

Département de Biologie
Laboratoire de Zoologie

Variation de la taille des bourdons en conditions contrôlées et naturelles

Mémoire de fin d'études présenté par

Xavier Van achter

en vue de l'obtention du grade de

Maître en sciences biologiques à orientation

biologie des organismes et écologie

Promoteur: **Pr. Denis Michez**

Co-Promoteur: **Dr. Maxence Gérard**

Année académique 2018 - 2019

X. Van achter, 2019. Variation de la taille des bourdons en conditions contrôlées et naturelles. Mémoire en Biologie des Organismes et Ecologie, Université de Mons. 51 pages

Résumé:

La taille a une influence majeure sur la valeur sélective d'une espèce. Une augmentation de celle-ci est généralement favorable car elle augmente différents traits tels que la fécondité, la survie, le succès reproductif, les soins parentaux,... En revanche, l'augmentation de taille peut être limitée par le besoin en énergie via la nourriture et l'oxygène. Avec l'activité anthropogénique grandissante, de nombreuses variables comme la température, la structuration du paysage ou la diète ont été fortement modifiées. Ces variables peuvent avoir de nombreux impacts sur les bourdons tels qu'un déplacement de leur aire de distribution, un déclin de leurs populations, un décalage phénologique ou encore une modification des traits morphologiques avec notamment la taille.

Les bourdons sont des pollinisateurs majeurs au sein des écosystèmes terrestres, notamment des régions tempérées et froides de l'hémisphère nord. Cependant, leur taille peut être influencée par la variation de ces différents facteurs. Cette variation de taille peut avoir de nombreux effets sur leur mode de vie, notamment en modifiant la distance de butinage, la quantité de nourriture transportée ou encore les interactions fleur-pollinisateur.

Suite à aux changements globaux, nous avons étudié comment la taille pouvait être modifiée en conditions contrôlées et naturelles. Tout d'abord, nous avons testé l'influence de la température (21, 24 et 27°C) sur la taille en conditions contrôlées afin d'évaluer la validité de la règle de la taille-température (*temperature-size rule*) chez les bourdons. Ensuite, nous avons étudié comment la taille des ouvrières et des mâles de bourdons (*B. hortorum*, *B. lapidarius*, *B. pascuorum* et *B. pratorum*) variait au cours du dernier siècle.

Nos résultats montrent qu'en conditions contrôlées, la taille des ouvrières diminue lorsque la température augmente et inversement. En conditions naturelles, la taille des ouvrières a significativement augmenté pour deux des espèces étudiées (*B. hortorum* et *B. pascuorum*). En revanche, la taille des mâles n'a pas été significativement modifiée.

En conditions contrôlées, nous avons donc pu confirmer la « *temperature-size rule* » chez les bourdons. En conditions naturelles, l'augmentation de la taille chez les ouvrières de certaines espèces pourrait être due à la perte et la fragmentation de l'habitat. Celle-ci augmente les distances à parcourir entre les différentes zones d'habitat. Or les ouvrières doivent voyager entre ces différentes zones d'habitat pour butiner. Cela aurait pu entraîner une pression sélective en faveur des plus grandes ouvrières. Ces résultats sont d'ailleurs confirmés dans d'autres études, où la taille des reines a augmenté au cours du dernier siècle. Par contre, les mâles n'ayant pas besoin de voyager entre les différentes zones d'habitat ne semblent pas subir de pression sélective au niveau de leur taille.

Mots clefs:

Bourdons - distance intertégulée - variation de la taille - perte d'habitat - règle de la taille-température

Remerciements:

Par ces quelques lignes, j'aimerais remercier toutes les personnes qui ont contribué de loin ou de près à l'élaboration de ce travail.

Tout d'abord, je remercie le Prof. Pierre RASMONT de m'avoir accueilli au sein du laboratoire de Zoologie. Je le remercie également pour toutes les notions qu'il m'a enseignées et la passion qu'il transmet, ce qui a renforcé mon intérêt pour la Zoologie en particulier l'Entomologie. Sur ce point, je tiens également à remercier tous les professeurs que j'ai pu avoir tout au long de mes études.

J'aimerais ensuite adresser mes remerciements au Professeur Denis MICHEZ. Ses conseils, sa disponibilité, ses compétences scientifiques et ses relectures ont permis de bien me guider lors de la réalisation de ce travail. Je le remercie également pour ses conseils à propos de mon stage.

Je remercie tout particulièrement le Docteur Maxence GERARD qui m'a encadré lors de la réalisation de ce mémoire. Ses conseils toujours pertinents, sa grande disponibilité et ses nombreuses relectures ont contribué à l'élaboration de ce mémoire. Je le remercie également pour son soutien tout au long de ce mémoire mais en particulier ces derniers mois qui ne furent pas forcément faciles avec le changement du sujet de mon mémoire.

Je remercie également l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique ainsi que Gembloux Agro-Bio Tech de m'avoir permis l'accès à leur collection d'insectes nécessaire au bon déroulement de mon expérience.

Je tiens à remercier notre technicien Dimitri EVRARD qui fait toujours tout ce qui est en son pouvoir afin d'aider au bon déroulement des expériences. Sa simplicité, et sa bonne humeur sont toujours présentes, ce qui a apporté un plus au stage dans les Pyrénées. Je ne pourrais conclure ce paragraphe en parlant des Pyrénées sans parler de cette amitié avec Kimberly PRZYBYLA. C'est lors de ce stage qu'on a commencé à bien se connaître et passer de bons moments ensemble aussi bien à l'université qu'en dehors. Je t'en remercie.

Même si l'expérience n'a pas abouti, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont aidé et contribué à la réalisation de mon expérience sur l'interaction fleur-pollinisateur.

Je remercie également l'ensemble des membres du laboratoire de Zoologie. La bonne humeur et l'amicalité sont toujours présentes. J'ai apprécié les discussions de tout et n'importe quoi mais aussi les discussions sérieuses toujours plus enrichissantes.

Je remercie aussi tous les amis que j'ai rencontrés tout au long de mes études pour leur bonne humeur et les bons moments passés ensemble.

Pour mon stage au Liban, je tiens à remercier Nabil NEMER et Mira BOUSTANI qui m'ont permis d'avoir une expérience à l'étranger.

Je tiens aussi à remercier Morgane FOLSCHWEILLER pour l'organisation d'Apoidea Gallica. Lors de ce weekend, j'ai pu rencontrer Gérard LE GOFF, Jean-Luc VAGO, Eric DUFRENE, Frank HERBRECHT, Adrien PERRARD, Gilles MAHE et plein d'autres personnes qui sont tous formidables et passionnés.

Je remercie mes parents et ma famille sans qui rien de tout cela n'aurait pu être possible et qui m'ont soutenu durant ces années d'études à l'université et tout au long de ce travail.

Enfin, je souhaite une bonne lecture et remercie mes promoteurs Maxence GERARD et Denis MICHEZ ainsi que les membres du jury Pierre RASMONT, Adrien PERRARD et Manuel DEHON pour la lecture de ce travail.



Table des matières

CHAPITRE I: INTRODUCTION	1
1. LA TAILLE ET SA VARIABILITÉ	1
1.1. <i>La température</i>	1
1.2. <i>La diète</i>	4
1.3. <i>Le paysage</i>	5
1.4. <i>La compétition</i>	7
1.5. <i>La saisonnalité</i>	8
2. L'IMPACT DE LA VARIATION DE LA TAILLE	9
3. LES ORGANISMES ÉTUDIÉS	10
3.1. <i>La systématique</i>	10
3.2. <i>Les traits d'histoire de vie</i>	10
3.3. <i>Le cycle de vie</i>	13
3.4. <i>Le déclin des abeilles</i>	14
3.5. <i>La variation de la taille chez les abeilles</i>	16
3.6. <i>Impact de la variation de la taille chez les abeilles</i>	17
CHAPITRE II: OBJECTIFS DE L'ÉTUDE	19
CHAPITRE III: MATÉRIELS ET MÉTHODES	20
1. MODÈLES BIOLOGIQUES.....	20
1.1. <i>Expérience en conditions contrôlées</i>	20
1.2. <i>Expérience en conditions naturelles</i>	20
2. ACQUISITION DE DONNÉES	21
2.1. <i>Influence de la température sur la taille</i>	21
2.2. <i>Variation de la taille au long d'une série temporelle</i>	23
3. MESURE DE LA TAILLE DU CORPS	24
4. ANALYSES STATISTIQUES.....	24
4.1. <i>Influence de la température sur la taille</i>	24
4.2. <i>Variation de la taille au long d'une série temporelle</i>	25
CHAPITRE IV: RÉSULTATS	26
1. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA TAILLE	26
2. VARIATION DE LA TAILLE AU LONG D'UNE SÉRIE TEMPORELLE	27

2.1. <i>Les ouvrières</i>	27
2.2. <i>Les mâles</i>	29
CHAPITRE V: DISCUSSION	31
1. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA TAILLE	31
2. VARIATION DE LA TAILLE AU LONG D'UNE SÉRIE TEMPORELLE	33
2.1. <i>Les ouvrières</i>	33
2.2. <i>Les mâles</i>	35
CHAPITRE VI: CONCLUSION	36
CHAPITRE VII: PERSPECTIVES	37
CHAPITRE VIII: BIBLIOGRAPHIE	38

Chapitre I: introduction

1. La taille et sa variabilité

Chez les êtres vivants, la taille corporelle à l'état adulte est particulièrement variable au niveau interspécifique (Bonner, 1988). Elle varie des plus petits avec les bactéries et les archées en passant par les insectes et va jusqu'aux plus grands avec les baleines pour les animaux et les séquoias pour les végétaux. Bien qu'il y ait une variation claire de la taille au niveau interspécifique, elle existe, dans une moindre mesure, au niveau intraspécifique. Peters (1983) a montré que la taille dépend fortement des caractéristiques physiologiques et écologiques de l'espèce. Par exemple, cette variation intraspécifique peut être influencée par plusieurs facteurs tels que la température, la diète, la saisonnalité, la compétition (Chown & Gaston, 2010) et le paysage (Lomolino and Perault, 2007). Tous ces facteurs peuvent avoir une origine naturelle (Chown & Gaston, 2010) ou anthropique (Lomolino and Perault, 2007) et varier au cours du temps. Cependant, la variation de ces différents facteurs peut influencer de différentes manières les animaux. En réponse à ces variations, différentes stratégies sont possibles pour éviter l'extinction. Les animaux peuvent migrer s'ils ne sont pas bloqués par une barrière géographique (Rasmont *et al.*, 2015) et leur phénologie peut être modifiée (Pyke *et al.*, 2016). La variation de ces différents facteurs peut également mener à des modifications morphologiques à la suite d'une sélection génétique ou une plasticité phénotypique (Gienapp *et al.*, 2008). Néanmoins, la réponse de la taille face aux variations de ces différents facteurs peut être extrêmement dépendante de l'espèce (Lomolino and Perault, 2007). En effet, dépendamment de leurs traits écologiques, la taille de certaines espèces sera plus sensible à des modifications de température tandis que pour d'autres, les ressources alimentaires seront l'élément déterminant (*e.g.* McNab, 2010).

1.1. La température

Parmi les nombreuses études à propos de l'impact de différents facteurs sur la taille, la majorité s'est focalisée sur l'impact de la température. Il en ressort différentes règles telles que la règle de Bergmann (1847) et la règle de la taille-température (*Temperature-size rule*, Atkinson, 1994). Toutefois, il n'y a pas de modèle généralisé simple car la température est un facteur qui peut influencer d'autres paramètres comme la disponibilité en oxygène (Angilletta & Dunham, 2003). Il faut donc prendre en compte la température ainsi que les facteurs que celle-ci influence et non pas la température seule (Atkinson and Sibly, 1997).

Historiquement, la règle de Bergmann avait été formulée pour les vertébrés endothermes au niveau interspécifique (James, 1970; Shelomi, 2012). Il avait été remarqué par exemple pour les cervidés (Ashton *et al.*, 2000), que plus la latitude augmente (et donc que la température diminue), plus la taille augmente (et donc le ratio surface/volume diminue). En effet, plus le ratio surface/volume diminue, moins la déperdition de chaleur est importante, ce qui constitue un avantage sélectif en milieu plus froid (Bergmann, 1847; Mayr, 1956). Cette règle a notamment été confirmée par une analyse phylogénétique comparative pour les mammifères (Ashton *et al.*, 2000). Ensuite, cette règle a été confirmée au niveau populationnel (*e.g.* *Dryobates pubescens* (Figure 1) (James, 1970)) et testée pour les invertébrés (Millien *et al.*, 2006; O'Gorman *et al.*, 2012). Des études plus récentes ont proposé des mécanismes adaptatifs et non-adaptatifs pour essayer d'expliquer la règle de Bergmann (Atkinson, 1994; Angilletta & Dunham, 2003). On parle désormais de règle de Bergmann *sensu stricto* si la taille augmente avec la latitude et qu'on estime que le mécanisme de variation de la taille est lié à la température et de règle de Bergmann *sensu lato* si la taille augmente avec la latitude, quelle que soit l'explication mécanistique (Shelomi, 2012; Teplitsky & Millien, 2014). La règle de Bergmann peut également s'appliquer le long d'un gradient altitudinal (Chown & Gaston, 2010) puisque la température varie aussi en fonction de l'altitude.

