



Partage des tâches chez les butineuses de trois bourdons ubiquistes du Hainaut (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*)

Directeur de mémoire :

Prof. P. Rasmont

Mémoire de fin d'étude présenté par

Karelle Gras

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

Année académique 2003-2004

K. Gras. *Partage des tâches chez les butineuses de trois bourdons ubiquistes du Hainaut (Hymenoptera, Apidae, Bombus)*. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques, Université de Mons-Hainaut, Mons, 102pp., 2004

Résumé - Les ouvrières butineuses de quatre bourdons (*Bombus pascuorum*, *Bombus pratorum*, *Bombus terrestris*, *Bombus lucorum*) abondants en Hainaut ont été capturées sur *Symphytum officinale*. Pour chaque individu, les charges de pollen et de nectar ont été mesurées ainsi que différents paramètres biométriques : poids, largeur du thorax, longueur de la cellule radiale, longueur et corde de l'aile.

L'analyse des tableaux de corrélation indique que la meilleure estimation du poids d'un individu est donnée par la corde de l'aile.

La variabilité inter et intraspécifique des coefficients de corrélation entre les mesures biométriques rend délicate la comparaison avec les résultats de la littérature.

La charge totale des spécimens est toujours inférieure à ce que l'on trouve dans la littérature. Néanmoins, *Terrestribombus* se charge en moyenne deux fois plus que les autres taxons.

Il existe une relation entre la charge totale et le poids chez *Bombus pascuorum* mais on ne l'observe ni chez *Bombus pratorum* ni chez *Terrestribombus* (pool *Bombus terrestris* + *Bombus lucorum*).

Chez les trois taxons, on observe deux catégories comportementales de butineuses : les récolteuses de nectar et les récolteuses mixtes. On observe aussi quelques individus qui portent uniquement du pollen chez les deux taxons « pollen-storers » (*pratorum* et *Terrestribombus*).

Chez *Bombus pascuorum*, il existe une différence de taille significative entre les récolteuses de nectar et les récolteuses mixtes. On n'observe pas cette différence chez les deux autres taxons.

Il n'existe aucune relation entre la charge de nectar et le poids des individus.

Chez *Bombus pascuorum*, il y a une relation entre la charge de pollen et la charge de nectar mais pas chez les deux autres taxons.

Remerciements

Quatre années se sont écoulées depuis mon arrivée à l'U.M.H.

Quatre années durant lesquelles j'ai pu rencontrer et côtoyer des personnes sans qui je ne serai pas devenue celle que je suis aujourd'hui.

Le moment est venu de leur dire MERCI.

En premier lieu, permettez-moi, d'adresser mes sincères remerciements à toutes les personnes qui m'ont aidée et soutenue tout au long de mes années d'études mais aussi particulièrement au cours de ces dix derniers mois.

Je tiens tout spécialement à remercier les Professeurs Pierre Rasmont et Jean-Claude Verhaeghe pour m'avoir accueillie, guidée et conseillée durant l'élaboration de ce mémoire. Merci de m'avoir fait profiter de votre savoir et de votre expérience.

Je remercie de même Monsieur le Professeur Philippe Grosjean sans qui je me serais probablement perdue à jamais dans le dédale des statistiques.

Je remercie également le docteur Michaël Terzo pour son incroyable sens de la pédagogie, sa disponibilité, sa patience et son sens de l'humour qui ramène le sourire dans les moments difficiles.

Et je ne saurais oublier Mlle Stéphanie Iserbyt, M. Denis Michez, et M. Davarajen Vaïtilingon qui ont toujours été d'une oreille attentive et de conseils judicieux.

Je fais des remerciements tout aussi vifs et chaleureux à Mlle Olivia Ponchau et M. Xavier Simon pour leurs petites attentions quotidiennes, ainsi qu'à M. Francis Delmarquette pour son support technique.

Pour terminer, je tiens à remercier tous mes compagnons de la promotion 2004 sans qui ces quelques années n'auraient pas eu la même saveur.

1. Introduction

1.1. Présentation

Comme certaines abeilles, certaines guêpes et toutes les fourmis, les bourdons sont des insectes eusociaux. C'est le niveau de structuration sociale le plus perfectionné. Il y a formation de colonies avec une coopération entre différentes générations d'adultes issues du même noyau familial ainsi qu'une division du travail avec production d'une caste stérile qui assure sa subsistance et celle des individus reproducteurs (Detrain, 1989).

On distingue deux types d'eusocialité (Michener, 1974).

Chez les espèces eusociales primitives, les différences morphologiques sont faibles, les castes peu marquées ou inexistantes. Il y a passage par une phase solitaire lors de la fondation de la colonie. C'est le cas notamment des bourdons.

Chez les eusociaux évolués, il y a une nette spécialisation des individus, les castes sont bien marquées et les individus ne peuvent survivre isolés. C'est le cas par exemple chez l'abeille domestique (*Apis mellifera*).

Chez la plupart des espèces eusociales d'apoïdes, on observe une division du travail entre différentes catégories d'ouvrières au sein d'une colonie (polyéthisme). Certaines ouvrières, par exemple, travaillent à l'intérieur du nid, elles construisent et nettoient les cellules, apportent les soins au couvain et assurent la thermorégulation. D'autres assurent la surveillance et la défense du nid. D'autres ouvrières encore sont spécialisées dans la collecte de la nourriture. Le polyéthisme est considéré par certains comme étant la principale clé du phénoménal succès écologique des insectes sociaux (Wilson, 1990).

Chez l'abeille domestique, *Apis mellifera*, les ouvrières sont morphologiquement identiques, la division du travail dépend essentiellement de leur âge (polyéthisme temporel). Depuis leur naissance jusqu'à leur mort, les individus passent par une succession de tâches.

Chez beaucoup d'espèces de fourmis et de termites, la répartition des tâches est basée sur des différences morphologiques (polyéthisme de caste ou polymorphisme). Chez les fourmis du genre *Atta*, les fourmis coupeuses de feuilles, les plus grosses ouvrières ont des mandibules hypertrophiées et sont spécialisées durant toute leur vie dans la défense du nid. Les ouvrières moyennes collectent la

nourriture et les plus petites sont affectées à la collecte des champignons (fig. 1, Wilson, 1980).

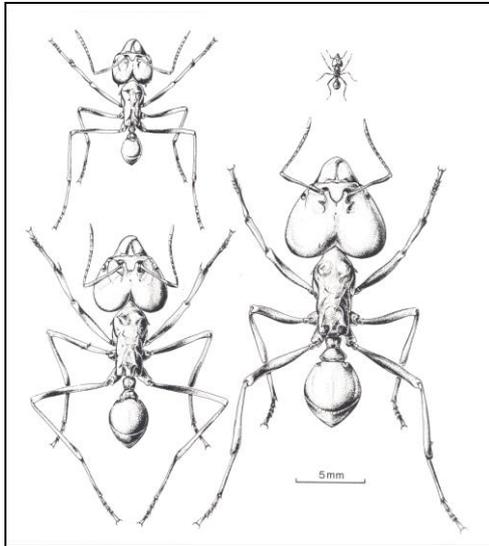


Figure 1. Polymorphisme de caste chez les fourmis du genre *Atta* (d'après Wilson, 1980)

La plus grande variation de taille connue se rencontre chez la fourmi maraudeuse asiatique, *Pheidologeton diversus*, chez qui les plus grosses ouvrières ont une taille 500 fois supérieure aux plus petites (Hölldobler & Wilson, 1990).

Certains auteurs ont aussi proposé le terme de polyphénisme qui associe les variations morphologiques et les caractéristiques physiologiques et comportementales de chaque caste (Passera, 1984 ; Lüscher, 1976 cités par Detrain, 1989).

Chez les bourdons, on peut observer une grande variabilité dans la taille des ouvrières : Les plus grosses peuvent atteindre dix fois le poids des plus petites (Alford, 1975). Chez d'autres espèces d'apoïdes, on observe une variation de la taille des ouvrières qui va seulement du simple au double (Waddington *et al.*, 1986 ; Ramalho *et al.*, 1998 ; Roulston & Cane, 2000).

Jusqu'à présent, peu de recherches ont été effectuées sur le polyéthisme chez les bourdons. La majorité des recherches portent sur le comportement individuel (Shelly *et al.*, 1990).

1.2. Histoire naturelle

Les bourdons sont des Hyménoptères Aculéates, Apoidea, Apidae. Le cycle du bourdon en région tempérée est annuel (Heinrich, 1979, Fig. 2).

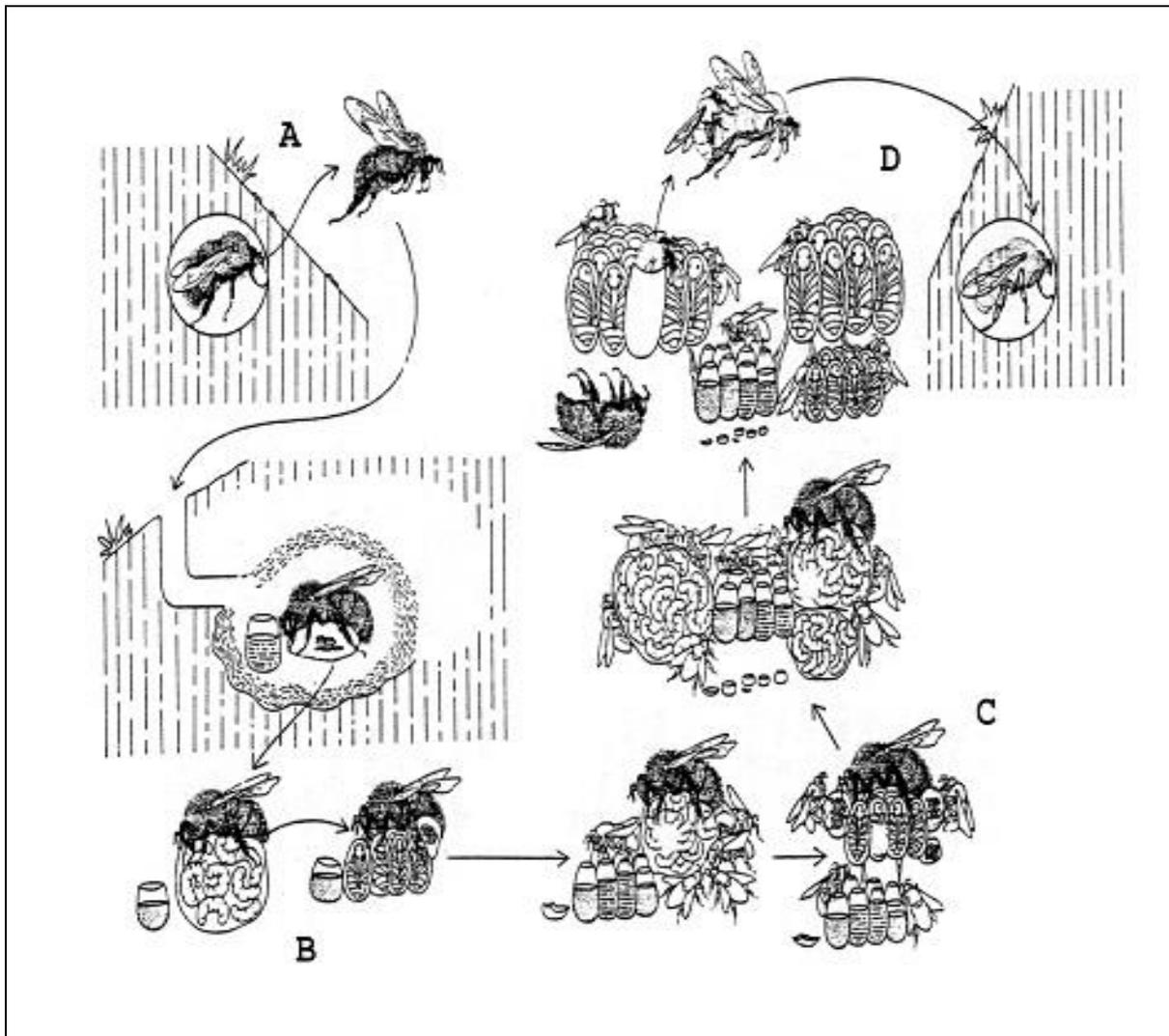


Figure 2. Cycle d'une colonie de bourdons en région tempérée. A : La jeune reine sort d'hibernation, B : La jeune reine s'occupe du premier couvain et de la récolte, C : Les ouvrières prennent soin des couvains suivants et de la récolte, D : La colonie produit des sexués qui s'accouplent puis les jeunes reines fécondées entrent en hibernation (d'après Heinrich, 1979).

Les jeunes reines quittent le nid à la fin de l'été, peu après leur naissance. L'accouplement leur permet d'emmagasiner dans leur spermathèque les spermatozoïdes dont elles ont besoin pendant toute leur vie. La jeune reine creuse une logette dans le sol (l'hibernaculum) et entre alors en hibernation. L'année suivante, au retour du bon temps, la reine se met en quête d'un site propice pour fonder son nid (fig. 2 A). Elle utilise généralement une cavité déjà existante comme un terrier de petit rongeur ou une anfractuosité entre les pierres. Elle construit alors un premier pain de pollen et de cire et un pot à miel (fig. 2 B). Elle pond quelques œufs et pendant trois à quatre semaines, elle veille seule à la couvaison et à l'approvisionnement des larves. Celles-ci grandissent, elles muent et passent par différents stades de croissance au terme desquels elles se métamorphosent en nymphes puis en adultes. Quand les ouvrières émergent, elles prennent le relais de la reine pour les différentes tâches : soins au couvain, construction des pains et butinage. La reine se consacre alors exclusivement à la ponte (fig. 2 C). Après avoir émergé, les ouvrières ont encore besoin de pollen durant quelques jours, ensuite elles subsistent grâce au seul nectar durant les deux semaines qui constituent leur durée de vie moyenne (Heinrich, 1979). A la fin de la colonie, la reine produit des sexués. Les œufs haploïdes donnent des mâles qui quittent définitivement le nid quelques jours après l'émergence et vivent isolés. Les nouvelles reines peuvent revenir au nid pendant un certain temps mais finissent néanmoins par le quitter pour s'accoupler et chercher un endroit pour hiberner (fig. 2 D). L'ancienne reine, les ouvrières et les mâles meurent avant l'hiver.

1.2.1. « Pocket-makers » et « pollen-storers »

Comme chez tous les Apoïdes, les larves de bourdon sont exclusivement nourries de pollen et de nectar. Selon la manière dont ces deux ressources sont distribuées aux larves, on distingue deux stratégies : les « pocket-makers » et les « pollen-storers » (Sladen, 1912 ; Michener, 1974, fig. 3).

Les « pocket-makers »

Chez les « pocket-makers », les larves vivent en communauté dans une poche pourvue de trémies (Michener, 1974, fig.3). Le nectar est stocké dans des pots à miel qui sont des cocons recyclés. Les larves se positionnent verticalement, la bouche en bas. Elles se nourrissent par leurs propres moyens du pain de pollen humecté de nectar tassé par les ouvrières dans les trémies (fig. 3). Cette distribution collective du pollen amène une répartition inégale aux larves: celles situées en périphérie du pain

reçoivent une plus grande portion. De ce fait, il n'est pas étonnant que ce soit chez les espèces « pocket-makers » que l'on rencontre le plus grand polymorphisme de taille au sein des ouvrières. On retrouve cette stratégie de nourrissage des larves par exemple chez *Bombus pascuorum* (Cumber, 1949; Wilson, 1971).

Les « pollen-storers »

Au départ, les larves sont nourries de la même manière que chez les « pocket-makers ». Quand elles atteignent une certaine taille, elles sont nourries individuellement par un mélange de nectar et de pollen régurgité par les ouvrières et ce, durant tout le reste de leur développement (Michener, 1974). Le pollen est puisé dans des pots à pollen qui, comme les pots à nectar, sont des cocons vides recyclés. Les larves adoptent une position horizontale en « virgule » et ménagent une cavité et un trou par lequel elles sont alimentées à la becquée (fig. 3). Les larves sont toutes approvisionnées de la même manière, elles ont une taille homogène et le polymorphisme est faible. Chez les espèces utilisant cette stratégie, les adultes déterminent probablement la taille atteinte par chaque larve (Ribiero, 1994). C'est le cas par exemple chez *Bombus lapidarius*, *Bombus lucorum* et *Bombus terrestris*.

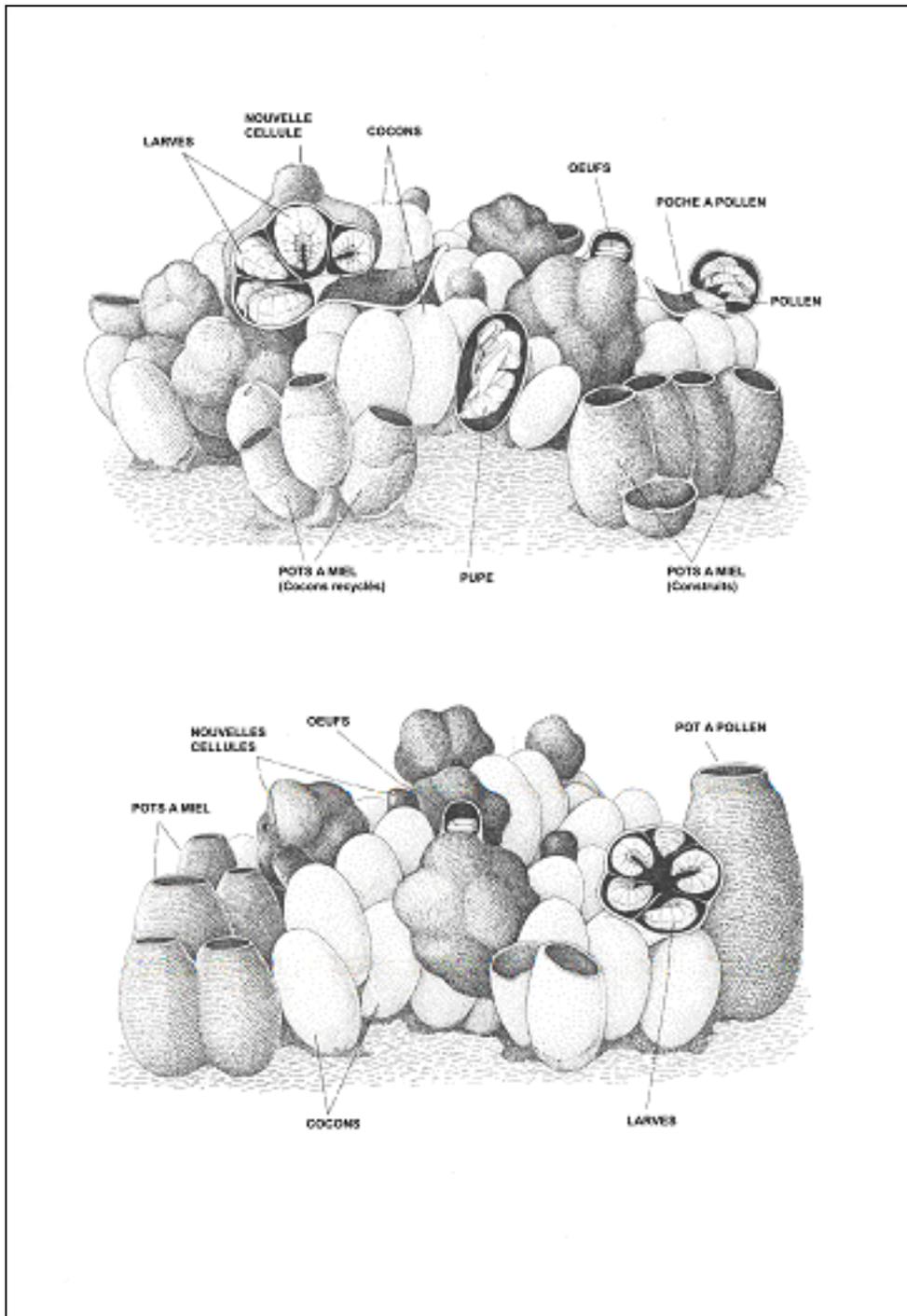


Figure 3. Comparaison d'un nid de « pocket-makers » en haut et d'un nid de « pollen-storers » en bas (traduit de Michener, 1974).

