses études montrent que cette augmentation des températures induit un décalage phénologique entre les plantes et leurs polliniseurs, les plantes se reproduisent moins efficacement et les polliniseurs se nourrissent moins. Cela entraîne donc une diminution des effectifs de leurs populations (Devi & Mishra, 2020). Cela représente une sérieuse menace pour le service que la pollinisation apporte à l'Homme. Cependant, même si les effets du changement climatique sont néfastes de manière générale, diminuant l'efficacité de la pollinisation en perturbant les différentes phénologies des communautés de polliniseurs, il existe certaines espèces qui en bénéficieront. Ainsi, il a été montré que les populations de polliniseurs du Nord-Est de l'Europe et les plantes qu'ils visitent présenteront un plus grand recouvrement de leurs phénologies ce qui permettra d'effectuer le service de pollinisation plus efficacement. Dans la plupart des régions d'Europe, le changement climatique permettra une pollinisation plus efficace au début de la bonne saison tandis que l'efficacité de celle-ci diminuera à partir de la moitié de la saison (Duchenne et al., 2020).

Les effets sur le climat sont aussi significatifs. En effet, il a été montré que le changement climatique entraîne un renforcement des canicules, une augmentation des

précipitations ainsi qu'une augmentation de la fréquence et de l'intensité des évènements climatiques extrêmes.

Depuis la révolution industrielle, les écosystèmes sont en proie à des changements de grande envergure. Les variations des contraintes environnementales causées par ces phénomènes induisent des réponses biologiques afin d'assurer l'adaptation des êtres vivants à cet environnement changeant. Ces réponses sont diverses et variées et font l'objet du chapitre suivant.

Etant donné l'impact que cette hausse des températures aura sur l'Homme, à savoir la montée du niveau des océans liés à la fonte des glaces qui menacera de nombreuses communautés humaines ainsi que la menace qui pèse sur tous les écosystèmes, le changement climatique est la menace la plus importante à laquelle notre civilisation doit faire face (Houghton, 2005).

D'autres phénomènes ont impacté négativement les populations d'abeilles au fil des ans. D'abord, la destruction de l'habitat, qui diminue la diversité et la quantité des ressources alimentaires nécessaires aux abeilles et qui les prive de lieux où elles peuvent nicher (Cane, 2001).

Ensuite, la fragmentation de l'habitat est caractérisée par une distribution discontinue de l'habitat où des zones favorables sont entourées de zones défavorables à la survie des espèces considérées. Souvent, dans le cas des abeilles, les sites de nichage sont séparés des sites où les fleurs poussent. Ainsi, les abeilles doivent effectuer des trajets relativement longs, ce qui est difficile voire impossible pour les individus de plus petite taille (Cane, 2001). De plus, des populations se retrouvant isolées et comportant peu d'individus présentent plus de risques d'extinction liées à des modifications brusques de leur environnement ainsi qu'à une diminution de leur diversité génétique, nécessaire à leur adaptation aux conditions environnementales (Zayed, 2009).

Ensuite, l'intensification de l'agriculture et l'utilisation de pesticides, nécessaires à l'augmentation du rendement des cultures ont également des effets néfastes sur les abeilles. En effet, la surface des champs où les cultures poussent augmente continuellement pour subvenir aux besoins des populations humaines grandissantes.

Ainsi, les pratiques agricoles actuelles sont généralement en faveur des monocultures, diminuant l'abondance et la diversité des plantes qui occupaient auparavant les zones où les

champs sont installés. La diversité des polliniseurs étant liées à la diversité des ressources alimentaires qu'ils peuvent acquérir, l'intensification des pratiques agricoles induit une diminution de la biodiversité des abeilles (D. Goulson et al., 2008).

Les pesticides appliqués sur les cultures peuvent entrer en contact avec les polliniseurs de différentes manières. Soit par application directe sur le pollinisateur, soit par contact avec une plante traitée, soit par ingestion de substances contenant des pesticides, par exemple le nectar de plantes traitées. Les individus ayant été en contact avec des pesticides peuvent en mourir, ce qui met en danger les colonies possédant peu d'individus, par exemple les colonies au début du printemps (D. Goulson et al., 2008). De plus, les polliniseurs ayant été exposés à des doses sublétale de pesticides peuvent développer des troubles de la mémoire et de l'apprentissage, diminuant leurs capacités à reconnaître les ressources alimentaires, ce qui diminue leur capacité à survivre dans leur environnement (Siviter et al., 2018).

Enfin, les espèces invasives, capables de produire un grand nombre de descendants ayant un grand taux de dispersion, peuvent affecter négativement les populations d'abeilles déjà présentes. Les espèces animales invasives pourraient introduire une compétition pour les ressources alimentaires et les sites de nichages, de la prédation , perturber la reproduction des espèces locales en s'hybridant avec elle ainsi que transmettre des pathogènes qui seraient néfastes pour la survie des abeilles (Stout & Morales, 2009). Les espèces végétales invasives pourraient avoir des effets positifs, négatifs ou neutres. En effet, les polliniseurs pourraient utiliser ces nouvelles espèces comme source de nourriture ou, au contraire, ne seraient pas capables de les utiliser. Cela serait néfaste pour les polliniseurs dans le cas où ces plantes remplaceraient progressivement les plantes locales, grâce auxquelles les polliniseurs se nourrissent habituellement (Stout & Morales, 2009).

Ainsi, les populations d'Apoïdes sont fortement atteintes par ces phénomènes agissant probablement de manière additive.

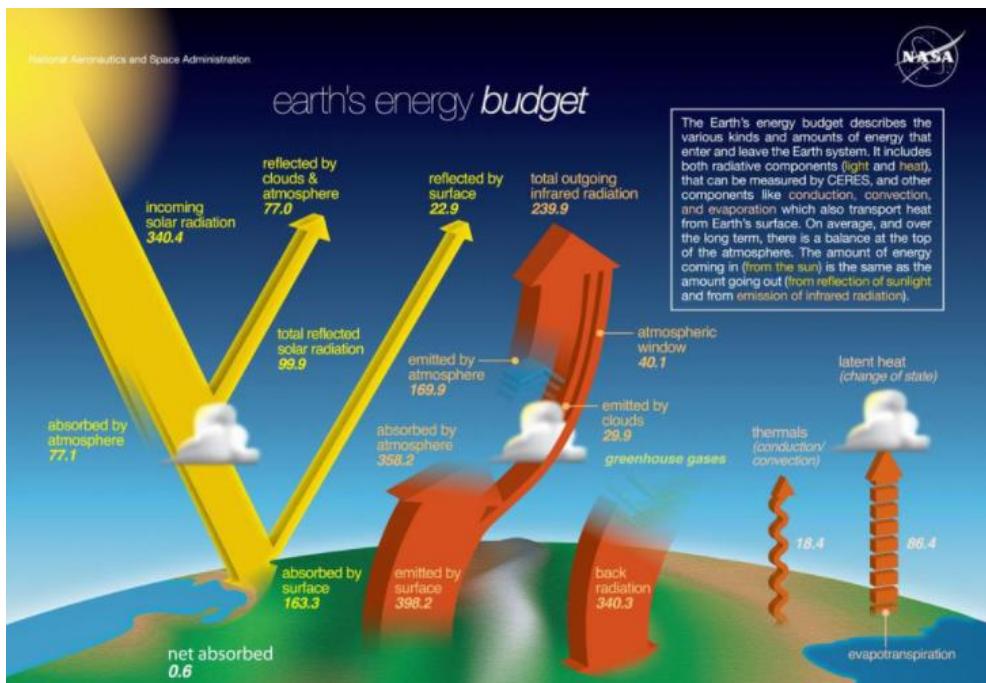


Figure 3: Schéma représentant l'effet de serre, principal moteur du changement climatique. Source : Ethan Siegel, Forbes, 2019

1.5 IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR L'INTERACTION PLANTES/POLLINISATEURS

1.5.1 Temporels

Les insectes polliniseurs et les plantes qui leurs sont associés émergent et fleurissent à des moments proches afin de permettre aux polliniseurs de subvenir à leurs besoins alimentaires et aux plantes de pouvoir se reproduire. Cependant, de nombreuses études ont observé que les périodes d'émergence et de floraison changent en réponse au changement climatique. Ce changement de phénologie peut s'effectuer, dans la majorité des cas observés, de manière simultanée dans la même direction, ce qui ne désavantage ni les polliniseurs ni les plantes qui leurs sont associées. Il est aussi possible que ce changement ne soit pas simultané ou même que les variations phénologiques des différents acteurs de l'interaction soient totalement opposées, ce qui constituerait un mésappariement de la plante et de son pollinisateur (Visser & Both, 2005).

Au niveau des insectes polliniseurs, l'émergence d'une espèce qui n'était pas présente auparavant à un autre moment de l'année pourrait avoir des répercussions à l'échelle de l'écosystème. En effet, les différentes espèces coopèrent indirectement au maintien des services écosystémiques, en l'occurrence la pollinisation.

Les différentes espèces de polliniseurs fournissent donc des efforts qui s'additionnent afin de réaliser la pollinisation de manière plus efficace (Blüthgen & Klein, 2011). De plus, des polliniseurs qui émergeraient à une période de l'année précoce ou tardive, où les plantes qu'ils visitent ne sont pas présentes en abondance pourraient ne plus pouvoir se procurer les ressources nutritives en quantité suffisante pour leur survie (Pyke et al., 2016).

Une équipe de chercheurs a montré que les variations phénologiques peuvent perturber cette coopération indirecte entre polliniseurs (Duchenne et al., 2020). Cela affecte donc directement le service de pollinisation, diminuant le taux de reproduction des plantes, qui par leur nombre plus restreint, affaiblit la quantité de nourriture disponible pour les polliniseurs et amplifie donc leur déclin (Blüthgen & Klein, 2011).

Au niveau des plantes, les variations phénologiques pourraient aussi avoir un impact majeur sur leur succès reproductif. En effet, les plantes fleurissant plus tôt suite à une modification de leur phénologie pourraient profiter d'un plus grand nombre de visites par les polliniseurs mais seraient plus vulnérables au froid, ce qui pourrait causer leur mort avant d'avoir pu produire et disperser leurs graines. Aussi, les plantes fleurissant plus tard et étant moins visitées par les polliniseurs subissent une baisse du succès reproductif. Ces taux de visites dépendent des espèces de polliniseurs émergeant au moment où la plante fleurit, ce qui peut varier selon la période et/ou le lieu considéré. Dans le cas où les plantes émergent et restent peu visitées, il y a un mésappariement temporel entre les plantes et leurs polliniseurs (Gezon et al., 2016).

1.5.2 Spatiaux

Une des potentielles causes d'apparition de mésappariements entre espèces en relation serait la modification de leur aire de distribution. En effet, les aires de distribution des espèces étant définies par les paramètres environnementaux, les modifications qui surviendraient entraîneraient des déplacements de ces aires de distribution. Ces déplacements pourraient être synchrones, auquel cas aucun mésappariement n'apparaîtrait. Cependant, ces déplacements pourraient se réaliser de manière asynchrone ou dans des directions opposées, les espèces n'évoluerait donc plus dans le même milieu, ce qui ferait cesser leur interaction.

Différentes études ont été menées sur les déplacements d'aires de distribution dans le cadre d'espèces liées par la pollinisation.

Par exemple, Gorostiague *et al.* (2018) ont modélisé l'évolution de la répartition de *Cactaceae* et de certains polliniseurs qui leur sont associés. Les résultats varient selon l'espèce mais en général, le taux de recouvrement des aires de distribution reste assez fort (Gorostiague et al., 2018).

Les bourdons aussi ont vu leurs aires de distribution européennes et nord-américaines modifiées par le changement climatique au cours des 100 dernières années (Kerr et al., 2015). En effet, ceux-ci, étant adaptés aux climats froids, migrent vers le Nord et en altitude. Il est fort probable que les plantes qui leur sont associées migrent aussi dans le futur.

Cependant, l'apparition de tels mésappariements reste assez théorique. En effet, peu d'études ont été menées sur les plantes et leurs polliniseurs de manière combinée et cela n'a jamais été observé sur le terrain jusqu'à ce jour. Dans le cas des bourdons, leurs aires de distribution se déplacent plus vite que celles des plantes leur étant associées mais un certain taux de recouvrement est maintenu.

De plus, très peu d'espèces de plantes ne dépendent que d'une unique espèce de polliniseurs. Les plantes conservent un certain niveau de généralisme en s'associant avec différentes espèces de polliniseurs. Ainsi, la probabilité de mésappariement entre la plante et l'ensemble de ses polliniseurs s'en trouve fortement réduite. L'impact d'un plus faible taux de recouvrement entre les aires de distributions de ce groupe d'espèces ne causerait pas de diminution majeure de la fitness de chaque espèce.

Enfin, les études réalisées à ce sujet se basent toutes sur des modèles mathématiques. Cela reste donc au rang de la supposition et les théories avancées par ces études ne pourraient se confirmer qu'après avoir observé ce phénomène directement sur le terrain (Gérard, Vanderplanck, et al., 2020).

Une seule étude a estimé que 41% des pertes d'interactions étaient causées par des mésappariements spatiaux. Cependant, cette étude est soumise à controverse suite à la fragmentation de l'habitat étudié au fil des années. Il est donc difficile de déterminer si les résultats observés sont liés aux variations des conditions climatiques ou à la modification de l'habitat (Burkle et al., 2013).

1.5.3 Morphologiques

Lorsque le transfert de pollen de fleurs en fleurs est effectué par des animaux, la morphologie florale est fortement liée à celle du pollinisateur. On peut observer cela directement avec la similitude de longueur entre les langues des pollinisateurs et la profondeur des corolles de leur plante associée (Pauw et al., 2020).

La correspondance des morphologies doit être grande afin de permettre un contact optimal entre les organes sexuels de la plante et le corps du pollinisateur (Solís-Montero & Vallejo-Marín, 2017), mais aussi pour permettre l'accès aux récompenses florales pour le pollinisateur.

Cette correspondance des différents traits phénotypiques de l'insecte avec ceux de la plante permettent de bénéficier aux 2 intervenants, de différentes manières. En effet, la plante peut transférer son pollen sur le corps du pollinisateur, possédant une taille adaptée, qui ira le disperser sur d'autres fleurs, assurant la reproduction sexuée. Le pollinisateur profite des récompenses florales offertes par la plante, dont la corolle a une profondeur de taille proche de la langue de l'insecte, pour se nourrir. Ainsi, la relation mutualiste entre ces 2 organismes est maintenue.

Les plantes présentent des caractères attractifs de type visuel et ceux-ci peuvent être altérés par le changement climatique. En effet, des plantes ayant poussé à des températures plus élevées ont tendance à posséder une taille générale réduite ainsi que de plus petites fleurs. En outre, ces fleurs peuvent être déformées, posséder des couleurs atténuerées ou être moins nombreuses au sein des inflorescences (Scaven & Rafferty, 2013).

La taille des pollinisateurs peut aussi être influencée par la température. En effet, les organismes présentent un certain degré de plasticité phénotypique. Ainsi, des organismes vivants à des latitudes où les températures sont plus faibles ont tendance à adopter une taille réduite. Au contraire, les organismes vivants sous des latitudes présentant des températures plus élevées ont tendance à posséder une plus grande taille. Cela pourrait s'expliquer par une croissance plus rapide et un métabolisme plus élevé grâce aux plus fortes températures (Gérard, Vanderplanck, et al., 2020). Cette tendance a été énoncée par la règle de Bergmann. Celle-ci s'applique généralement aux animaux endothermes mais des études ont montré que certains organismes ectothermes, comme certains insectes, se conforment également à cette règle (Kaspari & Vargo, 1995).

Des animaux pourtant qualifiés d'ectothermes, comme les *Apidae*, présentent un certain degré d'endothermie. Ils possèdent la capacité d'augmenter leur température corporelle en faisant fonctionner les muscles alaires, ce qui est crucial pour permettre le vol et donc la recherche de nourriture. Cependant, dans la colonie, leur température corporelle dépend de la température ambiante (Stabentheiner et al., 2012). Au sein de ce groupe, on pourrait s'attendre au respect de la règle de Bergmann. Cette hypothèse s'avère contrastée. En effet, Gérard et al. ont montré que certains genres se conforment à cette règle tandis que d'autres (comme *Bombus*) montrent une tendance de taille contraire à la règle. Malgré ces différences entre genres, la tendance à une plus grande taille dans les milieux froids et donc le respect de la règle de Bergmann sont observés à l'échelle du groupe des abeilles (Gérard et al., 2018).

Cependant, d'autres phénomènes, tels que la fragmentation de l'habitat ou la durée des saisons, peuvent influencer la taille des organismes. Ainsi, des colonies vivants dans des habitats fragmentés, de tailles restreintes, verraien la taille de leurs individus augmenter, ceux-ci étant plus aptes à coloniser des nouvelles zones propices ainsi qu'à résister aux périodes de famines, grâce à leurs réserves plus conséquentes (Gérard, Martinet, et al., 2020). Lorsque la saison propice à la récolte de nourriture est courte, les individus ont moins de temps pour se nourrir et donc la taille de leur corps s'en trouve limitée (Gérard et al., 2018).

Cependant, cette relation mutualiste pourrait être mise en péril par les variations des conditions environnementales. Chez les insectes polliniseurs, les réponses biologiques à ces variations suivent généralement la même tendance pour les différentes espèces. Chez les plantes, les réponses sont plus variables et dépendent souvent des espèces concernées (Gérard, Vanderplanck, et al., 2020). Des réponses qui ne se feraient pas dans la même direction, de manière synchrone pourraient induire des mésappariements entre les plantes et leurs polliniseurs associés.

L'apparition d'un mésappariement entre une espèce végétale spécialisée et ses polliniseurs pourrait entraîner une diminution rapide de la capacité reproductive de cette plante, au moins dans la région où se dérouleraient ces changements.

1.5.4 Comportementaux

Le changement climatique induit une augmentation générale des températures ainsi que des sécheresses. Ces variations environnementales ont un effet direct aussi bien sur les polliniseurs que sur les plantes qu'ils visitent.

En effet, au niveau des plantes, celles-ci émettent des composés volatils afin d'attirer les polliniseurs. Une hausse des températures peut augmenter la quantité de molécules émises par la plante et de ce fait perturber le pollinisateur. Aussi, la nature des composés volatils peut être altérée par les variations de température (Farré-Armengol et al., 2014). Le pollinisateur pourrait donc ne plus être capable de reconnaître les plantes qu'il utilise pour se nourrir.