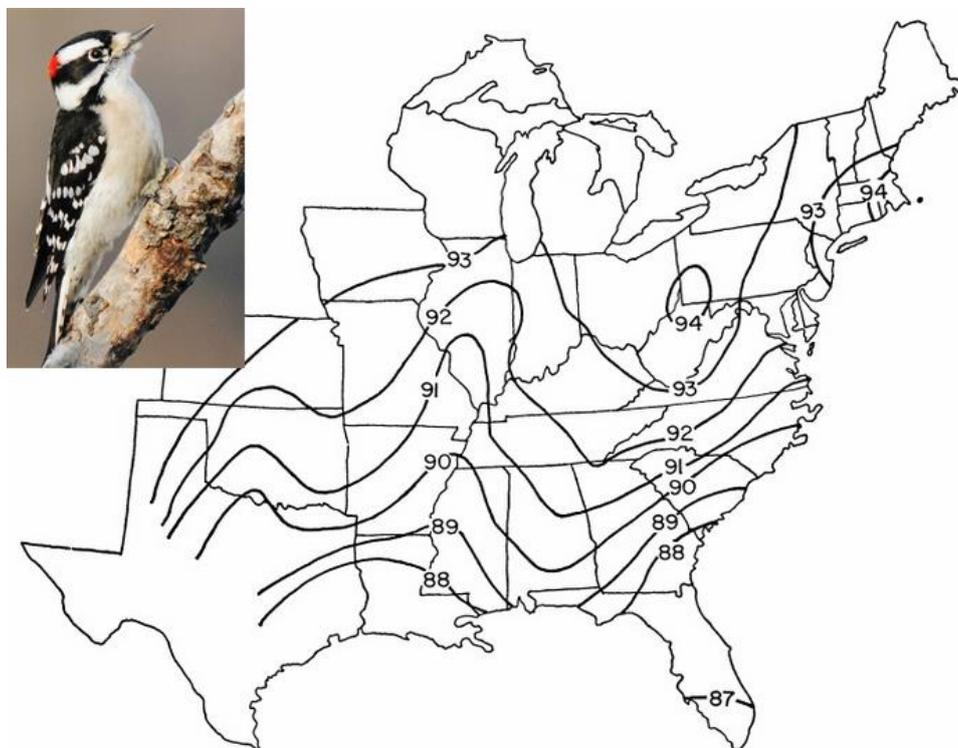


Figure 1: Isophènes de la longueur des ailes du Pic mineur (intervalle de contour, 1 mm). Source: photo: <https://tristatebird.org>; carte: James, 1970.

La règle de Bergmann s'applique donc, dans la plupart des cas, aux vertébrés endothermes (James, 1970). Cependant chez les arthropodes, c'est plus complexe car une majorité est ectotherme bien que certains soient partiellement endothermes. La règle de Bergmann a pu être observée chez certaines fourmis (Cushman *et al.*, 1993), chez les papillons européens (Nylín & Svård, 1991) et chez les drosophiles (Azevedo *et al.*, 1998). Mais une question se pose encore, cette variation de taille fait-elle suite à une sélection génétique ou est-ce simplement de la plasticité phénotypique (Gienapp *et al.*, 2008)?

Suite au réchauffement climatique, la règle de Bergmann a été transposée au niveau temporel. En effet, celle-ci est historiquement basée sur une variation de la température. Comme la température moyenne de la planète a déjà augmenté de 0,85°C lors du dernier siècle et que l'on prévoit une augmentation de température entre 0,3 et 4,8°C (IPCC, 2013), il est possible que la taille de certains animaux diminue suite à l'augmentation de température. Cette relation a déjà été mise en évidence dans certaines études (*e.g.* Blois *et al.*, 2008; Yom-Tov *et al.*, 2010).

La règle de la taille-température décrit la plasticité de la taille corporelle à l'état adulte en fonction de la température à laquelle s'est développé le juvénile. Cette variation de la taille est donc due à la plasticité phénotypique. Plus la température de développement est élevée, plus la taille à l'état adulte est petite (Figure 2) (Angilletta & Dunham, 2003; Kingsolver & Huey, 2008). Mais la variation de la taille n'est pas forcément linéaire comme cela a pu être mis en évidence pour différentes espèces de drosophiles (David *et al.*, 1994; 2006). Cependant, lorsqu'on diminue la température, la taille augmente jusqu'à un maximum puis diminue car la température trop faible serait stressante (Kingsolver & Huey, 2008). Différents mécanismes ont été proposés pour expliquer la règle de la taille-température tels que le taux métabolique (Gillooly *et al.*, 2001), l'influence thermique sur le taux de croissance et la taille des cellules (Kingsolver & Huey, 2008), mais aucun mécanisme principal n'a encore été communément accepté. Le voltinisme influence aussi la tendance que suivra une espèce. En effet, les espèces multivoltines (*i.e.* avec plusieurs générations par an) ainsi que les espèces à la durée de croissance plus longue (*i.e.* plusieurs années) seront moins affectées par la température (Blanckenhorn & Demont, 2004). Cela peut être la conséquence d'autres facteurs qui influencent plus la taille du corps comme le temps de croissance (*i.e.* quand le voltinisme augmente, le temps de croissance diminue) ou la quantité de nourriture, ce qui sera expliqué dans la partie suivante (Zeuss *et al.*, 2017).

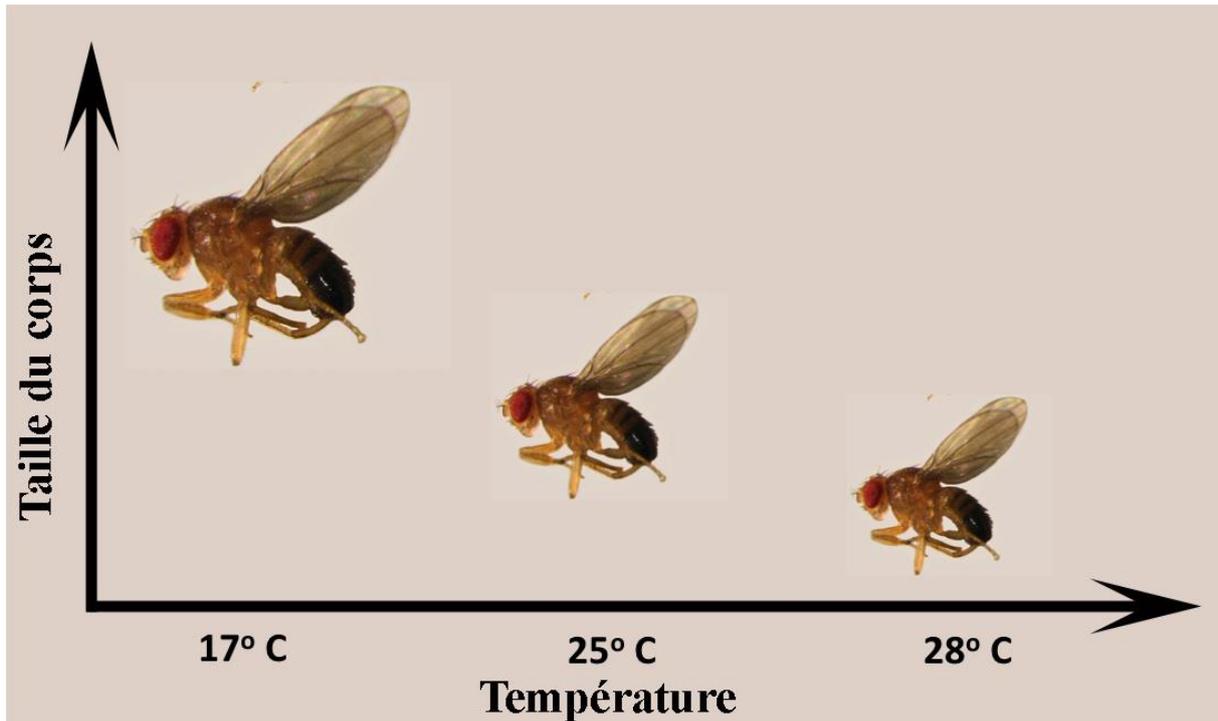


Figure 2: taille à l'état adulte en fonction de la température d'élevage de *Drosophila melanogaster*. Source: www3.beacon-center.org.

1.2. La diète

La changement de diète peut mener à deux problèmes principaux: la modification de la quantité et/ou de la qualité de la nourriture disponible.

Les besoins énergétiques et métaboliques dépendent de la taille (Zeuthen, 1953; McNab, 1980). Quand la taille augmente, les besoins augmentent et donc la quantité de nourriture nécessaire pour répondre à ces besoins augmente également (Robinson and Redford, 1986). La taille et la quantité de nourriture disponible sont donc corrélées : plus la quantité de ressources disponibles est importante, plus les animaux auront la possibilité d'atteindre des tailles supérieures. Il existe une règle qui lie le facteur température et le facteur quantité de nourriture: la règle des ressources (McNab, 2010). Hormis dans certains milieux comme les déserts et la savane, quand la température augmente, la quantité de nourriture disponible augmente, ainsi certaines espèces peuvent atteindre des tailles supérieures. C'est le cas de *Stator limbatus* (Chrysomelidae) qui voit sa taille augmenter quand la quantité de graines de la plantes hôtes augmentent (Figure 3) (Stillwell, 2007).

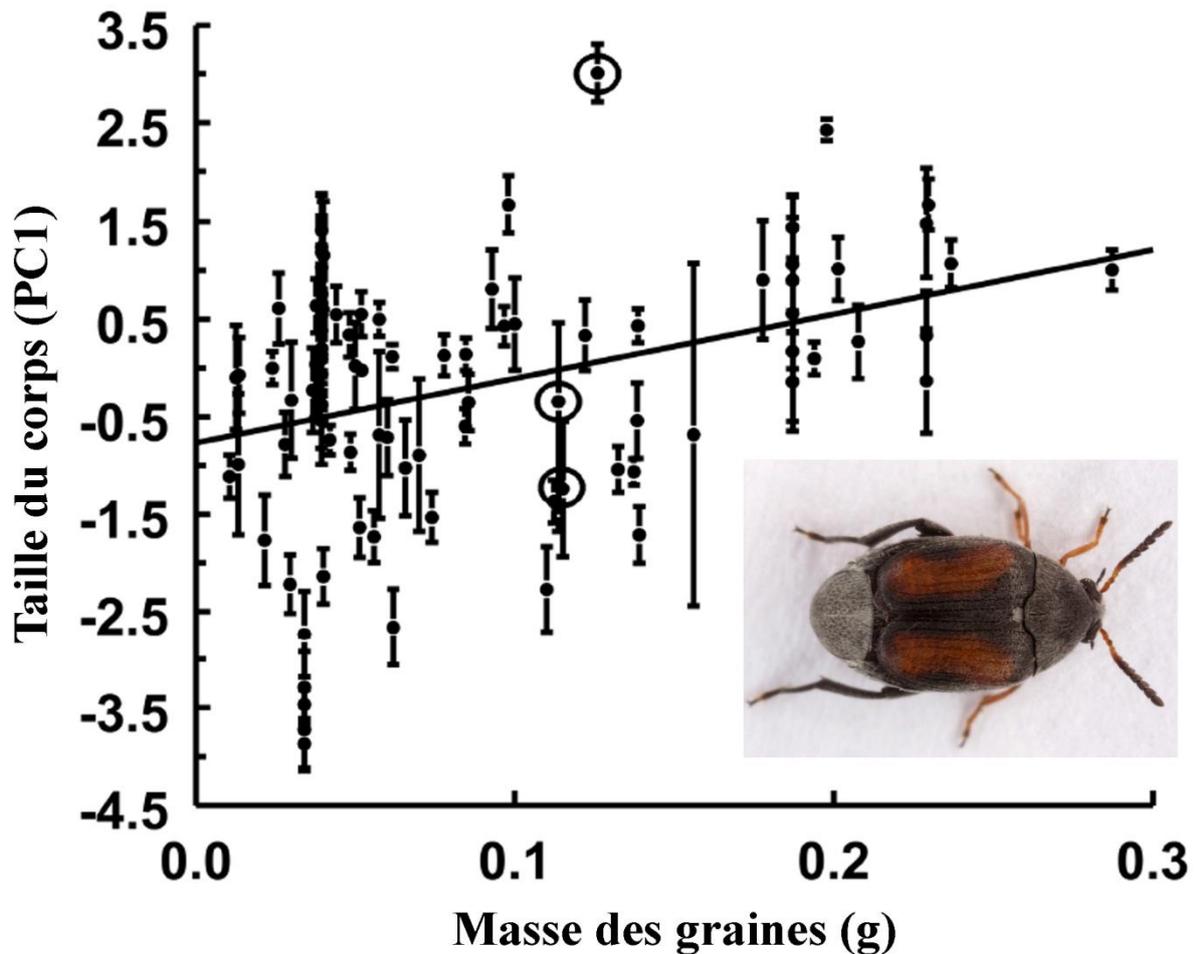


Figure 3: évolution de la taille du corps de *Stator limbatus* en fonction de la quantité de graines disponibles.
Source: photo: Gary McDonald (<https://www.flickr.com>); graphique: Stillwell, 2007.

A côté de la quantité de nourriture, la qualité de la nourriture peut changer elle aussi (*i.e.* ratio protéines, glucides et lipides). Par exemple, Winfree and Stickney (1981) ont démontré que le ratio de protéines dans la nourriture donnée aux juvéniles influence la vitesse de croissance ainsi que la taille à l'état adulte de *Tilapia aurea*.

1.3. Le paysage

De manière générale, la modification du paysage peut avoir une origine naturelle (*e.g.* une tempête, une éruption volcanique, un tsunami) ou anthropique (*e.g.* l'urbanisation ou l'intensification de l'agriculture). La modification du paysage peut avoir un impact positif ou négatif suivant l'événement et l'espèce d'intérêt (Fahrig, 2003). Parmi les effets positifs, lorsqu'une terre est défrichée, les espèces de plantes recolonisatrices vont réapparaître telles que le bleuet, le coquelicot, le bouleau, ... Par contre, les effets peuvent être négatifs si on cultive une monoculture sur cette terre défrichée.

De nos jours, avec l'urbanisation grandissante et l'agriculture intensive, la perte d'habitats naturels est de plus en plus élevée (Figure 4). Au cours des dernières décennies, cette perte d'habitat devient récurrente et permanente (particulièrement dans les pays d'Europe occidentale) et beaucoup plus rapide (EEA Report, 2011) que la modification de l'habitat suite à des causes naturelles. Celle-ci a un effet négatif à différents niveaux sur la biodiversité: la richesse spécifique (Findlay & Houlihan, 1997; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002), l'abondance et la répartition des populations (Hinsley *et al.*, 1995; Best *et al.*, 2001) et la diversité génétique (Gibbs, 2001).