Influence sur la collecte de nourriture

Le mode de nutrition influence aussi la stratégie de récolte. Chez les « pocket-makers », les butineuses récoltent à la fois du nectar et du pollen mais ne stockent que le nectar (le pollen est directement donné aux larves). Chez les « pollen-storers », il y a des stocks séparés de nectar et de pollen et les butineuses doivent adapter leurs choix floraux en fonction de l'état d'approvisionnement de ces deux ressources. Il semble que ce soit l'état des stocks de nectar qui détermine le plus directement l'activité de butinage (Doye, 1999).

On observe une plus grande proportion de récolteuses mixtes chez les « pocket-makers ». Chez les « pollen-storers », les deux ressources sont le plus souvent récoltées séparément (Prys-Jones & Corbet, 1987).

1.2.2. Rythme d'activité

Grâce à leur système de thermorégulation très développé, les bourdons sont capables de maintenir leur activité de butinage depuis tôt dans la matinée jusqu'à tard le soir. Selon Free (1955a), l'effectif des butineuses reste quasi constant au cours de la journée avec un pic entre 10 et 11H. Il observe également un pic des récolteuses de nectar tôt dans la journée mais qui chute ensuite rapidement. Il attribue cela au fait que les quantités de nectar présentes dans les fleurs diminuent suite aux prélèvements par les butineuses. En effet, on a pu mettre en évidence sur une fleur de *Chilopsis*, une diminution de la quantité de nectar disponible du fait du butinage allant de 2,4 microlitres tôt le matin à 0,3 microlitres quelques heures plus tard (Witham, 1977 cité par Heinrich, 1979). La récolte du nectar pourrait aussi être plus urgente que celle du pollen : les stocks sont consommés durant la nuit et le nectar est indispensable au vol, très coûteux en énergie. Ce rythme journalier peut varier en fonction de l'endroit et de l'espèce (Shelly, 1990) mais aussi en fonction des individus : certains collectent toute la journée, d'autres uniquement durant certaines périodes (Alford, 1975).

1.2.3. Division du travail

La division du travail dans une colonie dépend de trois choses : Le polyéthisme de caste, le polyéthisme d'âge et d'autres paramètres comme la taille des individus, l'âge de la colonie, l'alimentation des individus, l'expérience individuelle (Wilson, 1971).

Une colonie de bourdons est divisée en trois castes : les reines, les ouvrières et

les mâles. La reine ne butine que durant les premiers jours de la colonie pour subvenir aux besoins de ses premières larves.

Les études réalisées sur le polyéthisme chez les bourdons montrent des conclusions différentes selon les auteurs.

Polyéthisme temporel

Pour Brian (1952), quand les ouvrières émergent, elles commencent toujours par être nourrices, elles peuvent ensuite devenir butineuses ou rester intranidales. L'âge de la première sortie dépend essentiellement de la taille.

Selon Heinrich (1979), il n'y a pas de division du travail en fonction de l'âge chez les bourdons. Cependant, Pouvreau (1989) observe que les ouvrières qui butinent sont les plus âgées et les nourrices les plus jeunes. Free (1955b) et O'Donnell *et al.* (1999) remarquent aussi que plus la colonie vieillit, plus l'âge de la première sortie diminue. Il attribue cela au fait que le nombre de larves augmente, ce qui nécessite un apport supplémentaire de nourriture. L'activité des individus serait ainsi régulée par les besoins de la colonie.

Polyéthisme morphologique

Selon Brian (1952), la répartition des tâches se fait essentiellement sur base de la taille de l'ouvrière. On observe que les ouvrières qui se consacrent aux tâches intranidales sont plus petites que les ouvrières butineuses (Richards, 1946 ; Cumber, 1949; Free, 1955b ; Goulson, 2002). Free & Butler (1959) expliquent ceci par le fait que les petites ouvrières se déplacent plus facilement dans les galeries étriquées du nid alors que les grandes ouvrières sont plus résistantes aux aléas météorologiques. Selon Brian (1952), Free (1955) et Pouvreau (1989), cela serait dû au fait que les ouvrières plus grosses quittent le nid plus tôt. Pouvreau (1989) signale aussi que ce phénomène n'est perceptible que chez les espèces qui présentent un polymorphisme prononcé, donc chez les « pocket-makers ».

Polyéthisme chez les butineuses

Polyéthisme morphologique

Brian (1952), Free (1955) et Pouvreau (1989) mettent en évidence une division du travail chez les butineuses. Ils affirment que les ouvrières de petite taille récoltent du nectar plutôt que du pollen, alors que les plus grandes récoltent les deux.

A contrario, Goulson (2002) pense que les récolteuses de pollen sont plus petites que les récolteuses de nectar. Les ouvrières qui récoltent les deux ont une taille intermédiaire.

Shelly (1990), va plus loin en affirmant qu'il existe une relation entre la taille de l'ouvrière et la charge de nectar ramenée au nid mais qu'il n'y a pas de relation avec la charge de pollen.

Polyéthisme stratégique

Pour d'autres auteurs, la division du travail chez les butineuses est moins dictée par la taille de l'ouvrière que par des stratégies de récolte différentes.

Verhaeghe *et al.* (1999), suggèrent que chez *Bombus terrestris*, un individu qui collecte du pollen peut continuer ou changer pour la collecte de nectar à chaque fois qu'il quitte le nid alors qu'une ouvrière qui collecte du nectar continue le plus souvent la collecte de nectar.

O'Donnell *et al.* (2000), pensent que chez *Bombus bifarius*, la plupart des ouvrières collectent du nectar et du pollen mais qu'une petite proportion d'ouvrières (20 à 30%) est spécialisée dans la collecte de l'une ou l'autre ressource durant toute leur vie. Ces individus spécialisés contribuent plus que les autres aux apports de nourriture à la colonie.

Cependant, Goulson (2002), chez *Bombus terrestris*, observe qu'une grande proportion de butineuses est spécialisée dans la récolte du nectar, une minorité ne récolte que du pollen, celles qui restent collectent les deux.

Stout (1999) montre que dans le cas du butinage de *Cytisus scoparius*, les bourdons de grande taille passent plus de temps sur une fleur que les petits.

1.2.4. Apports de nourriture au nid

Selon Free (1955), une récolteuse de nectar peut ramener jusqu'à la moitié de son poids en nectar. Toutefois, une récolteuse de pollen semble ramener une charge nettement plus faible. Selon Heinrich (1979), le jabot peut contenir jusqu'à 90% du poids du bourdon à vide en nectar et les corbeilles jusqu'à 20% du poids corporel à vide en pollen. La quantité et le type de nourriture apportée au nid dépend des besoins de la colonie. En conditions d'élevage, si on ajoute du sirop de sucre ou du pollen à la colonie, l'activité de récolte pour la ressource correspondante diminue (Free, 1955).

1.3. Contraintes aérodynamiques et thermiques

La régulation de la température est cruciale chez les bourdons. Ils ne peuvent voler si la température de leurs muscles descend sous 30°. Pour être actif, un bourdon doit maintenir sa température thoracique entre 30 et 44° (Heinrich, 1979). Grâce à leur mécanisme de thermorégulation, les bourdons peuvent continuer à butiner dans des conditions météorologiques très difficiles contrairement aux autres Apoidea (Heinrich, 1979). Ainsi Bruggemann (1958) observe des bourdons en train de butiner à -3,6°C, durant des tempêtes de neige, dans le vent et la pluie alors que la plupart des abeilles solitaires sont incapables de butiner à une température inférieure à 16°C.

1.3.1. Coût énergétique du vol

Le vol chez l'insecte est une des activités qui coûte le plus d'énergie. Les coûts énergétiques du vol ont été mesurés selon des méthodes d'estimation de la consommation d'énergie (Sotavolta, 1954 ; Nachtigall *et al.* 1989 ; Hanauer-Thieser and Nachtigall, 1995), l'analyse de la balance thermique (Heinrich, 1979) et des techniques respirométriques (Nachtigall *et al.*, 1989 ; Wolf *et al.*, 1989 ; Casey, 1989 ; Ellington *et al.*, 1990 ; Joos *et al.*, 1997). Récemment, on a développé une nouvelle technique basée sur la mesure du turnover de l'eau corporelle grâce à un isotope (Wolf *et al.*, 1996). Cette technique permet d'estimer le coût énergétique du vol dans un environnement naturel. Avec les méthodes en laboratoire, on peut estimer le coût énergétique du vol par la relation :

$$VO_2 = 0,17 M^{0,83} \quad (\text{Cooper, 1993 cité par Wolf } et al. ,1998)$$

Avec VO_2 = consommation d'oxygène

M = masse

Toutefois, on observe de grandes variations en conditions naturelles dues aux conditions atmosphériques (Wolf *et al.*, 1998).

1.3.2. Capacité de voler

Comme pour tout engin volant, la capacité d'un insecte à voler dépend de paramètres principaux : le nombre de Reynolds et la portance (qui sont des paramètres aérodynamiques classiques), la forme (Ellington, 1984a) et la cinématique (Ellington, 1984b ; Dudley & Ellington, 1990).

La portance

La portance est la force de réaction subie par l'aile lorsqu'elle dévie l'air vers le bas.

Hedenström *et al.* (2001) ont démontré que la fréquence des battements augmente significativement après une réduction de la surface de l'aile pour compenser une diminution de la portance.

La réduction de la surface alaire augmente le taux de mortalité chez les bourdons. Deux explications ont été avancées : une augmentation du coût énergétique du vol et une augmentation du risque de prédation due à une manoeuvrabilité réduite (Rodd *et al.*, 1980).

Nombre de Reynolds

Le nombre de Reynolds est un paramètre sans dimension. Il se comporte comme un facteur d'échelle. Il est proportionnel à la corde de l'aile (l , en m), à sa vitesse relative (V , en m/s) et à la viscosité du fluide (ν , en m^2/s).

$$Re = V \cdot l / \nu$$

Toute chose étant égale (structure de l'aile et vitesse), de par le nombre de Reynolds, la portance engendrée par une aile augmente avec sa taille. A taille et structure égales, la portance augmente proportionnellement au nombre de Reynolds.

A titre indicatif		
	Re d'un Boeing 737	10^9 - 10^{10}
	Re d'un grand rapace	10^4 - 10^5
	Re d'une reine de Bourdon	10^2

L'aérodynamique est fort bien connue pour les nombres de Reynolds élevés (supérieurs à 10^6). Quelques travaux récents permettent de rendre compte de l'aérodynamique des nombres de Reynolds entre 10^4 et 10^6 .

Pour les nombres de Reynolds inférieurs à 10^4 , pratiquement rien n'est publié (Usherwood & Ellington, 2002ab). Toutefois, selon Ellington (1984a), chez les insectes volants, les paramètres allométriques tels que le nombre de Reynolds ont une faible importance en comparaison des caractéristiques de forme et de cinématique propres à chaque taxon. En outre, aux très bas nombres de Reynolds, la portance n'est plus engendrée par la déviation laminaire de l'air le long de l'aile mais par les vortex engendrés par le décrochage du bord d'attaque (Usherwood & Ellington, 2002). Les mécanismes de la portance sont donc intrinsèquement différents de ceux de l'aéronautique.

Selon Ellington (1984a), les comparaisons intraspécifiques peuvent être valides tandis qu'elles sont risquées ou invalides lorsqu'elles sont interspécifiques.

Il ressort de ces travaux récents qu'il n'est pas possible d'estimer le coût énergétique du vol à partir des paramètres simples tels que la géométrie des ailes et de la masse de l'insecte.

1.4. Adaptations morphologiques

1.4.1. La longueur de la langue

Les bourdons peuvent récolter le nectar présent dans les corolles des fleurs grâce à leur langue. La longueur de la langue est un caractère spécifique : on distingue des bourdons à langue courte par exemple *Bombus terrestris*, des bourdons à langue moyenne par exemple *Bombus pascuorum* et *Bombus pratorum* et des bourdons à langue longue par exemple *Bombus hortorum* et *Bombus gerstaeckeri*. La longueur de la langue varie aussi d'un individu à l'autre. En effet, il existe une corrélation entre la taille du bourdon et la longueur de la langue (Cumber, 1949). Les petites butineuses qui ont une langue plus courte seraient incapables de récolter le nectar dans des fleurs à corolle profonde (Brian 1952). De nombreuses études ont montré qu'il existe une relation entre la longueur de la langue et la longueur de la corolle de la fleur visitée (Heinrich, 1976; Teräs, 1985). Cette contrainte peut être détournée par certaines espèces comme *Bombus terrestris* qui perfore souvent la corolle à la base pour récolter le nectar.

1.4.2. Les corbeilles à pollen

Les bourdons présentent des adaptations morphologiques à la récolte du pollen. Les corbeilles ou *corbiculae* sont situées sur le tibia postérieur (fig. 4). Celui-ci est aplati et muni de longues soies. Les corbeilles permettent de transporter le pollen floral sous forme de pelotes agglomérées.

Figure 4. Corbeille à pollen : métatibia de *Bombus terrestris* (photo Michael Terzo).

1.5. Intérêt de l'étude des bourdons

Déjà pour Darwin (1848), les bourdons étaient des associés précieux pour l'homme. Dans les régions nordiques, ils jouent un rôle essentiel dans la pollinisation des plantes entomophiles (Rasmont, *et. al.*, en préparation).

L'étude du comportement des bourdons dans le milieu naturel permet de comprendre les relations qui existent entre la flore et la faune pollinisatrice.

Depuis la fin des années '80, les bourdons sont utilisés dans le cadre de la pollinisation dirigée. Les plantes cultivées en serre ont besoin d'être pollinisées. En milieu naturel les plantes peuvent être pollinisées par le vent ou par les insectes pollinisateurs comme le bourdon ou l'abeille. En serre, cela doit se faire artificiellement ou par l'entremise des insectes. Les bourdons se montrent plus performants dans cette tâche que les abeilles ou que l'intervention humaine (Griffits & Robberts, 1995 cités par Rasmont *et al.*, en préparation).

La capacité à produire des sexués et donc à se reproduire d'une colonie dépend de la quantité d'énergie qu'elle a pu accumuler (Heinrich, 1979). Les ouvrières doivent donc maximiser l'apport d'énergie au nid tout en minimisant les coûts énergétiques de la récolte.

2. Matériel et méthode

2.1. Les espèces étudiées

Sur le terrain, les ouvrières sont capturées indépendamment de leur espèce. Les espèces étudiées sont les quatre principales espèces présentes en Hainaut. Elles sont reprises dans le tableau 1.

Tableau 1. Principales espèces de bourdon présentes en Hainaut (données de P. Rasmont et coll., BDFGM)

Liste des principales espèces présentes en Hainaut		
Taxon	Spécimens	%
<i>Bombus pratorum</i>	1982	24,0
<i>Bombus pascuorum</i>	1923	23,3
<i>Bombus lucorum</i>	1082	13,1
<i>Bombus terrestris</i>	1060	12,9
<i>Autres espèces</i>	2205	26,7

2.1.1. *Bombus (Pyrobombus) pratorum* (L., 1761)

Bombus pratorum (photo 3) est une espèce à langue moyenne, très abondante en Belgique. C'est une espèce « pollen-storer » .

Sa coloration est variable : chez les femelles, la robe est noire avec des bandes jaunes qui peuvent varier fortement d'un individu à l'autre. Chez les mâles, la robe est encore plus variable mais souvent plus claire, orangée ou jaune.

Il est considéré comme une espèce nettement forestière (Rasmont et al., en préparation).

Il produit de petits nids de maximum 40 ouvrières (Löken, 1973).

C'est une des espèce les plus polylectiques.

Phénologie

C'est une espèce précoce avec des colonies à courte durée de vie. En Belgique, elle apparaît dès la première quinzaine de mars et le maximum des ouvrières est atteint début juin (fig. 5).

Figure 5. Phénologie de *Bombus pratorum* (L.) en Belgique et dans le nord de la France (d'après Rasmont et al., en préparation).

2.1.2. *Bombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli, 1761)

C'est l'espèce la plus abondante en Belgique (photo 1).

C'est une espèce à langue moyenne. Elle peut donc butiner des fleurs à corolle relativement longue comme le lamier blanc (Prys-Jones & Corbet, 1991). C'est une espèce « pocket-maker ».

Il présente une robe très variable selon les sous espèces. Souvent, le thorax a un pelage roux-orangé à jaune plus ou moins mêlé de noir ou de brun.

Selon les auteurs, il est considéré comme une espèce de forêt (Reinig, 1972 cité

par Rasmont et al., en préparation) ou comme une espèce intermédiaire ou de lisière (Rasmont et al., en préparation).

Il forme des colonies importantes de plus de 60 à 150 individus.