En termes de récompenses alimentaires, la quantité et la qualité du pollen et du nectar peuvent être altérées (Descamps et al., 2018). Ainsi, la composition chimique du pollen pourrait varier et ne plus convenir au métabolisme des polliniseurs. De même, le volume de nectar produit ainsi que sa concentration en carbohydrates pourrait varier. Les polliniseurs étant capables de détecter de faibles variation de concentration du nectar et préférant un nectar composé de plus de 40% de sucres, le choix de visite des fleurs en serait impacté (Cnaani et al., 2006).

Les plantes produisent également des métabolites secondaires en réponse à ces changements de températures (Akula & Ravishankar, 2011). Ces substances s'accumuleraient dans le pollen et le nectar et pourraient se révéler néfastes pour les polliniseurs. Enfin, la chaleur altérerait la viabilité du pollen, ce qui affaiblirait le succès reproductif des plantes (Paupière et al., 2014).

Ainsi, une étude a montré que les bourdons avaient tendance à visiter plus fréquemment et plus longtemps les fleurs des plantes ayant été arrosées, donc ayant poussé à des températures plus basses. Cela montre que la modification phénotypique et des récompenses alimentaires liées à une hausse des températures affecte directement le comportement des polliniseurs (Höfer et al., 2021).

Au niveau des polliniseurs, leur capacité à reconnaître leur plante-hôte pourrait être altérée. En effet, des températures plus élevées pourraient dénaturer certaines protéines liées à l'olfaction et de ce fait perdre leur fonction (Gérard, Vanderplanck, et al., 2020). Il existe cependant des protéines capables de contrecarrer ce phénomène.

D'autres systèmes pourraient être atteints tels que le système nerveux et le système endocrine. Des atteintes au système nerveux pourraient empêcher les polliniseurs d'adapter leurs méthodes de collecte de nourriture aux fleurs présentant des morphologies modifiées. Enfin, le matériel génétique des insectes pourrait être endommagé (Martinet et al., 2015).

Tous ces facteurs résulteraient donc en une baisse de survie et de succès reproductif aussi bien chez les polliniseurs que chez les plantes qui leur sont associées.

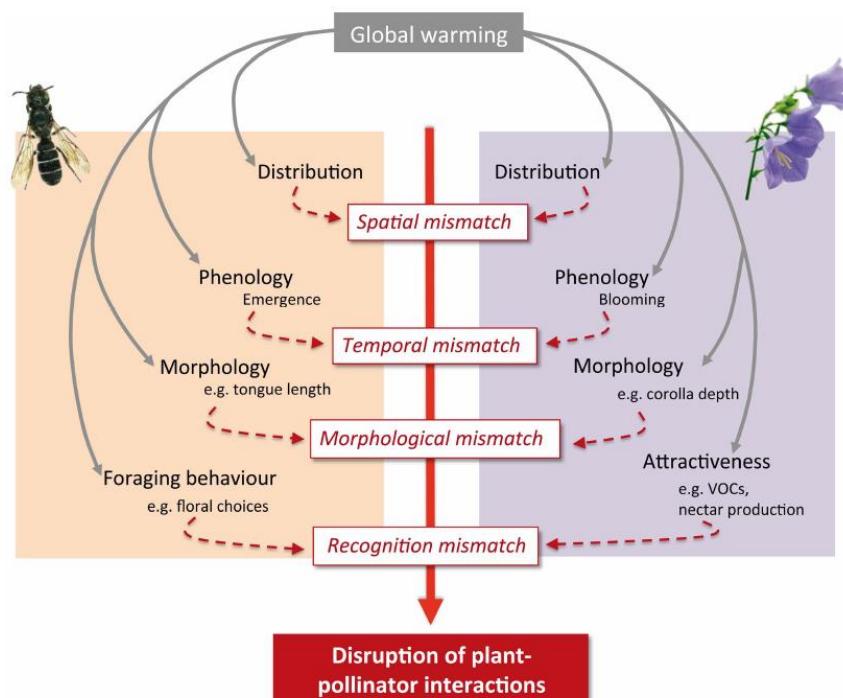


Figure 4: Schéma représentant les potentiels mésappariements entre les plantes et leurs polliniseurs, pouvant conduire à une perte d'interaction.
Source : Gérard et al., 2020

2 OBJECTIFS

Les conséquences des changements environnementaux sont de plus en plus présentes au fil des ans. Il est d'une importance cruciale d'étudier l'impact de ces changements sur les êtres vivants afin de se préparer à d'éventuelles altérations drastiques des écosystèmes.

L'humanité étant en continue expansion, elle dépend en grande partie de l'agriculture afin de subvenir aux besoins alimentaires de tout un chacun. Ainsi, comprendre les effets du changement climatique et des autres modifications de l'environnement sur la pollinisation et donc indirectement sur le rendement de l'agriculture est essentiel.

Ce mémoire de fin d'études a pour but d'évaluer l'impact des modifications de correspondances morphologiques sur l'interaction entre les polliniseurs et leurs plantes associées, en conditions de changement climatique.

Une telle expérience en conditions contrôlées n'a jamais été publiée auprès de la communauté scientifique (Gérard, Vanderplanck, et al., 2020).

De plus, les expériences qui seront réalisées au cours de ce mémoire permettront d'évaluer de manière quantitative ce potentiel impact sur l'interaction entre plantes et polliniseurs.

L'étude se basera sur la sélection de différents groupes morphologiques chez les plantes et chez le pollinisateur ainsi que sur l'interaction de ces différents groupes.

Ensuite, les paramètres comportementaux des polliniseurs et les dépôts de pollen seront étudiés.

3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1 MATÉRIEL

3.1.1 Bombus terrestris

Espèce commune dans la majorité de l'Europe. Elle a été domestiquée depuis 1987. Cette espèce possède une distribution centrée sur la Méditerranée, s'étendant jusque Stockholm au Nord et jusque l'Altaï à l'Est. Elle est absente des zones désertiques, des steppes arides ainsi que des zones de haute montagne (Rasmont & Iserbyt, 2010).

Les colonies sont divisées en castes, à savoir la reine, les ouvrières et les mâles. La caste des ouvrières chez cette espèce présente une grande variabilité de taille et de masses. En effet, les ouvrières ont un thorax allant de 2,3 à 6,9 mm et un masse comprise entre 68 et 754 mg (Dave Goulson et al., 2002). Ces organismes sont présents dans les bois, les villes et sur les côtes. Ils forment des colonies possédant un assez grand nombre d'individus, ne dépassant pas 500. Dans la nature, les reines émergent de l'hibernation à la mi-mars et la colonie produit les futures reines et les mâles vers la moitié de l'été. Cependant, dans le commerce, les colonies sont disponibles tout au long de l'année.

Ils butinent une grande diversité de fleurs telles que les Lamiaceae, Salicaceae, Asteraceae et Fabaceae, de mars à octobre. De plus, ce sont des acteurs majeurs de la pollinisation des cultures (Albouy et al., 2005).

3.1.2 *Echium plantagineum*

Plante bisanuelle possédant une taille allant de 20 à 60 cm. Cette plante de la famille des Boraginaceae possède de grandes fleurs bleues, parfois violettes, à symétrie bilatérale, dont la corolle atteint 25 à 30 mm. Les fleurs sont hermaphrodites et pollinisées par le genre *Bombus*, *Apis mellifera* et les abeilles solitaires (Descamps et al., 2020). Elle pousse en Europe, autour de la Méditerranée, en Afrique et en Asie mineure, dans les milieux sablonneux, rudéralisés où elle fleurit de juin à septembre (Lambinon et al., 2015)



Figure 6: Fleur d'*Echium plantagineum*. Source: Peter Llewellyn

3.1.3 *Borago officinalis*

Plante annuelle d'une taille allant de 60 à 90 cm, appartenant à la famille des Boraginaceae. Elle possède de grandes fleurs bleues, parfois virant sur le rose, dont la corolle à symétrie radiaire est très peu profonde. De plus, les fleurs sont hermaphrodites et sont pollinisées par *Bombus* et *Apis mellifera*, qui représentent 80% des visites (Descamps et al., 2018).

Elle pousse dans les lieux cultivés, les jardins, les sites rudéralisés, aux abords des habitations. Cette plante pousse en Europe méridionale et occidentale, en Asie occidentale et en Afrique septentrionale où elle fleurit de juin à septembre (Descamps et al., 2018; Lambinon et al., 2015)

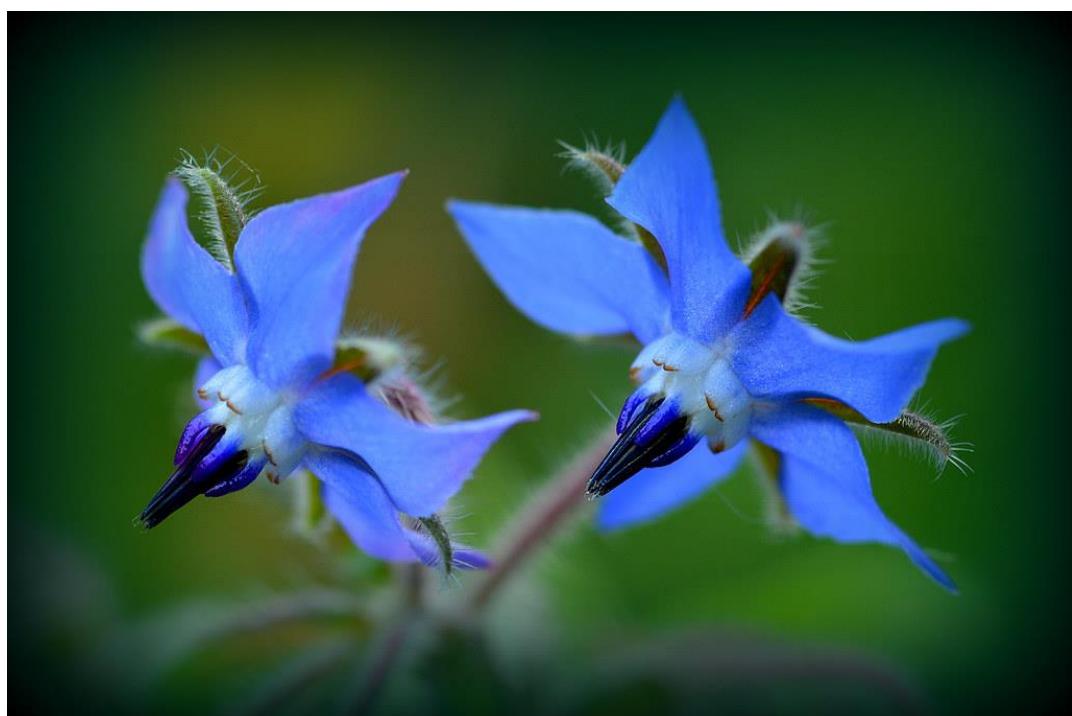


Figure 5: Fleur de *Borago officinalis*. Source: Sylvia Sassen

3.1.4 Choix des espèces

Bombus terrestris a été choisi car il est facile de se le procurer auprès de sociétés d'élevage, telle que Biobest. De plus, il est souvent utilisé comme modèle biologique dans les études portant sur les polliniseurs.

Les 2 espèces végétales ont été sélectionnées car les effets du changement climatique, tels que les stress hydrique et l'augmentation des températures, sur leur croissance a précédemment été étudié par Descamps et al., 2018,2020.

Ainsi, il n'était plus nécessaire de réaliser des expériences afin de confirmer que ces espèces en particulier présentaient une variation de taille liée au changement climatique, ce qui était crucial pour les expériences menées lors de ce projet.

De plus, ces plantes s'obtiennent facilement dans le commerce et leur croissance, d'environ 1 mois de la germination à la floraison, est relativement rapide.

3.1.5 Mesures

Les différentes mesures réalisées au cours de ces expériences ont été effectuées à l'aide d'un chronomètre (étude du comportement de recherche alimentaire), un pied à coulisse à indicateur de mesure électronique (diamètre et profondeur de la corolle) et ImageJ (taille de la cellule radiale des polliniseurs et surface de la corolle).

3.2 MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

3.2.1 Préparation des plantes

Les graines ont d'abord été plantées à température ambiante durant 3 semaines avant d'être placées une semaine à 21°C.

Ensuite, les plantes ont été cultivées dans les chambres de culture d'un phytotron, situé à la HEPH Condorcet de Ath, selon 2 régimes de température : 27°C et 21°C. Elles ont également reçu 2 régimes hydriques différents : stress hydrique pour les plantes croissant à 27°C et arrosage pour les plantes croissant à 21°C (Descamps et al., 2018, 2020).

3.2.2 Préparation des micro-colonies

5 micro-colonies composées de 6 à 8 ouvrières ont été préparées par traitement. De plus, une sélection de taille des individus a été réalisée.

Ainsi, des individus de grandes tailles et de petites tailles ont été prélevés. Chaque micro-colonie de chaque traitement était issue d'une plus grande colonie différente, achetée à la société Biobest, afin de maximiser la variabilité génétique des individus.

3.2.3 Design expérimental

L'expérience s'est déroulée dans une serre équipée d'un système de chauffage par canon à chaleur. Cela permettait de maintenir la température de la serre entre 20°C et 25°C.

Les bourdons ont été contenus tout au long de l'expérience dans une cage dont les parois étaient constituées de filet à maillage très fin afin d'empêcher les bourdons de s'échapper. La structure reposait sur un système de tables coulissantes afin de permettre aux expérimentateurs de faire les prélèvements. Chacun des 4 groupes d'expérience disposait d'une zone de 3,5 m x 2 m x 2 m, pour une taille totale de 7 m x 4 m x 2m.

Afin d'évaluer l'impact de la taille des insectes et des plantes sur l'efficacité de la pollinisation, différentes combinaisons ont été réalisées. En effet, chacune des 2 tailles de bourdons a été soumise à 2 espèces de plantes et à 2 tailles de fleurs. Ainsi, 8 traitements différents ont été réalisés. D'abord, l'expérience a été menée sur les plantes ayant poussé à 27°C et soumises à un stress hydrique, générant des fleurs de plus petites tailles. Ensuite, la même expérience a été menée sur les plantes ayant poussé à 21°C et étant bien arrosées, générant des fleurs de plus grandes tailles.

Les traits floraux ont ensuite été mesurés afin de confirmer l'impact du traitement de croissance sur le phénotype floral.

Le premier jour de l'expérience, 20 fleurs provenant de 10 individus ont été enfermées dans des filets afin d'empêcher tout contact avec les polliniseurs.

De plus, un maximum de fleurs récemment ouvertes ont été marquées à l'aide de feutres de couleur pour identifier, à la fin de l'expérience, les fleurs ayant été exposées aux polliniseurs durant toute leur période de floraison.

Ensuite, le comportement de recherche de nourriture des bourdons a été étudié durant environ 3 jours. De plus, les fleurs placées sous filet ont été régulièrement libérées et dès qu'un individu s'était posé sur la fleur pour se nourrir et la polliniser en même temps, le stigmate était extrait et placé dans un microtube dont le fond était tapissé de gélatine végétale.

Le dernier jour de l'expérience, les stigmates des fleurs marquées ont été collectés et placés dans le même type de microtube qu'utilisé précédemment.

De plus, 25 bourdons morts par traitement ont été récoltés au fur et à mesure et placés ensemble dans des tubes, selon le traitement correspondant. Leur aile antérieure gauche a ensuite été sectionnée et placée dans des microtubes.

3.2.4 **Paramètres mesurés**

Les paramètres mesurés concernent l'efficacité de l'interaction entre les plantes et les polliniseurs.

Concernant les fleurs, les traits floraux ont été mesurés : diamètre, profondeur et surface de la corolle. Les individus ont ainsi été classés dans 2 groupes, selon leur taille.

Concernant les polliniseurs, les individus ont été collectés selon une différence de taille observable à l'œil nu. Afin de confirmer cette différence de taille, la longueur de la cellule radiale de l'aile antérieure gauche a été mesurée. Cette longueur est corrélée à la longueur du proboscis, elle-même corrélée à la taille générale de l'individu (Harder, 1983; Medler, 1962; Owen, 1988). Ainsi, certaines études ont établi une équation permettant de relier la taille de l'individu à la longueur du proboscis (Cariveau et al., 2016), ce qui constitue une mesure intéressante pour évaluer l'efficacité de l'interaction entre plantes et polliniseurs.

Quant à l'efficacité de l'interaction à proprement parler, la durée des phases de recherche de nourriture des bourdons a été mesurée. Au cours de cette période, le nombre de fleurs visitées ainsi que la durée de visite par fleur ont été recueillis. Ces valeurs permettent d'établir un taux de visite, à savoir le nombre de fleurs visitées par unité de temps.

De plus, le dépôt de pollen durant la durée de la floraison des fleurs marquées ainsi que lors d'une seule visite a été mesuré.

3.2.5 **Statistiques**

Toutes les statistiques qui sont présentées dans ce mémoire de fin d'études ont été réalisées avec le logiciel R Studio.

Afin de comparer les différences de moyennes entre les différents traitements étudiés au cours des expériences, des tests statistiques de Student ont été effectués.

Le seuil α considéré pour établir la significativité des résultats est de 5%.

Afin de comparer des échantillons de tailles semblables, les tests statistiques ont été réalisés sur des sous-ensemble de données. Ainsi la totalité des valeurs ont été séparées selon l'espèce végétale et selon la taille des fleurs.

4 RÉSULTATS

4.1 PHÉNOTYPE FLORAL

4.1.1 *Echium plantagineum*

Des différences significatives entre la moyenne des diamètres et des surfaces des corolles ont été observées, avec respectivement des p-value égales à 1.232e-15 et 2.02e-15. Aucune différence significative de profondeur de corolle n'a pu être observée.

Les grandes fleurs possèdent un diamètre moyen de 20,39 mm, une surface moyenne de 5,33 cm² et une profondeur moyenne de 13,73 mm. Les petites fleurs possèdent un diamètre moyen de 13,70 mm, une surface moyenne de 3,18 cm² et une profondeur moyenne de 13,12 mm (fig.6).