En plus de la perte de l'habitat, les événements anthropiques peuvent également causer la fragmentation de l'habitat (*i.e.* un changement dans la configuration de l'habitat indépendamment de la perte d'habitat (Figure 4) (Fahrig, 2003)). Cependant, l'effet de la fragmentation sur la diversité est plus faible que celui de la perte d'habitat (Fahrig, 1997; Flather & Bevers, 2002). Cette fragmentation peut avoir deux effets négatifs principaux tels qu'un effet de lisière négatif (*i.e.* trop de lisière pour une surface donnée d'habitat ce qui augmente la probabilité que l'individu sorte de son habitat et meurt (Fahrig, 2002)) ou de trop petites zones d'habitat naturel (*i.e.* ces zones sont trop petites pour maintenir une population viable (Fahrig, 2003)). Cependant, la fragmentation peut avoir des effets positifs. Bowman et ses collaborateurs (2002) soutiennent que le taux d'immigration dépend de la dimension linéaire d'un îlot d'habitat et non pas de la superficie. Autrement dit que l'immigration est plus élevée lorsque la fragmentation de l'habitat augmente sans la perte de celui-ci que lorsqu'il est composé de moins de parcelles mais avec une plus grande surface. De plus, cela diminue l'isolement des zones d'habitat naturel (Fahrig, 2003). Finalement, la fragmentation permet d'avoir différents types d'habitat proches les uns des autres (Fahrig, 2003), ce qui est bénéfique pour les animaux tels que les rats laveurs (Pedlar *et al.*, 1997) ou les grenouilles léopards (Pope *et al.*, 2000) nécessitant des milieux différents au cours de leur existence (Law et Dickman 1998). Dunning et ses collègues (1992) ont qualifié cette facilitation de déplacement entre les différents types d'habitat par la structure du paysage de complémentarité du paysage. Cependant, les effets de la fragmentation restent difficiles à percevoir dû aux effets importants de la perte d'habitat (Fahrig, 2003).

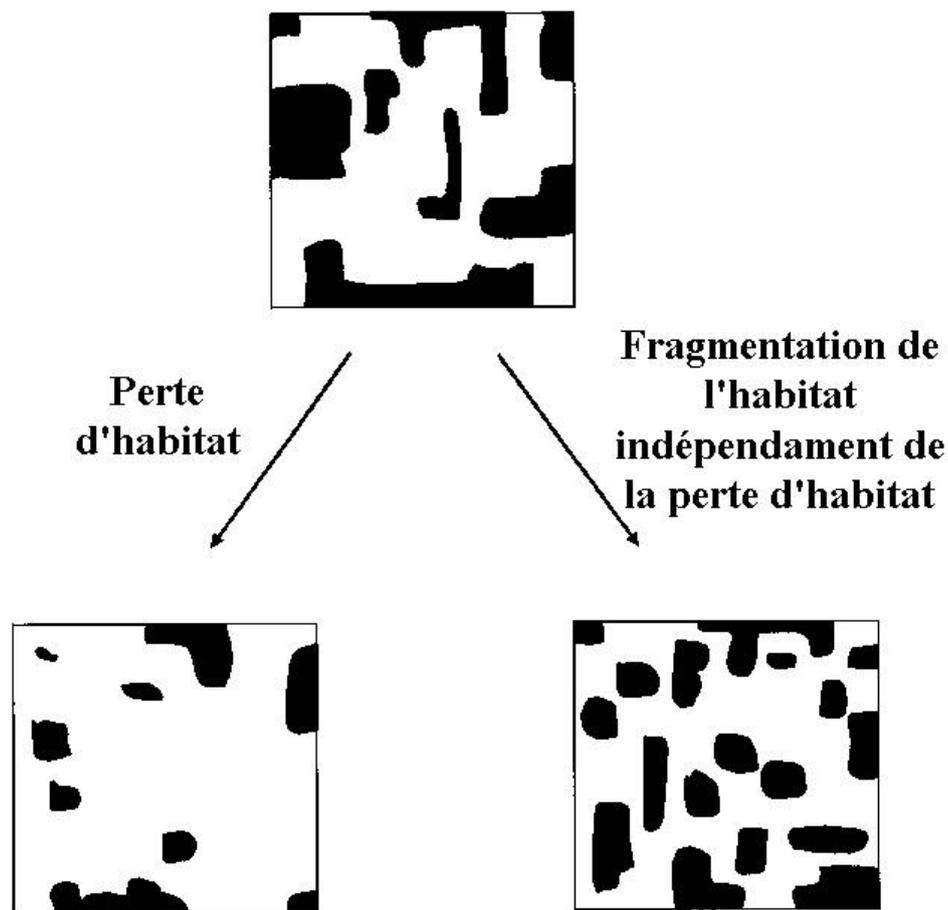


Figure 4: schéma de la perte et la fragmentation (indépendamment la perte) de l'habitat. Source: Fahrig, 2003.

Parmi les quelques études à ce sujet, il en ressort que la perte d'habitat peut augmenter la taille du corps (Lomolino and Perault, 2007). En effet les individus plus grands peuvent voyager plus loin ce qui est un avantage sélectif pour des déplacements entre les différentes zones d'habitat (*e.g.* lors de la récolte de nourriture ou la recherche d'un partenaire ou d'un nid) car les distances entre celles-ci ne cessent d'augmenter avec les pertes d'habitat. Par exemple, une augmentation de la taille a été mis en évidence chez les petits mammifères (Lomolino and Perault, 2007), chez les papillons (Hill *et al.*, 1999), chez les libellules (Taylor & Merriam, 1995) et chez les sauterelles (Berggren, 2005).

Finalement, la modification du paysage peut augmenter le succès des espèces invasives et donc augmenter la concurrence (Maron and Vila, 2001; Didham *et al.*, 2007), ceci sera expliqué plus en détail dans la partie suivante.

1.4. La compétition

La compétition est naturellement présente et largement observée dans le règne animal (Persson, 1985). Lors de l'introduction de nouvelles espèces, si elles sont suffisamment adaptées au milieu dans lequel elles sont introduites, elles vont y survivre et se reproduire

pour finalement augmenter la compétition face aux espèces indigènes avec qui elles partagent une niche écologique similaire (Sakai *et al.*, 2001). Elles peuvent aussi avoir des avantages face aux espèces indigènes comme le fait de ne pas avoir de prédateur, ce qui facilite leur implantation et augmente leur capacité à concurrencer les autres espèces (Sakai *et al.*, 2001). L'impact de cette compétition sur la taille est surtout lié à la quantité de nourriture disponible (Hill & Lodge, 1999). Quand la compétition augmente, la quantité de nourriture disponible diminue comme cela a été montré pour des écrevisses aux Etats-Unis (Hill & Lodge, 1999).

1.5. La saisonnalité

L'impact de la saisonnalité sur la taille est principalement lié à la durée de la saison favorable. Lorsque la durée de celle-ci augmente, le temps de croissance peut être plus long et permet à l'individu d'atteindre une taille plus grande à l'âge adulte. La durée de la saison favorable influence aussi la disponibilité des ressources. En effet, lorsqu'elle augmente, la disponibilité élevée des ressources augmente elle aussi permettant une croissance plus longue et une taille adulte plus élevée (Chown & Gaston, 2010). En revanche, les espèces multivoltines (*i.e.* produisant plusieurs générations par an) ou avec une durée de croissance de plusieurs années seront moins affectées par cette saisonnalité (Blanckenhorn & Demont, 2004) parce que leur durée de croissance ne dépend pas de la durée de la saison favorable.

La règle inverse de Bergmann exprime cette relation entre la taille et la saisonnalité. Comme son nom l'indique, cette règle retranscrit un pattern où les individus sont plus grands à des latitudes plus basses et inversement. Cette règle a pu être observée chez des araignées européennes (Entling *et al.*, 2007) et de manière générale chez des arthropodes qui ont une taille plus importante et avec un développement plus lent comme certains coléoptères et orthoptères (Figure 5) (Blanckenhorn & Demont, 2004; Shelomi, 2012).

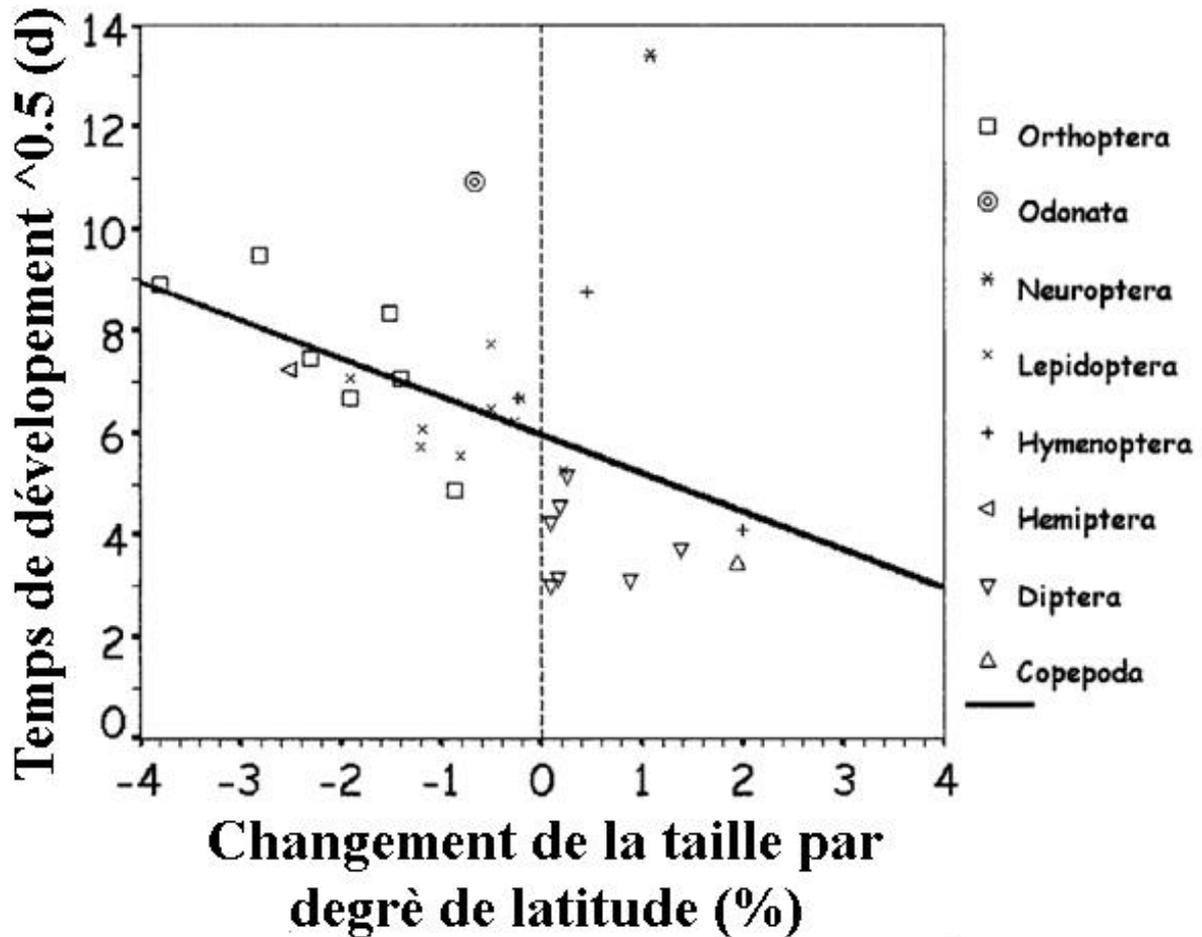


Figure 5: relation entre la racine carrée du temps de développement (i.e. de l'oeuf à l'adulte) et le pourcentage de variation de la taille par degré de latitude pour de nombreuses espèces d'arthropodes. Source: Blanckenhorn & Demont, 2004.

2. L'impact de la variation de la taille

La variation de la taille influence la valeur sélective (i.e. *fitness*). Si la taille diminue, l'impact sera plutôt négatif tandis que si elle augmente, l'impact sera plutôt positif. Effectivement, Kingsolver & Huey (2008) ont stipulé «*Bigger is better*» et ils l'ont démontré dans de nombreux cas. En effet, quand la taille augmente, cela augmente le succès reproductif, la survie ainsi que la fécondité chez de nombreux organismes (Kingsolver & Huey, 2008). Par exemple, chez les insectes, les mâles plus grands sont plus attractifs pour les femelles (Suzaki *et al.*, 2013). Ils sont également des meilleurs compétiteurs pour accéder à la femelle et les femelles plus grandes peuvent produire plus d'œufs en une fois (Beukebomm, 2018). De plus, les individus plus grands vivent plus longtemps (Beukebomm, 2018). Il a également été démontré qu'une taille plus grande dans un milieu froid diminue les épisodes de reproduction mais augmente la fécondité (Angilletta *et al.*, 2004), augmente le taux de survie des adultes (Stearns and Koella, 1986), et les soins parentaux ainsi que la taille de la progéniture (Perrin, 1988; Yampolsky and Scheiner, 1996).

En revanche, l'augmentation de la taille peut être contre sélectionnée à cause de certains facteurs (Kingsolver & Huey, 2008). Le premier problème qui survient est la demande énergétique. Pour cela, la quantité de nourriture disponible dans le milieu doit répondre à cette demande (Kingsolver & Huey, 2008). Ensuite, un grand corps nécessite un temps de développement plus long et un retard de maturation, ce qui augmente la durée de génération (Roff, 2002). Enfin, le temps de développement plus long augmente également le temps d'exposition des stades de développement vulnérable aux ennemis naturels (Blanckenhorn, 2000).