Rasmont (1988) le considère comme le bourdon le plus polylectique de France et de Belgique.

Phénologie

Bombus pascuorum a une phénologie très longue. En Belgique, les reines commencent à émerger début mars et sortent en masse de début avril à mi-juin avec un maximum fin mai. On trouve déjà des ouvrières en avril mais avec un maximum début août (fig. 6).

Figure 6. Phénologie de *Bombus pascuorum* en Belgique et dans le nord de la France (d'après Rasmont et al., en préparation).

2.1.3. Groupe de *Bombus terrestris*

Bombus terrestris et *Bombus lucorum* sont indiscernables sur le terrain, ils sont donc regroupés pour l'étude. Ils sont cités comme « *Terrestribombus* ».

Bombus terrestris

C'est une espèce à langue courte, très abondante en Belgique (photo 2).

C'est une espèce « pollen-storer » qui peut former des colonies très volumineuses.

En Belgique, il présente une robe noire avec un colare jaune, une bande jaune au niveau du premier tergite et les derniers tergites à pelage blanc.

Il fréquente tous les biotopes à l'exception de l'étage alpin, des steppes subdésertiques et des déserts (Rasmont *et al.*, en préparation).

C'est une espèce très polylectique.

Phénologie

En Belgique, il présente une phénologie proche des autres espèces qui s'étend de mars à août (fig. 7).

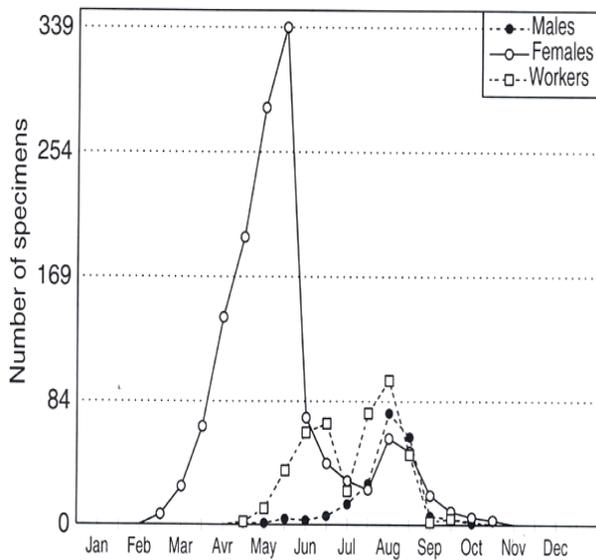


Figure 7. Phénologie de *Bombus terrestris* (L.) en Belgique et dans le nord de la France (Rasmont et al., en préparation)

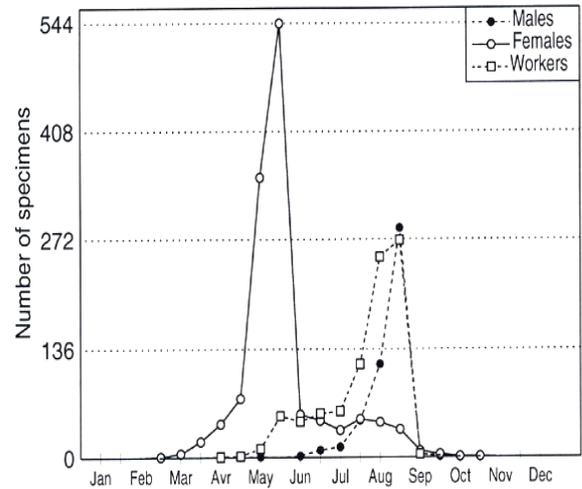


Figure 8. Phénologie de *Bombus lucorum* (L.) en Belgique et dans le nord de la France (Rasmont et al., en préparation)

C'est une espèce morphologiquement très semblable à *Bombus terrestris*. Il est très difficile de les distinguer.

Elle est également « pollen-storers », avec une langue courte.

C'est une espèce de lisière ou de forêts. Son nid est souvent plus petit et moins peuplé que celui de *Bombus terrestris*. Tout comme ce dernier, elle est très polylectique (Rasmont *et al.*, en préparation).

Phénologie

La durée de vie de la colonie s'étend de mars à août-septembre (fig. 8).

Photo 1 .*Bombus pascuorum* sur *Lamium album* (photo K. Gras)

Photo 2. *Terrestribombus* sur *Symphytum officinale* (vol de nectar) (Photo K. Gras).

Photo 3. *Bombus pratorum* sur *Symphytum officinale* (vol de nectar) (Photo K. Gras)

Photo 4. Fleur de *Symphytum officinale* (Photo K. Gras)

2.2. Sites d'étude

Les données ont été collectées sur deux stations de la commune de Blaton dans la province du Hainaut.

Lors des relevés phytosociologiques, un coefficient d'abondance a été attribué à chaque plante selon la méthode Braun-Blanquet (tableau 2).

Tableau 2. Coefficients d'abondance de Braun-Blanquet.

Coefficient d'abondance	Recouvrement
+	Un seul individu ou individus peu nombreux avec un recouvrement insignifiant.
1	Individus peu nombreux avec un recouvrement inférieur à 5% de la surface.
2	Individus nombreux ou recouvrant au moins 5% de la surface.
3	Nombre d'individus quelconque recouvrant 25 à 50% de la surface.
4	Nombre d'individus quelconque recouvrant 50 à 75% de la surface.
5	Nombre d'individus quelconque recouvrant plus de 75% de la surface.

Figure 9. Carte de localisation générale des sites

Tableau 3. Relevé phytosociologique de la station « Du Fayt » (site 1).

<p>Localisation : Belgique, Hainaut, Blaton</p> <p>ED50 : 50°30'0,1''N 3°40'32,0''E</p> <p>Altitude : 32m</p> <p>Dates de récolte : du 15/05/2004 au 08/06/2004</p> <p>Physionomie générale : Friche humide à <i>Symphytum officinale</i> sur coupe à blanc jonchée de bois mort. (photo 5)</p>	<p>Figure 10. Délimitation et superficie du site 1 (Site du Fayt).</p>
--	---

Relevé Phytosociologique	
Strate arborée	-
Strate arbustive	-
Strate herbacée	
<i>Carex sp.</i>	3
<i>Rubus sp.</i>	2
<i>Symphytum officinale</i>	3
<i>Urtica dioïca</i>	2
<i>Ficaria ranunculoides</i>	1
<i>Glechoma hederacea</i>	2
<i>Myosotis arvensis</i>	1
<i>Geranium robertianum</i>	1
<i>Juncus sp.</i>	1
<i>Taraxacum sp.</i>	1
<i>Iris sp.</i>	1
<i>Stellaria media</i>	1
<i>Ranunculus sp.</i>	1
<i>Silene dioïca</i>	1

Tableau 4. Relevé phytosociologique de la station proche de la grande Bruyère (site 2).

<p>Localisation : Belgique, Hainaut, Blaton</p> <p>ED50 : 50°30'0,2''N 3°41'38,0''E</p> <p>Altitude : 50m</p> <p>Dates de récolte : du 15/05/2004 au 08/06/2004</p> <p>Physionomie générale : Friche humide à <i>Symphytum officinale</i> et <i>Lamium album</i>. (photo 6)</p>	<p>Figure 11. Délimitation du site 2.</p>
--	---

Relevé Phytosociologique

Strate arborée	-
Strate arbustive	-
Strate herbacée	
<i>Symphytum officinale</i>	4
<i>Taraxacum sp.</i>	1
<i>Lamium album</i>	1
<i>Lamium purpureum</i>	1
<i>Urtica dioica</i>	1
<i>Veronica agrestis</i>	1
<i>Stellaria media</i>	1
<i>Ajuga reptans</i>	1
<i>Bellis perennis</i>	1
<i>Vicia sativa</i>	1
<i>Viola arvensis</i>	1
<i>Carduus sp.</i>	1
<i>Geranium sp.</i>	1
<i>Myosotis arvensis</i>	1
<i>Rubus sp.</i>	1
<i>Ranunculus sp.</i>	1
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1

Photo 5. Site « du Fayt » (site 1) (photo K. Gras)

Photo 6. Site proche de la grande Bruyère (site 2) (Photo K. Gras)

2.3. *Symphytum officinale* L. (la grande consoude)

Dans les deux sites étudiés, la ressource florale principale est *Symphytum officinale*. Toutes les données sont donc récoltées sur cette plante (photo 4).

2.3.1. Morphologie de la fleur

Figure 12. Représentation schématique de la fleur de *Symphytum officinale*.

La grande consoude est une plante commune de la famille des Boraginacées. Elle peut atteindre 1 à 1,2 m de haut. Les fleurs sont présentes de mai à juillet, elles peuvent prendre différentes teintes allant du bleu au blanc en passant par le violet et le rose.

La corolle en cloche tubuleuse mesure jusqu'à 15 mm de long et possède 5 lobes courts triangulaires.

2.3.2. Production de nectar

La grande consoude est une plante à haut potentiel nectarifère et de ce fait d'une grande attractivité pour les bourdons.

2.4. Méthodologie

Les données ont été collectées entre le 15 mai et le 8 juin.

2.4.1. Sur le terrain

Les bourdons sont capturés au filet et transférés dans un pot à cyanure qui provoque une mort très rapide et évite la régurgitation. Ils sont ensuite transférés dans bocal individuels pour éviter la perte des pelotes de pollen. Ils sont rangés au

congélateur en attendant la dissection.

2.4.2. Au laboratoire

Une heure après la décongélation, les bourdons sont pesés et déterminés. Les pelotes de pollen sont détachées des corbeilles et pesées. Le bourdon est repesé après extraction des pelotes de pollen. Il est ensuite fixé sur le dos par des épingles. Les sternites abdominaux sont découpés et rabattus. Le jabot rempli de nectar est ainsi mis à jour (photo 7). A l'aide d'une pince fine, on serre l'oesophage et on extrait le jabot. Le jabot rempli de nectar est pesé puis vidé et repesé à vide. La concentration en sucre dans le nectar est mesurée à l'aide d'un réfractomètre (Atago, N-50^E)

Après l'extraction du nectar et du pollen, le bourdon est de nouveau pesé pour évaluer la marge d'erreur.

Mesures biométriques

On mesure la largeur du thorax entre les tegulae, la longueur de la langue.

Figure 13. Mesures de l'aile antérieure.

En ce qui concerne l'aile, on mesure la longueur entre l'apex de l'aile et le point de départ de la première nervure, la longueur de la cellule radiale. La corde est mesurée au niveau du stigma (Fig. 13).

Photo 7. Dissection du jabot (photo K. Gras)

2.5. Traitement des données

2.5.1. Ajustement à une distribution théorique, test de X^2

Le test d'ajustement à une distribution théorique est une application particulière du X^2 de Pearson. On mesure l'écart qui existe entre la distribution des effectifs théoriques d'un échantillon pris d'une population normale et la distribution des effectifs observés.

$$X^2 = \sum (o-c)^2 / c$$

avec : o : effectif observé

c : effectif théorique

Le X^2 obtenu est comparé à une table pour différents seuils de risque ($p=0,05$; $p=0,01$ et $p=0,001$).

2.5.2. Droite de régression

Lorsqu'une des variables est indépendante (x), on définit une droite de régression de Y en X (dite des moindres carrés) par :

avec

telle que soit minimum

étant le résidu de y représenté par la distance du point xy à la droite mesurée parallèlement à l'axe OY .

Lorsque l'autre variable (y) est indépendante, on peut définir une deuxième droite de régression de X en Y définie par :

avec

On en déduit la relation :

Lorsque les deux variables sont indépendantes, on établit une droite unique (dite des moindres rectangles):

Pour les données qui ne remplissent pas les conditions de normalité ou d'hétéroschédasticité, ce qui est le cas de toutes les données censurées, le coefficient de corrélation de Spearman a été calculé.

2.5.3. Intervalle de confiance du coefficient de corrélation

Il est intéressant de savoir si la droite de régression est statistiquement différente d'une droite parallèle à l'abscisse. Dans le cas contraire, le coefficient de corrélation n'est pas statistiquement différent de 0.

Dans le cas où la variable X est indépendante, il suffit de tester l'hypothèse dans l'expression :

avec β = coefficient de régression de la population parente.

Ceci permet de tester l'hypothèse $r=0$.

ou n = nombre d'observations

$N-2$ = nombre de degrés de liberté

Les tables nous donnent les limites de l'intervalle de confiance du coefficient de corrélation pour des seuils de risque $p=0.05$ et $p=0.01$.

Les tests de signification du coefficient de corrélation sont souvent exagérément optimistes (P. Rasmont, comm. pers.). Nous n'avons donc pas pris en compte les corrélations qui malgré qu'elles soient significatives sont manifestement ininterprétables ou fortuites.

2.5.4. Comparaison de deux moyennes, test t de Student

Le test t de Student permet de comparer les moyennes de deux échantillons et de déterminer si elles peuvent être considérées comme des estimations différentes de la moyenne d'une même population. Pour ce faire, on calcule :

La comparaison avec les tables pour des seuils de risque $p=0,05$ et $p=0,01$ permet de déterminer si le t obtenu se trouve dans les limites de l'intervalle de confiance. Si tel est le cas, les deux échantillons ne peuvent pas être différenciés par leur moyenne.

3. Résultats

3.1. Effectif étudié

Au total 394 bourdons ont été capturés (tab. 5). Les bourdons qui ne portaient ni nectar ni pollen ont été exclus de l'étude car on considère qu'ils n'ont pas commencé leur récolte.

Dans le cas de *Bombus pratorum*, un individu avait une taille très supérieure aux autres, il est également retiré de l'étude car on considère que c'est une reine.

Tableau 5. Matériel étudié

	« pollen-storers »		« pocket-makers »
	<i>pratorum</i>	<i>Terrestribombus</i>	<i>pascuorum</i>
Nombre de spécimens étudiés (N)	<u>73</u>	<u>198</u>	<u>90</u>
Nombre de spécimens exclus	12 + 1 reine	12	8
Nombre de spécimens capturés	86	210	98
Grand total	<u>394</u>		

3.2. Biométrie

3.2.1. Poids frais à vide

Le poids frais chez les trois taxons suit une distribution normale (fig. 14, 15 et 16). Un test d'ajustement à une loi de Laplace-Gauss (loi normale) a été réalisé pour chaque taxon par la méthode du χ^2 de Pearson. Dans chacun des cas, quelque soit la quasi-certitude adoptée, le χ^2 obtenu est inférieur aux χ^2 limites (Annexe 3). La courbe de répartition du poids ne peut donc pas être différenciée d'une distribution normale.

On constate que *Terrestribombus* a une taille moyenne supérieure aux deux autres taxons (tab. 6). Ceci est confirmé par un test de comparaison de moyenne t de student (annexe 5).

Le coefficient de variation est similaire chez les trois taxons bien que légèrement inférieur chez *Bombus Pratorum*. Ceci semble indiquer que la variation de taille est semblable chez les butineuses des trois taxons.

Tableau 6. Poids frais des trois taxons.

	Poids (mg)						
	N	min.	max.	Moyenne	Ecart type	médiane	Coefficient de variation
<i>pratorum</i>	73	70,3	180,1	115,1	20,2	114,8	17,5
<i>pascuorum</i>	90	59,2	159,1	110,3	22,7	109,6	20,6
<i>Terrestribombus</i>	198	59,9	321,3	172,0	35,7	169,9	20,8

Figure 14. Poids frais à vide de *Bombus pratorum*, histogramme. N=73.

Figure 15. Poids frais à vide de *Bombus pascuorum*, histogramme. N=90.

Figure 16. Poids frais à vide chez *Terrestribombus*, histogramme. N=198.

3.2.2. Autres Mesures biométriques

Pour les trois taxons, les coefficients de corrélation (Bravay-Pearson) ont été calculés pour les différentes mesures biométriques. Ils sont présentés dans les tableaux 7,8 et 9.

Tous les coefficients sont hautement significativement différents de 0 ($p=0,01$).

Chez les trois taxons, la meilleure estimation du poids frais à vide du bourdon est donnée par la corde de l'aile.

Les corrélations sont toujours plus faibles chez *Bombus Pratorum*.

Tableau 7. Coefficients de corrélation (r) entre les différentes mesures biométriques chez *Bombus pascuorum*.

<i>Bombus pascuorum</i> N=90					
	Poids vide	Longueur aile	Corde aile	Longueur c. radiale	Largeur thorax
Poids vide	1				
Longueur aile	0,77	1			
Corde aile	<u>0,83</u>	0,83	1		
Longueur c. radiale	0,79	0,82	0,93	1	
Largeur thorax	0,68	0,62	0,66	0,64	1

Tableau 8. Coefficients de corrélation (r) entre les différentes mesures biométriques chez *Bombus pratorum*.

<i>Bombus pratorum</i> N=73					
	Poids vide	Longueur aile	Corde aile	Longueur c. radiale	Largeur thorax

Poids vide	1				
Longueur aile	0,59	1			
Corde aile	<u>0,62</u>	0,68	1		
Longueur c. radiale	0,49	0,58	0,79	1	
Largeur thorax	0,47	0,45	0,47	0,33	1

Tableau 9. Coefficients de corrélation (r) entre les différentes mesures biométriques chez *Terretribombus*.

<i>Terretribombus</i> N=198					
	Poids vide	Longueur aile	Corde aile	Longueur c. radiale	Largeur thorax
Poids vide	1				
Longueur aile	0,73	1			
Corde aile	<u>0,77</u>	0,80	1		
Longueur c. radiale	0,73	0,82	0,89	1	
Largeur thorax	0,66	0,65	0,64	0,60	1

3.3. Charge totale

3.3.1. Charge totale (pollen + nectar) absolue

L'allure asymétrique des histogrammes de la charge totale (fig. 17, 18 et 19) s'explique entre autre par les modalités de l'échantillonnage. En effet, les bourdons sont capturés aléatoirement sur le terrain sans aucune indication sur le stade de récolte auquel ils se trouvent. Par conséquent, les individus capturés en début de récolte viennent grossir les effectifs des classes de faible charge.

Figure 17. Charge totale (pollen + nectar, poids frais) , *Bombus pascuorum*, histogramme. N=90.

,

Figure 18. Charge totale (pollen + nectar, poids frais) chez *Bombus pratorum*, histogramme. N=73.

,.

Figure 19. Charge totale (pollen + nectar, poids frais) chez *Terrestribombus*, histogramme. N=198.