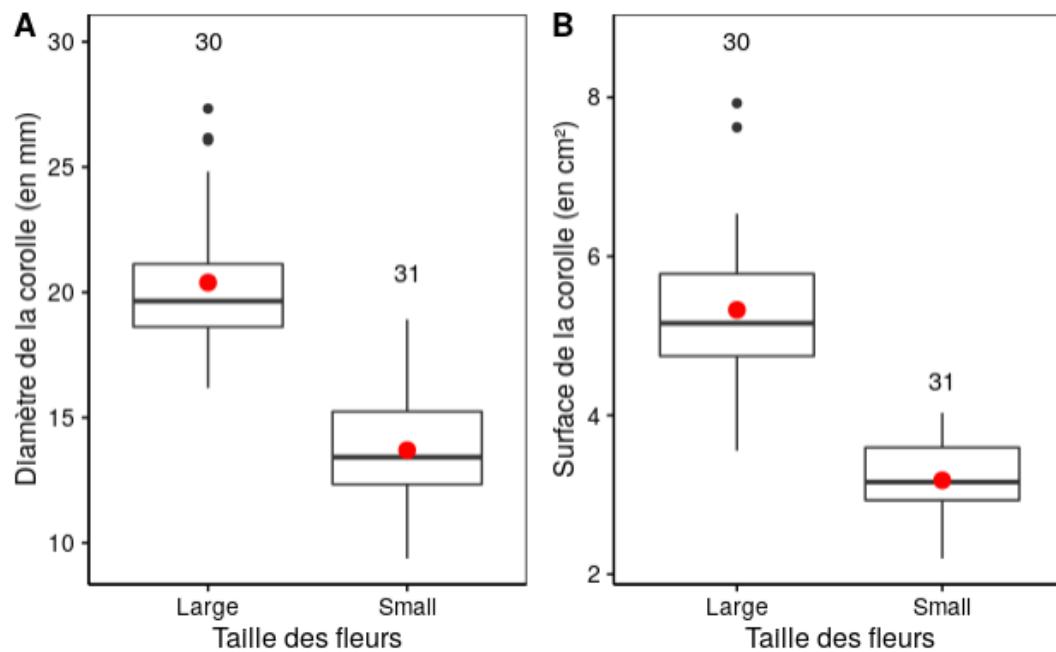


Figure 6 : Répartition des diamètres et des surfaces pour les fleurs de *Echium plantagineum* ayant poussé à 23°C (grandes fleurs) et à 27°C et sous stress hydrique (petites fleurs).

4.1.2 *Borago officinalis*

Des différences significatives entre la moyenne des diamètres et des surfaces des corolles ont également été observées, avec respectivement des p-value égales à 1.387e-07 et 6.829e-06. Aucune différence significative de profondeur n'a pu être observée.

Les grandes fleurs possèdent un diamètre moyen de 29,11 mm, une surface moyenne de 3,72 cm² et une profondeur moyenne de 3,53 mm. Les petites fleurs possèdent un diamètre moyen de 24,28 mm, une surface moyenne de 3,18 cm² et une profondeur moyenne de 2,82 mm (fig.7).

Chaque espèce utilisée est ainsi classée en 2 groupes de tailles significativement différentes.

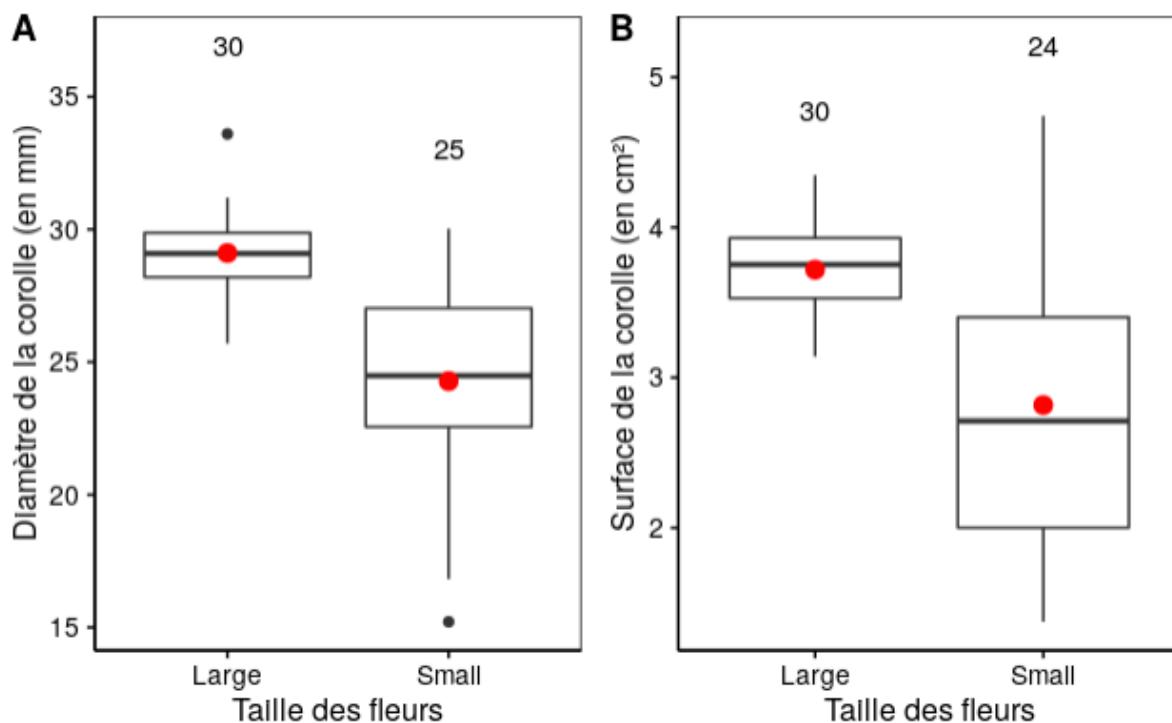


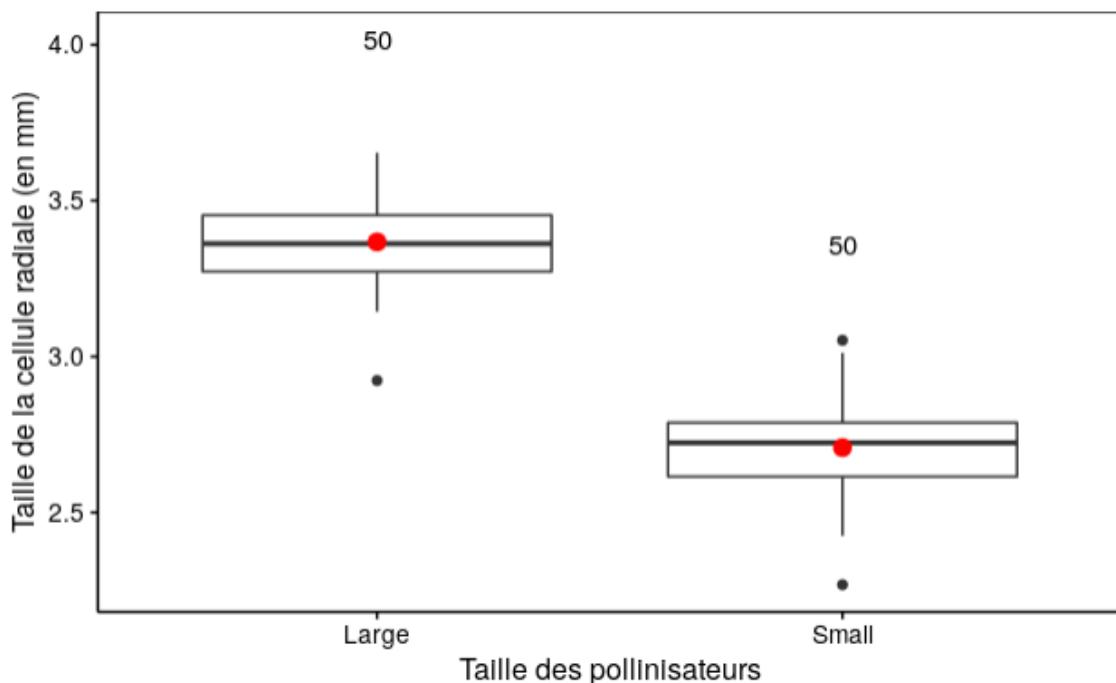
Figure 7: Répartition des diamètres et profondeurs pour les fleurs de *Borago officinalis* ayant poussé à 23°C (grandes fleurs) et à 27°C et sous stress hydrique (petites fleurs).

4.2 PHÉNOTYPE DES POLLINISATEURS

La taille des pollinisateur a été estimée sur base de la taille de la cellule radiale de l'aile antérieure gauche.

Il en résulte des différences significatives des valeurs moyennes de taille de la cellule radiale ($p\text{-value} < 2.2\text{e-}16$).

Ainsi, les grands bourdons présentent une cellule radiale de 3.37 mm en moyenne tandis que les petits bourdons présentent une cellule radiale de 2.71 mm en moyenne.



*Figure 8: Répartition des tailles de la cellule radiale de l'aile antérieur gauche chez les individus de *Bombus terrestris* utilisés lors des expériences. Les cellules radiales sont plus grandes chez les individus de plus grande taille.*

4.3 IMPACT DE LA CORRESPONDANCE DES TAILLES ENTRE FLEURS ET POLLINISATEURS SUR LE COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE

Les résultats obtenus sont résumés en fin de chapitre (*fig. 11*)

4.3.1 Echium plantagineum

4.3.1.1 Taux de visite

Afin de respecter la distribution normale des observations, requise pour effectuer les tests de Student, les données relatives aux fleurs de petite taille ont été transformées en utilisant le logarithme du taux de visite.

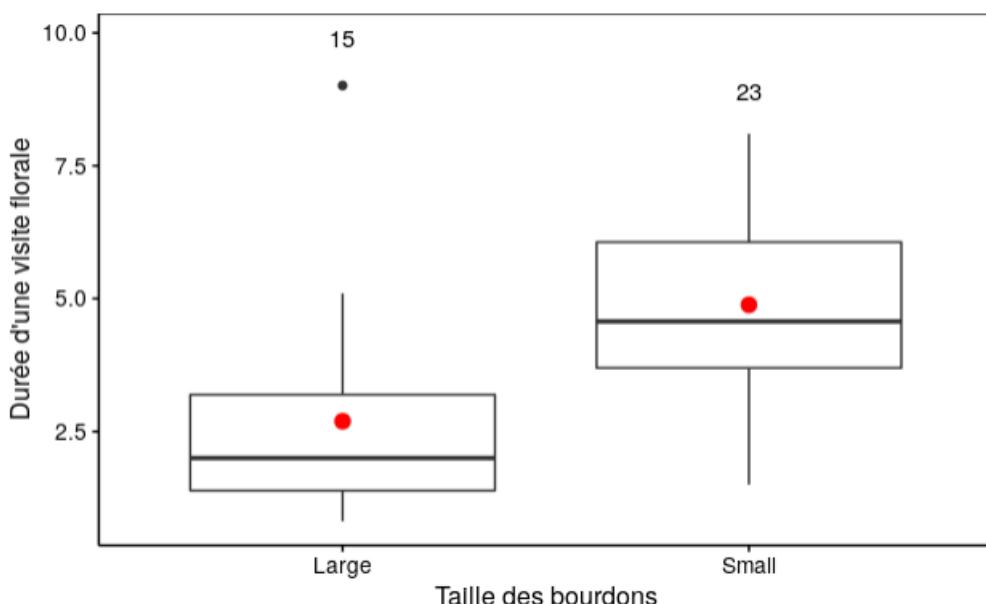
Aucune différence significative n'a pu être observée pour les fleurs d'*Echium*, qu'elles soient de grande taille ou de petite taille.

4.3.1.2 Durée d'une visite

Une différence significative de la durée d'une visite florale a été observée pour les petites fleurs d'*Echium* (*p*-value = 0.0017).

La durée moyenne d'une visite florale était de 2,69 secondes pour les bourdons de grande taille tandis qu'elle était de 4,88 secondes pour les bourdons de petite taille.

Aucune différence significative de la durée moyenne d'une visite n'a pu être observée pour les grandes fleurs d'*Echium*.



*Figure 9: Répartition des durées d'une visite florale pour les petites fleurs d'*Echium plantagineum*. Le point rouge représente la moyenne de l'échantillon. On observe que les visites florales durent plus longtemps pour les petits pollinisateurs, malgré une correspondance morphologique avec les fleurs.*

4.3.2 *Borago officinalis*

4.3.2.1 Taux de visite

Aucune différence significative n'a pu être observée pour la moyenne des taux de visite, aussi bien pour les petites fleurs que pour les grandes fleurs de *Borago*.

4.3.2.2 Durée d'une visite

Afin de respecter la distribution normale des observations, requise pour la réalisation d'un test de Student, les données relatives à la durée d'une visite des fleurs de petite taille ont été transformées, en appliquant le logarithme des valeurs.

Ainsi, une différence significative entre la moyenne des durées d'une visite florale a pu être observée pour les petites fleurs de *Borago* (p -value = 0,0017). La durée moyenne d'une visite était de 1,11 secondes (échelle logarithmique) pour les bourdons de grande taille tandis qu'elle était de 1,53 secondes (échelle logarithmique) pour les bourdons de petite taille (fig. 10). Cela représente une durée moyenne de 6,01 secondes pour les bourdons de grande taille et 14,82 secondes pour les bourdons de petite taille.

Aucune différence significative n'a pu être observée pour les grandes fleurs de *Borago*.

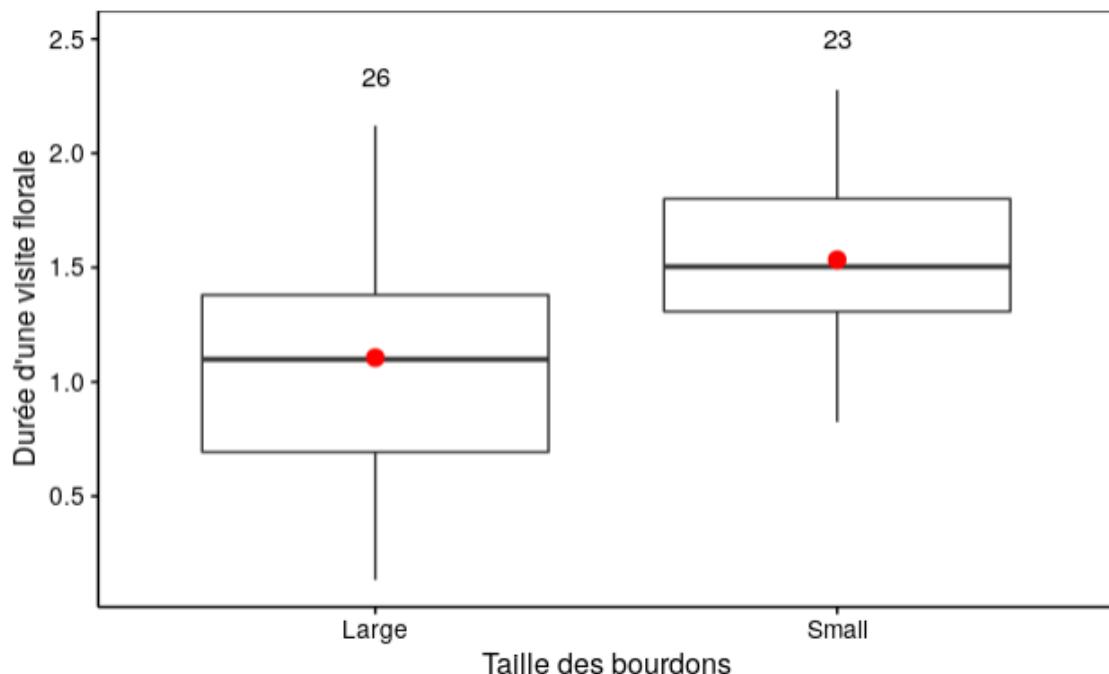


Figure 10 : Répartition des durées d'une visite florale pour les petites fleurs de *Borago officinalis*. Le point rouge représente la moyenne de l'échantillon. On observe que les visites florales durent plus longtemps pour les petits pollinisateurs, malgré une correspondance morphologique avec les fleurs. Les valeurs représentées sont celles des données transformées en logarithme.

Espèce	Taille des fleurs	Variable mesurée	Polliniseurs	Moyenne
<i>Echium plantagineum</i>	Grandes	Taux de visite	Aucune différence	9,06 fleurs par minute
<i>Echium plantagineum</i>	Petites	Taux de visite	Aucune différence	9,43 fleurs par minute
<i>Echium plantagineum</i>	Grandes	Durée d'une visite	Aucune différence	3,66 secondes
<i>Echium plantagineum</i>	Petites	Durée d'une visite	Différence significative (p-value = 0,0017)	2,69 secondes (grands bourdons) 4,88 secondes (petits bourdons)
<i>Borago officinalis</i>	Grandes	Taux de visite	Aucune différence	4,91 fleurs par minute
<i>Borago officinalis</i>	Petites	Taux de visite	Aucune différence	9,31 fleurs par minute
<i>Borago officinalis</i>	Grandes	Durée d'une visite	Aucune différence	10,41 secondes
<i>Borago officinalis</i>	Petites	Durée d'une visite	Différence significative (p-value = 0,0017)	1,11 secondes (logarithme) (grands bourdons) 1,53 secondes (logarithme) (petits bourdons)

Figure 11: Tableau récapitulatif des résultats obtenus pour les paramètres comportementaux des polliniseurs.

4.4 IMPACT DE LA CORRESPONDANCE DES TAILLES ENTRE FLEURS ET POLLINISEURS SUR L'EFFICACITÉ DE LA POLLINISATION

4.4.1 Etude du dépôt de pollen en une seule visite

Les stigmates analysés lors de ce chapitre provenaient de fleurs qui ont été placées sous des filets recouvrant l'inflorescence et qui ont été ôtés uniquement le temps qu'un bourdon effectue une visite. Le stigmate était ensuite immédiatement récolté.

Les résultats obtenus sont résumés en fin de chapitre (fig. 14).

4.4.1.1 *Echium plantagineum*

Aucune différence significative n'a pu être observée entre les moyennes des dépôts de pollen effectués en une seule visite par des bourdons de taille différente et ce, pour aucun des groupes de fleurs.

4.4.1.2 Borago officinalis

De la même manière, aucune différence significative n'a pu être observée entre les moyennes des dépôts de pollen effectués en une seule visite, ni pour les grandes fleurs ni pour les petites fleurs.