3. Les organismes étudiés

3.1. La systématique

Les bourdons font partie de l'ordre des Hyménoptères qui se divise en deux sous-ordres: les Symphytes et les Apocrites (qui ont une taille de guêpe). Les Apocrites se divisent en deux clades: les Térébrants et les Aculéates (qui ont leur ovipositeur transformé en dard venimeux). Les Aculéates se divisent en 4 super-familles: les Chrysoidea (qui sont généralement parasitoïdes), les Scolioidea, les Vespoidea (ce sont les guêpes vraies et les fourmis) et les Apoidea (ce sont les guêpes apoïdes et les abeilles). Les Apoidea se divisent en deux groupes : les Sphéciformes (les guêpes apoïdes) et les Apiformes (les abeilles). Enfin, les Apiformes se divisent en différentes familles dont les Apidae (les abeilles vraies) qui contiennent la tribu des Bombini c'est à dire celle des bourdons (Michener, 2007). Le genre *Bombus* reprend 250 espèces dans le monde entier (Williams, 1998). En Belgique, 30 espèces étaient présentes au début du 20^{ème} siècle (Rasmont & Mersch, 1988). De nos jours, 4 espèces sont disparues et 15 espèces en déclin (Vray, 2018).

3.2. Les traits d'histoire de vie

Les bourdons sont souvent des espèces dites généralistes c'est à dire qu'elles butinent sur beaucoup de fleurs différentes sans vraiment avoir de préférence comme *Bombus terrestris* (Goulson, 2010). Cependant, il existe quelques exceptions: certaines espèces ont une forte préférence pour une famille de fleurs comme *Bombus jonellus* qui préfère les Ericaceae; d'autres sont dites spécialisées car elles ne butinent qu'un genre de fleurs comme *Bombus consobrinus* qui butine que le genre *Aconitum* (Loken, 1973; Rasmont, 1988; Rasmont & Iserbyt, 2014).

Ce sont des espèces eusociales, c'est-à-dire qu'elles fondent des colonies et que les individus sont répartis en différentes castes. Les colonies vont de quelques individus à quatre cents individus suivant l'espèce (Goulson, 2010). Il y a trois castes sociales (Figure 6) (*i.e.* les reines, les ouvrières et les mâles) qui se différencient morphologiquement et se divisent les tâches. Le polymorphisme est également présent dans la caste des ouvrières avec une tendance à la répartition du travail selon la taille. Les grandes ouvrières ont plus tendance à aller butiner, monter la garde et thermoréguler la colonie. Par contre, les petites ouvrières ont plus tendance à nourrir et apporter les soins nécessaires aux larves (Richards, 1946; Goulson *et al.*, 2002; Jandt & Dornhaus, 2009). Le sous-genre *Psithyrus* est une exception à cela car ce sont des espèces qui parasitent les colonies des autres espèces de *Bombus* (Michener, 2007).



Figure 6: photo d'une colonie et des différentes castes de *Bombus impatiens*. Source: Alex Surciã (<https://wildlifepreservation.ca>).

Au niveau phénologie, les bourdons sont un groupe d'espèces que l'on peut retrouver du printemps à l'automne contrairement à beaucoup d'abeilles qui ont une phénologie plus courte (Michener, 2007).

Les reines cherchent généralement des cavités dans la terre ou d'anciens terriers de rongeurs pour y établir leur colonie. Mais elles peuvent également établir leur colonie sous la végétation voire même dans des nichoirs pour oiseaux (Michener, 2007).

Si on prend en compte les reines et les ouvrières de toutes les espèces confondues, leur taille peut varier entre moins d'un centimètre pour les ouvrières de *Bombus ternarius* (Ascher & Pickering, 2018) à plus de quatre centimètres pour les reines de *Bombus dahlbomii* (Polidori & Nieves-Aldrey, 2015).

Même si les arthropodes sont généralement ectothermes, les bourdons font partie des exceptions car ils sont hétérothermes grâce à leur thermorégulation. Ils sont capables d'augmenter leur température thoracique avec des contractions de leurs muscles allaires (Heinrich, 1975). Ils sont également capables de se refroidir grâce à l'hémolymphe qui circule contre leur face ventrale non velue. Lors de variations importantes de température dans la colonie, ils peuvent la diminuer en ventilant via des battements d'ailes ou réchauffer la colonie en augmentant leur température corporelle (Southwick & Moritz, 1987; Weidenmüller, 2004).

Pour la reproduction, les mâles font une série de comportements avant de s'accoupler, ce qui forme la parade nuptiale. Il existe trois parades nuptiales différentes suivant l'espèce. Premièrement, une majorité des espèces pratiquent le « *patrolling* » qui consiste à faire un circuit et déposer des phéromones à des endroits stratégiques pour attirer et occuper les reines en attendant leur retour (Figure 7). Deuxièmement, certains bourdons montagnards pratiquent le « *perching* », ce qui consiste à se percher en hauteur et attendre qu'une reine passe pour se reproduire avec elle. Finalement, certains bourdons tels que *B. humilis* pratiquent le « *nest-watching* » qui consiste à attendre à l'entrée d'un nid pour se reproduire avec les reines qui en sortent (Lloyd, 1981).

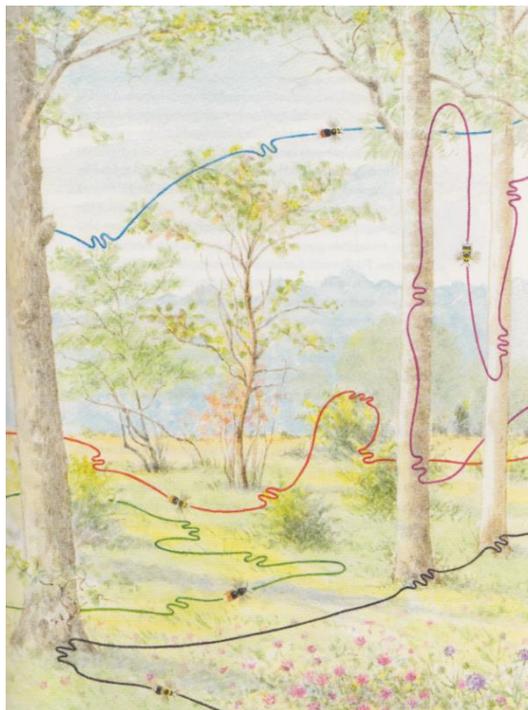


Figure 7: illustration du comportement de « *patrolling* ». Source: Mossberg & Cederberg, 2012.

3.3. Le cycle de vie

Le cycle commence en automne. La jeune reine s'accouple avec les mâles et remplit ainsi sa spermathèque. Puis, elle cherche un trou dans le sol (*hibernaculum*) pour hiberner et passer l'hiver. Au printemps, la reine sort et cherche un lieu idéal pour faire sa colonie, comme un ancien terrier. C'est la phase solitaire.

Une fois le lieu trouvé, elle construit des pots en cire. Certains pour stocker la nourriture et d'autres pour pondre dedans. Ensuite, elle va chercher de la nourriture pour les larves. C'est durant cette phase que la reine est la plus active. Elle va couvrir les œufs, nourrir les larves et pondre abondamment. Les œufs se développent en larves, ensuite en pupes puis en nymphes et enfin en adultes. C'est la phase d'initiation.

Les ouvrières étant devenues adultes, elles prennent le relais et la reine reste dans la colonie pour pondre. La reine produit une phéromone pour inhiber les ovaires des ouvrières. Durant la fin de cette phase, les larves sont nourries plus abondamment. Elles se développeront en futures reines. C'est la phase de croissance.

La reine continue à pondre des œufs. Tant qu'elle a des spermatozoïdes dans sa spermathèque, elle pondra des œufs diploïdes qui se développeront en femelles. Une fois sa spermathèque vide, elle va pondre des œufs haploïdes qui se développeront en mâles. Une fois que la colonie devient trop grosse, la phéromone d'inhibition de la reine n'est plus suffisamment efficace, ce qui permet aux ouvrières de pondre aussi des œufs haploïdes. L'organisation de la colonie est alors modifiée et la reine meurt souvent durant cette phase. C'est la phase de déclin.

Les mâles et les futures reines sortent de la colonie. Les mâles vont déposer leurs sécrétions des glandes labiales céphaliques suivant un schéma spécifique pour attirer les futures reines et ainsi pouvoir s'accoupler. Les mâles meurent ensuite en automne. La phase solitaire de la reine débute alors à nouveau (Figure 8) (Heinrich, 1979; Michener, 2007).

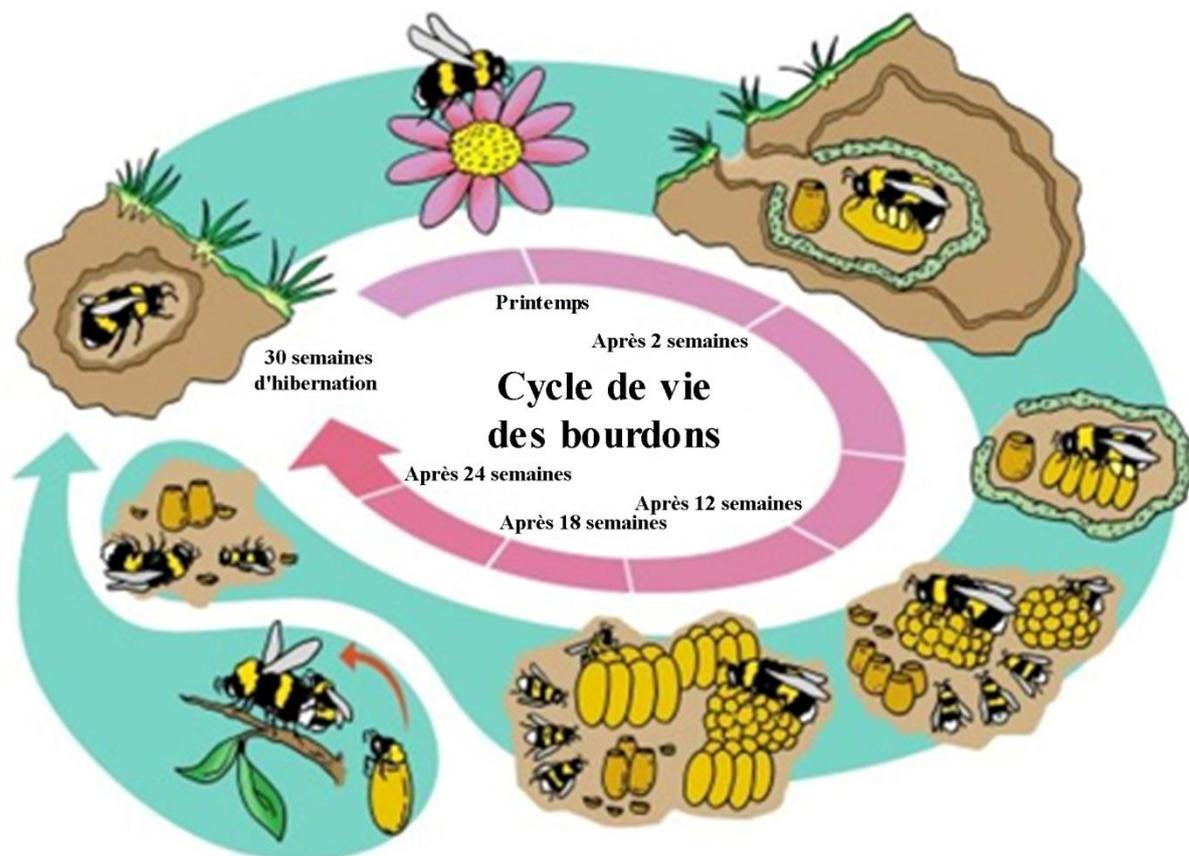


Figure 8: schéma du cycle de vie des bourdons. Source: Natupol (<https://wildlifepreservation.ca>).

3.4. Le déclin des abeilles

Un grand nombre d'abeilles sont en déclin dont une bonne partie des bourdons (Goulson *et al.*, 2008). Ce déclin est causé par de nombreux facteurs agissant en synergie (Goulson *et al.*, 2015) et cette synergie a un impact plus élevé que la simple addition des effets isolés de chaque facteur (Sih *et al.*, 2004). Les facteurs causant ce déclin sont, pour beaucoup, similaires aux facteurs influençant la taille du corps.

Un des facteurs provoquant ce déclin est le changement climatique. Cela a été mis en évidence pour les bourdons en Grande-Bretagne par Williams et ses collègues (2008). Ce changement de température peut avoir plusieurs impacts tels qu'un stress physiologique (Kingsolver *et al.*, 2013), un changement de morphologie, notamment au niveau de la taille, comme c'est expliqué au début de l'introduction (Sheridan & Bickford, 2011), une modification phénologique peut également se produire (Pyke *et al.*, 2016). Enfin, la niche climatique des abeilles peut être déplacée ou disparaître (Rasmont *et al.*, 2015). Pour ce dernier impact, il existe un atlas qui modélise les futures aires de distribution possibles pour les bourdons en Europe selon différents scénarios (Rasmont *et al.*, 2015).

Deux autres facteurs généralement liés provoquant ce déclin sont la modification du paysage et la modification des ressources florales (Potts *et al.*, 2010). Avec l'intensification de l'agriculture, la qualité et la quantité des habitats favorables ont beaucoup diminué, ce qui est sans doute un facteur principal de la perte de diversité florale et de site de nidification (Goulson *et al.*, 2015). Ce processus est également causé par l'urbanisation qui ne cesse de croître (Bates *et al.*, 2011). A côté de cette modification du sol, la modification des ressources florales est aussi due à l'introduction d'espèces envahissantes exotiques (Schweiger *et al.*, 2010). De plus, le succès des espèces exotiques est souvent augmenté grâce à la modification paysagère (Didham *et al.*, 2007). Cette modification de ressources florales entraîne un changement de diète. Cependant, une étude sur le profil en acides aminés de la diète des bourdons n'a pas détecté de modifications significatives entre les diètes passées (avant 1950) et les plus récentes (2004-2005) (Roger, 2016).

D'autres facteurs provoquent également une partie du déclin, ce sont les parasites et maladies. Ils sont présents de manière naturelle mais ils commencent à poser plus de problèmes quand ils sont importés suite au déplacement de colonie d'abeilles domestiques (Nazzi & Le Conte, 2016). Ils sont transmis des abeilles domestiques aux abeilles indigènes.

Additionnellement à tous ces facteurs, la compétition interspécifique est augmentée suite à l'introduction de nombreuses ruches d'abeilles domestiques ce qui diminue la quantité de nourriture disponible (Goulson and Sparrow, 2008). Elle est également augmentée par le biais de l'introduction d'espèces invasives (Brown & Paxton, 2009) qui peuvent exercer une prédation comme le frelon asiatique (Monceau *et al.*, 2013).