,

3.3.2. Charge totale relative

Pour chaque espèce, nous avons établi le graphe de la charge totale en fonction du poids frais à vide et calculé la droite de régression de Y en X. Le coefficient de corrélation de Spearman a également été calculé. Un test t de Student a permis de déterminer si le coefficient est significativement différent de 0.

Dans le cas de *Bombus pascuorum* (fig. 20), le coefficient de corrélation est hautement significativement différent de 0 (**). De plus, le graphe permet aisément de visualiser cette corrélation. Il semble donc qu'il existe une relation positive entre la charge totale transportée par le bourdon et son poids frais à vide. Plus le bourdon est lourd, plus sa charge est importante.

Dans le cas des deux autres taxons (fig. 21 et 22), les coefficients de corrélation ne sont pas significativement différents de 0 et, de plus, les graphes semblent ne montrer aucune relation. Nous n'avons pas pu mettre en évidence l'existence d'une relation entre la charge et le poids du bourdon.

Figure 20. Charge totale (nectar + pollen, poids frais) en fonction du poids frais à vide chez *Bombus pascuorum*, N=90.

Figure 21. Charge totale (nectar + pollen, poids frais) en fonction du poids frais à vide chez *Bombus pratorum*, N=73.

Figure 22. Charge totale (nectar + pollen, poids frais) en fonction du poids frais à vide chez *Terrestribombus*, N=198.

Tableau 10. Corrélations de la charge totale avec les différentes mesures biométriques.

	Charge totale		
	<i>pascuorum</i>	<i>pratorum</i>	<i>Terrestribombus</i>
Poids	<u>0,25**</u>	-0,22	0,05
Largeur thorax	<u>0,23*</u>	-0,10	0,15*
Longueur aile	<u>0,20*</u>	-0,09	0,20**
Longueur cellule radiale	0,15	-0,20	0,17*
Corde	<u>0,22*</u>	-0,19	0,16*

Dans le tableau de corrélations (tab. 10), les coefficients en gras souligné sont au moins significativement différents de 0 et sont interprétables (annexe 7, tab. I, II et III). Les autres sont non significatifs, non interprétables ou fortuits.

Le tableau 11 nous indique que, en moyenne, les trois taxons se chargent de la même manière proportionnellement à leur poids. Néanmoins, on observe que *Terrestribombus* a une charge maximale supérieure aux deux autres taxons.

Tableau 11. Charge totale exprimée en pourcentage du poids frais à vide.

	Charge totale	
	Moyenne % du poids	Maximale % du poids
<i>pascuorum</i>	13%	44%
<i>pratorum</i>	12%	48%
<i>Terretribombus</i>	16%	64%

3.4. Proportion des butineuses

Tableau 12. Proportions des butineuses chez les trois taxons.

	<i>pascuorum</i>	<i>pratorum</i>	<i>Terretribombus</i>
Récolteuses de nectar	58	42	54
Récolteuses de pollen	2	8	17
Récolteuses mixtes	30	23	127
Récolteuses vides	8	12	12

Le tableau 12 indique les proportions de différentes butineuses pour les trois taxons. Pour rappel, les spécimens exclus de l'étude car non chargés sont repris à la dernière ligne. On observe que les récolteuses de pollen sont plus nombreuses chez les "pollen-storers" et quasi absentes chez l'espèce "pocket-maker".

3.5. Charge de pollen

3.5.1. Charge absolue

Dans les histogrammes de la charge de pollen chez les trois taxons (fig. 23, 24 et 25), la classe 0 comprend les individus qui n'ont pas collecté de pollen. Les autres classes sont définies par la valeur centrale des valeurs qu'elles couvrent.

Sur les figures 23, 24 et 25, on peut voir que chez les trois taxons, la charge de pollen (poids frais) suit une distribution fortement asymétrique à gauche.

Chez *Bombus pascuorum* et *Bombus pratorum*, 60% des spécimens n'ont pas collecté de pollen (respectivement 64 et 57%).

Chez *Terrestribombus*, ce nombre est ramené à 27% (fig. 25).

Ces résultats nous conduisent à distinguer deux groupes : les récolteuses de pollen et les récolteuses de nectar et de pollen.

Figure 23. Charge de pollen (poids frais) chez *Bombus pascuorum*, histogramme. N=90.

Figure 24. Charge de pollen (poids frais) chez *Bombus pratorum*, histogramme. N=73.

Figure 25. Charge de pollen (poids frais) chez *Terrestribombus*, histogramme, N=198.

Le tableau 13 nous donne, pour les trois taxons, les charges de pollen pour toutes les butineuses et pour les récolteuses mixtes.

On voit que les deux taxons « pollen-storers » (*Bombus pratorum* et *Terrestribombus*) se chargent en moyenne plus en pollen que *Bombus pascuorum* (pocket-maker).

La charge maximum en pollen est aussi supérieure chez ces deux taxons.

Tableau 13. Charge de pollen (poids frais).

Charge de pollen (mg)
Toutes butineuses confondues

	N	min.	max.	médiane	1 ^{er} décile	dernier décile
pratorum	74	0	16,6	0	0	11,8
pascuorum	90	0	14,5	0	0	9,2
Terrestribombus	198	0	49,2	7,4	0	24,3

Charge de pollen (mg) Chez les récolteuses mixtes					
	N	Moyenne	médiane	Moyenne % du poids	Maximum % du poids
pratorum	23	6,0	4,45	7%	21%
pascuorum	30	7,13	7,3	5%	10%
Terrestribombus	127	13,5	12	8%	27%

3.5.2. Charge relative

La figure 26 nous indique que chez *Bombus pascuorum*, il existe une relation positive entre la charge de pollen (poids frais) et le poids frais à vide du bourdon chez les récolteuses mixtes.

Le coefficient de corrélation de Spearman est hautement significativement différent de 0 ($p=0,01$) et la relation est aisément visualisable graphiquement.

Figure 26. Charge de pollen (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses mixtes de *Bombus pascuorum*, N=32. Régression de Y en X (droite des moindres carrés).

Figure 27. Charge de pollen (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses mixtes de *Bombus pratorum* N=31.

Dans le cas de *Bombus pratorum* et chez *Terretribombus* (fig. 27 et 28), nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre la charge de pollen et le poids frais à vide. Quelque soit le taxon considéré, le coefficient de corrélation n'est pas significativement différent de 0.

Figure 28. Charge de pollen (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses mixtes de *Terretribombus*, N=144.

Les figures 29, 30 et 31 comparent les histogrammes du poids frais à vide chez les récolteuses de pollen et les récolteuses de nectar pour les trois taxons.

Un test t de Student à été réalisé pour comparer les moyennes des différents groupes (annexe 4).

Chez *Bombus pascuorum* (fig. 29), les moyennes de poids frais à vide des deux groupes sont hautement significativement différentes. Les individus qui récoltent du pollen sont en moyenne significativement plus lourds que ceux qui n'en récoltent pas.

Figure 29. Poids frais à vide chez les récolteuses de pollen et les récolteuses de nectar chez *Bombus pascuorum*.

Chez *Bombus pratorum* (fig. 30) et chez *Terretribombus* (fig. 31), les moyennes de poids des deux groupes ne sont pas statistiquement différentes.

Figure 30. Poids frais à vide chez les récolteuses de pollen et les récolteuses de nectar chez *Bombus pratorum*.

Figure 31. Poids frais à vide chez les récolteuses de pollen et les récolteuses de nectar chez *Terretribombus*.

3.6. Corrélations

Dans les tableaux de corrélation, les coefficients en gras souligné sont au moins significativement différents de 0 et interprétables graphiquement (annexe 7, Tab. IV, V, VI, VII, VIII, IX). Les autres sont non significatifs, non interprétables ou fortuits.

3.6.1. *Bombus pascuorum*

Tableau 14. Coefficients de corrélation entre les charges de pollen, de nectar et les mesures biométriques chez *Bombus pascuorum*. * : p=0.05 ; ** : p=0.01

	Récolteuses mixtes N=32		Récolteuses de nectar N=62
	Pollen	Nectar	Nectar
PV	<u>0,47**</u>	0,14	0,10
Pollen	1		-
Nectar	<u>0,39*</u>	1	1
Longueur aile	<u>0,36*</u>	0,26	0,07
Corde aile	<u>0,44*</u>	0,36*	0,06
Longueur cellule radiale	0,31	0,16	0,009
Largeur thorax	<u>0,54**</u>	0,33	0,08

3.6.2. *Bombus pratorum*Tableau 15. Coefficients de corrélation entre les charges de pollen, de nectar et les mesures biométriques chez *Bombus pratorum*. * : $p=0.05$; ** : $p=0.01$

	Récolteuses mixtes N=31		Récolteuses de nectar N=44
	pollen	Nectar	Nectar
PV	-0.30	-0.06	-0.22
Pollen	1		
Nectar	0.16	1	1
Longueur aile	0.05	0.10	-0.21
Corde aile	-0.09	-0.02	-0.28
Longueur cellule radiale	-0.08	0.03	-0.29
Largeur thorax	0.05	0.02	-0.17

3.6.3. *Terrestribombus*Tableau 16. Coefficients de corrélation entre les charges de pollen, de nectar et les mesures biométriques chez les terrestribombus. * : $p=0.05$; ** : $p=0.01$

	Récolteuses mixtes N=144		Récolteuses de nectar N=55
	pollen	Nectar	Nectar
PV	-0.02	0.03	0.13
Pollen	1		
Nectar	-0.21**	1	1
Longueur aile	0.17*	0.06	0.22
Corde aile	0.12	0.03	0.15
Longueur cellule radiale	0.15	0.06	0.22
Largeur thorax	0.04	0.05	0.31*

3.7. Charge de nectar

3.7.1. Charge absolue

Les figures 32, 33 et 34 indiquent qu'il y a peu d'ouvrières qui ne collectent pas de nectar. La classe 0 comprend ici les individus dont la charge de nectar est inférieure à 1 mg et donc inférieure à la précision de la balance.

Figure 32. Charge de nectar (poids frais) chez *Bombus pascuorum*, histogramme. N=90.

Figure 33. Charge de nectar (poids frais) chez *Terrestribombus*, histogramme. N=198

Figure 34. Charge de nectar (poids frais) chez *Bombus pratorum*, histogramme. N=73.

Tableau 17. Charge de nectar (poids frais).

	N	Charge de nectar (mg)				
		min.	max.	médiane	1 ^{er} décile	dernier décile
<i>pratorum</i>	75	0	37,0	7,3	0,2	22,4
<i>pascuorum</i>	94	0	42,9	9,9	1,4	22,9
<i>Terrestribombus</i>	199	0	58,9	12,8	1,0	36,2

	Moyenne % en poids	Max. % en poids
<i>pratorum</i>	9%	39%
<i>pascuorum</i>	11%	44%
<i>Terrestribombus</i>	10%	44%

	Recolteuses mixtes	Récolteuses de nectar
	Charge moyenne (mg)	
<i>Pascuorum</i>	11,8	11,6
<i>Pratorum</i>	11,3	10,2
<i>Terrestribombus</i>	21,6	16

3.7.2. Charge relative

Quelque soit le taxon étudié et le groupe envisagé, aucune relation ne peut être mise en évidence entre la charge de nectar et le poids frais à vide du bourdon. Les coefficients de corrélation ne sont pas significativement différents de 0 ou sont non interprétables ou fortuits.

Bombus pascuorum

Figure 35. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez *Bombus pascuorum*, toutes butineuses confondues. N=90.

Figure 36. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses de nectar de *Bombus pascuorum* N=58.

Figure 37. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses mixtes de *Bombus pascuorum*. N=30.

Bombus pratorum

Figure 38. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez *Bombus pratorum* toutes butineuses confondues. N=73.

Figure 39. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses de nectar de *Bombus pratorum* N=42.

Figure 40. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses mixtes de *Bombus pratorum*. N=23.

Terrestribombus

Figure 41. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez *Terrestribombus*, toutes butineuses confondues. N=198.

Figure 42. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses de nectar de *Terrestribombus*. N=54.

Figure 43. Charge de nectar (poids frais) en fonction du poids vide (poids frais) chez les récolteuses mixtes de *Terrestribombus*. N=127.

3.8. Proportion des charges

Les figures 44, 45 et 46 nous montrent la relation entre la charge de pollen et la charge de nectar chez les trois taxons.

Dans le cas de *Bombus pascuorum*, la relation est positive et le coefficient de corrélation de Spearman est hautement significativement différent de 0 et interprétable graphiquement.

Dans le cas de *Bombus pratorum*, le coefficient de corrélation n'est pas statistiquement différent de 0.

Dans le cas de *Terrestribombus*, le coefficient de corrélation est statistiquement différent de 0 mais il n'est pas interprétable graphiquement.

Figure 44. Relation entre la charge de pollen et la charge de nectar chez les récolteuses mixtes de *Bombus pascuorum*. N=90. Droite de régression des moindres rectangles.

Figure 45. Relation entre la charge de pollen et la charge de nectar chez les récolteuses mixtes de *Bombus pratorum*. N=73.

Figure 46. Relation entre la charge de pollen et la charge de nectar chez les récolteuses mixtes de *Terretribombus*. N=198.

3.9. Concentration en sucre

La concentration en sucre dans le nectar a été mesuré chez tous les spécimens des trois taxons. Les résultats sont présentés dans les figures 47, 48 et 49.

Elle a également été mesurée directement sur les fleurs de *Symphytum* butinées. La concentration en sucre dans le nectar de la fleur est en moyenne de 35% en poids de sucrose.

Chez les butineuses, on observe des valeurs inférieures et des valeurs supérieures.

Figure 47. Concentration en sucre dans le nectar chez les butineuses de *Bombus pascuorum*, histogramme. N=77

Figure 48. Concentration en sucre dans le nectar chez les butineuses de *Bombus pratorum*, histogramme. N=56

Figure 49. Concentration en sucre dans le nectar chez les butineuses de *Terretribombus*, histogramme. N=162

4. Discussion

4.1. Méthode d'échantillonnage

Lors de la collecte des données, les bourdons sont capturés aléatoirement sur le terrain. Il n'y a donc aucune indication sur l'état d'avancement de la récolte des individus. Ainsi, si un individu est capturé alors qu'il vient d'arriver sur le site, sa charge de récolte est faible. Il n'y a aucun moyen de savoir si la charge mesurée pour un individu correspond à sa capacité maximale. Toutefois, rien ne permet non plus d'affirmer qu'un individu rentre au nid chargé au maximum (X. Simon, comm. pers.).

Cette censure des données a pour effet de surestimer le nombre d'ouvrières qui ont une charge faible aussi bien pour la charge totale que pour la charge en nectar seul ou en pollen seul.

Néanmoins, si malgré cela on observe une relation, on peut affirmer qu'elle existe et qu'elle est probablement sous-estimée ici. Si on n'observe pas de relation, on ne peut pas affirmer qu'il n'y en a pas. Celle-ci pourrait être masquée par la censure des données.

4.2. Poids frais à vide

Le poids frais à vide suit une distribution approximativement normale chez les trois taxons (fig. 14, 15 et 16).

A première vue, on n'observe pas de caste morphologique bien marquée chez les butineuses.

On observe que les *Terrestribombus* ont une taille moyenne supérieure aux deux autres taxons.

Chez les trois taxons, le coefficient de variation de la taille est semblable. On n'observe donc pas de plus grand polymorphisme de taille chez les butineuses de *Bombus pascuorum* « pocket-maker » que chez les deux autres taxons « pollen-storers ». Ceci semble en désaccord avec les auteurs qui suggèrent un plus grand polymorphisme de taille chez les « pocket-makers » dû au mode de nourrissage particulier des larves (Michener, 1974 ; Goulson, 2003 ; Ribiero, 1994, Cumber, 1949 ;

Wilson, 1971). Il faut néanmoins rappeler que dans cette étude, on ne s'intéresse qu'aux butineuses. Il n'y a aucune donnée sur les ouvrières intranidales. Il n'est donc pas possible de comparer avec les études précédentes qui concernaient l'entièreté des ouvrières.

Goulson (2000) observe chez *Bombus terrestris* un coefficient de variation de 17,3% en utilisant la largeur du thorax. Ceci est supérieur à ce qu'on observe ici chez *Terrestribombus* (7,5% ; annexe 2).

Pour Goulson (2002), la largeur du thorax des ouvrières va de 2,3mm à 6,9mm. Dans la présente étude, la largeur du thorax des ouvrières de *Terrestribombus* va de 4mm à 6,24mm. Ceci semble refléter que les butineuses ne représentent pas toute la variabilité de taille que l'on observe au sein des ouvrières. Ceci concorde avec l'hypothèse d'une taille inférieure pour les ouvrières intranidales.

4.2.1. Morphométrie

Il ressort des tableaux de corrélation que la meilleure estimation du poids d'un bourdon est donnée par la mesure de la corde de l'aile.

Ces résultats posent la question de la pertinence de l'utilisation de différentes mesures biométriques pour estimer la taille des individus. En effet, la variation des corrélations (surtout chez *Bombus pratorum*) laisse penser qu'il est délicat de comparer les résultats de différents auteurs. Par exemple, Goulson (2002) estime la taille du bourdon par la largeur de son thorax alors que Brian (1952) se réfère au poids au lendemain de l'émergence, Free (1955b) utilise le poids total ou la longueur de l'aile, Löken (1973) préfère la longueur de la cellule radiale..

Il est à noter que la portance est une fonction de la surface de l'aile et que le nombre de Reynolds est une fonction de la corde de celle-ci. Les capacités d'emport de l'animal sont donc fortement tributaires de ces paramètres. Pour rester simple la mesure de la corde semble être un estimateur particulièrement pertinent de la taille.

C'est quand même le poids frais qui est le meilleur estimateur du coût du vol. En effet, la formule développée par Cooper : $VO_2 = 0.17M^{0.83}$ indique que la variable la plus importante est le poids. La puissance est inférieure à 1, ce sont donc les ouvrières plus lourdes qui sont favorisées.

4.3. Charge totale

Goulson (2002) observe chez *Bombus terrestris* une charge totale moyenne ramenée au nid de 47,9 mg. On observe ici des charges moyennes beaucoup plus faibles chez les trois espèces (13,8mg chez *Bombus pascuorum* ; 12,7mg chez *Bombus pratorum* et 25,9mg chez *Terrestribombus*). Ceci peut s'expliquer par le fait que les données sont censurées, les ouvrières capturées en début de récolte ont une charge faible et font baisser la moyenne.