4.4.2 Etude des stigmates exposés aux polliniseurs

Les fleurs étudiées pour ce chapitre ont été placées dans la zone d'activité des polliniseurs et l'accès à celles-ci était libre tout au long de l'expérience.

Les résultats obtenus sont résumés en fin de chapitre (*fig. 14*).

4.4.2.1 Echium plantagineum

Aucune différence significative n'a pu être observée concernant les dépôts de pollen réalisés par les bourdons de tailles différentes, aussi bien pour les grandes fleurs que pour les petites fleurs d'*Echium*.

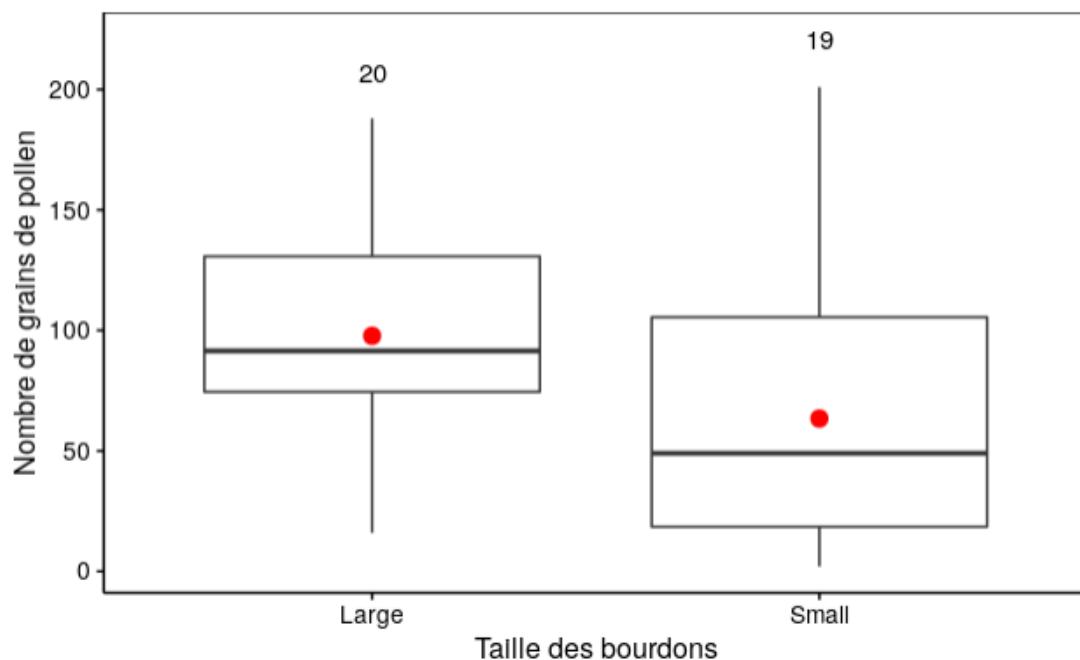
4.4.2.2 Borago officinalis

Afin de respecter la distribution normale des observations, nécessaire à la réalisation d'un test de Student, les données relatives aux fleurs de petite taille ont été transformées en appliquant la racine carrée des valeurs.

Des différences significatives de dépôts de pollen réalisés par les 2 groupes de bourdon ont pu être observées aussi bien chez les grandes fleurs que les petites fleurs.

Ainsi, les grands bourdons ont déposé en moyenne 97,75 grains de pollen sur les grandes fleurs tandis que les petits bourdons en ont déposé en moyenne 63,42 (p-value = 0,039) (*fig. 12*).

En ce qui concerne les petites fleurs, les grands bourdons ont déposé en moyenne 7,13 grains de pollen par fleur (valeur de la racine carrée) tandis que les petits bourdons en ont déposé en moyenne 10,31 (valeur de la racine carrée) ($p\text{-value} = 0,0054$) (fig. 13). Cela représente 55,80 grains déposés par les bourdons de grande taille et 123,25 grains déposés par les bourdons de petite taille.



*Figure 12: Répartition des quantités de grains de pollen déposés sur les stigmates des fleurs de grande taille de *Borago officinalis*. Le point rouge représente la moyenne de l'échantillon. On observe une plus grande quantité de grains de pollen déposés lorsque les morphologies des polliniseurs et des fleurs correspondent.*

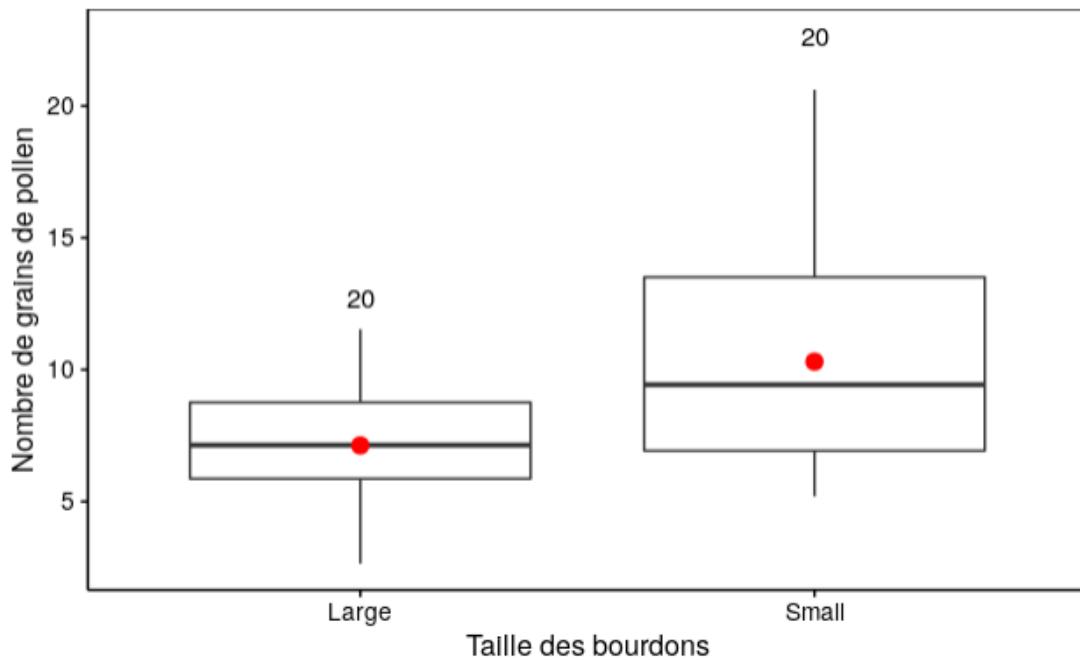


Figure 13: Répartition des quantités de grains de pollen déposés sur les stigmates des fleurs de petite taille de *Borago officinalis*. Le point rouge représente la moyenne de l'échantillon. On observe une plus grande quantité de grains de pollen déposés lorsque les morphologies des polliniseurs et des fleurs correspondent. Les valeurs représentées sur ce graphique sont celles des données transformées en racine carrée.

Espèce	Taille des fleurs	Pollen déposé	Polliniseurs	Moyenne
<i>Echium plantagineum</i>	Grandes	En une seule visite	Aucune différence	5,05 grains
<i>Echium plantagineum</i>	Petites	En une seule visite	Aucune différence	1,94 grains
<i>Echium plantagineum</i>	Grandes	Sur les fleurs exposées	Aucune différence	20,4 grains
<i>Echium plantagineum</i>	Petites	Sur les fleurs exposées	Aucune différence	4,78 grains
<i>Borago officinalis</i>	Grandes	En une seule visite	Aucune différence	48,57 grains
<i>Borago officinalis</i>	Petites	En une seule visite	Aucune différence	30,32 grains
<i>Borago officinalis</i>	Grandes	Sur les fleurs exposées	Différence significative (p-value = 0,0397)	97,75 grains (grands bourdons) 63,42 grains (petits bourdons)
<i>Borago officinalis</i>	Petites	Sur les fleurs exposées	Différence significative (p-value = 0,0054)	7,13 grains (racine carrée) (grands bourdons) 10,31 grains (racine carrée) (petits bourdons)

Figure 14 : Tableau récapitulatif des résultats obtenus pour l'efficacité de la pollinisation

4.4.3 Production de fruits

4.4.3.1 Echium plantagineum

Une différence significative a pu être observée pour les grandes fleurs ($p\text{-value} = 0,005$). En effet, la production moyenne de fruits pour les grandes fleurs ayant été en contact avec les petits bourdons s'élève à 2,25 tandis qu'elle est de 1,50 pour les fleurs ayant été en contact avec les grands bourdons.

Aucune différence significative n'a pu être observée pour les fleurs de petite taille.

4.4.3.2 Borago officinalis

En raison d'un trop faible nombre de mesures pour les fleurs de *Borago officinalis*, celles-ci n'ont pu être exploitées dans le cadre de ces expériences.

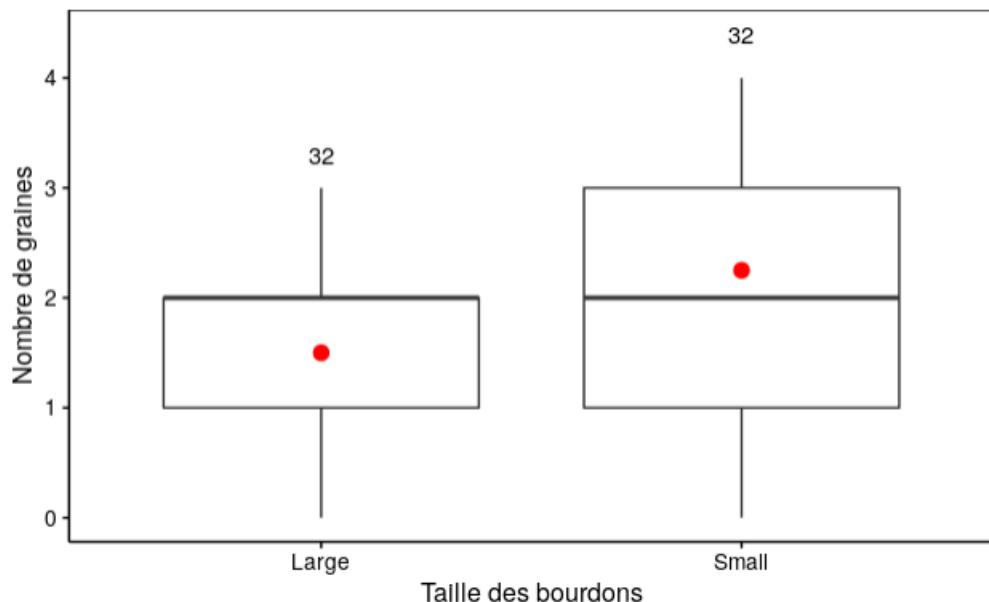


Figure 15 : Répartition des quantités de graines produites par les fleurs de grande taille d'Echium plantagineum. Le point rouge représente la moyenne de l'échantillon. On peut observer un plus grand nombre de fruits produits pour les grandes fleurs ayant été en contact avec les pollinisateurs de petite taille.

5 DISCUSSION

5.1 PHÉNOTYPE FLORAL

Le changement climatique et les modifications des conditions environnementales qu'il induit est connu pour modifier le phénotype des plantes et les ressources qu'elles produisent, nécessaires aux polliniseurs (Scaven & Rafferty, 2013).

En suivant un protocole inspiré de l'étude de Descamps et al. (2020), nous espérions obtenir des modifications phénotypiques des fleurs d'*Echium plantagineum* et *Borago officinalis*. En effet, nous pouvions nous attendre à des différences significatives entre certains traits floraux selon les conditions de croissance des plantes tels que le diamètre, la surface et la profondeur de la corolle. Ces paramètres sont importants dans l'interaction entre plantes et polliniseurs car ils permettent à ces derniers de trouver la fleur, de s'y nourrir et d'effectuer les transferts de pollen nécessaires à la reproduction de la plante. En effet, il a été montré dans de nombreuses études que les polliniseurs visitent préférentiellement les fleurs de plus grandes tailles (Galen, 1999), proposant des récompenses florales plus abondantes et de meilleure qualité (Hodges, 1995). Ainsi, ces plantes reçoivent et dispersent plus de pollen (Carroll et al., 2001).

Les résultats de l'expérience ont montré que le diamètre et la surface des fleurs ayant poussé à 27°C et soumises à un stress hydrique étaient réduits par rapport aux fleurs ayant poussé à 23°C et bien arrosées, ce qui était attendu pour ces espèces (Descamps et al., 2018, 2020).

Cependant, la profondeur de la corolle n'a pas été modifiée par les conditions de croissance des plantes alors que d'après les résultats de Descamps et al. (2020), elle aurait dû l'être.

L'hypothèse la plus probable concernant ces différences de profondeurs entre nos résultats et ceux de Descamps et al. (2018,2020) est que la profondeur de la corolle a été mesurée différemment entre cette étude et la leur. Ainsi, notre manière de mesurer cette variable n'est probablement pas celle pour laquelle des différences significatives entre les différentes tailles de fleurs soumises à différentes traitements thermiques ont été observées.

Cependant, l'absence de différences en termes de profondeurs de corolles n'a probablement pas affecté le bon déroulement de l'expérience.

En effet, le but de ces stress thermiques et hydriques était d'induire deux phénotypes de fleurs, ce qui a bel et bien été le cas en regard des différences significatives observées pour les autres variables mesurées sur les fleurs.

5.2 PHÉNOTYPE DES POLLINISATEURS

La sélection de bourdons de différentes tailles s'inscrivait dans un contexte de changement environnemental. En effet, il a été montré que différents facteurs influencent la taille des individus (Chole et al., 2019), comme la température et les modifications de l'habitat. Par exemple, la dégradation de l'habitat et la diminution des ressources florales qui peut y être associée favorise les individus de plus petite taille, nécessitant moins de nourriture pour se développer ou au contraire les individus de plus grande taille, capable d'aller se nourrir à de plus grandes distances de leur nid et de rapporter plus de nourriture (Persson & Smith, 2011).

La température joue également un rôle dans la taille des individus. En effet, les conditions environnementales auxquelles les larves sont exposées durant leur développement influencent directement la taille de l'organisme adulte (Gerard et al., 2018). Ainsi, même si le mécanisme est encore inconnu à ce jour chez les espèces sociales comme les bourdons, il a été supposé que la température influence la vitesse à laquelle l'hormone juvénile est dégradée par les enzymes. La dégradation de cette hormone définit la fin de la période de développement (Nijhout et al., 2006) et, dans le cas d'une accélération de cette dégradation liée à la température, cela induirait une durée de développement raccourcie qui résulterait en des adultes de plus petite taille. Dans des conditions de haute température, ces individus sont capables de mieux réguler leur température corporelle grâce à un corps présentant une plus grande surface d'échange par rapport à son volume. La sélection des tailles a été effectuée manuellement et non pas en exposant des larves à différentes températures dans un souci de gain de temps.

Ainsi, l'utilisation de bourdons de différentes tailles, simulant des effets phénotypiques induits par des modifications environnementales, mis en présence de fleurs de différentes tailles (discuté au point 5.1) permettrait de mieux comprendre les enjeux que peuvent avoir ces modifications des conditions environnementales, en partie liées au changement climatique, sur l'interaction entre plantes et pollinisateurs.

5.3 DURÉE D'UNE VISITE FLORALE

L'hypothèse de départ était que lorsque la morphologie de la fleur et du pollinisateur concordait, la durée d'une visite florale serait optimale et donc courte. En effet, cela requiert des efforts pour les pollinisateurs de voler puis de manipuler la fleur afin d'en récolter les ressources. Il est donc nécessaire pour eux de diminuer les coûts de la recherche de nourriture et de maximiser la prise de nourriture (Heinrich, 1975).

Ainsi, les pollinisateurs trop grands ou trop petits par rapport à la taille de la fleur perdraient trop de temps à la manipuler ou au contraire, face à des ressources florales difficiles d'accès, quitteraient la fleur très rapidement pour en chercher une autre.

Néanmoins, les résultats de cette expérience ne sont pas tout à fait en accord avec cette hypothèse de départ. En effet, il semblerait que seules les fleurs de petites tailles montrent des différences significatives en termes de durée de visite par les pollinisateurs. En effet, les plus grands bourdons passaient moins de temps sur les petites fleurs que les petits bourdons. Si les petites fleurs semblent respecter une des idées à priori, il n'en est pourtant rien pour les grandes fleurs, sur lesquelles les bourdons ont passé sensiblement le même temps, peu importe leur taille et donc peu importe la correspondance morphologique entre ces deux partenaires.

Dans la littérature, peu d'études sur l'efficacité de la recherche alimentaire selon la taille des pollinisateurs existent, ce qui complique la confrontation des différentes sources. Selon une étude, l'efficacité d'extraction du nectar dépend de la taille des individus et donc de leur proboscis. Il a été montré que les individus présentant un proboscis plus court que la profondeur de la fleur visitée avaient plus de difficultés pour prélever le nectar, ce qui pouvait aussi se traduire par une plus longue durée de visite florale (Naghiloo et al., 2021), ce qui voudrait dire que l'efficacité d'extraction du nectar dépendrait de la durée de la visite. En revanche, plus le proboscis des individus est long par rapport à la profondeur de la fleur, plus il est facile d'atteindre le nectar. Ces fleurs sont néanmoins peu intéressantes pour les individus de grande tailles car les plus petites fleurs produisent le nectar en plus faibles quantités (Klumpers et al., 2019). De plus, les plus grands individus sont capables d'extraire plus rapidement le nectar, ainsi ceux-ci sont capables de ramener plus de nectar au nid que les autres individus plus petits et cela pour une même durée de récolte (Spaethe & Weidenmüller, 2002), diminuant encore la durée nécessaire pour récolter l'entièreté du nectar présent dans la fleur.

Les bourdons étant capables d'apprendre quelles fleurs offrent les meilleures récompenses, il est possible que les grands bourdons, ayant plus de facilité à accéder au nectar, aient passé moins de temps sur ces fleurs de petites tailles, peu intéressantes en termes d'apports énergétiques par rapport à leur taille. De plus, les fleurs de petite taille ayant poussé en étant soumises à un stress thermique et hydrique, il est probable que la quantité et la qualité du nectar produit par ces fleurs aient été réduites, comme le montrent certaines études (Descamps et al., 2018). Les bourdons étant capables de détecter ces différences de quantité et qualité, ils auraient donc pu passer moins de temps sur les petites fleurs (Cnaani et al., 2006).