Finalement, un des facteurs dont on parle beaucoup de nos jours sont les pesticides. Sanchez-Bayo & Goka (2014) ont retrouvé plus de 161 pesticides différents dans les pelotes de pollen des *Apis mellifera* à travers le monde durant ce début de 21^{ème} siècle. Ces pesticides se divisent en différents groupes tels que les insecticides, les fongicides et les herbicides ayant tous les trois une toxicité directe sur les abeilles (Morandin & Winston, 2005). Cette toxicité se traduit par différents phénomènes chez l'abeille mellifère: baisse de la probabilité de retourner à la colonie (*e.g.* Henry *et al.*, 2012), diminution des capacités d'apprentissage (*e.g.* Bernardou *et al.*, 2009) et de locomotion (*e.g.* Charreton *et al.*, 2015) ou encore affaiblissement des défenses immunitaires (Di Prisco *et al.*, 2013). Des effets sont également connus chez les bourdons (Goulson *et al.*, 2008) et les abeilles sauvages solitaires (Rundlöf *et al.*, 2015).

3.5. La variation de la taille chez les abeilles

Après l'explication de la variation de la taille de manière générale, faisons un focus sur ce qui est connu pour la variation de la taille chez les abeilles.

Pour commencer, la température peut influencer la taille des abeilles. La règle de Bergmann a pu être observée chez certains bourdons (Peat *et al.*, 2005; Scriven *et al.*, 2016). Mais cela est assez contrasté parce qu'il a récemment été mis en évidence que la taille moyenne supérieure au sein des communautés de bourdons dans les régions les plus chaudes pourrait être la conséquence de la durée de la saison favorable (Ramirez-Delgado *et al.*, 2016; Gérard *et al.*, 2018a). Cependant, il a été mis en évidence que la règle de la taille-température s'applique à *Osmia bicornis* (Radmacher & Strohm, 2010), ce qui montre que la température peut avoir une influence sur la taille des abeilles.

Suite aux modifications anthropiques comme l'augmentation des cultures intensives et l'urbanisation, les surfaces des zones d'habitats naturels diminuent, ce qui augmente les distances entre ces zones et peut ainsi mener à une uniformisation des traits d'histoire de vie (Forrest *et al.*, 2015). Cette diminution des surfaces d'habitats naturels diminue aussi la taille de la niche écologique favorable à une espèce, ce qui limite le potentiel quant à la création de nouvelles interactions au sein de leur réseau écologique (Schleuning *et al.*, 2016). Plusieurs études ont montré un impact de la perte d'habitat sur la taille par une augmentation de celle-ci chez les abeilles de pelouses calcaires (Jauker *et al.*, 2009) ainsi que chez les abeilles du genre *Andrena* (Warzecha *et al.*, 2016) car les individus plus grands peuvent voyager plus loin (Figure 9) et transporter plus de nourriture (Greenleaf *et al.*, 2007). Or les distances entre les différentes zones d'habitat ne cessent d'augmenter avec la perte d'habitat.

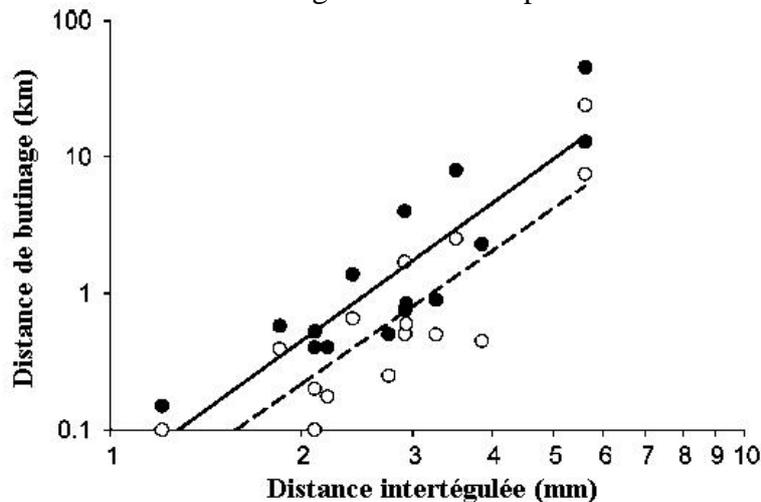


Figure 9: régression linéaire de la distance de butinage en fonction de la distance intertégulée. Une transformation logarithmique a été appliquée aux deux variables. Source: Greenleaf *et al.*, 2007.

En ce qui concerne la diète, elle peut être modifiée suite à la modification du paysage à travers l'urbanisation et l'agriculture. Cette modification de la diète peut se traduire par deux problèmes: la quantité et la qualité de la nourriture disponible. Pour la quantité, Banaskak-Cibicka (2017) a mis en évidence qu'il n'y avait pas de différence de taille entre le milieu urbain et rural pour les anthophores car on y retrouvait suffisamment de *Lamium purpureum* pour subvenir à leurs besoins dans les deux milieux. A côté de la quantité, Roulston et Cane (2002) démontrent que la qualité (notamment la richesse protéique du pollen dans cette étude) de la nourriture peut influencer la taille. Cependant, chez les bourdons, la richesse en protéines n'a pas changé entre la diète passée (1950) et de nos jours (2004-2005), même en prenant en compte la disparition de certaines plantes hôtes et l'apparition de nouvelles (Roger *et al.*, 2016). Cette diète peut également être influencée par les plantes introduites qui peuvent modifier les réseaux d'interaction et par conséquent la diète des abeilles mais cela n'impacte pas le comportement alimentaire des bourdons ou leur taille (Drossart *et al.*, 2017).

La diminution de la quantité de nourriture disponible peut aussi être due à la concurrence par exemple entre les abeilles domestiques et les bourdons qui deviennent plus petits à cause du manque de nourriture (Goulson and Sparrow, 2008) car la quantité de nourriture reçue pendant la croissance influence la taille adulte (*i.e.* les larves qui reçoivent plus de nourriture sont plus grandes) (Stone, 1993; Goulson et Sparrow 2008).

Additionnellement, les parasites peuvent provoquer une diminution de la taille des ouvrières car il semblerait qu'une partie de l'énergie consacrée à la croissance soit détournée par les parasites ainsi que par le système immunitaire (Gérard *et al.*, 2018b).

Finalement, l'impact des pesticides sur la taille des bourdons est encore très peu étudié mais il y a quelques pistes. Van der Steen (1994) a montré que les bourdons plus grands sont plus résistants aux pesticides. De plus, les abeilles plus légères peuvent transporter une plus grande quantité de nectar (*i.e.* quantité de pesticides proportionnelle à la quantité de nectar absorbé) que les abeilles plus lourdes (Harder, 1983). Cependant, la vitesse d'absorption du nectar augmente avec la taille (Prys-Jones, 1982) et la longueur de la langue (Harder, 1983).

3.6. Impact de la variation de la taille chez les abeilles

Hormis les impacts de la variation de la taille expliqués précédemment, elle peut impacter d'autres traits d'histoire de vie plus spécifiques aux abeilles notamment au niveau de l'interactions avec d'autres organismes et l'environnement (Chown & Gaston, 2010; White *et al.*, 2007; Woodward *et al.*, 2005). On sait que les abeilles qui ont une taille plus grande

peuvent avoir une distance de dispersion plus élevée (Greenleaf *et al.*, 2007). De plus, si les ouvrières sont plus petites, elles butinent moins loin et transportent moins de nourriture en un seul voyage (Greenleaf *et al.*, 2007), ce qui impacte la taille des futures ouvrières (Goulson and Sparrow, 2008). Le fait de voler moins loin diminue aussi la taille de la niche écologique, ce qui limite les interactions entre espèces, les communautés biologiques (Woodward *et al.*, 2005) et les écosystèmes (Petchey *et al.*, 2008). Cela diminue également la possibilité de créer de nouvelles interactions au sein de leur réseau écologique (Schleuning *et al.*, 2016). Finalement, la taille des abeilles est importante dans les réseaux mutualistes tels que la pollinisation. Par exemple, l'appariement morphologique entre les abeilles et les fleurs est important. Cela permet un profit maximal au deux partis (*i.e.* la récolte des ressources pour les abeilles et le transfert du pollen pour les plantes) (Anderson *et al.*, 2016; Anderson *et al.*, 2010; Harder, 1985; Solis-Montero & Vallejo-Marin, 2017).

Chapitre II: objectifs de l'étude

La taille du corps à l'état adulte est un trait morphologique qui influence grandement la valeur sélective des espèces. Une diminution de la taille peut avoir des conséquences importantes tels qu'une diminution de la distance de butinage (Greenleaf *et al.*, 2007) ce qui a comme conséquence de diminuer la taille de la niche écologique (Woodward *et al.*, 2005). Cette diminution de taille peut également influencer l'appariement morphologique entre les fleurs et les pollinisateurs (Anderson *et al.*, 2016; Anderson *et al.*, 2010; Harder, 1985; Solis-Montero & Vallejo-Marin, 2017).

Dans un premier temps, en condition contrôlées, nous évaluerons l'impact de la température sur la taille du corps des bourdons. De nos jours, la température ne cesse d'augmenter avec le réchauffement climatique. Il serait donc intéressant de savoir si cela peut impacter la taille des bourdons. Pour cela, on va tester la règle de la taille-température sur les bourdons en milieu contrôlé. L'hypothèse est que la diminution de la température de développement va augmenter la taille du corps des bourdons.

Dans un deuxième temps, en conditions naturelles, nous évaluerons comment la taille des bourdons a évolué au cours des cent dernières années en Belgique. Au cours de ce dernier siècle, de nombreux facteurs influençant la taille du corps ont évolué dû aux activités anthropiques, il serait donc intéressant d'évaluer si ces modifications ont eu un impact sur la taille des bourdons. L'hypothèse est que si la taille des bourdons a diminué, la température est probablement le facteur principal influençant la taille tandis que si la taille des bourdons a augmenté, la perte de leur habitat est probablement le facteur principal influençant la taille.

Chapitre III: matériels et méthodes

1. Modèles biologiques

1.1. Expérience en conditions contrôlées

Pour cette expérience, on utilise *Bombus terrestris* (Figure 10) parce qu'il est l'un des bourdons les plus communs de l'ouest Paléarctique (Rasmont *et al.*, 2008). De plus, c'est une espèce dont on connaît très bien les conditions d'élevage (Lhomme *et al.*, 2013) qui sont maîtrisées au laboratoire de Zoologie de l'Umons.



Figure 10: *Bombus terrestris*. Source: Vera Buhl (<https://commons.wikimedia.org>).

1.2. Expérience en conditions naturelles

Pour cette expérience, on utilise *Bombus pascuorum* (Figure 11A), *B. pratorum* (Figure 11B) et *B. lapidarius* (Figure 11C) parce que ce sont les espèces les plus communes en Belgique et également facilement identifiables, au contraire d'espèces morphologiquement très proches comme *B. terrestris* et *B. lucorum*, dont les ouvrières sont très similaires. On utilise également *B. hortorum* (Figure 11D) qui est une espèce en déclin en Belgique (Vray, 2018). Ceci permet de faire une comparaison entre des espèces stables et une espèce en déclin et ainsi mettre en évidence si une espèce en déclin est plus sensible à ces facteurs qu'une espèce stable.



Figure 11: A: *Bombus pascuorum*. Source: Ivar Leidus (<https://commons.wikimedia.org>); B: *Bombus pratorum*. Source: Steven Falk (<https://www.flickr.com>); C: *Bombus lapidarius*. Source: Ivar Leidus (<https://commons.wikimedia.org>); D: *Bombus hortorum*. Source: David Nicholls (<https://www.naturespot.org.uk/>).

2. Acquisition de données

2.1. Influence de la température sur la taille

Pour pouvoir tester la règle de la taille-température, il est nécessaire d'élever des colonies à différentes températures en milieu contrôlé afin que la température soit le seul facteur influençant la variation de taille. Pour cela, des colonies de *Bombus terrestris* sont élevées au sein du laboratoire de Zoologie (Umons) en respectant les conditions idéales (*i.e.* humidité de 60-65% dans une pièce sans lumière (Lhomme *et al.*, 2013) excepté la

température. En effet, les colonies sont élevées sous trois régimes de température différents : 21, 24 et 27°C. Cette température est maintenue constamment grâce à un climatiseur Everglades (EV 9057 1050W) ainsi que deux convecteurs muraux AEG (WKL 2003 U 2kW). Pour cet élevage, 9 jeunes colonies sont fournies par Biobest N.V. (Westerlo, Belgique). Pour chaque température testée, 3 colonies sont utilisées afin de diminuer l'influence de la variabilité génétique sur la taille du corps. Ces colonies sont élevées pendant 4 semaines, ce qui correspond plus ou moins au temps de développement du stade œuf au stade adulte (Michener, 2007). Pour nourrir les colonies, on donne un candi tous les 2 jours qui est composé de pollen de saule (*i.e.* pollen de bonne qualité (Roger *et al.*, 2016) mélangé à du Biogluc pink (mélange d'eau et de sucre ainsi que des antibiotiques, des vitamines et un colorant rose) pour obtenir une pâte solide et malléable (Roseler, 1985). Durant tout l'élevage, on a pesé la masse des colonies ainsi que la quantité de pollen consommé tous les deux jours, ce qui permet de suivre l'évolution de celles-ci. On a également marqué et numéroté les ouvrières avec une petite pastille que l'on colle sur le dos du thorax. Cette manipulation est faite sous lumière rouge car les bourdons ne voient pas cette longueur d'onde. Ce marquage permettra d'identifier les plus jeunes ouvrières après les 4 semaines d'élevage (Figure 12). Après ces 4 semaines, on prélève les 10 plus jeunes ouvrières (*i.e.* les ouvrières qui se sont développées à la température voulue durant toute leur croissance) ouvrières de chaque colonie, ce qui fera un total de 30 ouvrières pour chaque température. Au total, le jeu de données contient 90 ouvrières pour réaliser notre analyse.