Néanmoins, on remarque que la charge moyenne pour *Terrestribombus* est deux fois supérieure à celle observée chez les deux autres espèces. A chaque vol, *Terrestribombus* ramènerait en moyenne deux fois plus de nourriture au nid qu'un *pascuorum* ou un *pratorum*.

Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les *Terrestribombus* ont une taille moyenne supérieure aux deux autres espèces. Dans ce cas, cela signifierait que les gros bourdons ramèneraient plus de charge que les petits. Ceci se reflète dans les différences interspécifiques mais pas au sein de chaque taxon.

Figure 50. Relation entre la charge totale ramenée au nid et la largeur du thorax chez *Bombus terrestris*; $r=0,51$. (d'après Goulson, 2002)

Goulson (2002) met en évidence une relation positive entre la charge totale ramenée par une ouvrière de *Bombus terrestris* au nid et la largeur du thorax (fig. 50).

On observe également cette relation chez *Bombus pascuorum* mais, chose étonnante, on ne l'observe ni chez *Bombus pratorum* ni chez *Terrestribombus* (fig. 20, 21 et 22).

Néanmoins, comme cela a été précisé plus haut, la censure des données ne permet pas d'affirmer que la relation n'existe pas. De plus, pour la présente étude, l'estimateur utilisé est le poids alors que Goulson utilise la largeur du thorax. Le tableau 10 nous indique une corrélation entre la charge totale et la largeur du thorax chez *Terrestribombus*. Cependant, les tests de signification du coefficient de corrélation sont souvent exagérément optimistes (P. Rasmont, comm. pers.). Dans le cas présent, l'examen visuel de la distribution (annexe 7, tab. III) ne permet pas d'établir une quelconque relation entre ces deux variables. Il est probable que la

corrélation observée est non interprétable ou même fortuite.

Chez *Bombus pratorum*, aucune corrélation n'apparaît entre la charge totale et les différentes mesures biométriques.

Chez *Bombus pascuorum*, la charge totale transportée est en relation avec le poids du bourdon : plus l'individu est gros, plus il est chargé. Chez les deux autres taxons, on n'observe pas cette relation. Ceci signifierait que chez ces deux taxons, la charge qu'un individu emporte n'est pas fonction de sa taille mais d'autres critères que nous ne connaissons pas ici. Il faut garder à l'esprit dans l'interprétation de ces données que les corrélations sont faibles.

4.3.1. Charge maximale

Goulson (2002) observe que les ouvrières transportent en moyenne une charge équivalente à 23% de leur poids, qui peut atteindre 77%. Les chiffres observés dans la présente étude sont repris dans le tableau 18.

Tableau 18. Charge totale chez les trois taxons

	Charge moyenne % du poids	Charge maximale % du poids
<i>pascuorum</i>	12,47%	44%
<i>pratorum</i>	11,7%	48%
<i>Terrestribombus</i>	15,6%	64%

Ces chiffres, inférieurs à ceux cités par Goulson (2002), peuvent encore une fois s'expliquer par la censure des données (du moins pour la charge moyenne).

On constate que *Terrestribombus* ne se charge en moyenne pas plus que les deux autres taxons proportionnellement à son poids. Ceci confirme l'hypothèse que la différence de charge observée entre *Terrestribombus* et les deux autres taxons est liée à un facteur d'échelle.

On constate une charge maximale inférieure à celle observée par Goulson, et dans ce cas, cette donnée n'est pas censurée, ni chez ce dernier ni dans la présente étude.

On observe également que *Terrestribombus* a une charge maximale plus élevée que les deux autres taxons.

4.4. Charge de pollen

En mesurant la charge de pollen chez les butineuses, on remarque qu'une proportion non négligeable d'individus ne porte pas de pollen (64% chez *Bombus pascuorum*, 57% chez *Bombus pratorum* et 27% chez *Terrestribombus*). Ceci conduit à distinguer deux groupes de butineuses : les récolteuses mixtes (qui récoltent à la fois du pollen et du nectar) et les récolteuses de nectar (qui ne récoltent que du nectar).

O'Donnell (2000) observe chez *Bombus bifarius nearticus* que la plupart des ouvrières récoltent les deux ressources, il dénombre 20 à 30% de spécialisées dans la récolte du nectar uniquement et 6 à 12% spécialisées dans la récolte du pollen uniquement.

Ces résultats sont semblables à ce qu'on observe chez *Terrestribombus* mais très différents de ce qu'on observe chez les deux autres taxons (tab.19)

Tableau 19. Comparaison des résultats avec O'Donnell (2002)

	O'Donnell (2000) <i>Bombus bifarius</i>	<i>pascuorum</i>	<i>pratorum</i>	<i>Terrestribombus</i>
Récolteuses de nectar	20-30%	64%	57%	27%
Récolteuses de pollen	6-12%	2%	11%	9%
Récolteuses mixtes	74-58%	33%	32%	64%

Chez *Bombus pascuorum*, on a donc une spécialisation plus marquée pour la récolte du nectar et presque jamais de récolte de pollen seul. Ces résultats semblent logiques car *Bombus pascuorum* est un « pocket-maker ». Selon Sladen (1912) et Michener (1974), ceux-ci ne gèrent pas séparément la récolte du pollen et du nectar.

Ces résultats contredisent Prys-Jones & Corbet (1991) qui suggèrent une plus grande proportion de récolteuses mixtes chez les « pocket-makers ».

Goulson (2002), détermine quatre groupes chez *Bombus terrestris*: -les récolteuses de nectar (qui ne récoltent que du nectar) représentent 47% des butineuses;- les récolteuses de pollen (qui ne récoltent que du pollen) représentent 12% des butineuses;- les récolteuses mixtes (qui récoltent les deux ressources) représentent 37% des butineuses;- les ouvrières qui récoltent moins d'1mg de chaque ressource qui représentent 4% des butineuses.

La proportion de récolteuses de nectar observée par Goulson est inférieure à ce qu'on observe ici. Cette différence s'explique entre autre par le fait qu'il détermine quatre catégories alors qu'on n'en distingue que deux.

Free (1955) mesure des pelotes de pollen entre 2 et 77mg à l'entrée du nid chez *Bombus terrestris*. Chez la même espèce, On observe une charge maximale en pollen de 49mg. Chez les deux autre espèces étudiées, Les charges maximales sont plus faibles (17mg chez *Bombus pratorum* et 15mg chez *Terrestribombus*).

Heinrich (1979) observe qu'une ouvrière peut ramener jusqu'à 20% de son poids en pollen. Les charges observées dans la présente étude sont du même ordre de grandeur bien que très variables selon le taxon considéré.

4.4.1. Charge de pollen et taille de l'ouvrière

Chez *Bombus pascuorum*, « pocket-maker », les deux groupes de butineuses se différencient par la taille (fig. 29). En effet, chez cette espèce, les récolteuses de nectar sont significativement plus petites (en moyenne 103mg) que les récolteuses mixtes (en moyenne 124mg).

Chez les deux autres taxons, « pollen-storers », on n'observe pas cette différence de taille. Les deux groupes de butineuses ont une taille moyenne semblable (fig. 30 et 31).

Ces résultats sont en concordance avec Pouvreau (1989) qui signale que cette différence n'est perceptible que chez les espèces « pocket-makers » qui présentent un plus grand polymorphisme. Cependant, il est à noter qu'on n'observe pas de plus grand polymorphisme au niveau des butineuses chez ce taxon par rapport aux deux autres.

Brian (1952), chez *Bombus pascuorum*, « pocket-maker », observe une semblable division du travail entre les ouvrières pour la récolte du pollen. Selon elle, seules les ouvrières d'un poids supérieur à 150mg récoltent du pollen, pas celles d'un poids inférieur. Ces résultats concordent avec ceux de la présente étude mais il semble délicat de fixer arbitrairement une limite de poids, la relation étant plutôt une tendance qu'une séparation nette des butineuses.

Brian (1952) explique cela par deux hypothèses : soit les petites ouvrières visitent des fleurs différentes qui produisent moins de pollen, soit elles visitent les mêmes fleurs que les grosses mais sont incapables de récolter le pollen. La première hypothèse peut être écartée dans la présente étude puisque toutes les ouvrières sont collectées sur la même plante (*Symphytum officinale*). La deuxième hypothèse est plus

vraisemblable dans le cas présent. En effet, les petites ouvrières de *Bombus pascuorum* pourraient être trop petites et trop faibles pour réaliser le « buzzing » qui permet de décrocher le pollen. Mais dans ce cas, pourquoi n'observe-t-on pas la même tendance chez *Bombus pratorum* ? En effet, chez cette espèce, la taille est proche de celle de *Bombus pascuorum*.

On peut imaginer une troisième hypothèse car ce qui différencie les trois taxons c'est que l'un est « pocket-maker » et les deux autres sont des « pollen-storers ». La différence ne se situerait pas dans les capacités d'emport mais entre les deux modes de gestion des stocks.

Cette hypothèse concorderait avec l'étude de Brian (1952) sur *Bombus pascuorum* mais serait en contradiction avec Free (1955) qui observe cette différence de taille chez *Bombus pratorum* et *Bombus terrestris*. Néanmoins, dans cette étude, Free ne présente aucun chiffre, ce qui exclut toute comparaison détaillée.

Contrairement à Free, Goulson (2002) observe que les récolteuses de nectar sont significativement plus grandes que les récolteuses de pollen et que les récolteuses mixtes ont une taille intermédiaire et ne diffèrent pas significativement des deux autres. Encore une fois, il faut rappeler qu'il utilise la largeur du thorax pour estimer la taille.

Nous avons donc, avec trois études chez *Bombus terrestris*, trois résultats divergents : Free (1955) observe que les récolteuses mixtes sont plus grandes, Goulson (2002) suggère que les récolteuses de pollen sont plus grandes et dans la présente étude, on n'observe pas de différence significative de taille.

4.5. Charge de nectar

Contrairement à ce qu'on observe pour la récolte du pollen, très peu de butineuses ne collectent pas de nectar : 2% chez *Bombus pascuorum* ; 11% chez *Bombus pratorum* et 9% chez *Terrestribombus*.

O'Donnel (2000) en observe 6 à 12% chez *Bombus bifarius nearticus* (« pollen-storer ») et Goulson (2002) en observe 12% chez *Bombus terrestris*. Les chiffres sont semblables en ce qui concerne les « pollen-storers » (*Bombus pratorum* et *Terrestribombus*). On remarque que chez *Bombus pascuorum*, « pocket-maker », les chiffres sont inférieurs.

Ces résultats confirment la distinction « pollen-storers » - « pocket-makers ». Il est logique que les ouvrières de *Bombus pascuorum* récoltent toujours du nectar puisqu'elles ne gèrent pas séparément la récolte du pollen. De plus, nous avons vu

précédemment que la charge de pollen est en relation avec la charge de nectar.

Les charges de nectar ramenées en moyenne au nid par les ouvrières spécialisées dans la récolte du nectar ne sont pas significativement différentes de celles ramenées par les récolteuses mixtes. Ceci contredit O'Donnell *et al.* (2000) qui suggèrent que les individus spécialisés contribuent plus que les autres aux apports de nourriture au nid. On ne peut pas statuer sur les récolteuses de pollen seul car ces individus sont trop peu nombreux.

Selon Free (1955b) une récolteuse de nectar peut ramener 50% de son poids en nectar.

Heinrich (1979) affirme que la charge en nectar peut atteindre 90% du poids.

Les charge maximales observées dans cette étude sont plus proches de ce qu'observe Free.

4.5.1. Charge de nectar et taille de l'ouvrière

On n'a pas pu mettre en évidence de corrélation entre la charge de nectar et le poids de l'ouvrière dans la présente étude.

Ces résultats reflètent encore une fois la difficulté de comparer des résultats qui se basent sur différents critères pour estimer la taille des individus. En effet, on voit clairement ici que la relation n'apparaît chez *Bombus pascuorum* que si on utilise la corde de l'aile (tab.14).

4.6. Proportion des charges

La relation entre la charge de pollen et la charge de nectar n'existe que chez *Bombus pascuorum*. Chez cette espèce, plus l'individu se charge en pollen, plus il se charge en nectar. Cette relation n'apparaît pas chez les deux autres taxons. Ceci confirme que chez une espèce « pocket-maker » la récolte du pollen est directement dépendante de celle du nectar alors que chez les espèces « pollen-storers », les deux ressources sont gérées indépendamment l'une de l'autre.

4.7. Concentration en sucre

Pour les trois taxons, on a mesuré la concentration en sucre du nectar présent

dans le jabot.

Les résultats sont assez surprenants. En effet, certaines ouvrières ont une concentration en sucre du nectar semblable à celle mesurée sur la fleur mais une proportion non négligeable de butineuses a une concentration inférieure ou supérieure. La concentration supérieure dans le jabot peut s'expliquer par un phénomène de concentration. En effet, un tel phénomène est observé chez l'abeille (Heinrich, 1976).

La concentration inférieure est plus problématique. On peut l'expliquer de plusieurs façons : il se pourrait que le bourdon ingère de l'eau, cette eau lui permettrait ensuite d'assurer sa thermorégulation par évaporation; l'eau pourrait aussi avoir une origine endogène et remonter du tube digestif dans le jabot; enfin, hypothèse qui semble la plus probable, il se pourrait que les sucres modifiés par les invertases ne soient plus mesurés correctement par le réfractomètre.

Au vu de ces résultats, nous avons décidé de ne pas étudier plus avant la concentration en sucre du nectar, du moins sur base de ces données.

5. Conclusions

Les butineuses de quatre bourdons (*Bombus pascuorum*, *Bombus pratorum*, *Bombus lucorum*, *Bombus terrestris*) abondants en Hainaut ont été capturées sur *Symphytum officinale*. Pour chaque individu, les charges de pollen et de nectar ont été mesurées ainsi que différents paramètres biométriques : poids, largeur du thorax, longueur et corde de l'aile, longueur de la cellule radiale.

La méthode d'échantillonnage implique une censure des données telle que le nombre d'ouvrières à faible charge est surestimé.

La distribution des données morphométriques indique qu'il n'y a pas de caste morphologique clairement différenciée au sein des butineuses.

L'analyse des tableaux de corrélation indique que la meilleure estimation du poids d'un individu est donnée par la corde de l'aile.

La variabilité inter et intraspécifique des coefficients de corrélation entre les mesures biométriques rend délicate toute comparaison avec les résultats de la littérature.

Les résultats qui concernent la charge totale des spécimens sont toujours inférieurs à ceux que l'on trouve dans la littérature. Ceci peut s'expliquer par la censure des données. Néanmoins, *Terrestribombus* se charge en moyenne deux fois plus que les autres taxons.

Il existe une relation entre la charge totale et le poids chez *Bombus pascuorum* mais on ne l'observe ni chez *Bombus pratorum* ni chez *Terrestribombus*.

Ces résultats laissent penser que chez ces deux taxons, la charge qu'un individu emporte ne serait pas déterminée par sa taille mais par d'autres paramètres non étudiés ici.

Chez les trois taxons, on observe deux catégories d'individus : les récolteuses de nectar et les récolteuses mixtes (qui portent du pollen et du nectar). On observe aussi quelques individus qui portent uniquement du pollen chez les deux taxons « pollen-storers » (*pratorum* et *Terrestribombus*).

Chez *Bombus pascuorum*, il existe une différence de taille significative entre les deux premières catégories de butineuses : les récolteuses de nectar sont plus petites que les récolteuses mixtes. On n'observe pas cette différence chez les deux autres taxons. Ces résultats sont en concordance avec certains auteurs en divergence avec d'autres.

Il n'existe aucune relation claire entre la charge de nectar et le poids des individus.

Chez *Bombus pascuorum*, il y a une relation entre la charge de pollen et la charge de nectar mais pas chez les deux autres taxons.

Les différences observées sont cohérentes avec les modes d'organisation du nourrissage. Les « pocket-makers » ne récoltent jamais le pollen seul, tandis que les « pollens-storers » peuvent se spécialiser dans cette dernière récolte.

- Alford, D.V., 1975.** *Bumblebees*. Davis-Poynter, London, 352pp.
- Brian, A.D., 1952.** Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fabricius. *The Journal of animal Ecology*, 21: 223-240.
- Bruggemann, P.F., 1958.** Insect environment of the high Arctic. In *Proceedings of the tenth international Congress of Entomology*, vol 1: 695-702.
- Casey, T.M., 1989.** Oxygen consumption during flight. in: *CRC Handbook of insect flight*, Boca Raton, Florida., 257-272.
- Cumber, R.A., 1949.** The biology of humble-bees, with a special reference to the production of the worker caste. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 100(1): 1-45.
- Detrain, C., 1989.** Polyphénisme de la caste neutre chez *Pheidole pallidula* (Hymenoptera., Formicidae) en relation avec la récolte de nourriture et la défense de la société. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 193+2pp.
- Doye, L., 1999.** Partition des tâches et régulation sociale de la récolte chez *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera : Apidae). Mémoire de licence. Université de Mons-Hainaut, Mons (Belgique), 73pp.
- Dudley, R. & Ellington, C.P., 1990.** Mechanics of forward flight in bumblebees. I. Kinematics and morphology. *Journ. Exp. Biol.*, 148:19-52.
- Ellington, C.P., 1984.** The aerodynamics of hovering insect flight. II. Morphological parameters. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 305: 17-40.
- Ellington, C.P., 1984.** The aerodynamics of hovering insect flight. III. Kinematics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 305: 41-78.
- Ellington, C.P., 1984.** The aerodynamics of hovering insect flight. VI. Lift and power requirements. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 305: 145-181.
- Ellington, C.P., 1985.** Power and efficiency of insect flight muscle. *Journ. Exp. Biol.*, 115: 293-304.
- Ellington, C.P., Machin, K.E. & Casey, T.M., 1990.** Oxygen consumption of bumblebees in forward flight. *Nature*, 347: 472-473.
- Free, J.B., 1955a.** The collection of food by bumblebees. *Insectes sociaux*, 2: 303-311.
- Free, J.B., 1955b.** The division of labour within bumblebee colonies. *Insectes sociaux*, 2:195-211.
- Free, J.B. & Butler, C.G., 1959.** *Bumblebees*. Collins, London.
- Goulson, D., 2003.** *Bumblebees, Behaviour and ecology*. Oxford University press. 235p.
- Goulson, D., 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 term of foraging efficiency? *Animal behavior*, 64:123-130.

Hanauer-Thieser, U. & Nachtigall, W., 1995. Flight of the honeybee VI: energetics of wind tunnel exhaustion flight at defined fuel content, speed adaptation and aerodynamics. *Journ. Comp. Physiol. B*, 165: 471-483.