La durée d'une visite florale n'est pas nécessairement une bonne mesure de l'efficacité de la pollinisation. En effet, une étude a montré qu'il n'existe pas de tendance indiquant qu'une visite florale plus longue permet de déposer plus de grains de pollen en permettant un plus long contact entre le corps du pollinisateur et les organes sexuels de la plante. Au contraire, cela pourrait même indiquer que le pollinisateur présente des difficultés à manipuler la fleur, ou qu'il se nourrit de pollen ou qu'il évite le contact avec les anthères et stigmates. Chaque espèce présente donc un pattern différent d'efficacité de la pollinisation selon la durée de la visite. Cependant, dans le cas des bourdons, il semble que des visites plus longues résultent en de plus grands dépôts de pollen (King et al., 2013).

5.4 TAUX DE VISITE

L'hypothèse de départ concernant le taux de visite était assez semblable à celle du point précédent. En effet, on peut imaginer que pour optimiser la recherche de nourriture, les pollinisateurs doivent parcourir le plus de fleurs possible tout en passant le moins de temps à cette tâche. Ainsi le taux de visite devrait être plus élevé lorsque des individus sont en présence de fleurs dont la morphologie correspond à la leur. Cela n'a pas été le cas lors de cette expérience.

Ainsi, aucune différence significative du taux de visite n'a pu être observé entre les 2 tailles de pollinisateurs, peu importe la taille des fleurs auxquels ils étaient exposés. On aurait pu s'attendre à une différence significative du taux de visite pour les fleurs de petites tailles étant donné les différences significatives de durée de visite. En effet, dans la littérature, le taux de visite est généralement corrélé à la durée d'une visite florale (Herrera, 1989).

Cependant, 80% du temps passé à la récolte de ressources alimentaires s'effectue en vol, entre plusieurs fleurs (Spaethe & Weidenmüller, 2002). Il est donc possible que même si les gros bourdons étaient plus rapides lors d'une visite florale, les petits bourdons aient été plus rapides à visiter plusieurs fleurs d'affilée.

En effet, les bourdons de plus petite taille sont généralement attribués aux tâches d'entretien du nid et des larves tandis que les bourdons de plus grande taille sont généralement spécialisés dans la collecte de nourriture (Spaethe & Weidenmüller, 2002). Ainsi, on pourrait supposer que les bourdons de grande taille aient visité des fleurs plus éloignées les unes des autres, passant plus de temps en vol, tandis que les bourdons de petite taille, habitués aux mouvements restreints à l'intérieur du nid, visitaient des fleurs plus rapprochées les unes des autres.

Cependant, les colonies étudiées ici sont constituées d'individus n'ayant jamais connu le monde extérieur au préalable. Ainsi, il est difficile de savoir si cette attribution des tâches selon la taille des individus est un comportement inné ou acquis, ce qui ne permet pas d'affirmer que les colonies étudiées durant ces expériences présenteraient également un tel comportement.

On aurait également pu s'attendre à ce que les bourdons de grande taille, ayant besoin de plus de nourriture pour subvenir à leur besoin que les individus de petite taille, aient tendance à visiter plus de fleurs pour obtenir la quantité de nectar minimale requise à leur besoins. A l'inverse, les petits bourdons auraient eu besoin de visiter moins de fleurs. Cela n'était pas le cas lors de cette expérience.

Il faut également noter que certaines études jugent que le taux de visite n'est pas forcément une mesure extrêmement précise de l'efficacité de la pollinisation. En effet, le pollen situé sur le corps des polliniseurs peut être perdu durant le trajet entre plusieurs fleurs et également être déposé sur des stigmates immatures et donc ne résulter en aucune fécondation (King et al., 2013).

5.5 DÉPÔTS DE POLLEN

5.5.1 En une seule visite

L'hypothèse de départ était qu'un haut degré de correspondance entre la taille des polliniseurs et la taille des fleurs permettrait une pollinisation plus efficace, celle-ci se traduisant par un plus grand nombre de grains de pollen déposés en une seule visite. En effet, lorsque la taille entre les deux partenaires de l'interaction correspond, le contact entre le corps du pollinisateur et les organes sexuels des plantes (étamines et stigmates) est maximisé.

Cependant, les résultats de cette expérience ne montrent aucune différence significative pour aucune des 2 espèces de plantes, ni pour les grandes fleurs, ni pour les petites fleurs. Cela semble montrer que des polliniseurs de tailles différentes effectuent le transfert de pollen de manière semblable.

Le degré de correspondance entre la taille des fleurs et la taille du corps des polliniseurs influence différemment la pollinisation selon la morphologie générale de la fleur. Ainsi, des fleurs plutôt tubulaires, à accès plus restreint sont influencées différemment par la morphologie de leur pollinisateur que des fleurs plus ouvertes et donc plus faciles d'accès.

De plus, la disposition des organes sexuels végétaux peuvent aussi influencer le taux de contact entre eux et le corps des polliniseurs (Naghiloo et al., 2021). *Borago officinalis* possédant des fleurs plus ouvertes que *Echium plantagineum*, aux fleurs plutôt tubulaires, on aurait pu s'attendre à des résultats différents pour les 2 espèces.

Malgré une taille significativement différente, approximée par la longueur de la cellule radiale (voir le point 5.2), aucune mesure de la hauteur de l'abdomen ou du thorax n'a été effectuée. Nous ne pouvons donc confirmer qu'il existait une différence significative de hauteur d'abdomen/thorax entre les différents groupes. Bien que certains bourdons de plus petite taille étaient visuellement plus petits, ceux-ci restaient majoritairement au nid et étaient assez peu actifs. La pollinisation a donc principalement été réalisée par les plus grands individus de ce groupe de « petite taille » qui pourraient donc avoir une taille assez proche des bourdons de grande taille.

Dans les études réalisées, ce sont souvent le thorax ou l'abdomen des polliniseurs qui sont mesurés car ce sont ces zones qui entrent directement en contact avec les organes sexuels de la plante. Il aurait donc été plus judicieux de mesurer ce paramètre afin de pouvoir le comparer avec les autres études.

Une étude montre que la correspondance entre la longueur du proboscis et la profondeur de la corolle a un impact sur l'efficacité de la pollinisation, mesurée par les dépôts de pollen en une seule visite. Ainsi les populations de la plante étudiée le long d'un gradient d'altitude présentent une taille semblable aux polliniseurs de leurs environs, ce qui résulte d'un plus grand nombre de grains de pollen déposés lorsque les tailles des fleurs et des polliniseurs correspondent (Kuriya et al., 2015).

Enfin, les fleurs destinées à être mesurées étaient présentées manuellement aux polliniseurs. Cette méthode est appelée active et s'oppose à la méthode statique qui consiste à laisser les polliniseurs se poser sur la fleur sans leur présenter. La méthode active permet de gagner un temps considérable mais pourrait interférer avec le comportement de l'insecte, ce qui pourrait résulter en une visite florale moins efficace (Földesi et al., 2020). Cependant, lors de l'expérience, les bourdons ne semblaient pas perturbés par notre présence.

L'hypothèse la plus probable concernant les résultats de cette expérience est que les bourdons ayant effectué les dépôts en une seule visite étaient de taille assez semblable. En effet, les fleurs ayant des profondeurs de corolles ne présentant aucune différence significative, la seule variable restante est la taille des polliniseurs.

5.5.2 Fleurs exposées tout au long de l'expérience

L'hypothèse de départ concernant le dépôt de pollen total découlait de l'hypothèse relative aux dépôts de pollen réalisés en une seule visite. Ainsi, on pouvait s'attendre à ce que les bourdons possédant une taille qui correspondait à la taille des fleurs déposent plus de pollen à chaque visite et donc que des visites successives tout au long de l'expérience résulteraient en de plus grands nombre de grains de pollen déposés au total.

Les résultats de cette expérience sont cependant contrastés. En effet, aucune différence n'a été observée parmi les différentes tailles de fleurs d'*Echium plantagineum*.

En revanche, les fleurs de *Borago officinalis* placées en présence de bourdons possédant une taille correspondant à la leur ont reçu plus de grains de pollen tout au long de l'expérience. Cela suggère que les organismes de taille correspondante à celle de la fleur permettent une pollinisation plus efficace.

On peut également observer que chez les petites fleurs de *Borago officinalis*, ce dépôt plus élevé de grains de pollen par les petits bourdons va de pair avec une plus longue durée de visite. Cela pourrait s'expliquer, comme mentionné au point 5.3, par le fait que les bourdons qui visitent une fleur plus longtemps maximisent la probabilité de contact avec les organes sexuels de la fleur et donc maximisent le dépôt de pollen (King et al., 2013).

On pourrait supposer que la forme générale de la fleur a également son rôle à jouer. En effet, on aurait pu s'attendre à ce que les fleurs de *Borago officinalis*, de forme plus ouverte et donc plus généralistes, ne soient pas affectées par la taille des organismes les visitant car tous les individus sont capables de déposer le pollen avec une efficacité proche. Les fleurs d'*Echium plantagineum*, de forme plus tubulaire, avec des organes sexuels disposés à une certaine distance les uns des autres, seraient plus dépendantes de la taille du pollinisateur pour effectuer un transfert de pollen efficace. En effet, certaines études montrent l'importance d'une haute correspondance entre la taille du pollinisateur et la distance entre les organes sexuels de la fleur (Solís-Montero & Vallejo-Marín, 2017). Si les études montrent que la correspondance des tailles a un effet sur les dépôts de pollen, alors il est possible que, bien que la taille générale des bourdons soit différente selon les groupes, il existe certaines zones du corps qui ne soient pas de tailles significativement différentes au sein des groupes de grande et petite taille. Cela n'affecterait donc pas l'efficacité de la pollinisation.

Une autre hypothèse, également valable pour le point 5.5.1 est que, lors de la récolte des stigmates, de nombreux grains de pollen se soient décrochés de la zone réceptrice de ces stigmates. Cette zone étant la zone où les grains de pollen déposés peuvent mener à une fécondation, seuls les grains fixés à cette zone ont été comptés. On pourrait supposer qu'en comptant les autres grains de pollen contenus dans l'échantillon, on aurait pu observer des différences significatives entre les différentes tailles de bourdons.

5.6 PRODUCTION DE FRUITS

Suite aux différents résultats obtenus précédemment, on aurait pu s'attendre à ce qu'il n'y ait aucune différence de production de fruits pour *Echium plantagineum*, étant donné qu'aucune différence de dépôts de pollen n'a été observé pour cette espèce. Au contraire, on pourrait s'attendre à plus de fruits produits pour les individus de *Borago officinalis* ayant été en contact avec des polliniseurs de taille correspondante à leurs fleurs au vu du plus grand nombre de grains de pollen déposés dans ces traitements.

Cependant, les résultats de l'expérience ne répondent pas à ces attentes. D'abord, pour *Borago officinalis*, il n'a pas été possible d'obtenir les données de production de fruits en vue d'une forte mortalité des plantes après l'expérience, probablement dûe au transport. Ensuite, pour *Echium plantagineum*, des différences significatives de production de fruits ont été observées en dépit d'une absence de différence en termes de grains de pollen déposés.

Cela pourrait s'expliquer de différentes manières. D'abord, dans le cas de *Borago officinalis* où des différences en termes de dépôts de pollen selon la correspondance des tailles entre partenaires ont pu être observées, de trop grands dépôts de pollen sur un stigmate auraient pu entraîner des effets néfastes sur la production de fruits. En effet, certaines études montrent que les tubes polliniques issus des grains de pollen peuvent interférer entre eux lorsqu'ils sont présents en trop grand nombre. De plus, les polliniseurs pourraient endommager les stigmates en venant se nourrir sur les fleurs, attirés par les grandes quantités de pollen sur leurs stigmates (Young & Young, 1992). Cela suggère qu'un plus grand nombre de grains de pollen déposés n'est pas nécessairement bénéfique pour le succès reproductif de la plante.

Ensuite, l'expérience ayant été menée en conditions contrôlées et pas sur le terrain, il aurait été également possible que le nombre de plantes relativement peu élevé conduise à une dépression génétique qui aurait eu des effets néfastes sur la production de fruits (Barmentlo et al., 2018).

De la même manière, il est possible que les polliniseurs utilisés dans ces expériences, visitant plusieurs fois la même fleur au cours de leurs visites, déposent des grains de pollen provenant du même individu. Si la plante est auto-compatible, il se pourrait que la dépression génétique ait bien lieu. De plus, ces potentiels grains provenant du même individu ont été comptés et ont donc pu biaiser les valeurs obtenues.

Enfin, les 2 espèces végétales étudiées font partie de la famille des Boraginaceae, ne possédant que 4 ovules. Ainsi, l'absence de différence de fruits produits pourrait s'expliquer par un nombre de grains de pollen largement suffisant pour féconder l'ensemble des ovules présents. Ces plantes possédant peu d'ovules sont donc peu sensibles à un faible nombre de grains de pollen capables de germer (soit à cause d'un taux de visite des polliniseurs plus faibles ou d'une viabilité réduite). Il est donc possible que la même expérience réalisée sur des plantes possédant beaucoup plus d'ovules à féconder montreraient des différences significatives en accord avec la quantité de grains de pollen déposés (Young & Young, 1992).

6 CONCLUSION

Ces dernières années, le déclin des polliniseurs a fortement attiré l'attention de la communauté scientifique afin d'en comprendre les diverses causes. L'étude de l'interaction entre plantes et polliniseurs a donc été un axe de recherche majeur pour comprendre comment des changements environnementaux affecteraient l'efficacité de la pollinisation dans le futur.

Lors de ce mémoire de fin d'études, les paramètres comportementaux de *Bombus terrestris*, l'efficacité de l'interaction avec *Echium plantagineum* et *Borago officinalis* et, dans une moindre mesure, le succès reproductif d'*Echium plantagineum* ont été analysés.

Cette étude suggère que les changements morphologiques que peuvent induire des modifications des conditions environnementales n'affectent pas nécessairement l'interaction entre les plantes et les polliniseurs de la même manière. Ainsi, peu de différences ont été observées pour la durée et le taux de visite entre les polliniseurs possédant une morphologie correspondant à celle des fleurs et les polliniseurs dont la morphologie ne correspondait pas à celles-ci. En effet, seules les fleurs de petites tailles pour les deux espèces végétales étaient visitées plus rapidement par les grands bourdons, sans montrer de différences dans le taux de visite. Au niveau de l'efficacité des dépôts de pollen, aucunes différences n'ont pu être observées pour les dépôts effectués en une seule visite et ce, si la morphologie des partenaires correspondait ou non. Concernant les dépôts de pollen effectués par l'ensemble des polliniseurs de chaque traitement durant toute l'expérience, seule *Borago officinalis* présentait de plus grands nombres de grains de pollen déposés lorsque les morphologies des polliniseurs et des fleurs correspondait.

Ces résultats suggèrent donc que certaines espèces seraient plus sensibles que d'autres à des altérations morphologiques entre les partenaires en interaction. De futures recherches sont nécessaires afin d'identifier les espèces dont l'interaction seraient menacée ainsi que pour évaluer le succès reproductif des plantes et des polliniseurs dans un tel contexte de mésappariement morphologique.

Ce mémoire de fin d'études ouvre donc la possibilité au domaine de la conservation de la nature de concentrer ses efforts sur les espèces dont l'interaction est menacée afin de les préserver des modifications qui pourraient affecter les écosystèmes dans le futur.

7 PERSPECTIVES

Lors de ce travail de fin d'études, les effets de la variation de taille entre deux espèces végétales et une espèce pollinisatrice, pouvant résulter de modifications des conditions environnementales ont pu être évalués.

Cette expérience ayant été réalisée pour la première fois, avec un design expérimental neuf, il pourrait être intéressant de la reproduire en utilisant de plus grands nombres d'individus aussi bien pour les pollinisateur que pour les plantes. Cela permettrait d'observer des résultats qui correspondent à la réalité sur le terrain. De plus, les statistiques effectuées lors d'une telle expérience n'en seraient que plus déterminantes. D'autres paramètres morphologiques pourraient être étudiés afin de déterminer avec une plus grande précision les paramètres qui ont le plus d'impact sur l'efficacité de la pollinisation. Enfin, si le matériel adéquat est disponible, réaliser une expérience similaire en soumettant les pollinisateur et les plantes à des températures plus élevées permettrait de se rapprocher encore un peu plus de conditions réelles de changement climatique, qui est une cause de déclin des abeilles relativement aisée à reproduire en conditions expérimentales.

Les résultats obtenus suggèrent que l'interaction entre certaines espèces peut être affectée alors que l'interaction entre d'autres espèces pourrait rester inchangée. Cela ouvre donc la possibilité d'évaluer les effets des changements environnementaux sur une multitude d'autres combinaisons d'espèces pour ainsi orienter de potentielles mesures de conservation vers ces espèces afin de limiter le potentiel impact qu'auraient les modifications de leur environnement sur les interactions qu'elles entretiennent. Ces espèces pourraient être des espèces menacées, des pollinisateur ou des plantes spécialistes qui requièrent une attention particulière au point de vue de leur interaction. Les résultats portant sur la production de fruits n'ayant pas permis de montrer un quelconque impact de variations en termes de dépôts de pollen sur le succès reproductif des plantes étudiées ici, il pourrait être intéressant d'étudier des espèces possédant plus d'ovules et donc plus de graines afin d'obtenir des informations sur leur succès reproductif dans de telles circonstances.

Enfin, le milieu naturel contient des communautés de plantes et de pollinisateur. Une telle expérience pourrait être menée dans des habitats menacés, avec toutes les espèces habituellement en interaction, afin d'évaluer de manière quantitative l'impact que les dégâts subis par ces habitats peuvent avoir les interactions entre plantes et pollinisateur.