Figure 12: colonie de *Bombus terrestris* après 4 semaines d'élevage avec les ouvrières marquées par une pastille. Source: Xavier Van achter.

2.2. Variation de la taille au long d'une série temporelle

Afin de pouvoir évaluer la variation de la taille du corps au cours du dernier siècle, il est nécessaire de rechercher des individus collectés précédemment au fil des années. Pour cela nous avons sélectionné des individus dans la collection de l'Institut Royal des Sciences Naturels de Belgique (IRSNB) (Figure 13B), de Gembloux Agri-bio Tech et de l'Université de Mons (Umons) (Figure 13A). Pour réaliser notre analyse, en considérant que tous les individus de Belgique forment une métapopulation (Maebe *et al.*, 2016), 10 ouvrières et 10 mâles sont sélectionnés au hasard par année (quand il y a des individus disponibles) à partir de 1900 pour les 4 espèces. Au final, notre jeu de donnée contient 1317 mesures d'ouvrières (*i.e.* 192 ouvrières de *B. hortorum*, 357 ouvrières de *B. lapidarius*, 465 ouvrières de *B. pascuorum* et 303 ouvrières de *B. pratorum*) et 1151 mesures de mâles (*i.e.* 151 mâles de *B. hortorum*, 275 mâles de *B. lapidarius*, 410 mâles de *B. pascuorum* et 315 mâles de *B. pratorum*).



Figure 13: A: rayon de la collection de l'Umons contenant les *Bombus*; B: boîte de collection de l'IRSNB contenant des *Bombus hortorum*. Source: Xavier Van achter.

Par ailleurs, un autre jeu de données a été constitué pour *Bombus pascuorum* incluant la date précise de récolte. Il contient 169 mesures d'ouvrières. Ce jeu de donnée permettra de tester l'influence de la période de récolte des individus au cours de l'année sur la taille du corps car on sait que la taille du corps dépend de facteurs génétiques mais également de la quantité de nourriture reçu à l'état larvaire (Michener, 1974; Alford, 1975; Couvillon & Dornhaus, 2009). Hors au début de la colonie, la reine est seule pour réaliser toutes les tâches (*i.e.* soins des larves, pontes, butinage, ...) jusqu'à ce que les premières ouvrières émergent

(Sladen, 1912; Goulson, 2003). Donc la force de butinage est moins élevée ce qui pourrait entraîner un manque de nourriture pour les larves et ainsi diminuer la taille des premières ouvrières.

3. Mesure de la taille du corps

Afin d'estimer la taille du corps, la distance intertégulée (*i.e.* distance en millimètres entre les 2 tégulées situées aux points d'insertion des ailes (Figure 14A)) a été utilisée comme proxy. En effet elle est particulièrement corrélée à la taille du corps (Cane, 1987). Ce proxy permet également de ne pas abimer les individus, ce qui est très important pour le matériel de collection. Ces mesures ont été réalisées grâce à un pied à coulisse digital de marque Facom avec une précision de 0.01 mm (Figure 14B).

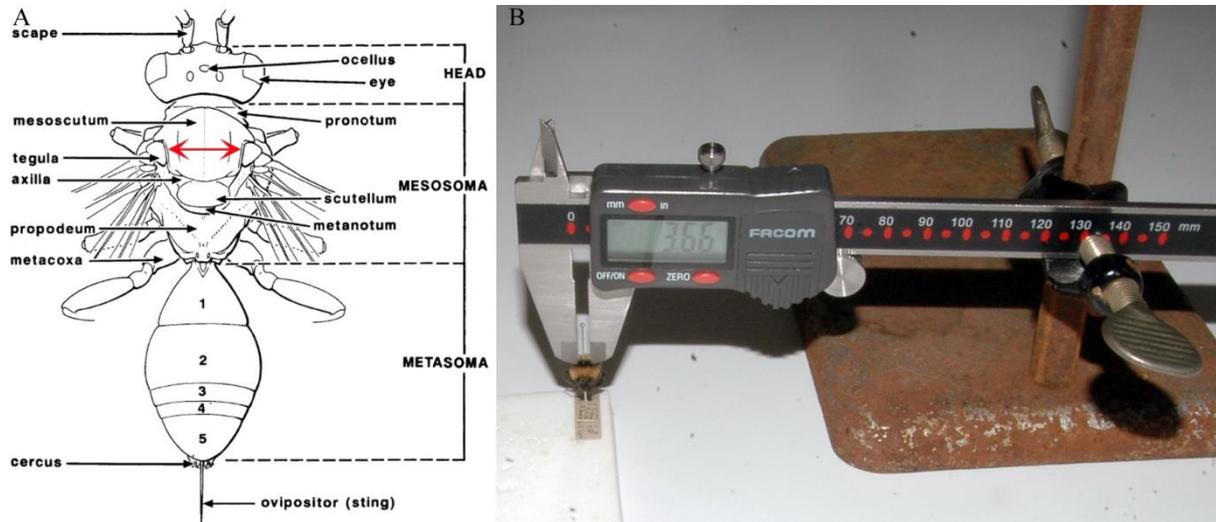


Figure 14: A: schéma d'un Apidae vu de dos ou l'on peut voir la distance intertégulée en rouge. Source: *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*, 1993; B: mesure de la distance intertégulée avec un pied à coulisse Facom digital. Source: Xavier Van achter.

4. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques effectuées lors de cette étude sont réalisées à l'aide du logiciel R version 3.4.2 (2017, <https://www.r-project.org>).

4.1. Influence de la température sur la taille

Après avoir vérifié la distribution normale des résidus (Test de Shapiro) et l'homoscédasticité (Test de Bartlett), une ANOVA est effectuée afin de tester l'effet des différentes températures sur la taille. Ensuite, des comparaisons multiples par paires (*i.e.* post-hoc tests, Tukey HSD) sont utilisées si une différence significative entre les différentes températures est détectée.

4.2. Variation de la taille au long d'une série temporelle

La normalité des résidus n'étant pas respectée, quelle que soit l'espèce étudiée, on a utilisé un modèle de distribution gamma et une fonction lien logit, ce qui est adapté pour l'analyse de données continues et non-normales. On a réalisé quatre modèles linéaires généralisés (fonction glm dans le package R « stats ») distincts avec la distance intertégulée comme variable dépendante et les années comme variable indépendante afin d'évaluer si la taille a été significativement modifiée au cours du siècle dernier.

De plus, afin de tester si le jour de collecte avait une influence sur la taille des ouvrières (*i.e.* des ouvrières plus grandes en début de saison), on a également réalisé un modèle linéaire généralisé avec la distance intertégulée comme variable dépendante et les jours de l'année comme variable indépendante.

Chapitre IV: résultats

1. Influence de la température sur la taille

La distance intertégulée varie de 4,18 à 5,46 mm pour le groupe à 21°C (ITD moyen = 4,85 mm), de 3,04 à 5,19 mm pour le groupe à 24°C (ITD moyen = 3,98 mm) et de 3,06 à 4,90 mm (ITD moyen = 4,02 mm) (Figure 15). Grâce au test de Shapiro, on peut observer que les résidus suivent la loi normale (p -value = 0,01504*).

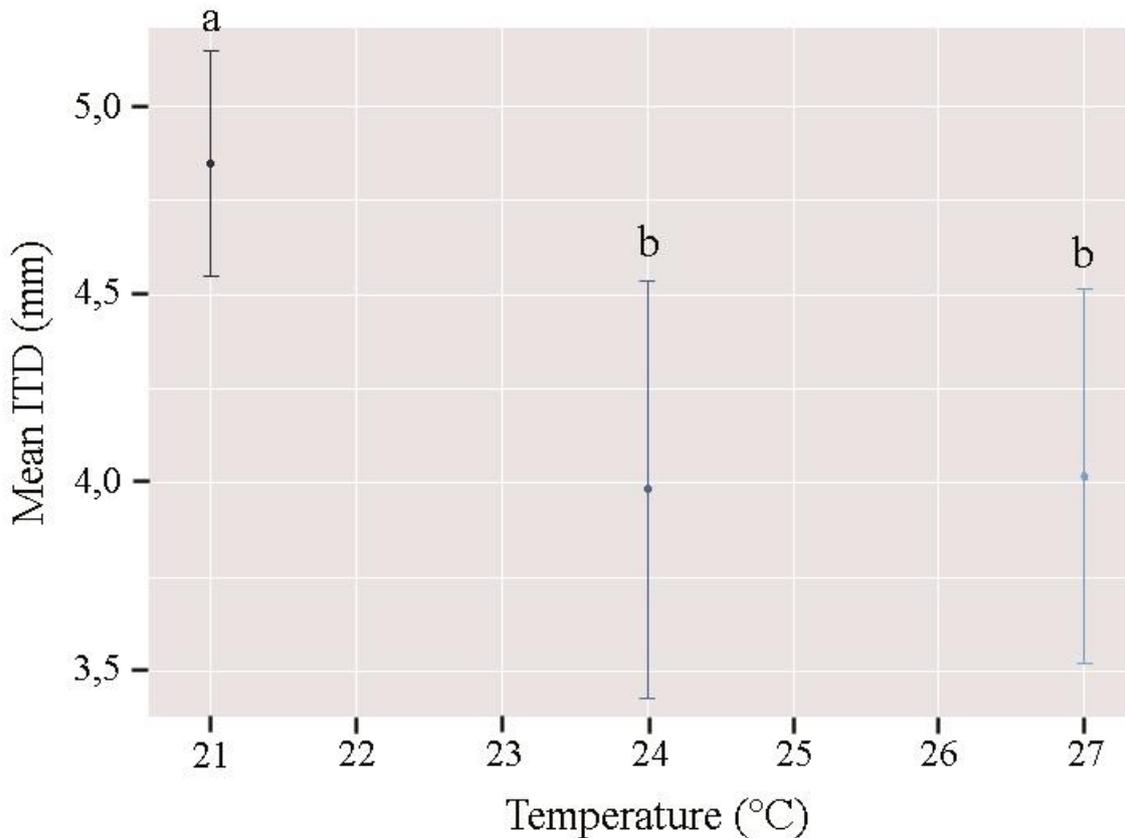


Figure 15: variation de la distance intertégulée en fonction de la température d'élevage.

L'ANOVA montre qu'au moins un des groupes est significativement différent des autres (p -value = $1,23e-13^{***}$) (Tableau 1).

Tableau 1: résultat de l'ANOVA réalisée sur les différents groupes de température. Df = degré de liberté, SumSq = Somme des carrés, MeanSq = Carré moyen, F value = valeur F et Pr(>F) = valeur de probabilité.

	Df	SumSq	MeanSq	F value	Pr(>F)
Temperature	1	17,22	17,223	66,82	1,23e-13 ***
Residuals	148	38,14	0,258		

Grâce au test post-hoc de Tukey, on peut voir que le groupe à 21°C est significativement plus grand que les deux autres groupes (p-value < 0,001***), tandis qu'aucune différence significative n'est observée entre les individus élevés à 24°C et 27°C (p-value = 0,93).

2. Variation de la taille au long d'une série temporelle

2.1. Les ouvrières

La distance intertégulée varie de 2,23 à 4,99 mm pour *B. hortorum* (ITD moyen = 3.67 mm), de 1,96 à 4,51 mm pour *B. pascuorum* (ITD moyen = 3,31 mm), de 2,43 à 4,57 mm pour *B. lapidarius* (ITD moyen = 3,34 mm) et de 2,39 à 4,07 mm pour *B. pratorum* (ITD moyen = 3,29). La distance intertégulée de *B. hortorum* a significativement augmenté durant ces cent dernières années (p-value = 0,000672***) (Figure 16A) de même que celle de *B. pascuorum* (p-value = 0,00665***) (Figure 16B). De plus, le coefficient de détermination pour *B. hortorum* est assez élevé ($R^2 = 0,333$), ce qui signifie que l'adéquation du modèle liant l'année et la taille est relativement forte (*i.e.* l'année est un facteur qui explique une bonne partie de la variation de la taille). Cependant, le coefficient de détermination pour *B. pascuorum* est plus faible ($R^2 = 0,12$) ce qui signifie que l'adéquation du modèle liant l'année et la taille est plus faible (Tableau 2).

En revanche, la distance intertégulée de *B. lapidarius* et *B. pratorum* n'ont pas significativement été modifiées au cours des cent dernières années (p-value = 0,8630 et 0,6096 respectivement) (Figure 16C et D).

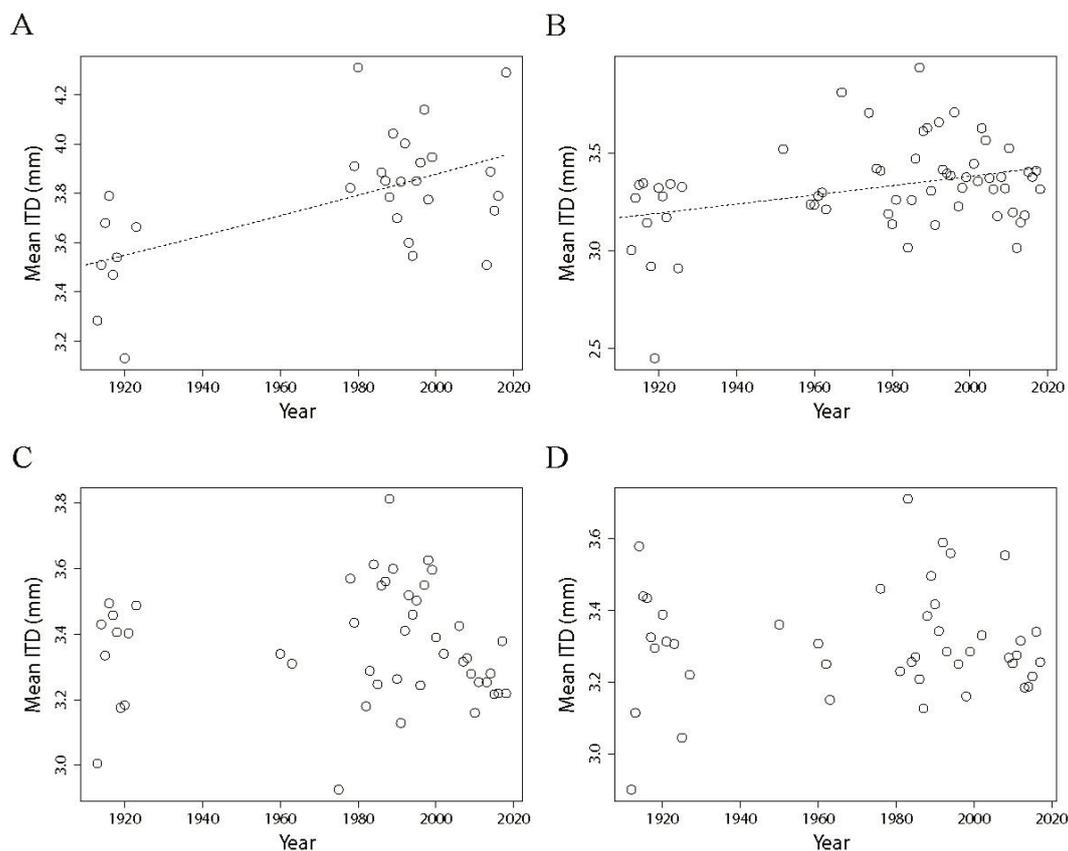


Figure 16: évolution de la taille des ouvrières de bourdons durant ces cent dernières années en Belgique. A: *B. hortorum* (p -value = 0,000672 ***). B: *B. pascuorum* (p -value = 0,00665***). C: *B. lapidarius* (p -value = 0,8630). D: *B. pratorum* (p -value 0,6096).