Heinrich, B., 1976. Ressource partitioning among some eusocial insect: bumblebees. *Ecology*, 57: 874-889.

Heinrich, B., 1979. *Bumblebee Economics*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 245pp.

Herdenstrom, A., Ellington C.P., & Wolf, T.J., 2001. Wing wear, aerodynamics and flight energetics in bumblebees (*Bombus terrestris*) : an experimental study. *Funct. Ecol.*, 15: 417-422.

Hölldobler, B. & Wilson E.O., 1990. *The Ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, 732pp.

Joos, B., Lighton, J.R.B., Harrison, J., Suarez, R. & Roberts, S.P., 1997. Effects of ambient oxygen tension on flight performance, metabolism, and water loss of the honeybee. *Physiol. Zool.* 70: 167-174.

Löken, A., 1973. Studies on Scandinavian Bumblebees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk entomologisk Tidsskrift*, 20(1): 1-218.

Michener, C.D., 1974. *The social Behavior of the Bees, a comparative Study*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts; 404 pp.

Nachtigall, W., Rothe, U., Feller, P. & Jungmann, R., 1989. Flight of the honey bee .III. Flight metabolic power calculated from gas analysis , thermoregulation and fuel consumption. *Journ. Comp. Physiol. B*, 158: 729-737.

O'Donnel, S., Reichardt, M. & Foster R., 1999. Individual and colony factors in bumblebee division of labor (*Bombus bifidarius nearticus* Handl; Hymenoptera, Apidae). *Insectes sociaux*, 47: 164-170.

Pouvreau, A., 1989. Contribution à l'étude du polyéthisme chez les bourdons, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae). *Behav. Ecol.sociobiol.*, (1981) 8:71-76.

Prÿs-Jones, O.E. & Corbet, S.A., 1987. *Bumblebees*. Naturalist's Handbook 6, Cambridge University Press, London, 86pp.

Ramalho, M., Imperatriz-Fonseca, V.L. & Giannini, T.C., 1998. Within-colony size variation of foragers and pollen load capacity in the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier (Apidae, Hymenoptera). *Apidologie*, 29: 221-228.

Rasmont, P., 1988. *Monographie écologique et zoogéographique des bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae. Bombinae)*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, 310 + LXIIpp

Rasmont, P., Verhaeghe, J.C., Rasmont, R., Terzo, M., (en préparation) West-Palaeartic Bumblebees , Apollo, Stenstrup, 500pp + 38pls, 300 figs.

Ribeiro, M. F., 1994. Growth in bumblebee larvae: relation between development time, mass, and amount of pollen ingested. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1978-1985.

- Richards, O.W., 1946.** Observations on *Bombus agrorum* Fabricius (Hymen. Bombidae). *Proc. of the R. Ent. Soc. of Lond. A*, 21:66-71
- Rodd, F.H., Plowright, R.C. & Owen, R.E., 1980.** Mortality rates of adult bumblebee workers (Hymenoptera: Apidae). *Can. Jour. of Zool.*, 58:1718-1721.
- Roulston, T.H. & Cane, J.H., 2000.** The effect of diet breadth and nesting ecology on body size variation in bees (Apiformes). *Jour. of the Kans. Ent. Soc.*, 73: 129-142.
- Shelly, T.E., Buchmann, S.L., Villalobos, E.M. & O'Rourke, M.K., 1990.** Colony ergonomics for a desert-dwelling bumblebee species (Hymenoptera: Apidae) *Ecol. Ent.*, 16:361-370
- Sladen, F.W.L., 1912.** *The Humble Bee, its Life History and how to domesticate it.* MacMillian & Co., London, XIII+ 283pp.
- Sotavolta, O, 1954.** On fuel consumption of the honeybee (*Apis mellifera* L.) in flight experiment. *Ann. Zool.*
- Stout, J.K., 1999.** Does size matter? Bumblebee behaviour and the pollination of *Cytisus scoparius* L. (Fabaceae). *Apidologie*, 31: 129-130.
- Teräs, I., 1985.** Food plants and flower visits of bumblebees (*Bombus* Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. *Acta Zoologica Fennica*, 179: 1-120.
- Usherwood, J.R. & Ellington, C.P., 2002.** The aerodynamics of revolving wings II. Propeller force coefficients from mayfly to quail. *Jour. of exp. Biol.*, 205: 1565-1576.
- Verhaeghe, J.-C., X. Simon, L. Doye, N.R. Bogatyrev & P. Rasmont, 2000.** The control of nectar and pollen foraging in *Bombus terrestris* (L.). p. 63-69 in Sommeijer M.J. & de Ruijter A. (ed.). *Insect pollination in greenhouses: proceedings of the specialists' meeting held in Soesterberg, The Netherlands, 30 September to 2 October 1999.* Utrecht, Universiteit Utrecht, 220 pp.
- Waddington, K.D., Herbst, L.H. & Roubik, D.W., 1986.** Relationship between recruitment systems of stingless bees and within-nest worker size variation. *Jour. of the Kans. Ent. Soc.*, 59: 95-102.
- Wilson, E.O., 1971.** *The insect societies*, Harvard University Press, Cambridge, 548pp.
- Wilson, E.O., 1980.** Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera : Formicidae : *Atta*) I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behav. Ecol. and Soc.*, 7: 143-156.
- Wilson, E.O., 1990.** *Succes and dominance in Ecosystems: The case of the Social Insects.* Oldendorf/Luke: Ecology Institute.
- Wolf, T.J., Ellington, C.P., & I.S. Begley, 1998.** Foraging cost in bumblebees: field conditions cause large individual differences. *Ins. Soc.*, 46: 291-295.
- Wolf, T.J., Ellington, C.P., S. Davis and M.J. Feltham, 1996.** Validation of the doubly labelled water technique for bumblebees *Bombus terrestris* (L.). *J. Exp. Biol.*, 199: 959-972..
- Wolf, T.J., P. Schmid-Hempel, C.P. Ellington & R.D. Stevenson, 1989.** Physiological correlates of foraging efforts in honeybees: oxygen consumption and nectar load. *Funct. Ecol.*, 3: 417-424.

154,1	0	45,3	11,52	2,88	3,04	4,96	196,1	0	4,2	10,56	2,88	3,04	5,12
154,1	3,9	4,6	10,24	2,88	2,88	5,28	196,5	0	53,5	11,04	2,88	3,04	5,76
154,8	33,4	11,6	11,36	2,88	3,04	4,96	196,7	13,3	24	12	3,04	3,2	5,6
154,8	33,4	11,6	11,36	2,88	3,04	4,96	197	27	44	12,16	3,04	3,2	5,28
155,2	14,1	4,6	10,72	2,72	2,88	4,96	197,1	15,9	14,6	12,64	3,2	3,36	5,44
155,4	19,9	2	11,04	2,88	3,04	5,6	197,2	24,3	5,4	12	3,2	3,2	5,92
156,2	2,2	11	10,24	2,4	2,72	4,96	197,9	10,1	17,4	11,2	3,04	3,04	5,76
157,5	32,2	9,4	10,72	2,72	2,88	5,12	197,9	10,1	17,4	11,2	3,04	3,04	5,76
158,1	13,2	16,5	9,92	2,72	2,72	4,64	198,2	15	13,7	12,16	3,2	3,2	5,28
158,9	13,1	15,4	10,56	2,88	2,88	4,8	198,6	0	25,7	11,04	3,04	3,2	5,12
159,1	0	57,4	10,4	3,04	3,04	5,44	199,2	0	31	11,52	3,2	3,2	5,28
159,3	4	9,6	10,72	2,88	2,88	5,12	199,3	7,9	29,6	11,04	2,88	3,04	5,12
159,6	9,1	11,4	11,2	3,04	3,04	5,6	199,5	0	3,4	11,84	3,04	3,2	5,6
160,2	9	51,3	11,36	2,88	3,04	5,44	200,3	9,3	23,8	11,36	3,04	3,04	5,92
160,6	0	36,2	11,04	2,88	3,04	5,44	201,3	0	13	11,2	3,04	3,04	5,12
160,7	43,8	0,1	10,72	2,88	2,88	5,12	201,3	0	55,1	12,16	3,2	3,2	5,28
161,4	0	4,2	10,4	2,88	3,04	4,8	202,4	7,4	11,9	11,36	3,04	3,2	5,12
161,5	25,5	4,7	11,04	2,88	3,04	5,12	202,7	0	19,2	11,2	2,88	2,88	5,6

Annexe 3. Ajustement à la loi normale, Test χ^2 de Pearson

Distribution du poids chez B. pascuorum

moyenne = 110,3
 écart type = 22,7

N = 94 9,4 = c

Limite des classes théoriques $x = \mu + sX$

-1,28	81,24
-0,84	91,23
-0,523	98,42
-0,253	104,55
0	110,3
0,253	116,04
0,523	122,17
0,84	129,36
1,28	139,35

xi	81,24	91,23	98,42	104,55	110,3	116,04	122,17	129,36	139,35	
o	10	9	10	11	10	3	13	6	12	10
c	9,4	9,4	9,4	9,4	9,4	9,4	9,4	9,4	9,4	9,4
o-c	0,6	-0,4	0,6	1,6	0,6	-6,4	3,6	-3,4	2,6	0,6
(o-c) ²	0,36	0,16	0,36	2,56	0,36	40,96	12,96	11,56	6,76	0,36
(o-c) ² /c	0,0382	0,0170	0,0382	0,2723	0,0382	4,3574	1,3787	1,2297	0,7191	0,0382

χ^2 observé = 8,127

dl = 10-3 = 7

χ^2 tables 0,95 14,1 H0 acceptée
 0,99 18,5 H0 acceptée

quelque soit la quasi certitude adoptée,
 le χ^2 obtenu est en-deçà des χ^2 limites
 le test ne contredit pas l'hypothèse
 l'ajustement est licite

Distribution du poids chez B. pratorum

moyenne = 115,1
 écart type = 20,2

0,1 N = 75 7,5 = c

Limite des classes théoriques $x = \mu + sX$

-1,28	89,24
-0,84	98,13
-0,523	104,53
-0,253	109,98
0	115,
0,253	120,21
0,523	125,66
0,84	132,0
1,28	140,9

xi	89,244	98,132	104,5354	109,9894	115,1	120,2106	125,6646	132,068	140,956	
o	6	10	10	6	6	10	9	3	7	8
c	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5
o-c	-1,5	2,5	2,5	-1,5	-1,5	2,5	1,5	-4,5	-0,5	0,5
(o-c) ²	2,25	6,25	6,25	2,25	2,25	6,25	2,25	20,25	0,25	0,25
(o-c) ² /c	0,3	0,8333	0,83333	0,3	0,3	0,8333	0,3	2,7	0,0333	0,0333

χ^2 observé 6,466

dl = 10-3
 =7

χ^2 tables 0,95 14,1 H0 acceptée
 0,99 18,5 H0 acceptée

quelque soit la quasi certitude adoptée,
 le χ^2 obtenu est en-deçà des χ^2 limites
 le test ne contredit pas l'hypothèse
 l'ajustement est licite

Distribution du poids *Terretribombus*

moyenne = 172
 écart type = 35,7

N = 199 19,9 = c

Limite des classes théoriques $x = \mu + sX$

-1,28	126,3
-0,84	142,0
-0,523	153,32
-0,253	162,96
0	172
0,253	181,03
0,523	190,67
0,84	201,9
1,28	217,6

xi	126,304	142,012	153,3289	162,9679	172	181,032	190,671	201,988	217,696	
o	11	27	24	23	21	19	17	25	16	16
c	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9
o-c	-8,9	7,1	4,1	3,1	1,1	-0,9	-2,9	5,1	-3,9	-3,9
(o-c) ²	79,21	50,41	16,81	9,61	1,21	0,81	8,41	26,01	15,21	15,21
(o-c) ² /c	3,9804	2,5331	0,8447	0,4829	0,0608	0,04	0,422	1,3070	0,7643	0,764

χ^2 observé 11,201

dl = 10-3 =7

χ^2 tables 0,95 14,1 H0 acceptée
 0,99 18,5 H0 acceptée

quelque soit la quasi certitude adoptée,
 le χ^2 obtenu est en-deçà des χ^2 limites
 le test ne contredit pas l'hypothèse
 l'ajustement est licite

Annexe 4. Comparaison de deux moyennes, test t de Student

<i>pascuorum</i>		
	Rec. nectar	Rec. mixtes
N	62	32
moyenne	103,241935	123,971875
ecart type	19,6306681	22,3490959
S²	33496,7927 364,095573	
s	19,0812886	
t	20,7299395 m2-m1 0,04737903 1/n1+1/n2 0,21766725 4,15337163	
t=	4,99111117	pour v= 62+32-2 =92

<i>pratorum</i>		
	Rec. nectar	Rec. mixtes
N	44	31
moyenne	118,603409	110,077419
ecart type	21,2006428	17,7415277
S²	33712,7387 461,818339	
s	21,489959	
t	- 8,52598974 m2-m1 0,05498534 1/n1+1/n2 0,23448952 5,03917028	
t=	- 1,69194317	pour v= 44+31-2 =73

Terrestribombus		
	Rec. nectar	Rec. mixtes
N	55	144
moyenne	177,78	169,819444
ecart type	42,4934697	32,6562179
S²	131475,964	667,390681
s	25,8339056	
t	-	
	7,96055556	m2-m1
	0,02512626	1/n1+1/n2
	0,15851266	
	4,09500104	
t=	-	
	1,94396912	pour v= 55+144-2 =197

Annexe 5. Comparaison des moyennes de poids des trois taxons, Test t de Student

comparaison <i>Terretribombus-pascuorum</i>			
	<i>pascuorum</i>	<i>terretribombus</i>	
N	94,00	199,00	
moyenne	110,30	172,02	
ecart type	22,73	35,71	
S²	302382,2 1039,11		
s	32,24		
m2-m1	61,72		
1/n1+1/n2	0,02		
√1/n1+1/n2	0,13 4,03		
t=	15,30	pour v= 94+199-2 =291	t
			p=0,05 1,96
			p=0,01 2,58
t supérieur moyennes différentes de manières hautement significative.			

comparaison <i>Terretribombus-pratorum</i>			
	<i>pratorum</i>	<i>terretribombus</i>	
N	75,00	199,00	
moyenne	115,08	172,02	
ecart type	20,17	35,71	
S²	284302,92 1045,23		
s	32,33		
m2-m1	56,94		
1/n1+1/n2	0,02		
√1/n1+1/n2	0,14 4,38		
t=	13,00	pour v= 75+199-2 =272	t
			p=0,05 1,96
			p=0,01 2,58
t supérieur moyennes différentes de manières hautement significative.			

comparaison <i>pascuorum-pratorum</i>			
	<i>pascuorum</i>	<i>pratorum</i>	
N	94,00	75,00	
moyenne	110,30	115,08	
ecart type	22,73	20,17	
<hr/>			
S ²	119682,02		
	716,66		
s	26,77		
m2-m1	4,78		
1/n1+1/n2	0,02		
√1/n1+1/n2	0,15		
	4,14		
<hr/>			
t=	1,15	pour v= 94+199-2 =291	t
		p=0,05	1,96
		p=0,01	2,58
t inférieur, moyennes statistiquement non différentes			

Annexe 6. Coefficients de corrélation de Spearman.

Coeff. de Corr. Rang de Spearman
Toutes les butineuses *Bombus pascuorum*

Couple de Vars	N Actifs	R de Spearman	T (N-2)	Niveau p
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	94	,488634	5,37178	,000001
POIDS&Nectar	94	,094283	,90838	,366052
POIDS&CH_TOT	94	,253897	2,51780	,010358
POIDS&LG. AILE	94	,739557	10,53876	,000000
POIDS&CORDE	94	,838062	14,73384	,000000
POIDS&RADIALE	94	,798217	12,71018	,000000
POIDS&Thorax	94	,685641	9,03432	,000000
POLLEN&POIDS	94	,488634	5,37178	,000001
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&Nectar	94	,021284	,20419	,838653
POLLEN&CH_TOT	94	,321966	3,26188	,001553
POLLEN&LG. AILE	94	,351233	3,59815	,000518
POLLEN&CORDE	94	,397562	4,15582	,000073
POLLEN&RADIALE	94	,382829	3,97476	,000140
POLLEN&Thorax	94	,331383	3,36887	,001104
NECTAR&POIDS	94	,094283	,90838	,366052
NECTAR&POLLEN	94	,021284	,20419	,838653
NECTAR&NECTAR	--	--	--	--
NECTAR&CH_TOT	94	,930466	24,35920	0,000000
NECTAR&LG. AILE	94	,094644	,91188	,364214
NECTAR&CORDE	94	,120797	1,16719	,246151
NECTAR&RADIALE	94	,037315	,35816	,721045
NECTAR&Thorax	94	,140801	1,36410	,175864
CH_TOT&POIDS	94	,253897	2,51780	,010358
CH_TOT&POLLEN	94	,321966	3,26188	,001553
CH_TOT&NECTAR	94	,930466	24,35920	0,000000
CH_TOT&CH_TOT	-	--	--	--
CH_TOT&LG. AILE	94	,199412	1,95189	,053992
CH_TOT&CORDE	94	,228516	2,25142	,026740
CH_TOT&RADIALE	94	,153298	1,48797	,140180
CH_TOT&Thorax	94	,232124	2,28898	,024369
LG. AILE&POIDS	94	,739557	10,53876	,000000
LG. AILE&POLLEN	94	,351233	3,59815	,000518
LG. AILE&NECTAR	94	,094644	,91188	,364214
LG. AILE&CH_TOT	94	,199412	1,95189	,053992
LG. AILE&LG. AILE	-	--	--	--
LG. AILE&CORDE	94	,829409	14,24065	,000000
LG. AILE&RADIALE	94	,822017	13,84550	,000000
LG. AILE&Thorax	94	,567438	6,60986	,000000
CORDE&POIDS	94	,838062	14,73384	,000000
CORDE&POLLEN	94	,397562	4,15582	,000073
CORDE&NECTAR	94	,120797	1,16719	,246151
CORDE&CH_TOT	94	,228516	2,25142	,026740
CORDE&LG. AILE	94	,829409	14,24065	,000000
CORDE&CORDE	-	--	--	--
CORDE&RADIALE	94	,920744	22,63503	0,000000
CORDE&Thorax	94	,651612	8,23942	,000000
RADIALE&POIDS	94	,798217	12,71018	,000000
RADIALE&POLLEN	94	,382829	3,97476	,000140
RADIALE&NECTAR	94	,037315	,35816	,721045
RADIALE&CH_TOT	94	,153298	1,48797	,140180
RADIALE&LG. AILE	94	,822017	13,84550	,000000
RADIALE&CORDE	94	,920744	22,63503	0,000000
RADIALE&RADIALE	--	--	--	--