8 RÉFÉRENCES

- Akula, R., & Ravishankar, G. A.** (2011). Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 6(11), 1720-1731. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17613>
- Albouy, V., Verdier, J.-L., & Office pour les insectes et leur environnement (France).** (2005). *Le bourdon*. Belin.
- Barmentlo, S. H., Meirmans, P. G., Luijten, S. H., Triest, L., & Oostermeijer, J. G. B.** (2018). Outbreeding depression and breeding system evolution in small, remnant populations of *Primula vulgaris* : Consequences for genetic rescue. *Conservation Genetics*, 19(3), 545-554. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1031-x>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J., & Olesen, J. M.** (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Blüthgen, N., & Klein, A.-M.** (2011). Functional complementarity and specialisation : The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12(4), 282-291. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>
- Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M.** (2013). Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function. *Science*, 339(6127), 1611-1615. <https://doi.org/10.1126/science.1232728>
- Campbell, N. A., & Reece, J. B.** (2015). *Biology: A global approach* (10. ed., global ed.). Pearson.
- Cane, J. H.** (2001). Habitat Fragmentation and Native Bees: A Premature Verdict? *Conservation Ecology*, 5(1). <https://www.jstor.org/stable/26271798>
- Cardinal, S., & Danforth, B. N.** (2013). Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1755), 20122686. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2686>

- Cariveau, D. P., Nayak, G. K., Bartomeus, I., Zientek, J., Ascher, J. S., Gibbs, J., & Winfree, R.** (2016). The Allometry of Bee Proboscis Length and Its Uses in Ecology. *PLOS ONE*, 11(3), e0151482. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151482>
- Carroll, A. B., Pallardy, S. G., & Galen, C.** (2001). Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 88(3), 438-446. <https://doi.org/10.2307/2657108>
- Chole, H., Woodard, S. H., & Bloch, G.** (2019). Body size variation in bees : Regulation, mechanisms, and relationship to social organization. *Current Opinion in Insect Science*, 35, 77-87. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.006>
- Christenhusz, M. J. M., & Byng, J. W.** (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201-217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Cnaani, J., Thomson, J. D., & Papaj, D. R.** (2006). Flower Choice and Learning in Foraging Bumblebees : Effects of Variation in Nectar Volume and Concentration. *Ethology*, 112(3), 278-285. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01174.x>
- Danforth, B. N., Sipes, S., Fang, J., & Brady, S. G.** (2006). The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(41), 15118-15123. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604033103>
- Descamps, C., Marée, S., Hugon, S., Quinet, M., & Jacquemart, A.** (2020). Species-specific responses to combined water stress and increasing temperatures in two bee-pollinated congeners (*Echium* , Boraginaceae). *Ecology and Evolution*, 10(13), 6549-6561. <https://doi.org/10.1002/ece3.6389>
- Descamps, C., Quinet, M., Baijot, A., & Jacquemart, A.-L.** (2018). Temperature and water stress affect plant-pollinator interactions in *Borago officinalis* (Boraginaceae). *Ecology and Evolution*, 8(6), 3443-3456. <https://doi.org/10.1002/ece3.3914>

- Devi, S., & Mishra, R. P.** (2020). A mathematical model to see the effects of increasing environmental temperature on plant–pollinator interactions. *Modeling Earth Systems and Environment*, 6(3), 1315-1329. <https://doi.org/10.1007/s40808-020-00763-4>
- Dodd, M. E., Silvertown, J., & Chase, M. W.** (1999). Phylogenetic Analysis of Trait Evolution and Species Diversity Variation Among Angiosperm Families. *Evolution*, 53(3), 732-744. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05367.x>
- Duchenne, F., Thébault, E., Michez, D., Elias, M., Drake, M., Persson, M., Rousseau-Piot, J. S., Pollet, M., Vanormelingen, P., & Fontaine, C.** (2020). Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe. *Nature Ecology & Evolution*, 4(1), 115-121. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1062-4>
- Farré-Armengol, G., Filella, I., Llusia, J., Niinemets, Ü., & Peñuelas, J.** (2014). Changes in floral bouquets from compound-specific responses to increasing temperatures. *Global Change Biology*, 20(12), 3660-3669. <https://doi.org/10.1111/gcb.12628>
- Földesi, R., Howlett, B., Grass, I., & Batáry, P.** (2020). Larger pollinators deposit more pollen on stigmas across multiple plant species—A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 58. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13798>
- Friis, E. M., Chaloner, W. G., Crane, P. R., & Crane, P. R.** (1987). *The Origins of Angiosperms and Their Biological Consequences*. CUP Archive.
- Galen, C.** (1999). Why Do Flowers Vary? *BioScience*, 49(8), 631-640. <https://doi.org/10.2307/1313439>
- Gérard, M., Martinet, B., Maebe, K., Marshall, L., Smagghe, G., Vereecken, N. J., Vray, S., Rasmont, P., & Michez, D.** (2020). Shift in size of bumblebee queens over the last century. *Global Change Biology*, 26(3), 1185-1195. <https://doi.org/10.1111/gcb.14890>
- Gerard, M., Michez, D., Debat, V., Fullgrabe, L., Meeus, I., Piot, N., Sculfort, O., Vastrade, M., Smagghe, G., & Vanderplanck, M.** (2018). Stressful conditions reveal decrease in size, modification of shape but relatively stable asymmetry in bumblebee wings. *Scientific Reports*, 8(1), 15169. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33429-4>

- Gérard, M., Vanderplanck, M., Franzen, M., Kuhlmann, M., Potts, S. G., Rasmont, P., Schweiger, O., & Michez, D.** (2018). Patterns of size variation in bees at a continental scale : Does Bergmann's rule apply? *Oikos*, 127(8), 1095-1103. <https://doi.org/10.1111/oik.05260>
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., & Michez, D.** (2020). Global warming and plant-pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4(1), 77-86. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190139>
- Gezon, Z. J., Inouye, D. W., & Irwin, R. E.** (2016). Phenological change in a spring ephemeral : Implications for pollination and plant reproduction. *Global Change Biology*, 22(5), 1779-1793. <https://doi.org/10.1111/gcb.13209>
- Gorostiague, P., Sajama, J., & Ortega-Baes, P.** (2018). Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species. *Biological Conservation*, 226, 247-255. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.003>
- Goulson, D., Lye, G. C., & Darvill, B.** (2008). Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annual Review of Entomology*, 53(1), 191-208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>
- Goulson, Dave, Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L.** (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229). <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Goulson, Dave, Peat, J., Stout, J. C., Tucker, J., Darvill, B., Derwent, L. C., & Hughes, W. O. H.** (2002). Can alloethism in workers of the bumblebee, *Bombus terrestris*, be explained in terms of foraging efficiency? *Animal Behaviour*, 64(1), 123-130. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3041>
- Harder, L. D.** (1983). Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). *Canadian Journal of Zoology*, 61(7), 1580-1586. <https://doi.org/10.1139/z83-212>
- Heinrich, B.** (1975). Energetics of Pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6(1), 139-170. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.06.110175.001035>

Herrera, C. M. (1989). Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate : Analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia*, 80(2), 241-248. <https://doi.org/10.1007/BF00380158>

Hodges, S. A. (1995). The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany*, 82(2), 197-204. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb11488.x>

Höfer, R. J., Ayasse, M., & Kuppler, J. (2021). Bumblebee Behavior on Flowers, but Not Initial Attraction, Is Altered by Short-Term Drought Stress. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.564802>

Houghton, J. (2005). Global warming. *Reports on Progress in Physics*, 68(6), 1343-1403. <https://doi.org/10.1088/0034-4885/68/6/R02>

Janzen, D. H. (1984). Dispersal of Small Seeds by Big Herbivores : Foliage is the Fruit. *The American Naturalist*, 123(3), 338-353.

Kaspari, M., & Vargo, E. L. (1995). Colony Size as a Buffer Against Seasonality : Bergmann's Rule in Social Insects. *The American Naturalist*, 145(4), 610-632. <https://doi.org/10.1086/285758>

Kerr, J. T., Pindar, A., Galpern, P., Packer, L., Potts, S. G., Roberts, S. M., Rasmont, P., Schweiger, O., Colla, S. R., Richardson, L. L., Wagner, D. L., Gall, L. F., Sikes, D. S., & Pantoja, A. (2015). Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*, 349(6244), 177-180. <https://doi.org/10.1126/science.aaa7031>

Kigel, J. (1995). *Seed Development and Germination*. CRC Press.

King, C., Ballantyne, G., & Willmer, P. G. (2013). Why flower visitation is a poor proxy for pollination : Measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(9), 811-818. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074>

Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing

landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303-313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>

Klumpers, S. G. T., Stang, M., & Klinkhamer, P. G. L. (2019). Foraging efficiency and size matching in a plant–pollinator community : The importance of sugar content and tongue length. *Ecology Letters*, 22(3), 469-479. <https://doi.org/10.1111/ele.13204>

Kuriya, S., Hattori, M., Nagano, Y., & Itino, T. (2015). Altitudinal flower size variation correlates with local pollinator size in a bumblebee-pollinated herb, *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 28(10), 1761-1769. <https://doi.org/10.1111/jeb.12693>

Lambinon, J., Verloove, F., Delvosalle, L., Toussaint, B., & Geerinck, D. (2015). *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines : Ptéridophytes et spermatophytes*.

Latty, T., & Trueblood, J. S. (2020). How do insects choose flowers? A review of multi-attribute flower choice and decoy effects in flower-visiting insects. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2750-2762. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13347>

Martinet, B., Lecocq, T., Smet, J., & Rasmont, P. (2015). A Protocol to Assess Insect Resistance to Heat Waves, Applied to Bumblebees (*Bombus Latreille*, 1802). *PLOS ONE*, 10(3), e0118591. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118591>

Medler, J. T. (1962). Morphometric Studies on Bumble Bees. *Annals of the Entomological Society of America*, 55(2), 212-218. <https://doi.org/10.1093/aesa/55.2.212>

Michener, C. D. (2000). *The Bees of the World*. JHU Press.

Mitchell, J. F. B. (1989). The “Greenhouse” effect and climate change. *Reviews of Geophysics*, 27(1), 115-139. <https://doi.org/10.1029/RG027i001p00115>

Moyroud, E., & Glover, B. J. (2017). The physics of pollinator attraction. *New Phytologist*, 216(2), 350-354. <https://doi.org/10.1111/nph.14312>

Naghiloo, S., Nikzat-Siahkolae, S., & Esmaillou, Z. (2021). Size-matching as an important driver of plant–pollinator interactions. *Plant Biology*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/plb.13248>

Nicolson, S. W. (2011). Bee food : The chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. *African Zoology*, 46(2), 197-204.
<https://doi.org/10.1080/15627020.2011.11407495>

Nijhout, H., Davidowitz, G., & Roff, D. (2006). A quantitative analysis of the mechanism that controls body size in *Manduca sexta*. *Journal of Biology*, 5(5), 16.
<https://doi.org/10.1186/jbiol43>

Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. (2008). TEMPORAL DYNAMICS IN A POLLINATION NETWORK. *Ecology*, 89(6), 1573-1582.
<https://doi.org/10.1890/07-0451.1>

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321-326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>

Owen, R. (1988). Body size variation and optimal body size of bumble bee queens (Hymenoptera : Apidae). *The Canadian Entomologist*, 120.
<https://doi.org/10.4039/Ent12019-1>

Paupière, M., van Heusden, A., & Bovy, A. (2014). The Metabolic Basis of Pollen Thermo-Tolerance : Perspectives for Breeding. *Metabolites*, 4(4), 889-920.
<https://doi.org/10.3390/metabo4040889>

Pauw, A., Cocucci, A. A., & Sérsic, A. N. (2020). The least effective pollinator principle : Specialized morphology despite generalized ecology. *Plant Biology*, 22(5), 924-931.
<https://doi.org/10.1111/plb.13145>

Persson, A. S., & Smith, H. G. (2011). Bumblebee colonies produce larger foragers in complex landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 12(8), 695-702.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.10.002>

Pichersky, E., & Gershenson, J. (2002). The formation and function of plant volatiles : Perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(3), 237-243. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00251-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00251-0)

Porto, R. G., de Almeida, R. F., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B. F., Peres, C. A., & Lopes, A. V. (2020). Pollination ecosystem services : A comprehensive review of
60

economic values, research funding and policy actions. *Food Security*, 12(6), 1425-1442. <https://doi.org/10.1007/s12571-020-01043-w>

Pyke, G. H., Thomson, J. D., Inouye, D. W., & Miller, T. J. (2016). Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. *Ecosphere*, 7(3), e01267. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1267>

Rasmont, P., & Iserbyt, S. (2010, 2014). Atlas of the European Bees—STEP project. *Atlas Hymenoptera*.

http://www.atlashymenoptera.net/page.aspx?id=169&search=bombus%20terrestris&marked=3042#anc_3042

Scaven, V. L., & Rafferty, N. E. (2013). Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology*, 59(3), 418-426. <https://doi.org/10.1093/czoolo/59.3.418>

Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., Albrecht, M., Beil, M., Benadi, G., Blüthgen, N., Bruelheide, H., Böhning-Gaese, K., Dehling, D. M., Dormann, C. F., Exeler, N., Farwig, N., Harpke, A., Hickler, T., Kratochwil, A., Kuhlmann, M., ... Hof, C. (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, 7(1), 13965. <https://doi.org/10.1038/ncomms13965>

Siviter, H., Koricheva, J., Brown, M. J. F., & Leadbeater, E. (2018). Quantifying the impact of pesticides on learning and memory in bees. *Journal of Applied Ecology*, 55(6), 2812-2821. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13193>

Solís-Montero, L., & Vallejo-Marín, M. (2017). Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism. *Ecology and Evolution*, 7(8), 2706-2715. <https://doi.org/10.1002/ece3.2897>

Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2004). The origin and diversification of angiosperms. *American Journal of Botany*, 91(10), 1614-1626. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1614>

- Spaethe, J., & Weidenmüller, A.** (2002). Size variation and foraging rate in bumblebees (Bombus terrestris). *Insectes Sociaux*, 49(2), 142-146. <https://doi.org/10.1007/s00040-002-8293-z>
- Stabentheiner, A., Kovac, H., Hetz, S. K., Käfer, H., & Stabentheiner, G.** (2012). Assessing honeybee and wasp thermoregulation and energetics—New insights by combination of flow-through respirometry with infrared thermography. *Thermochimica Acta*, 534, 77-86. <https://doi.org/10.1016/j.tca.2012.02.006>
- Stang, M., Klinkhamer, P. G. L., Waser, N. M., Stang, I., & van der Meijden, E.** (2009). Size-specific interaction patterns and size matching in a plant–pollinator interaction web. *Annals of Botany*, 103(9), 1459-1469. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp027>
- Stout, J. C., & Morales, C. L.** (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, 40(3), 388-409. <https://doi.org/10.1051/apido/2009023>
- US EPA, O.** (23 décembre 2015). Overview of Greenhouse Gases [Overviews and Factsheets]. US EPA. <https://www.epa.gov/ghgemissions/overview-greenhouse-gases>
- Visser, M. E., & Both, C.** (2005). Shifts in phenology due to global climate change : The need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581), 2561-2569. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356>
- Young, H. J., & Young, T. P.** (1992). Alternative Outcomes of Natural and Experimental High Pollen Loads. *Ecology*, 73(2), 639-647. <https://doi.org/10.2307/1940770>
- Zayed, A.** (2009). Bee genetics and conservation. *Apidologie*, 40(3), 237-262. <https://doi.org/10.1051/apido/2009026>

9 ANNEXES

9.1 TRAITS FLORAUX

<u>Species</u>	<u>Flowers</u>	<u>Individual</u>	<u>Flower</u>	<u>Diameter</u>	<u>Depth</u>	<u>Stamen length</u>	<u>Surface(cm2)</u>
Borago	Large	1	1	29.79	3.51	8.48	3.79
Borago	Large	1	2	33.60	3.88	9.72	3.78
Borago	Large	2	1	27.83	3.27	9.14	3.14
Borago	Large	2	2	28.35	3.48	8.94	3.95
Borago	Large	3	1	29.22	3.52	9.05	3.93
Borago	Large	3	2	30.45	3.66	9.07	3.92
Borago	Large	4	1	28.08	3.47	8.78	3.45
Borago	Large	4	2	28.50	3.34	7.24	3.97
Borago	Large	5	1	27.04	3.96	8.37	4.35
Borago	Large	5	2	29.05	3.44	8.80	4.29
Borago	Large	6	1	29.10	3.09	8.20	3.72
Borago	Large	6	2	28.20	3.36	8.54	4.02
Borago	Large	7	1	28.70	2.70	8.80	3.85
Borago	Large	7	2	27.70	3.70	8.90	3.85
Borago	Large	8	1	29.09	3.83	9.41	3.44
Borago	Large	8	2	28.10	2.96	9.60	3.14
Borago	Large	9	1	29.44	4.29	8.50	4.05
Borago	Large	9	2	29.73	4.44	8.96	3.63
Borago	Large	10	1	28.38	3.46	8.70	3.71
Borago	Large	10	2	30.37	3.55	9.12	3.52
Borago	Large	11	1	28.20	3.95	9.05	3.40
Borago	Large	11	2	29.50	3.70	9.70	3.91
Borago	Large	12	1	29.70	3.30	8.90	3.56
Borago	Large	12	2	25.96	4.50	9.80	3.40
Borago	Large	13	1	30.70	3.20	9.00	3.68
Borago	Large	13	2	31.04	3.78	9.42	3.63
Borago	Large	14	1	30.70	3.20	8.60	3.15
Borago	Large	14	2	25.70	2.50	8.60	3.81
Borago	Large	15	1	29.90	3.70	9.20	3.58
Borago	Large	15	2	31.20	3.20	8.90	3.95
Borago	Small	1	1	27.85	4.08	9.66	3.03
Borago	Small	1	2	25.84	3.52	9.97	2.75
Borago	Small	2	1	26.51	3.64	9.18	3.05
Borago	Small	2	2	24.10	4.10	10.06	3.09
Borago	Small	3	1	21.51	3.26	7.81	1.70
Borago	Small	3	2	18.11	3.12	7.17	1.37
Borago	Small	4	1	24.45	2.93	9.41	2.34
Borago	Small	4	2	18.77	3.64	9.29	1.71
Borago	Small	5	1	24.49	3.54	9.34	2.68
Borago	Small	6	1	23.93	3.70	8.75	2.67
Borago	Small	6	2	20.02	3.36	6.42	1.58
Borago	Small	7	1	26.14	3.81	8.75	4.33