Tableau 2: résultats des 4 Glm pour l'évolution de la taille des ouvrières au cours de ce dernier siècle. Estimate = coefficient directeur, Std. Error = erreur type, t value = valeur t, $Pr(>|t|)$ = valeur de probabilité et R^2 = coefficient de détermination.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	R^2
<i>B. hortorum</i>					0,333
(Intercept)	-0,8589608	0,5717804	-1,502	0,144226	
année	0,0011071	0,0002895	3,824	0,000672 ***	
<i>B. pascuorum</i>					0,12
(Intercept)	-0,2174793	0,5040250	-0,431	0,66772	
année	0,0007178	0,0002550	2,815	0,00665 ***	
<i>B. lapidarius</i>					0
(Intercept)	1,138e+00	4,374e-01	2,601	0,0125 *	
année	3,835e-05	2,210e-04	0,174	0,8630	
<i>B. pratorum</i>					0,006
(Intercept)	1,002e+00	3,787e-01	2,646	0,0114 *	
année	9,875e-05	1,919e-04	0,514	0,6096	

De plus, la taille n'est pas significativement corrélée au jour de collecte des ouvrières de *B. pascuorum* (p-value = 0,162) (Figure 17 et Tableau 3). La distance intertégulée varie de 2,21 à 4,18 mm (ITD moyen = 3,22 mm)

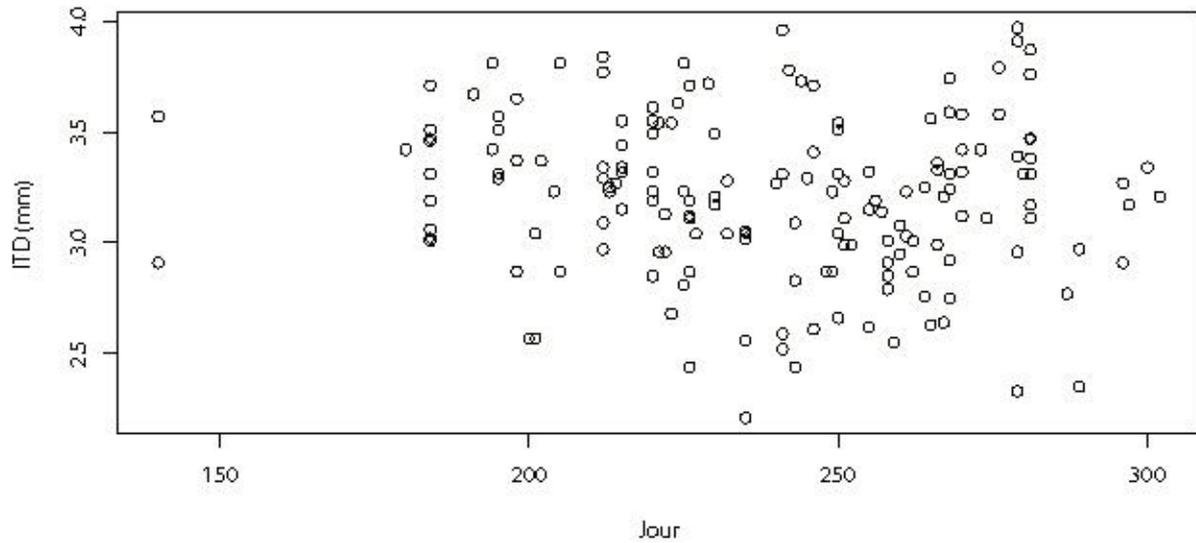


Figure 17: évolution de la taille des ouvrières de *B. pascuorum* au cours d'une année (p-value = 0,162).

Tableau 3: résultat de la Glm sur la relation entre la taille des ouvrières de *B. pascuorum* et le jour de collecte. Estimate = coefficient directeur, Std. Error = erreur type, t value = valeur t et Pr(>|t|) = valeur de probabilité.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1,2558817	0,0654890	19,177	<2e-16 ***
date	-0,0003819	0,0002719	-1,404	0,162

2.2. Les mâles

La distance intertégulée varie de 2,62 à 4,65 mm pour *B. hortorum* (ITD moyen = 3.75 mm), de 2,17 à 4,36 mm pour *B. pascuorum* (ITD moyen = 3,37 mm), de 2,54 à 4,55 mm pour *B. lapidarius* (ITD moyen = 3,50 mm) et de 2,23 à 3,88 mm pour *B. pratorum* (ITD moyen = 3,24). La distance intertégulée n'a pas significativement varié pour les mâles des quatre espèces de bourdons au cours de ce dernier siècle (p-value > 0,05 pour toutes les espèces) (Figure 18, Tableau 4).

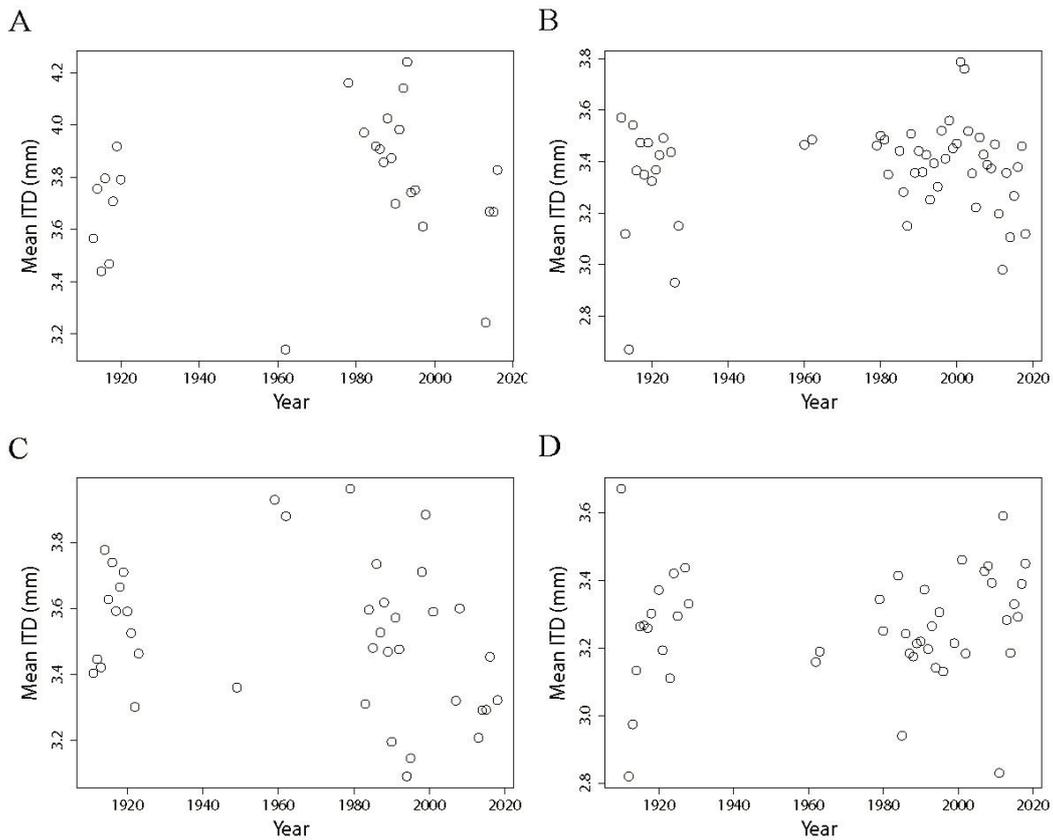


Figure 18: évolution de la taille des mâles de bourdons durant ces cent dernières années en Belgique. A: *B. hortorum* (p -value = 0.844). B: *B. pascuorum* (p -value = 0.3864). C: *B. lapidarius* (p -value = 0.10683). D: *B. pratorum* (p -value = 0.4778).

Tableau 4: résultats des quatre glm pour l'évolution de la taille des mâles de bourdons au cours de ce dernier siècle. Estimate = coefficient directeur, Std. Error = erreur type, t value = valeur t et $Pr(>|t|)$ = valeur de probabilité.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
<i>B. hortorum</i>				
(Intercept)	0,5916842	0,7014108	1,049	1,049
année	0,0003735	0,0003559	0,844	0,844
<i>B. pascuorum</i>				
(Intercept)	0,8631088	0,4032082	2,141	0,0369 *
année	0,0001782	0,0002040	0,873	0,3864
<i>B. lapidarius</i>				
(Intercept)	2,0863834	0,5010924	4,164	0,00018 ***
année	-0,0004209	0,0002547	-1,653	0,10683
<i>B. pratorum</i>				
(Intercept)	0,9029772	0,3900738	2,315	0,0253 *
année	0,0001417	0,0001978	0,716	0,4778

Chapitre V: discussion

1. Influence de la température sur la taille

Les prédictions de variation de la taille en fonction de la température de développement sont confirmées par ces résultats comme le prédit la règle de la taille-température (Angilletta & Dunham, 2003). Quand la température (*i.e.* 21°C) de développement diminue, la taille augmente. Ceci complète les résultats obtenus par Gérard et ses collègues (2018b) où ils avaient mis en évidence une diminution de la taille suite à une augmentation de la température (*i.e.* 30°C) de développement. Ce pattern a également été observé chez d'autres abeilles tels que *Osmia bicornis* (Radmacher & Strohm, 2010) ainsi que chez d'autres insectes tels que *Lycaena tityrus* (Karl & Fischer, 2008) et différentes espèces de drosophiles (David *et al.*, 1994; 2006). Cette variation de la taille en réponse à la variation de température dépend de plusieurs mécanismes. Karl et Fischer, (2008) ont montré que des mécanismes comportementaux et physiologiques peuvent produire cette réponse. Lorsque la température augmente, les larves consomment moins de nourriture et la digestion est moins efficace. Radmacher et Strohm (2010) pensent qu'il se produit des mécanismes similaires pour *O. bicornis* parce qu'ils ont remarqué que les larves ont mangé moins de nourriture et que selon la quantité de nourriture ingérée, la taille des adultes est plus petite. On a également remarqué vers la fin de l'élevage des colonies que la quantité de nourriture consommée et la masse de la colonie étaient moins élevées lorsque la température augmentait. Il semblerait donc que des mécanismes similaires se produisent aussi pour les bourdons. De plus, plusieurs études montrent que c'est pendant le dernier stade larvaire que le gain de masse déterminera la taille adulte (Kingsolver et Woods, 1997; Petersen *et al.*, 2000; Karl & Fischer, 2008), ce qui pourrait expliquer la différence de consommation et de masse des colonies seulement à la fin de notre élevage. Deux autres mécanismes physiologiques sont également influencés par la variation de température: la vitesse de développement (*i.e.* le temps entre les différents stades de vie) et le taux de croissance (*i.e.* augmentation de la taille générale) (Kingsolver & Huey, 2008). Quand la température augmente, la vitesse de développement augmente et le taux de croissance diminue. De plus, une étude récente a démontré que la variation de la taille suite à une variation de température dépend des mécanismes de contrôle endocrinien de la température (Davidowitz *et al.*, 2004). Ces processus régulent les habitudes alimentaires et le moment de la métamorphose, ce qui est en concordance avec les résultats des autres expériences.

Ensuite, on a remarqué que la taille ne varie pas significativement lorsque la variation de la température (*i.e.* 24 et 27°C) est légère par rapport à la température idéale d'élevage. Il semble y avoir un palier entre des températures d'élevage très faibles (*i.e.* 21°C) et très hautes (*i.e.* 30°C). Cela peut être dû à la capacité de thermorégulation de la colonie par les ouvrières adultes qui sont capables de tamponner, dans une certaine mesure, les variations de température extérieure (Southwick & Moritz, 1987; Weidenmüller, 2004). Ainsi, les variations de température subies par les larves seront plus faibles que les variations réelles de température de la salle d'élevage.