RADIALE&Thorax	94	,618694	7,55355	,000000
THORAX&POIDS	94	,685641	9,03432	,000000
THORAX&POLLEN	94	,331383	3,36887	,001104
THORAX&NECTAR	94	,140801	1,36410	,175864
THORAX&CH_TOT	94	,232124	2,28898	,024369
THORAX&LG. AILE	94	,567438	6,60986	,000000
THORAX&CORDE	94	,651612	8,23942	,000000
THORAX&RADIALE	94	,618694	7,55355	,000000
THORAX&Thorax	--	--	--	--

Coeff. de Corr. Rang de Spearman

Toutes les butineuses *Bombus pratorum*

CoupledeVars	N Actifs	R de Spearman	t (N-2)	niveaup
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	75	-,232955	-2,04668	,044291
POIDS&Nectar	75	-,100930	-,86678	,388905
POIDS&CH_TOT	75	-,222761	-1,95233	,054734
POIDS&LG. AILE	75	,621820	6,78384	,000000
POIDS&CORDE	75	,597993	6,37461	,000000
POIDS&RADIALE	75	,470749	4,55881	,000020
POIDS&Thorax	75	,508398	5,04429	,000003
POLLEN&POIDS	75	-,232955	-2,04668	,044291
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&Nectar	75	-,220592	-1,93234	,057197
POLLEN&CH_TOT	75	,280755	2,49929	,014693
POLLEN&LG. AILE	75	-,015560	-,13296	,894590
POLLEN&CORDE	75	-,084241	-,72232	,472404
POLLEN&RADIALE	75	-,042444	-,36297	,717678
POLLEN&Thorax	75	-,034369	-,29382	,769730
NECTAR&POIDS	75	-,100930	-,86678	,388905
NECTAR&POLLEN	75	-,220592	-1,93234	,057197
NECTAR&Nectar	--	--	--	--
NECTAR&CH_TOT	75	,823367	12,39601	,000000
NECTAR&LG. AILE	75	-,081305	-,69698	,488030
NECTAR&CORDE	75	-,140934	-1,21628	,227797
NECTAR&RADIALE	75	-,134159	-1,15671	,251161
NECTAR&Thorax	75	-,082264	-,70526	,482895
CH_TOT&POIDS	75	-,222761	-1,95233	,054734
CH_TOT&POLLEN	75	,280755	2,49929	,014693
CH_TOT&Nectar	75	,823367	12,39601	,000000
CH_TOT&CH_TOT	--	--	--	--
CH_TOT&LG. AILE	75	-,094565	-,81160	,419657
CH_TOT&CORDE	75	-,194332	-1,69265	,094787
CH_TOT&RADIALE	75	-,200964	-1,75280	,083835
CH_TOT&Thorax	75	-,100796	-,86561	,389539
LG. AILE&POIDS	75	,621820	6,78384	,000000
LG. AILE&POLLEN	75	-,015560	-,13296	,894590
LG. AILE&Nectar	75	-,081305	-,69698	,488030
LG. AILE&CH_TOT	75	-,094565	-,81160	,419657
LG. AILE&LG. AILE	--	--	--	--
LG. AILE&CORDE	75	,721133	8,89346	,000000
LG. AILE&RADIALE	75	,603311	6,46352	,000000
LG. AILE&Thorax	75	,456199	4,38012	,000039
CORDE&POIDS	75	,597993	6,37461	,000000
CORDE&POLLEN	75	-,084241	-,72232	,472404
CORDE&Nectar	75	-,140934	-1,21628	,227797
CORDE&CH_TOT	75	-,194332	-1,69265	,094787
CORDE&LG. AILE	75	,721133	8,89346	,000000
CORDE&CORDE	--	--	--	--
CORDE&RADIALE	75	,798411	11,32948	,000000
CORDE&Thorax	75	,533313	5,38660	,000001
RADIALE&POIDS	75	,470749	4,55881	,000020
RADIALE&POLLEN	75	-,042444	-,36297	,717678
RADIALE&Nectar	75	-,134159	-1,15671	,251161

RADIALE&CH_TOT	75	-,200964	-1,75280	,083835
RADIALE&LG. AILE	75	,603311	6,46352	,000000
RADIALE&CORDE	75	,798411	11,32948	,000000
RADIALE&RADIALE	--	--	--	--
RADIALE&Thorax	75	,432796	4,10188	,000105
THORAX&POIDS	75	,508398	5,04429	,000003
THORAX&POLLEN	75	-,034369	-,29382	,769730
THORAX&Nectar	75	-,082264	-,70526	,482895
THORAX&CH_TOT	75	-,100796	-,86561	,389539
THORAX&LG. AILE	75	,456199	4,38012	,000039
THORAX&CORDE	75	,533313	5,38660	,000001
THORAX&RADIALE	75	,432796	4,10188	,000105
THORAX&Thorax	--	--	--	--

Coeff. de Corr. Rang de Spearman**Toutes les butineuses *Terrestribombus***

Couple de Vars	N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	niveaup
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	199	-,074307	-1,04584	,296916
POIDS&Nectar	199	,069951	,98422	,326213
POIDS&CH_TOT	199	,051397	,72234	,470940
POIDS&LG. AILE	199	,733927	15,16599	0,000000
POIDS&CORDE	199	,787088	17,90951	0,000000
POIDS&RADIALE	199	,720106	14,56651	0,000000
POIDS&Thorax	199	,687133	13,27455	,000000
POLLEN&POIDS	199	-,074307	-1,04584	,296916
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&Nectar	199	-,287493	-4,21302	,000038
POLLEN&CH_TOT	199	,383901	5,83546	,000000
POLLEN&LG. AILE	199	,131151	1,85683	,064829
POLLEN&CORDE	199	,024481	,34370	,731435
POLLEN&RADIALE	199	,018550	,26041	,794818
POLLEN&Thorax	199	-,025424	-,35696	,721508
NECTAR&POIDS	199	,069951	,98422	,326213
NECTAR&POLLEN	199	-,287493	-4,21302	,000038
NECTAR&Nectar	--	--	--	--
NECTAR&CH_TOT	199	,697614	13,66622	,000000
NECTAR&LG. AILE	199	,083226	1,17220	,242532
NECTAR&CORDE	199	,090960	1,28200	,201350
NECTAR&RADIALE	199	,113704	1,60633	,109803
NECTAR&Thorax	199	,127594	1,80563	,072503
CH_TOT&POIDS	199	,051397	,72234	,470940
CH_TOT&POLLEN	199	,383901	5,83546	,000000
CH_TOT&Nectar	199	,697614	13,66622	,000000
CH_TOT&CH_TOT	--	--	--	--
CH_TOT&LG. AILE	199	,197261	2,82419	,005227
CH_TOT&CORDE	199	,159605	2,26925	,024337
CH_TOT&RADIALE	199	,174209	2,48312	,013859
CH_TOT&Thorax	199	,152144	2,16060	,031933
LG. AILE&POIDS	199	,733927	15,16599	0,000000
LG. AILE&POLLEN	199	,131151	1,85683	,064829
LG. AILE&Nectar	199	,083226	1,17220	,242532
LG. AILE&CH_TOT	199	,197261	2,82419	,005227
LG. AILE&LG. AILE	--	--	--	--
LG. AILE&CORDE	199	,776672	17,30594	0,000000
LG. AILE&RADIALE	199	,803010	18,91181	0,000000
LG. AILE&Thorax	199	,634003	11,50693	,000000
CORDE&POIDS	199	,787088	17,90951	0,000000
CORDE&POLLEN	199	,024481	,34370	,731435
CORDE&Nectar	199	,090960	1,28200	,201350
CORDE&CH_TOT	199	,159605	2,26925	,024337
CORDE&LG. AILE	199	,776672	17,30594	0,000000
CORDE&CORDE	--	--	--	--
CORDE&RADIALE	199	,873922	25,23539	0,000000
CORDE&Thorax	199	,630436	11,39928	,000000

RADIALE&POIDS	199	,720106	14,56651	0,000000
RADIALE&POLLEN	199	,018550	,26041	,794818
RADIALE&Nectar	199	,113704	1,60633	,109803
RADIALE&CH_TOT	199	,174209	2,48312	,013859
RADIALE&LG_AILE	199	,803010	18,91181	0,000000
RADIALE&CORDE	199	,873922	25,23539	0,000000
RADIALE&RADIALE	--	--	--	--
RADIALE&Thorax	199	,589093	10,23223	,000000
THORAX&POIDS	199	,687133	13,27455	,000000
THORAX&POLLEN	199	-,025424	-,35696	,721508
THORAX&Nectar	199	,127594	1,80563	,072503
THORAX&CH_TOT	199	,152144	2,16060	,031933
THORAX&LG_AILE	199	,634003	11,50693	,000000
THORAX&CORDE	199	,630436	11,39928	,000000
THORAX&RADIALE	199	,589093	10,23223	,000000
THORAX&Thorax	--	--	--	--

Coeff. de Corr. Rangs de Spearman
Récolteuses nectar *Terrestribombus*

Couple de Vars	N Actifs	R de Spearman	t (N-2)	Niveau p
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	55	--	--	--
POIDS&NECTAR	55	,133093	,97763	,332700
POIDS&CH_TOT	55	,133093	,97763	,332700
POIDS&LG_AILE	55	,685523	6,85486	,000000
POIDS&CORDE	55	,789972	9,37967	,000000
POIDS&RADIALE	55	,745391	8,14027	,000000
POIDS&THORAX	55	,652655	6,27119	,000000
POLLEN&POIDS	55	--	--	--
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&NECTAR	55	--	--	--
POLLEN&CH_TOT	55	--	--	--
POLLEN&LG_AILE	55	--	--	--
POLLEN&CORDE	55	--	--	--
POLLEN&RADIALE	55	--	--	--
POLLEN&THORAX	55	--	--	--
NECTAR&POIDS	55	,133093	,97763	,332700
NECTAR&POLLEN	55	--	--	--
NECTAR&NECTAR	--	--	--	--
NECTAR&CH_TOT	55	1,000000	--	--
NECTAR&LG_AILE	55	,223143	1,66653	,101509
NECTAR&CORDE	55	,226029	1,68924	,097050
NECTAR&RADIALE	55	,217511	1,62235	,110663
NECTAR&THORAX	55	,301377	2,30104	,025352
CH_TOT_&POIDS	55	,133093	,97763	,332700
CH_TOT_&POLLEN	55	--	--	--
CH_TOT_&NECTAR	55	1,000000	--	--
CH_TOT_&CH_TOT	--	--	--	--
CH_TOT_&LG_AILE	55	,223143	1,66653	,101509
CH_TOT_&CORDE	55	,226029	1,68924	,097050
CH_TOT_&RADIALE	55	,217511	1,62235	,110663
CH_TOT_&THORAX	55	,301377	2,30104	,025352
LG_AILE&POIDS	55	,685523	6,85486	,000000
LG_AILE&POLLEN	55	--	--	--
LG_AILE&NECTAR	55	,223143	1,66653	,101509
LG_AILE&CH_TOT	55	,223143	1,66653	,101509
LG_AILE&LG_AILE	--	--	--	--
LG_AILE&CORDE	55	,700004	7,13602	,000000
LG_AILE&RADIALE	55	,766732	8,69497	,000000
LG_AILE&THORAX	55	,505400	4,26402	,000083
CORDE&POIDS	55	,789972	9,37967	,000000
CORDE&POLLEN	55	--	--	--
CORDE&NECTAR	55	,226029	1,68924	,097050
CORDE&CH_TOT	55	,226029	1,68924	,097050
CORDE&LG_AILE	55	,700004	7,13602	,000000
CORDE&CORDE	--	--	--	--
CORDE&RADIALE	55	,864345	12,51251	,000000
CORDE&THORAX	55	,596932	5,41665	,000002
RADIALE&POIDS	55	,745391	8,14027	,000000
RADIALE&POLLEN	55	--	--	--
RADIALE&NECTAR	55	,217511	1,62235	,110663
RADIALE&CH_TOT	55	,217511	1,62235	,110663
RADIALE&LG_AILE	55	,766732	8,69497	,000000
RADIALE&CORDE	55	,864345	12,51251	,000000
RADIALE&RADIALE	--	--	--	--
RADIALE&THORAX	55	,526532	4,50884	,000036
THORAX&POIDS	55	,652655	6,27119	,000000
THORAX&POLLEN	55	--	--	--
THORAX&NECTAR	55	,301377	2,30104	,025352
THORAX&CH_TOT	55	,301377	2,30104	,025352
THORAX&LG_AILE	55	,505400	4,26402	,000083

THORAX&CORDE	55	,596932	5,41665	,000002
THORAX&RADIALE	55	,526532	4,50884	,000036
THORAX&THORAX	--	--	--	--

Coeff. De Corr. Rangs de Spearman
Récolteuses mixtes *Terrestribombus*

Couple de Vars	N Actifs	Rde Spearman	t (N-2)	niveaup
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	144	-,025733	-,30674	,759488
POIDS&NECTAR	144	,027336	,32587	,745000
POIDS&CH_TOT	144	,027308	,32553	,745257
POIDS&LG_AILE	144	,768065	14,29255	,000000
POIDS&CORDE	144	,790432	15,37685	0,000000
POIDS&RADIALE	144	,707481	11,92898	,000000
POIDS&THORAX	144	,702858	11,77445	,000000
POLLEN&POIDS	144	-,025733	-,30674	,759488
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&NECTAR	144	-,215845	-2,63418	,009370
POLLEN&CH_TOT	144	,483552	6,58298	,000000
POLLEN&LG_AILE	144	,169242	2,04628	,042574
POLLEN&CORDE	144	,125097	1,50251	,135187
POLLEN&RADIALE	144	,149486	1,80158	,073733
POLLEN&THORAX	144	,043088	,51393	,608103
NECTAR&POIDS	144	,027336	,32587	,745000
NECTAR&POLLEN	144	-,215845	-2,63418	,009370
NECTAR&NECTAR	--	--	--	--
NECTAR&CH_TOT	144	,681079	11,08425	,000000
NECTAR&LG_AILE	144	,058876	,70281	,483325
NECTAR&CORDE	144	,028974	,34541	,730295
NECTAR&RADIALE	144	,059226	,70700	,480722
NECTAR&THORAX	144	,054400	,64921	,517248
CH_TOT_&POIDS	144	,027308	,32553	,745257
CH_TOT_&POLLEN	144	,483552	6,58298	,000000
CH_TOT_&NECTAR	144	,681079	11,08425	,000000
CH_TOT_&CH_TOT	--	--	--	--
CH_TOT_&LG_AILE	144	,165371	1,99814	,047611
CH_TOT_&CORDE	144	,130254	1,56550	,119692
CH_TOT_&RADIALE	144	,163625	1,97646	,050041
CH_TOT_&THORAX	144	,103414	1,23897	,217401
LG_AILE&POIDS	144	,768065	14,29255	,000000
LG_AILE&POLLEN	144	,169242	2,04628	,042574
LG_AILE&NECTAR	144	,058876	,70281	,483325
LG_AILE&CH_TOT	144	,165371	1,99814	,047611
LG_AILE&LG_AILE	--	--	--	--
LG_AILE&CORDE	144	,812020	16,57960	0,000000
LG_AILE&RADIALE	144	,826598	17,50212	0,000000
LG_AILE&THORAX	144	,685501	11,21961	,000000
CORDE&POIDS	144	,790432	15,37685	0,000000
CORDE&POLLEN	144	,125097	1,50251	,135187
CORDE&NECTAR	144	,028974	,34541	,730295
CORDE&CH_TOT	144	,130254	1,56550	,119692
CORDE&LG_AILE	144	,812020	16,57960	0,000000
CORDE&CORDE	--	--	--	--
CORDE&RADIALE	144	,877536	21,80778	0,000000
CORDE&THORAX	144	,641332	9,96054	,000000
RADIALE&POIDS	144	,707481	11,92898	,000000
RADIALE&POLLEN	144	,149486	1,80158	,073733
RADIALE&NECTAR	144	,059226	,70700	,480722
RADIALE&CH_TOT	144	,163625	1,97646	,050041
RADIALE&LG_AILE	144	,826598	17,50212	0,000000
RADIALE&CORDE	144	,877536	21,80778	0,000000
RADIALE&RADIALE	--	--	--	--
RADIALE&THORAX	144	,605284	9,06118	,000000
THORAX&POIDS	144	,702858	11,77445	,000000

THORAX&POLLEN	144	,043088	,51393	,608103
THORAX&NECTAR	144	,054400	,64921	,517248
THORAX&CH__TOT__	144	,103414	1,23897	,217401
THORAX&LG__AILE	144	,685501	11,21961	,000000
THORAX&CORDE	144	,641332	9,96054	,000000
THORAX&RADIALE	144	,605284	9,06118	,000000
THORAX&THORAX	--	--	--	--