Borago	Small	7	2	29.95	3.80	8.16	4.74
Borago	Small	8	1	30.03	3.54	9.24	3.93
Borago	Small	9	1	15.21	3.31	8.59	2.04
Borago	Small	9	2	16.82	3.10	9.08	1.88
Borago	Small	10	1	28.32	3.52	8.23	3.97
Borago	Small	10	2	27.91	2.91	8.09	3.36
Borago	Small	11	1	25.00	3.73	9.07	3.53
Borago	Small	11	2	27.03	3.37	9.03	3.89
Borago	Small	12	1	28.01	3.28	8.54	3.16
Borago	Small	12	2	26.83	3.12	7.48 NA	
Borago	Small	13	1	23.26	2.20	8.37	2.63
Borago	Small	14	1	22.56	2.90	8.65	1.88
Borago	Small	14	2	24.41	4.67	7.57	2.32
Echium	Large	1	1	19.66	12.19	18.74	4.22
Echium	Large	1	2	18.17	12.29	17.88	4.50
Echium	Large	2	1	20.93	15.65	23.60	5.75
Echium	Large	2	2	20.78	15.49	24.92	6.05
Echium	Large	3	1	19.24	11.89	14.30	5.15
Echium	Large	3	2	18.06	14.12	16.30	4.91
Echium	Large	4	1	17.47	15.06	19.03	5.53
Echium	Large	4	2	19.76	14.53	20.31	6.51
Echium	Large	5	1	26.06	15.04	20.77	6.17
Echium	Large	5	2	24.82	13.23	19.70	6.54
Echium	Large	6	1	19.01	13.32	17.70	4.62
Echium	Large	6	2	19.30	13.81	18.24	5.27
Echium	Large	7	1	19.30	13.61	16.66	5.41
Echium	Large	7	2	20.79	13.26	17.02	5.06
Echium	Large	8	1	21.13	14.68	19.78	5.77
Echium	Large	8	2	22.78	15.72	20.10	6.29
Echium	Large	9	1	19.64	13.78	18.99	5.78
Echium	Large	9	2	17.76	11.72	15.66	5.16
Echium	Large	10	1	16.18	10.59	14.27	3.55
Echium	Large	10	2	17.98	14.60	16.30	4.80
Echium	Large	11	1	21.54	10.16	19.16	4.43
Echium	Large	11	2	18.53	11.15	17.84	3.68
Echium	Large	12	1	18.88	12.31	19.19	4.20
Echium	Large	12	2	18.14	12.91	19.91	4.78
Echium	Large	13	1	21.13	14.44	24.26	5.38
Echium	Large	13	2	19.53	14.57	22.25	4.73
Echium	Large	14	1	27.33	17.73	26.3	7.93
Echium	Large	14	2	26.16	18.18	26.83	7.62
Echium	Large	15	1	20.26	12.12	22.27	4.84
Echium	Large	15	2	21.30	13.79	18.07	5.16
Echium	Small	1	1	13.20	17.19	20.54	3.69
Echium	Small	1	2	14.60	15.39	17.12	3.89
Echium	Small	2	1	10.83	13.48	16.43	2.43
Echium	Small	2	2	13.17	11.13	14.72	2.48
Echium	Small	3	1	9.75	16.21	17.92	3.01

Echium	Small	3	2	12.88	13.34	16.65	3.14
Echium	Small	4	1	12.81	14.96	15.05	3.15
Echium	Small	5	1	15.91	10.87	14.08	3.70
Echium	Small	5	2	12.33	12.69	11.59	2.95
Echium	Small	6	1	14.63	12.17	14.33	3.59
Echium	Small	6	2	14.29	11.24	14.67	3.17
Echium	Small	7	1	18.92	12.14	15.66	4.03
Echium	Small	7	2	14.78	13.01	18.30	3.76
Echium	Small	8	1	15.01	12.56	15.02	3.05
Echium	Small	8	2	13.87	13.39	16.47	3.74
Echium	Small	9	1	12.01	16.11	19.70	3.24
Echium	Small	9	2	13.82	15.24	17.43	3.54
Echium	Small	11	1	16.71	12.00	17.88	3.15
Echium	Small	11	2	15.47	13.08	17.67	3.42
Echium	Small	10	1	9.37	13.01	15.34	2.75
Echium	Small	10	2	15.85	13.76	18.49	2.20
Echium	Small	13	1	12.34	14.68	18.51	3.22
Echium	Small	13	2	12.23	14.68	17.10	3.07
Echium	Small	12	1	16.10	12.78	17.15	3.60
Echium	Small	12	2	16.06	12.93	16.01	3.16
Echium	Small	14	1	11.50	12.54	15.03	2.71
Echium	Small	14	2	12.23	11.43	13.69	2.91
Echium	Small	15	1	12.37	10.02	15.21	2.65
Echium	Small	15	2	12.48	9.60	13.08	2.38
Echium	Small	16	1	13.42	12.80	15.31	3.29
Echium	Small	16	2	15.71	12.40	15.60	3.61

9.2 DÉPÔTS DE POLLEN

Treatment	Species	Flowers	Bees	Measurement	Individual	Flower	Grains
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	1	E	0
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	1	D	0
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	2	E	35
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	2	D	2
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	3	D	0
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	3	E	6
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	4	D	4
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	4	E	8
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	5	E	10
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	5	D	0
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	6	D	0
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	6	E	3
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	7	E	0
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	7	D	0
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	8	E	1
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	8	D	2

ELL	Echium	Large	Large	SVPD	9	D	13
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	9	E	4
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	10	E	1
ELL	Echium	Large	Large	SVPD	10	D	1
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	1	D	0
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	1	E	5
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	2	E	2
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	2	D	4
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	3	E	6
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	3	D	0
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	4	E	8
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	4	D	0
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	5	D	21
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	5	E	0
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	6	E	0
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	6	D	3
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	7	D	7
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	7	E	1
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	8	E	23
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	8	D	7
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	9	D	0
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	9	E	10
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	10	E	0
ELS	Echium	Large	Small	SVPD	10	D	15
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	1	D	5
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	1	E	28
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	2	E	19
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	2	D	18
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	3	D	12
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	3	E	14
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	4	E	13
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	4	D	13
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	5	D	45
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	5	E	12
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	6	E	2
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	6	D	20
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	7	D	22
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	7	E	33
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	8	E	31
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	8	D	26
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	9	D	14
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	9	E	3
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	10	D	11
ELL	Echium	Large	Large	Stigma	10	E	11
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	1	E	5
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	1	D	26
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	2	D	59
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	2	E	5

ELS	Echium	Large	Small	Stigma	3	E	22
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	3	D	0
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	4	D	27
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	4	E	17
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	5	E	46
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	5	D	71
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	6	D	4
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	6	E	13
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	7	E	22
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	7	D	28
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	8	D	3
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	8	E	53
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	9	D	0
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	9	E	19
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	10	E	45
ELS	Echium	Large	Small	Stigma	10	D	3
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	1	D	2
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	1	E	3
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	2	E	1
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	2	D	1
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	3	D	0
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	3	E	0
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	4	E	14
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	4	D	0
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	5	D	2
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	5	E	0
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	6	E	1
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	6	D	0
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	7	D	0
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	7	E	0
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	8	E	1
ESL	Echium	Small	Large	SVPD	8	D	1
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	1	D	2
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	1	E	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	2	E	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	2	D	2
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	3	D	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	3	E	2
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	4	E	4
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	4	D	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	5	D	3
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	5	E	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	6	E	3
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	6	D	11
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	7	D	13
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	7	E	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	8	E	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	8	D	2

ESS	Echium	Small	Small	SVPD	9	D	1
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	9	E	0
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	10	E	2
ESS	Echium	Small	Small	SVPD	10	D	0
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	1	D	17
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	1	E	12
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	2	E	0
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	2	D	1
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	3	D	2
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	3	E	7
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	4	E	1
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	4	D	3
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	5	D	0
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	5	E	0
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	5	E	1
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	6	E	3
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	6	D	6
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	7	D	17
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	7	E	0
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	8	E	0
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	8	D	9
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	9	E	1
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	9	D	1
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	10	D	0
ESS	Echium	Small	Small	Stigma	10	E	1
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	1	E	3
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	1	D	3
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	2	D	0
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	2	E	0
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	3	E	10
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	3	D	10
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	4	D	0
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	4	E	4
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	5	E	1
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	5	D	10
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	6	D	1
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	6	E	2
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	7	E	2
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	7	D	2
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	8	D	2
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	8	E	42
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	9	E	2
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	9	D	2
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	10	E	0
ESL	Echium	Small	Large	Stigma	10	D	17
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	1	E	17
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	1	D	0
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	2	D	8

ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	2	E	0
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	3	E	36
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	3	D	7
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	4	D	2
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	4	E	7
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	5	E	0
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	5	D	19
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	6	D	11
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	6	E	6
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	7	E	21
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	7	D	8
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	8	D	8
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	8	E	4
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	9	E	30
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	9	D	3
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	10	D	9
ESS	Echium	Small	Small	OldStigma	10	E	10
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	1	D	7
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	1	E	NA
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	2	E	14
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	2	D	13
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	3	D	5
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	3	E	7
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	4	E	3
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	4	D	7
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	5	D	8
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	5	E	4
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	6	E	9
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	6	D	26
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	7	D	2
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	7	E	5
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	8	E	24
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	8	D	6
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	9	D	5
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	9	E	25
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	10	E	43
ESL	Echium	Small	Large	OldStigma	10	D	14
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	1	D	2
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	1	E	0
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	2	E	19
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	2	D	39
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	3	D	NA
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	3	E	15
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	4	E	115
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	4	D	4
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	5	D	168
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	5	E	53
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	6	E	52

BLS	Borago	Large	Small	SVPD	6	D	24
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	7	D	11
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	7	E	24
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	8	E	12
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	8	D	58
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	9	D	11
BLS	Borago	Large	Small	SVPD	9	E	21
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	1	E	119
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	1	D	90
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	2	D	103
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	2	E	NA
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	3	E	19
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	3	D	4
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	4	D	154
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	4	E	58
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	5	E	19
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	5	D	201
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	6	D	108
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	6	E	57
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	7	E	14
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	7	D	2
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	8	D	119
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	8	E	14
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	9	E	18
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	9	D	24
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	10	D	33
BLS	Borago	Large	Small	Stigma	10	E	49
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	1	D	67
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	1	E	90
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	2	E	106
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	2	D	132
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	3	D	26
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	3	E	214
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	4	E	184
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	4	D	50
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	5	D	43
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	5	E	10
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	6	E	23
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	6	D	37
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	7	D	25
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	7	E	11
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	8	E	2
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	8	D	117
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	9	D	5
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	9	E	10
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	10	E	26
BLL	Borago	Large	Large	SVPD	10	D	26
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	1	D	27

BSL	Borago	Small	Large	SVPD	1	E	8
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	2	E	112
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	2	D	12
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	3	E	18
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	3	D	NA
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	4	E	1
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	4	D	10
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	5	E	5
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	5	D	5
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	6	D	17
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	6	E	39
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	7	E	13
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	7	D	22
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	8	D	20
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	8	E	21
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	9	E	8
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	9	D	24
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	10	D	19
BSL	Borago	Small	Large	SVPD	10	E	54
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	1	D	25
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	1	E	50
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	2	E	15
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	2	D	50
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	3	D	36
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	3	E	75
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	4	D	9
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	4	E	30
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	5	E	133
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	5	D	80
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	6	E	85
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	6	D	91
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	7	D	52
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	7	E	76
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	8	E	45
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	8	D	75
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	9	D	47
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	9	E	56
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	10	E	79
BSL	Borago	Small	Large	Stigma	10	D	7
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	1	E	172
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	1	D	425
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	2	D	216
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	2	E	109
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	3	E	76
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	3	D	38
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	4	E	140
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	4	D	48
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	5	D	27

BSS	Borago	Small	Small	Stigma	5	E	262
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	6	E	29
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	6	D	223
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	7	D	106
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	7	E	63
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	8	E	42
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	8	D	103
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	9	D	221
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	9	E	50
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	10	E	48
BSS	Borago	Small	Small	Stigma	10	D	67
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	1	D	41
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	1	E	5
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	2	E	105
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	2	D	50
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	3	D	18
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	3	E	22
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	4	E	17
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	4	D	26
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	5	D	78
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	5	E	10
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	6	E	4
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	6	D	18
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	7	D	NA
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	7	E	63
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	8	E	12
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	8	D	36
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	9	D	17
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	9	E	17
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	10	E	10
BSS	Borago	Small	Small	SVPD	10	D	111
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	1	D	58
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	1	E	134
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	2	E	133
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	2	D	92
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	3	D	50
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	3	E	54
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	4	E	85
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	4	D	130
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	5	D	91
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	5	E	117
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	6	E	16
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	6	D	188
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	7	D	90
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	7	E	165
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	8	E	40
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	8	D	136
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	9	D	98

BLL	Borago	Large	Large	Stigma	9	E	114
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	10	E	84
BLL	Borago	Large	Large	Stigma	10	D	80

9.3 TAILLE DES POLLINISATEURS

<u>Flowers</u>	<u>Bees</u>	<u>Individual</u>	<u>Picture</u>	<u>Measurement (scale:10mm)</u>
Large	Large	1	4667	3.514
Large	Large	2	4668	3.243
Large	Large	3	4669	3.567
Large	Large	4	4670	3.533
Large	Large	5	4671	3.231
Large	Large	6	4521	3.325
Large	Large	7	4522	3.268
Large	Large	8	4523	3.438
Large	Large	9	4524	3.272
Large	Large	10	4525	3.423
Large	Large	11	4528	3.362
Large	Large	12	4529	3.383
Large	Large	13	4672	3.456
Large	Large	14	4531	3.362
Large	Large	15	4532	3.359
Large	Large	16	4533	3.244
Large	Large	17	4534	3.267
Large	Large	18	4535	3.445
Large	Large	19	4538	3.41
Large	Large	20	4539	3.654
Large	Large	21	4540	3.599
Large	Large	22	4541	3.266
Large	Large	23	4542	3.307
Large	Large	24	4543	3.437
Large	Large	25	4544	3.364
Large	Small	1	4545	2.749
Large	Small	2	4546	2.739
Large	Small	3	4547	2.9
Large	Small	4	4548	2.609
Large	Small	5	4549	2.878
Large	Small	6	4550	2.626
Large	Small	7	4551	2.734
Large	Small	8	4552	2.744
Large	Small	9	4553	2.743
Large	Small	10	4554	2.728
Large	Small	11	4555	2.474
Large	Small	12	4556	2.664
Large	Small	13	4557	2.496
Large	Small	14	4558	2.719
Large	Small	15	4559	2.592

Large	Small	16	4560	2.561
Large	Small	17	4561	2.268
Large	Small	18	4562	2.858
Large	Small	19	4564	2.425
Large	Small	20	4565	2.684
Large	Small	21	4566	2.788
Large	Small	22	4567	2.753
Large	Small	23	4568	2.454
Large	Small	24	4569	2.466
Large	Small	25	4570	2.77
Small	Large	1	4571	3.488
Small	Large	2	4572	3.407
Small	Large	3	4573	3.51
Small	Large	4	4574	3.201
Small	Large	5	4575	3.312
Small	Large	6	4576	3.376
Small	Large	7	4577	3.51
Small	Large	8	4578	3.278
Small	Large	9	4579	3.161
Small	Large	10	4580	3.522
Small	Large	11	4581	3.32
Small	Large	12	4582	3.393
Small	Large	13	4583	3.275
Small	Large	14	4584	3.316
Small	Large	15	4585	3.496
Small	Large	16	4586	3.6
Small	Large	17	4587	3.287
Small	Large	18	4588	3.381
Small	Large	19	4589	3.225
Small	Large	20	4590	3.343
Small	Large	21	4591	3.593
Small	Large	22	4592	3.337
Small	Large	23	4593	3.249
Small	Large	24	4594	2.923
Small	Large	25	4595	3.144
Small	Small	1	4658	2.63
Small	Small	2	4675	2.57
Small	Small	3	4660	2.614
Small	Small	4	4661	2.96
Small	Small	5	4662	2.861
Small	Small	6	4663	2.684
Small	Small	7	4664	2.617
Small	Small	8	4665	2.745
Small	Small	9	4666	2.824
Small	Small	10	4599	2.759
Small	Small	11	4600	2.637
Small	Small	12	4601	2.556
Small	Small	13	4602	2.766

Small	Small	14	4603	3.052
Small	Small	15	4604	2.636
Small	Small	16	4605	2.787
Small	Small	17	4606	3.012
Small	Small	18	4607	2.611
Small	Small	19	4608	2.629
Small	Small	20	4609	2.898
Small	Small	21	4610	2.979
Small	Small	22	4611	2.71
Small	Small	23	4612	2.908
Small	Small	24	4613	2.643
Small	Small	25	4614	2.891

9.4 PARAMÈTRES COMPORTEMENTAUX

Treatment	Species	Flowers	Bees	Bout	Time	Flowers visited	Time flower	Flowers per minute
BLL	Borago	Large	Large	1	194	7	10.82333	2.164948
BLL	Borago	Large	Large	2	147	13	9.7375	5.306122
BLL	Borago	Large	Large	3	423	21	10.1	2.978723
BLL	Borago	Large	Large	4	140	9	4.777778	3.857143
BLL	Borago	Large	Large	5	187	19	9.455	6.096257
BLL	Borago	Large	Large	6	220	13	1.94	3.545455
BLL	Borago	Large	Large	7	145	17	3.333333	7.034483
BLL	Borago	Large	Large	8	120	4	1.815	2
BLL	Borago	Large	Large	9	36	4	2.09	6.666667
BLL	Borago	Large	Large	10	65	10	3.37	9.230769
BLL	Borago	Large	Large	11	68	11	3.034	9.705882
BLL	Borago	Large	Large	12	50	1	12	1.2
BLL	Borago	Large	Large	13	103	10	7.433333	5.825243
BLL	Borago	Large	Large	14	122	12	6.142857	5.901639
BLL	Borago	Large	Large	15	195	17	4	5.230769
BLL	Borago	Large	Large	16	141	15	16.62	6.382979
BLL	Borago	Large	Large	17	130	10	2.875	4.615385
BLL	Borago	Large	Large	18	200	30	3.2	9
BLL	Borago	Large	Large	19	151	19	2.5	7.549669
BLL	Borago	Large	Large	20	225	14	4.888889	3.733333
BLS	Borago	Large	Small	1	198	14	7.75	4.242424
BLS	Borago	Large	Small	2	62	5	4	4.83871
BLS	Borago	Large	Small	3	90	1	90	0.666667
BLS	Borago	Large	Small	4	100	4	21.725	2.4
BLS	Borago	Large	Small	5	212	11	11.5	3.113208
BLS	Borago	Large	Small	6	88	5	20	3.409091
BLS	Borago	Large	Small	7	199	12	25.33333	3.61809
BLS	Borago	Large	Small	8	333	10	27.6	1.801802
BLS	Borago	Large	Small	9	70	7	4.8	6
BLS	Borago	Large	Small	10	78	8	5.833333	6.153846