Coeff. De Corr. Rangs de Spearman
Récolteuses nectar *Bombus pascuorum*

Couple de Vars	N Actifs	Rde Spearman	t (N-2)	niveaup
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	62	--	--	--
POIDS&NECTAR	62	,104744	,81583	,417826
POIDS&CH. TOT.	62	,104744	,81583	,417826
POIDS&LG. AILE	62	,719310	8,02049	,000000
POIDS&CORDE	62	,811726	10,76574	,000000
POIDS&RADIALE	62	,767207	9,26531	,000000
POIDS&THORAX	62	,603730	5,86621	,000000
POLLEN&POIDS	62	--	--	--
POLLEN&N_POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&N_NECTAR	62	--	--	--
POLLEN&N_CH. TOT.	62	--	--	--
POLLEN&LG. AILE	62	--	--	--
POLLEN&CORDE	62	--	--	--
POLLEN&RADIALE	62	--	--	--
POLLEN&THORAX	62	--	--	--
NECTAR&POIDS	62	,104744	,81583	,417826
NECTAR&N_POLLEN	62	--	--	--
NECTAR&N_NECTAR	--	--	--	--
NECTAR&N_CH. TOT.	62	1,000000	--	--
NECTAR&LG. AILE	62	,072492	,56300	,575530
NECTAR&CORDE	62	,056339	,43709	,663614
NECTAR&RADIALE	62	,009993	,07741	,938557
NECTAR&THORAX	62	,082387	,64034	,524389
CH. TOT.&POIDS	62	,104744	,81583	,417826
CH. TOT.&POLLEN	62	--	--	--
CH. TOT.&NECTAR	62	1,000000	--	--
CH. TOT.&CH. TOT.	--	--	--	--
CH. TOT.&LG. AILE	62	,072492	,56300	,575530
CH. TOT.&CORDE	62	,056339	,43709	,663614
CH. TOT.&RADIALE	62	,009993	,07741	,938557
CH. TOT.&THORAX	62	,082387	,64034	,524389
LG. AILE&POIDS	62	,719310	8,02049	,000000
LG. AILE&POLLEN	62	--	--	--
LG. AILE&NECTAR	62	,072492	,56300	,575530
LG. AILE&CH. TOT.	62	,072492	,56300	,575530
LG. AILE&LG. AILE	--	--	--	--
LG. AILE&CORDE	62	,820149	11,10348	,000000
LG. AILE&RADIALE	62	,788542	9,93206	,000000
LG. AILE&THORAX	62	,486188	4,30964	,000062
CORDE&POIDS	62	,811726	10,76574	,000000
CORDE&POLLEN	62	--	--	--
CORDE&NECTAR	62	,056339	,43709	,663614
CORDE&CH. TOT.	62	,056339	,43709	,663614
CORDE&LG. AILE	62	,820149	11,10348	,000000
CORDE&CORDE	--	--	--	--
CORDE&RADIALE	62	,900162	16,00863	,000000
CORDE&THORAX	62	,573750	5,42623	,000001
RADIALE&POIDS	62	,767207	9,26531	,000000
RADIALE&POLLEN	62	--	--	--
RADIALE&NECTAR	62	,009993	,07741	,938557
RADIALE&CH. TOT.	62	,009993	,07741	,938557
RADIALE&LG. AILE	62	,788542	9,93206	,000000
RADIALE&CORDE	62	,900162	16,00863	,000000
RADIALE&RADIALE	--	--	--	--
RADIALE&THORAX	62	,522518	4,74697	,000013
THORAX&POIDS	62	,603730	5,86621	,000000
THORAX&POLLEN	62	--	--	--
THORAX&NECTAR	62	,082387	,64034	,524389
THORAX&CH. TOT.	62	,082387	,64034	,524389
THORAX&LG. AILE	62	,486188	4,30964	,000062

THORAX&CORDE	62	,573750	5,42623	,000001
THORAX&RADIALE	62	,522518	4,74697	,000013
THORAX&THORAX	--	--	--	--

Coeff. De Corr. Rangs de Spearman
Récolteuses mixtes *Bombus pascuorum*

	N	R de Spearman	T (n-2)	Niveau p
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	32	,471710	2,93014	,006420
POIDS&NECTAR	32	,142792	,79020	,435613
POIDS&CH. TOT.	32	,292549	1,67567	,104197
POIDS&LG. AILE	32	,695296	5,29869	,000010
POIDS&CORDE	32	,766786	6,54282	,000000
POIDS&POLLEN	32	,719605	5,67617	,000003
POIDS&NECTAR	32	,766289	6,53255	,000000
POLLEN&POIDS	32	,471710	2,93014	,006420
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&NECTAR	32	,392241	2,33556	,026391
POLLEN&CH. TOT.	32	,703228	5,41763	,000007
POLLEN&LG. AILE	32	,363052	2,13413	,041122
POLLEN&CORDE	32	,440394	2,68671	,011651
POLLEN&POLLEN	32	,305517	1,75741	,089049
POLLEN&NECTAR	32	,538588	3,50116	,001472
NECTAR&POIDS	32	,142792	,79020	,435613
NECTAR&POLLEN	32	,392241	2,33556	,026391
NECTAR&NECTAR	--	--	--	--
NECTAR&CH. TOT.	32	,890009	10,69165	,000000
NECTAR&LG. AILE	32	,260875	1,48012	,149266
NECTAR&CORDE	32	,356430	2,08948	,045246
NECTAR&POLLEN	32	,156238	,86639	,393152
NECTAR&NECTAR	32	,329927	1,91427	,065167
CH. TOT. & POIDS	32	,292549	1,67567	,104197
CH. TOT. & POLLEN	32	,703228	5,41763	,000007
CH. TOT. & NECTAR	32	,890009	10,69165	,000000
CH. TOT. & CH. TOT.	--	--	--	--
CH. TOT. & LG. AILE	32	,340416	1,98297	,056592
CH. TOT. & CORDE	32	,425571	2,57585	,015168
CH. TOT. & POLLEN	32	,243641	1,37594	,179025
CH. TOT. & NECTAR	32	,452232	2,77719	,009360
LG. AILE & POIDS	32	,695296	5,29869	,000010
LG. AILE & POLLEN	32	,363052	2,13413	,041122
LG. AILE & NECTAR	32	,260875	1,48012	,149266
LG. AILE & CH. TOT.	32	,340416	1,98297	,056592
LG. AILE & LG. AILE	--	--	--	--
LG. AILE & CORDE	32	,831048	8,18380	,000000
LG. AILE & POLLEN	32	,840535	8,49790	,000000
LG. AILE & NECTAR	32	,615176	4,27384	,000179
CORDE & POIDS	32	,766786	6,54282	,000000
CORDE & POLLEN	32	,440394	2,68671	,011651
CORDE & NECTAR	32	,356430	2,08948	,045246
CORDE & CH. TOT.	32	,425571	2,57585	,015168
CORDE & LG. AILE	32	,831048	8,18380	,000000
CORDE & CORDE	--	--	--	--
CORDE & POLLEN	32	,918002	12,67884	,000000
CORDE & NECTAR	32	,708302	5,49579	,000006
RADIALE & POIDS	32	,719605	5,67617	,000003
RADIALE & POLLEN	32	,305517	1,75741	,089049
RADIALE & NECTAR	32	,156238	,86639	,393152
RADIALE & CH. TOT.	32	,243641	1,37594	,179025
RADIALE & LG. AILE	32	,840535	8,49790	,000000
RADIALE & CORDE	32	,918002	12,67884	,000000
RADIALE & RADIALE	--	--	--	--
RADIALE & NECTAR	32	,653255	4,72572	,000050
THORAX & POIDS	32	,766289	6,53255	,000000
THORAX & POLLEN	32	,538588	3,50116	,001472
THORAX & NECTAR	32	,329927	1,91427	,065167

THORAX&CH. TOT.	32	,452232	2,77719	,009360
THORAX&LG. AILE	32	,615176	4,27384	,000179
THORAX&CORDE	32	,708302	5,49579	,000006
THORAX&POLLEN	32	,653255	4,72572	,000050
THORAX&THORAX	--	--	--	--

Coeff. De Corr. Rangs de Spearman
Récolteuses de nectar *Bombus pratorum*

Couple de Vars	N Actifs	Rde Spearman	t (N-2)	niveaup
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	44	--	--	--
POIDS&NECTAR	44	-,218643	-1,45210	,153903
POIDS&CH. TOT.	44	-,218643	1,45210	,153903
POIDS&LG. AILE	44	,685614	6,10371	,000000
POIDS&CORDE	44	,583969	4,66206	,000032
POIDS&POLLEN	44	,548317	4,24922	,000117
POIDS&NECTAR	44	,478723	3,53372	,001012
POLLEN&POIDS	44	--	--	--
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&NECTAR	44	--	--	--
POLLEN&CH. TOT.	44	--	--	--
POLLEN&LG. AILE	44	--	--	--
POLLEN&CORDE	44	--	--	--
POLLEN&POLLEN	44	--	--	--
POLLEN&NECTAR	44	--	--	--
NECTAR&POIDS	44	-,218643	-1,45210	,153903
NECTAR&POLLEN	44	--	--	--
NECTAR&NECTAR	--	--	--	--
NECTAR&CH. TOT.	44	1,000000	--	--
NECTAR&LG. AILE	44	-,209168	-1,38622	,172994
NECTAR&CORDE	44	-,285126	-1,92785	,060653
NECTAR&POLLEN	44	-,290887	-1,97037	,055412
NECTAR&NECTAR	44	-,174208	-1,14653	,258066
CH. TOT.&POIDS	44	-,218643	-1,45210	,153903
CH. TOT.&POLLEN	44	--	--	--
CH. TOT.&NECTAR	44	1,000000	--	--
CH. TOT.&CH. TOT.	--	--	--	--
CH. TOT.&LG. AILE	44	-,209168	-1,38622	,172994
CH. TOT.&CORDE	44	-,285126	-1,92785	,060653
CH. TOT.&POLLEN	44	-,290887	-1,97037	,055412
CH. TOT.&NECTAR	44	-,174208	-1,14653	,258066
LG. AILE&POIDS	44	,685614	6,10371	,000000
LG. AILE&POLLEN	44	--	--	--
LG. AILE&NECTAR	44	-,209168	-1,38622	,172994
LG. AILE&CH. TOT.	44	-,209168	-1,38622	,172994
LG. AILE&LG. AILE	--	--	--	--
LG. AILE&CORDE	44	,759339	7,56281	,000000
LG. AILE&POLLEN	44	,659108	5,67983	,000001
LG. AILE&NECTAR	44	,636162	5,34349	,000003
CORDE&POIDS	44	,583969	4,66206	,000032
CORDE&POLLEN	44	--	--	--
CORDE&NECTAR	44	-,285126	-1,92785	,060653
CORDE&CH. TOT.	44	-,285126	-1,92785	,060653
CORDE&LG. AILE	44	,759339	7,56281	,000000
CORDE&CORDE	--	--	--	--
CORDE&POLLEN	44	,806273	8,83324	,000000
CORDE&NECTAR	44	,610371	4,99378	,000011
RADIALE&POIDS	44	,548317	4,24922	,000117
RADIALE&POLLEN	44	--	--	--
RADIALE&NECTAR	44	-,290887	-1,97037	,055412
RADIALE&CH. TOT.	44	-,290887	-1,97037	,055412
RADIALE&LG. AILE	44	,659108	5,67983	,000001
RADIALE&CORDE	44	,806273	8,83324	,000000
RADIALE&RADIALE	--	--	--	--
RADIALE&THORAX	44	,637076	5,35640	,000003
THORAX&POIDS	44	,478723	3,53372	,001012
THORAX&POLLEN	44	--	--	--
THORAX&NECTAR	44	-,174208	-1,14653	,258066
THORAX&CH. TOT.	44	-,174208	-1,14653	,258066
THORAX&LG. AILE	44	,636162	5,34349	,000003

THORAX&CORDE	44	,610371	4,99378	,000011
THORAX&POLLEN	44	,637076	5,35640	,000003
THORAX&THORAX	--	--	--	--

**Coeff. De Corr. Rangs de Spearman
Récolteuses mixtes *Bombus pratorum***

Couple de Vars	N Actifs	R de Spearman	t (N-2)	Niveau p
POIDS&POIDS	--	--	--	--
POIDS&POLLEN	31	-,301875	-1,70520	,098848
POIDS&NECTAR	31	-,058913	-,31781	,752909
POIDS&CH. TOT.	31	-,217966	-1,20270	,238821
POIDS&LG. AILE	31	,528744	3,35466	,002228
POIDS&CORDE	31	,598477	4,02289	,000376
POIDS&POLLEN	31	,330135	1,88342	,069707
POIDS&NECTAR	31	,541995	3,47310	,001636
POLLEN&POIDS	31	-,301875	-1,70520	,098848
POLLEN&POLLEN	--	--	--	--
POLLEN&NECTAR	31	,165675	,90469	,373086
POLLEN&CH. TOT.	31	,647171	4,57159	,000083
POLLEN&LG. AILE	31	-,048234	-,26005	,796661
POLLEN&CORDE	31	-,094544	-,51142	,612926
POLLEN&POLLEN	31	-,080713	-,43608	,666009
POLLEN&NECTAR	31	,048247	,26012	,796609
NECTAR&POIDS	31	-,058913	-,31781	,752909
NECTAR&POLLEN	31	,165675	,90469	,373086
NECTAR&NECTAR	--	--	--	--
NECTAR&CH. TOT.	31	,803975	7,28066	,000000
NECTAR&LG. AILE	31	,097533	,52775	,601689
NECTAR&CORDE	31	,020107	,10830	,914501
NECTAR&POLLEN	31	,032539	,17532	,862044
NECTAR&NECTAR	31	,017817	,09596	,924211
CH. TOT. & POIDS	31	-,217966	-1,20270	,238821
CH. TOT. & POLLEN	31	,647171	4,57159	,000083
CH. TOT. & NECTAR	31	,803975	7,28066	,000000
CH. TOT. & CH. TOT.	--	--	--	--
CH. TOT. & LG. AILE	31	,025790	,13893	,890466
CH. TOT. & CORDE	31	-,086107	-,46543	,645100
CH. TOT. & POLLEN	31	-,100476	-,54383	,590712
CH. TOT. & NECTAR	31	,004555	,02453	,980598
LG. AILE & POIDS	31	,528744	3,35466	,002228
LG. AILE & POLLEN	31	-,048234	-,26005	,796661
LG. AILE & NECTAR	31	,097533	,52775	,601689
LG. AILE & CH. TOT.	31	,025790	,13893	,890466
LG. AILE & LG. AILE	--	--	--	--
LG. AILE & CORDE	31	,654207	4,65812	,000066
LG. AILE & POLLEN	31	,489159	3,02020	,005229
LG. AILE & NECTAR	31	,250203	1,39165	,174612
CORDE & POIDS	31	,598477	4,02289	,000376
CORDE & POLLEN	31	-,094544	-,51142	,612926
CORDE & NECTAR	31	,020107	,10830	,914501
CORDE & CH. TOT.	31	-,086107	-,46543	,645100
CORDE & LG. AILE	31	,654207	4,65812	,000066
CORDE & CORDE	--	--	--	--
CORDE & POLLEN	31	,782125	6,75932	,000000
CORDE & NECTAR	31	,444270	2,67049	,012285
RADIALE & POIDS	31	,330135	1,88342	,069707
RADIALE & POLLEN	31	-,080713	-,43608	,666009
RADIALE & NECTAR	31	,032539	,17532	,862044
RADIALE & CH. TOT.	31	-,100476	-,54383	,590712
RADIALE & LG. AILE	31	,489159	3,02020	,005229
RADIALE & CORDE	31	,782125	6,75932	,000000
RADIALE & RADIALE	--	--	--	--
RADIALE & NECTAR	31	,171496	,93742	,356283

Annexe 7. Graphes

Tableau I

Tableau II

Tableau III

Tableau IV

Tableau V

Tableau VI

Tableau VII

Tableau VIII

Tableau IX

THORAX&POIDS	31	,541995	3,47310	,001636
THORAX&POLLEN	31	,048247	,26012	,796609
THORAX&NECTAR	31	,017817	,09596	,924211
THORAX&CH. TOT.	31	,004555	,02453	,980598
THORAX&LG. AILE	31	,250203	1,39165	,174612
THORAX&CORDE	31	,444270	2,67049	,012285
THORAX&POLLEN	31	,171496	,93742	,356283
THORAX&THORAX	--	--	--	--

Table des matières

1. Introduction	1
1.1. Présentation	4
1.2. Histoire naturelle	6
1.2.1. « Pocket-makers » et « pollen-storers »	7
1.2.2. Rythme d'activité	10
1.2.3. Division du travail	10
1.2.4. Apports de nourriture au nid	13
1.3. Contraintes aérodynamiques et thermiques	13
1.3.1. Coût énergétique du vol.....	13
1.3.2. Capacité de voler	14
1.4. Adaptations morphologiques	16
1.4.1. La longueur de la langue	16
1.4.2. Les corbeilles à pollen	16
1.5. Intérêt de l'étude des bourdons	16
2. Matériel et méthode	18
2.1. Les espèces étudiées	18
2.1.1. <i>Bombus</i> (Pyrobombus) <i>pratorum</i> (L., 1761).....	19
2.1.2. <i>Bombus</i> (Thoracobombus) <i>pascuorum</i> (Scopoli, 1761)	19
2.1.3. Groupe de <i>Bombus terrestris</i>	20
2.2. Sites d'étude	22
2.3.1. Morphologie de la fleur	27
2.3.2. Production de nectar	27
2.4. Méthodologie	27
2.4.1. Sur le terrain	27
2.4.2. Au laboratoire.....	28
2.5. Traitement des données	30
2.5.1. Ajustement à une distribution théorique, test de X^2	30
2.5.2. Droite de régression.....	30
2.5.3. Intervalle de confiance du coefficient de corrélation.....	31
2.5.4. Comparaison de deux moyennes, test t de Student.....	32
3. Résultats	33
3.1. Effectif étudié	33
3.2. Biométrie	34
3.2.1. Poids frais à vide	34
3.2.2. Autres Mesures biométriques	35
3.3. Charge totale	37
3.3.1. Charge totale (pollen + nectar) absolue	37
3.3.2. Charge totale relative.....	37
3.4. Proportion des butineuses	39
3.5. Charge de pollen	39
3.5.1. Charge absolue	40
3.5.2. Charge relative.....	41
3.6. Corrélations	44
3.7. Charge de nectar	47
3.7.1. Charge absolue	47
3.7.2. Charge relative.....	48
3.8. Proportion des charges	50
3.9. Concentration en sucre	51

4. Discussion	52
4.1. Méthode d'échantillonnage	52
4.2. Poids frais à vide	52
4.2.1. Morphométrie	53
4.3. Charge totale	54
4.3.1. Charge maximale	55
4.4. Charge de pollen	56
4.4.1. Charge de pollen et taille de l'ouvrière.....	57
4.5. Charge de nectar	58
4.5.1. Charge de nectar et taille de l'ouvrière	59
4.6. Proportion des charges	59
4.7. Concentration en sucre	59
5. Conclusions	61
<i>Annexe 1. Matrices de données</i>	66
<i>Annexe 2. Statistiques descriptives pour les trois taxons</i>	69
<i>Annexe 3. Ajustement à la loi normale, Test χ^2 de Pearson</i>	70
<i>Annexe 4. Comparaison de deux moyennes, test t de Student</i>	73
<i>Annexe 5. Comparaison des moyennes de poids des trois taxons, Test t de Student</i>	75
<i>Annexe 6. Coefficients de corrélation de Spearmann</i>	77
<i>Annexe 7. Graphes</i>	90