BLS	Borago	Large	Small	11	360	19	9.9	3.166667
BLS	Borago	Large	Small	12	105	11	7.036364	6.285714
BLS	Borago	Large	Small	13	45	3	4.333333	4
BLS	Borago	Large	Small	14	50	4	9.75	4.8
BLS	Borago	Large	Small	15	91	15	4	9.89011
BLS	Borago	Large	Small	16	105	5	8.4	2.857143
BLS	Borago	Large	Small	17	131	12	4.833333	5.496183
BLS	Borago	Large	Small	18	133	11	11	4.962406
BLS	Borago	Large	Small	19	174	18	3.75	6.206897
BSL	Borago	Small	Large	7	100	20	4.175	12
BSL	Borago	Small	Large	8	97	19	7.442857	11.75258
BSL	Borago	Small	Large	11	106	21	3	11.88679
BSL	Borago	Small	Large	12	191	32	3	10.05236
BSL	Borago	Small	Large	14	137	18	4	7.883212
BSL	Borago	Small	Large	15	26	8	2	18.46154
BSL	Borago	Small	Large	16	42	9	3	12.85714
BSL	Borago	Small	Large	17	134	22	2	9.850746
BSL	Borago	Small	Large	18	86	16	2	11.16279
BSL	Borago	Small	Large	19	94	18	3	11.48936
BSL	Borago	Small	Large	20	23	4	2	10.43478
BSL	Borago	Small	Large	21	40	8	2.825	12
BSL	Borago	Small	Large	22	96	10	8.333333	6.25
BSL	Borago	Small	Large	23	100	13	3.1625	7.8
BSL	Borago	Small	Large	24	20	3	3.833333	9
BSL	Borago	Small	Large	25	103	14	3.9	8.15534
BSL	Borago	Small	Large	26	39	3	5.7	4.615385
BSL	Borago	Small	Large	27	52	9	1.333333	10.38462
BSL	Borago	Small	Large	28	71	14	1.983333	11.83099
BSL	Borago	Small	Large	29	100	12	1.92	7.2
BSL	Borago	Small	Large	30	88	16	4.595	10.90909
BSL	Borago	Small	Large	31	50	7	1.1425	8.4
BSL	Borago	Small	Large	32	186	20	3.74	6.451613
BSL	Borago	Small	Large	33	93	9	6.2	5.806452
BSL	Borago	Small	Large	34	167	16	3.3625	5.748503
BSL	Borago	Small	Large	35	55	13	1.438462	14.18182
BSS	Borago	Small	Small	1	52	6	7.666667	6.923077
BSS	Borago	Small	Small	2	45	8	4.5	10.66667
BSS	Borago	Small	Small	3	37	6	4.666667	9.72973
BSS	Borago	Small	Small	4	27	6	3.6	13.33333
BSS	Borago	Small	Small	5	97	17	4.5	10.51546
BSS	Borago	Small	Small	6	74	9	7	7.297297
BSS	Borago	Small	Small	7	9	2	3	13.33333
BSS	Borago	Small	Small	8	97	12	4.833333	7.42268
BSS	Borago	Small	Small	9	159	19	5.876667	7.169811
BSS	Borago	Small	Small	10	127	18	3.8	8.503937
BSS	Borago	Small	Small	11	163	26	3.5	9.570552
BSS	Borago	Small	Small	12	164	18	6.48	6.585366
BSS	Borago	Small	Small	13	37	7	4.833333	11.35135

BSS	Borago	Small	Small	14	60	8	4	8
BSS	Borago	Small	Small	15	95	8	9.75	5.052632
BSS	Borago	Small	Small	16	32	6	8	11.25
BSS	Borago	Small	Small	17	143	15	4.35	6.293706
BSS	Borago	Small	Small	18	116	14	3	7.241379
BSS	Borago	Small	Small	19	61	8	2.28	7.868852
BSS	Borago	Small	Small	20	66	9	6.233333	8.181818
BSS	Borago	Small	Small	21	212	31	4.5	8.773585
BSS	Borago	Small	Small	22	105	16	2.75	9.142857
BSS	Borago	Small	Small	23	276	32	4.516667	6.956522
ELL	Echium	Large	Large	1	188	17	6.933333	5.425532
ELL	Echium	Large	Large	2	166	17	4.4	6.144578
ELL	Echium	Large	Large	3	183	16	12.354	5.245902
ELL	Echium	Large	Large	4	43	4	3.16	5.581395
ELL	Echium	Large	Large	5	87	9	3.08	6.206897
ELL	Echium	Large	Large	6	55	8	3.6675	8.727273
ELL	Echium	Large	Large	7	156	20	1.65	7.692308
ELL	Echium	Large	Large	8	44	5	3	6.818182
ELL	Echium	Large	Large	9	358	43	5.083333	7.206704
ELL	Echium	Large	Large	10	129	30	2.24	13.95349
ELL	Echium	Large	Large	11	84	12	1.75	8.571429
ELL	Echium	Large	Large	12	116	20	2.8	10.34483
ELL	Echium	Large	Large	13	30	7	1.5	14
ELL	Echium	Large	Large	14	25	4	2.85	9.6
ELL	Echium	Large	Large	15	136	31	2.733333	13.67647
ELL	Echium	Large	Large	16	69	15	1.857143	13.04348
ELL	Echium	Large	Large	17	60	10	2.3	10
ELL	Echium	Large	Large	18	110	18	4.775	9.818182
ELL	Echium	Large	Large	19	50	4	8.25	4.8
ELL	Echium	Large	Large	20	107	12	6.857143	6.728972
ELS	Echium	Large	Small	1	284	33	5.545455	6.971831
ELS	Echium	Large	Small	2	63	12	2.25	11.42857
ELS	Echium	Large	Small	3	355	41	3.555556	6.929577
ELS	Echium	Large	Small	4	412	73	2.5	10.63107
ELS	Echium	Large	Small	5	180	42	1.408	14
ELS	Echium	Large	Small	6	30	6	1.605	12
ELS	Echium	Large	Small	7	223	44	2.0575	11.83857
ELS	Echium	Large	Small	8	180	23	1.895	7.666667
ELS	Echium	Large	Small	9	129	24	2.02	11.16279
ELS	Echium	Large	Small	10	111	23	2.75	12.43243
ELS	Echium	Large	Small	11	136	19	6.825	8.382353
ELS	Echium	Large	Small	12	134	25	3.516667	11.19403
ELS	Echium	Large	Small	13	55	8	5.28	8.727273
ELS	Echium	Large	Small	14	315	55	3.058824	10.47619
ELS	Echium	Large	Small	15	129	18	4.125	8.372093
ELS	Echium	Large	Small	16	90	15	4.35	10
ELS	Echium	Large	Small	17	80	7	3.533333	5.25
ELS	Echium	Large	Small	18	140	11	2.18	4.714286

ELS	Echium	Large	Small	19	40	5	3.333333	7.5
ESL	Echium	Small	Large	1	252	20	3.817895	4.761905
ESL	Echium	Small	Large	2	141	20	2.778	8.510638
ESL	Echium	Small	Large	3	63	16	5.1	15.2381
ESL	Echium	Small	Large	4	40	5	9.01	7.5
ESL	Echium	Small	Large	5	26	5	1.616667	11.53846
ESL	Echium	Small	Large	6	68	26	1.351667	22.94118
ESL	Echium	Small	Large	7	80	20	2.726	15
ESL	Echium	Small	Large	8	70	5	1.366667	4.285714
ESL	Echium	Small	Large	9	26	3	2	6.923077
ESL	Echium	Small	Large	10	39	5	1	7.692308
ESL	Echium	Small	Large	11	40	7	2	10.5
ESL	Echium	Small	Large	13	26	6	0.81	13.84615
ESL	Echium	Small	Large	18	101	16	1.7875	9.50495
ESL	Echium	Small	Large	19	54	18	1.408333	20
ESL	Echium	Small	Large	20	270	23	3.608889	5.111111
ESS	Echium	Small	Small	1	140	16	6	6.857143
ESS	Echium	Small	Small	2	48	7	4	8.75
ESS	Echium	Small	Small	3	61	10	4	9.836066
ESS	Echium	Small	Small	5	75	12	4.571429	9.6
ESS	Echium	Small	Small	6	131	15	7	6.870229
ESS	Echium	Small	Small	7	163	18	6.127273	6.625767
ESS	Echium	Small	Small	8	89	10	8.05	6.741573
ESS	Echium	Small	Small	9	14	2	5	8.571429
ESS	Echium	Small	Small	10	45	7	3.925	9.333333
ESS	Echium	Small	Small	11	25	5	1.5	12
ESS	Echium	Small	Small	12	110	15	2.916667	8.181818
ESS	Echium	Small	Small	13	50	7	2.6	8.4
ESS	Echium	Small	Small	14	71	10	2.8	8.450704
ESS	Echium	Small	Small	16	85	10	4.116667	7.058824
ESS	Echium	Small	Small	17	33	4	5.166667	7.272727
ESS	Echium	Small	Small	18	70	11	3.466667	9.428571
ESS	Echium	Small	Small	19	30	5	3.333333	10
ESS	Echium	Small	Small	20	165	19	8.1	6.909091
ESS	Echium	Small	Small	21	78	10	3.966667	7.692308
ESS	Echium	Small	Small	22	379	50	5.909091	7.915567
ESS	Echium	Small	Small	23	430	53	5.333333	7.395349
ESS	Echium	Small	Small	24	147	10	7.81	4.081633
ESS	Echium	Small	Small	25	22	2	6.6	5.454545

9.5 PRODUCTION DE FRUITS

<u>Species</u>	<u>Treatment</u>	<u>Flowers</u>	<u>Bees</u>	<u>Individual</u>	<u>Flower</u>	<u>Fruits</u>	<u>Seeds</u>
Borago	BSL	Small	Large	1	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	2	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	3	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	4	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	5	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	6	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	7	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	8	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	9	1	1	3
Borago	BSL	Small	Large	10	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	10	2	0	0
Borago	BSL	Small	Large	11	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	11	2	0	0
Borago	BSL	Small	Large	12	1	0	0
Borago	BSL	Small	Large	12	2	0	0
Borago	BSS	Small	Small	1	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	2	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	3	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	3	2	1	4
Borago	BSS	Small	Small	4	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	4	2	0	0
Borago	BSS	Small	Small	5	1	1	2
Borago	BSS	Small	Small	6	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	6	2	0	0
Borago	BSS	Small	Small	7	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	7	2	0	0
Borago	BSS	Small	Small	8	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	8	2	0	0
Borago	BSS	Small	Small	9	1	0	0
Borago	BSS	Small	Small	9	2	0	0
Borago	BSS	Small	Small	10	1	0	0
Echium	ELL	Large	Large	1	1	1	2
Echium	ELL	Large	Large	1	2	1	1
Echium	ELL	Large	Large	1	3	1	2
Echium	ELL	Large	Large	1	4	1	1
Echium	ELL	Large	Large	2	1	1	1
Echium	ELL	Large	Large	2	2	1	2
Echium	ELL	Large	Large	3	1	1	1
Echium	ELL	Large	Large	3	2	1	2
Echium	ELL	Large	Large	4	1	1	1
Echium	ELL	Large	Large	4	2	1	2
Echium	ELL	Large	Large	5	1	1	2
Echium	ELL	Large	Large	5	2	1	2
Echium	ELL	Large	Large	5	3	1	2

Echium	ELL	Large	Large	5	4	1	2
Echium	ELL	Large	Large	6	1	1	2
Echium	ELL	Large	Large	6	2	1	2
Echium	ELL	Large	Large	6	3	1	2
Echium	ELL	Large	Large	7	1	1	1
Echium	ELL	Large	Large	7	2	1	3
Echium	ELL	Large	Large	7	3	0	0
Echium	ELL	Large	Large	7	4	1	2
Echium	ELL	Large	Large	8	1	1	3
Echium	ELL	Large	Large	8	2	0	0
Echium	ELL	Large	Large	9	1	0	0
Echium	ELL	Large	Large	9	2	1	3
Echium	ELL	Large	Large	9	3	1	1
Echium	ELL	Large	Large	9	4	0	0
Echium	ELL	Large	Large	10	1	1	3
Echium	ELL	Large	Large	10	2	0	0
Echium	ELL	Large	Large	11	1	1	1
Echium	ELL	Large	Large	11	2	1	1
Echium	ELL	Large	Large	11	3	1	1
Echium	ELS	Large	Small	1	1	1	2
Echium	ELS	Large	Small	2	1	1	4
Echium	ELS	Large	Small	2	2	1	4
Echium	ELS	Large	Small	3	1	1	3
Echium	ELS	Large	Small	3	2	1	2
Echium	ELS	Large	Small	4	1	1	0
Echium	ELS	Large	Small	4	2	1	2
Echium	ELS	Large	Small	5	1	1	3
Echium	ELS	Large	Small	5	2	1	2
Echium	ELS	Large	Small	6	1	1	2
Echium	ELS	Large	Small	6	2	1	1
Echium	ELS	Large	Small	7	1	1	3
Echium	ELS	Large	Small	8	1	1	2
Echium	ELS	Large	Small	8	2	1	1
Echium	ELS	Large	Small	8	3	1	2
Echium	ELS	Large	Small	9	1	1	1
Echium	ELS	Large	Small	9	2	1	3
Echium	ELS	Large	Small	9	3	1	1
Echium	ELS	Large	Small	9	4	1	2
Echium	ELS	Large	Small	10	1	1	2
Echium	ELS	Large	Small	10	2	1	1
Echium	ELS	Large	Small	10	3	1	2
Echium	ELS	Large	Small	11	1	1	4
Echium	ELS	Large	Small	11	2	1	4
Echium	ELS	Large	Small	11	3	1	4
Echium	ELS	Large	Small	11	4	1	4
Echium	ELS	Large	Small	12	1	1	1
Echium	ELS	Large	Small	13	1	1	3
Echium	ELS	Large	Small	13	2	1	3

Echium	ELS	Large	Small	14	1	1	1
Echium	ELS	Large	Small	14	2	1	2
Echium	ELS	Large	Small	14	3	1	1
Echium	ESL	Small	Large	1	1	1	3
Echium	ESL	Small	Large	1	2	1	1
Echium	ESL	Small	Large	1	3	1	2
Echium	ESL	Small	Large	1	4	1	4
Echium	ESL	Small	Large	1	5	1	2
Echium	ESL	Small	Large	2	1	1	1
Echium	ESL	Small	Large	2	2	1	2
Echium	ESL	Small	Large	2	3	0	0
Echium	ESL	Small	Large	2	4	0	0
Echium	ESL	Small	Large	2	5	1	2
Echium	ESL	Small	Large	3	1	1	2
Echium	ESL	Small	Large	3	2	1	1
Echium	ESL	Small	Large	3	3	0	0
Echium	ESL	Small	Large	3	4	1	2
Echium	ESL	Small	Large	4	1	1	3
Echium	ESL	Small	Large	4	2	1	1
Echium	ESL	Small	Large	4	3	0	0
Echium	ESL	Small	Large	4	4	0	0
Echium	ESL	Small	Large	5	1	1	2
Echium	ESL	Small	Large	5	2	1	1
Echium	ESL	Small	Large	5	3	1	1
Echium	ESL	Small	Large	5	4	0	0
Echium	ESL	Small	Large	5	5	0	0
Echium	ESL	Small	Large	6	1	1	1
Echium	ESL	Small	Large	6	2	1	2
Echium	ESL	Small	Large	6	3	1	3
Echium	ESL	Small	Large	6	4	0	0
Echium	ESL	Small	Large	6	5	0	0
Echium	ESL	Small	Large	7	1	1	1
Echium	ESL	Small	Large	7	2	0	0
Echium	ESL	Small	Large	7	3	1	2
Echium	ESL	Small	Large	8	1	1	3
Echium	ESL	Small	Large	8	2	1	4
Echium	ESL	Small	Large	9	1	1	1
Echium	ESL	Small	Large	9	2	0	0
Echium	ESL	Small	Large	10	1	1	1
Echium	ESL	Small	Large	10	2	1	4
Echium	ESL	Small	Large	10	3	1	2
Echium	ESL	Small	Large	10	4	1	1
Echium	ESL	Small	Large	10	5	1	2
Echium	ESS	Small	Small	1	1	1	1
Echium	ESS	Small	Small	1	2	1	2
Echium	ESS	Small	Small	1	3	1	2
Echium	ESS	Small	Small	2	1	1	3
Echium	ESS	Small	Small	2	2	1	1

Echium	ESS	Small	Small	2	3	1	1
Echium	ESS	Small	Small	2	4	0	0
Echium	ESS	Small	Small	3	1	1	2
Echium	ESS	Small	Small	3	2	1	1
Echium	ESS	Small	Small	3	3	1	1
Echium	ESS	Small	Small	3	4	1	3
Echium	ESS	Small	Small	3	5	1	1
Echium	ESS	Small	Small	4	1	1	1
Echium	ESS	Small	Small	4	2	1	4
Echium	ESS	Small	Small	4	3	1	4
Echium	ESS	Small	Small	4	4	1	3
Echium	ESS	Small	Small	4	5	1	4
Echium	ESS	Small	Small	5	1	1	1
Echium	ESS	Small	Small	5	2	0	0
Echium	ESS	Small	Small	6	1	1	2
Echium	ESS	Small	Small	6	2	1	2
Echium	ESS	Small	Small	6	3	1	1
Echium	ESS	Small	Small	6	4	1	2
Echium	ESS	Small	Small	7	1	1	3
Echium	ESS	Small	Small	7	2	1	4
Echium	ESS	Small	Small	7	3	1	1
Echium	ESS	Small	Small	7	4	1	3
Echium	ESS	Small	Small	7	5	1	1
Echium	ESS	Small	Small	8	1	1	3
Echium	ESS	Small	Small	8	2	1	1
Echium	ESS	Small	Small	8	3	1	1
Echium	ESS	Small	Small	8	4	1	1
Echium	ESS	Small	Small	8	5	1	1
Echium	ESS	Small	Small	9	1	1	2
Echium	ESS	Small	Small	9	2	1	1
Echium	ESS	Small	Small	9	3	1	1
Echium	ESS	Small	Small	9	4	1	1
Echium	ESS	Small	Small	9	5	1	2