La règle de la taille-température est analogue à la règle de Bergmann (*i.e.* la taille du corps augmente lorsque la latitude augmente). Celle-ci s'applique à certains ectothermes mais les mécanismes expliquant ce pattern sont encore débattus de nos jours (Angilletta & Dunham, 2003). Suite à notre expérience, on pourrait penser que la température peut avoir une influence sur la taille en conditions naturelles. C'est le cas de certains bourdons qui suivent la règle de Bergmann (*e.g.* Peat *et al.*, 2005; Scriven *et al.*, 2016). Néanmoins, une étude récente a mis en évidence une taille supérieure des communautés de bourdons dans les régions les plus chaudes (Ramirez-Delgado *et al.*, 2016; Gérard *et al.*, 2018a). Ce pattern-ci suit la règle inverse de Bergmann qui dépendrait de la durée de la saison favorable (Chown & Gaston, 2010) et de la règle des ressources (McNab, 2010). Par conséquent, ces différences de pattern entre la règle de taille-température (*i.e.* conditions contrôlées) et ce que l'on observe en conditions naturelles peuvent être dues à la variation de différents facteurs. Premièrement, les colonies ont toutes une alimentation *ad libitum* en conditions contrôlées ce qui n'est pas forcément le cas dans la nature (Gérard *et al.*, 2018b). Ensuite, en conditions contrôlées, on travaille avec des températures constantes. À une température stressante, il n'y a jamais de moment où le stress diminue, ce qui peut avoir un impact beaucoup plus important qu'en conditions naturelles. En effet, Radmacher et Strohm (2011) ont testé en milieu contrôlé sur *O. bicornis* la différence entre des températures d'élevage constantes et des températures d'élevage fluctuantes de moyen égale aux températures constantes. Il en ressort que la température fluctuante a un impact beaucoup plus faible sur la taille. C'est beaucoup plus représentatif de ce qui se passe en conditions naturelles. Enfin, la diversité génétique des populations de nombreuses générations d'élevage peut être plus faible que celle des populations sauvages (Lainhart *et al.*, 2015), ce qui pourrait les rendre plus sensibles à la variation de la température.

2. Variation de la taille au long d'une série temporelle

2.1. Les ouvrières

Pour commencer, la taille de deux espèces (*i.e.* *B. hortorum* et *B. pascuorum*) a significativement augmenté. Il semblerait que le facteur majeur impactant leur taille est la perte d'habitat car la distance de butinage et la quantité de nourriture transportée dépendent de la taille (*i.e.* plus la taille est grande, plus la distance augmente et plus la quantité augmente) (Greenleaf *et al.*, 2007). Or de nos jours, la perte et la fragmentation d'habitat ne cessent d'augmenter en Belgique (EEA Report, 2011), ce qui augmente les distances à parcourir pour le butinage. De ce fait, les colonies produisant des ouvrières plus grandes semblent avoir un avantage sélectif. De plus, cela est en concordance avec les résultats obtenus sur les reines de *B. pascuorum* par Gérard et ses collègues (submitted). Enfin, les espèces en déclin pourraient être plus sensibles à ce phénomène que les espèces stables comme le montre une augmentation de la taille de *B. hortorum* plus élevée que pour *B. pascuorum*. Ce phénomène a déjà été observé chez les reines dans une étude précédente (Gérard *et al.*, submitted). Cet effet de la perte d'habitat a également été observé chez d'autres espèces d'abeilles tels que les abeilles de pelouses calcaires (Jauker *et al.*, 2009) ainsi que les abeilles du genre *Andrena* (Warzecha *et al.*, 2016). En revanche, les autres facteurs ne semblent pas avoir d'influence majeure sur leur taille. Premièrement, le réchauffement climatique semble ne pas être un facteur dominant de la modification de la taille chez les bourdons (*i.e.* celle-ci n'a pas diminué), comme suggéré dans certaines études sur des gradients latitudinaux. La modification de la taille de ces deux espèces suit plutôt la règle inverse de Bergmann (*e.g.* Ramirez-Delgado *et al.*, 2016; Gérard *et al.*, 2018a). Concernant la diète, la quantité de ressources a diminué suite à la perte d'habitat mais cela semble ne pas être un facteur majeur influençant la taille du corps dans ce cas. En effet, alors que la quantité de ressources disponibles a diminué au cours du dernier siècle (Goulson *et al.*, 2015), la taille a augmenté. L'explication viendrait plutôt du fait que la diminution de la quantité de nourriture disponible impacte la densité de la population (Robinson and Redford, 1986) comme pour *B. hortorum* qui est en déclin (Vray, 2018). Robinson and Redford (1986) ont mis en évidence que la densité d'une population dépend de la quantité de nourriture disponible (*i.e.* de la quantité de nourriture nécessaire par rapport à la taille du corps). A côté de la quantité, la qualité semble ne pas avoir changé puisque la richesse en protéines n'a pas été modifiée entre la diète passée (1950) et de nos jours (2004-2005) des bourdons, même en prenant en compte la disparition de certaines plantes hôtes et l'apparition de nouvelles (Roger *et al.*, 2016). Quant aux

nouveaux parasites et la compétition avec les espèces introduites, ils ne semblent pas avoir un impact majeur sur la taille ou du moins ils modèrent l'augmentation de celle-ci.

Ensuite, la taille n'a pas varié significativement pour les deux autres espèces (*i.e.* *B. lapidarius* et *B. pratorum*). Pour ces deux espèces, le réchauffement climatique, le changement de diète (*i.e.* diminution de la qualité et ou la quantité), le parasitisme et la compétition pour la nourriture qui tendent à diminuer la taille semblent ne pas avoir un impact majeur sur la taille. Cependant, la perte d'habitat et la saisonnalité (*i.e.* augmentation de la durée de la saison favorable suite au réchauffement climatique) qui tendent à augmenter la taille semblent également ne pas avoir un impact majeur sur la taille de ces deux espèces. Cela peut être dû à une variation trop faible des différents facteurs et donc non stressant ou il se peut que l'impact de l'ensemble des facteurs se résulte par une taille stable puisque certains tendent à faire varier la taille dans des sens opposés. En revanche, une augmentation significative de la taille des reines de *B. pratorum* et *B. lapidarius* a été mise en évidence par Gérard et ses collègues (submitted). Cela peut être dû à la synergie de deux traits d'histoire de vie des reines qui les rendent plus sensibles à la sélection durant leur phase solitaire: l'hibernation et la recherche d'un nid. Les plus grandes reines seraient positivement sélectionnées car elles peuvent mieux surmonter la phase d'hibernation et avoir accès à plus de ressources à la fin de celle-ci. Cela est important car au printemps elles doivent rechercher un endroit pour fonder un nid. Or la perte d'habitat augmente beaucoup de nos jours (EEA Report, 2011), ce qui allonge les distances à parcourir pour trouver un nid, traduisant l'importance d'avoir plus de ressources et d'être plus grandes pour rechercher un nid à la sortie de l'hibernation (Greenleaf *et al.*, 2007). Une autre raison qui peut également expliquer cette différence de variation de la taille entre les reines et les ouvrières est le fait que la taille semble être un trait morphologique peu héritable chez les hyménoptères (Tepedino *et al.*, 1984).

Finalement, chez *B. pascuorum*, la période de collecte ne semble pas influencer la taille dans notre expérience (*i.e.* la taille des ouvrières ne semble pas liée à la période de récolte). Mais les autres espèces se comportent peut être différemment, ce qui reste à être exploré afin de voir si elles suivent également ce pattern. Plusieurs explications peuvent confirmer que la période n'influence pas la taille. Premièrement, cela peut être dû au fait que c'est plutôt les ouvrières de grandes tailles qui butinent et les petites ouvrières qui restent dans la colonies pour donner les soins nécessaires aux larves (Richards, 1946; Goulson *et al.*, 2002; Jandt & Dornhaus, 2009). Or quand on collecte, on attrape que les butineuses (*i.e.* les plus

grandes ouvrières). Une autre raison qui peut expliquer cette indépendance entre la taille et la période de collecte est le fait qu'une colonie de bourdons produit une variété de taille chez les ouvrières tout au long de sa vie (Couvillon *et al.*, 2010). De plus, dans l'expérience sur *B. impatiens* de Couvillon et ses collègues (2010), les colonies étaient nourries *ad libitum* et contrairement à ce qu'on pensait (*i.e.* la taille moyenne augmente avec l'âge de la colonie), ils ont remarqué que la taille moyenne est stable de manière générale mais que pour certaines colonies elle a diminué avec l'âge de la colonie. Ceci montre que la production de petites ouvrières n'est pas le résultat d'une force de butinage insuffisante (Couvillon *et al.*, 2010). Deux explications sont proposées à la variation de la taille au sein d'une colonie. Premièrement, cela peut résulter d'une répartition spatiale des ouvrières: les ouvrières ont tendance à se concentrer au centre de la colonie ce qui engendre un nourrissage des larves plus important au centre de la colonie. En conséquence, des grandes ouvrières seront produites au centre de la colonie et des petites ouvrières seront produites en périphérie (Couvillon & Dornhaus, 2009; Jandt & Dornhaus, 2009). La seconde explication au polymorphisme est le compromis entre la qualité de l'ouvrière (dépend de la taille) et le coût en énergie. Les petites ouvrières demandent moins d'énergie mais restent dans la colonie car elles butinent moins bien et inversement pour les grandes ouvrières (Couvillon *et al.*, 2010). Enfin, ce polymorphisme chez les ouvrières pourrait expliquer la variation de la taille du simple au double dans nos jeux de données.

2.2. Les mâles

Aucune tendance à la diminution de la taille n'a été observée chez les mâles. Cependant, leur taille n'a pas non plus augmenté, elle est restée stable pour chacune des quatre espèces étudiées. Les mâles ne semblent donc pas avoir subi les mêmes pressions de sélection sur la taille que les ouvrières. Cela est sûrement dû aux traits d'histoire de vie différents (Michener, 2007). Les mâles n'ont pas besoin de voyager entre les différentes zones d'habitat contrairement aux femelles qui doivent récolter de la nourriture pour la colonie. En effet, les mâles font juste leur parade nuptiale pour s'accoupler avec les reines (Lloyd, 1981). La fragmentation et la perte de l'habitat n'ont donc probablement pas exercé une sélection en faveur d'individus plus grands au cours du dernier siècle.

Chapitre VI: conclusion

Pour conclure cette étude, les facteurs qui influencent la taille chez les bourdons sont probablement nombreux et selon les espèces ou les conditions, le facteur prépondérant de la modification de taille peut différer. Par exemple, la réponse de la taille à cette variation dépend de l'espèce (*e.g.* *B. hortorum* qui est une espèce en déclin, semble plus sensible que *B. pratorum* qui est une espèce stable). Tout cela rend difficile l'identification du ou des facteurs principaux qui engendrent des modifications de la taille. Même si en conditions contrôlées, la température a un impact important sur la taille, il semblerait que la perte d'habitat soit le facteur principal qui a influencé la modification de la taille des bourdons en Belgique ces dernières décennies en provoquant une augmentation de celle-ci. On a également pu remarquer que la sélection pouvait potentiellement dépendre du sexe (*i.e.* la taille des mâles est stable pour toutes les espèces tandis que la taille des reines et des ouvrières a augmenté pour certaines espèces) et de la caste (*i.e.* les reines sont plus sensibles à la perte d'habitat dû à leur phase solitaire que les ouvrières).

Chapitre VII: perspectives

Dans un premier temps, il serait intéressant d'étendre l'étude à d'autres espèces de bourdons pour voir si d'autres patterns apparaissent. Il serait également intéressant d'étendre l'étude à d'autres genres d'abeilles aux traits d'histoire de vie différents (*i.e.* la socialité, la nidification, ...).

Dans un second temps, les interactions du pollinisateur et de la fleur dépendent de la taille de ceux-ci. La taille de certains pollinisateurs ayant changé, il serait intéressant de voir si la taille des fleurs a varié également et si cette variation suit celle des pollinisateurs. Cela est important car l'efficacité de la pollinisation pour la plante et de la récolte des ressources pour le pollinisateur dépendent de la taille de ceux-ci. Cela permettrait de voir s'il y a une coévolution entre le pollinisateur et la fleur.

Enfin, il serait intéressant de mettre au point une expérience en conditions contrôlées si cela est réalisable, permettant de tester la corrélation entre la perte d'habitat et la taille car en conditions naturelles, beaucoup d'autres facteurs peuvent varier et influencer la taille. Ceci permettrait de confirmer nos résultats et de quantifier l'impact de la fragmentation par rapport aux autres facteurs.

Chapitre VIII: bibliographie

Alford, D.V. (1975) Bumblebees. Davis-Poynter, London, U.K.

Anderson, B., Pauw, A., Cole, W. W., & Barrett, S. C. H. (2016). Pollination, mating and reproductive fitness in a plant population with bimodal floral-tube length. *Journal of Evolutionary Biology*, 29, 1631–1642.

Anderson, B., Terblanche, J. S., & Ellis, A. G. (2010). Predictable patterns of trait mismatches between interacting plants and insects. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 204.

Angilletta, M.J. & Dunham, A.E. (2003) The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. - *Am. Nat.* 162: 333-342.

Angilletta, M.J., Steury, T.D. & Sears, M.W. (2004) Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle. - *Integr. Comp. Biol.* 44: 498-509.

Ascher, J.S. & Pickering, K. (2018) Discover Life bee species guide and world checklist. <http://www.discoverlife.org/mp/20q?search=Apoidea>

Ashton, K. G., Tracy, M. C. and Queiroz, A. (2000) Is Bergmann's rule valid for mammals? *Am. Nat.* 156:390–415.

Atkinson, D. & Sibly, R. (1997) Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. - *Trends Ecol. Evol.*, 12: 235-239.

Atkinson, D. (1994) Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? - *Adv. Ecol. Res.*, 25: 1-58.

Azevedo, R.B.R., James, A.C., McCabe, J. & Partridge, L. (1998) Latitudinal variation of wing : thorax ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 52, 1353-1362.

Banaszak-Cibicka, W., Fliszkiewicz, M., Langowska, A., Żmihorski, M. (2017) Body size and wing asymmetry in bees along an urbanization gradient. *Apidologie* DOI: 10.1007/s13592-017-0554-y

Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D. & Matthews, T.J. (2011) Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PLOS ONE*, 6, e23459.

Berggren, A. (2005) Effect of propagule size and landscape structure on morphological differentiation and asymmetry in experimentally introduced Roesel's bush-crickets. *Conservation Biology*, 19, 1095-1102.

Bergmann C. (1847) Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 1847; 1: 595-708.

Bernardou, A., Demares, F., Couret-Fauvel, T., Sandoz, J.C. & Gauthier, M. (2009) Effect of fipronil on side-specific antennal tactile learning in the honeybee. *Journal of Insect Physiology*, 55, 1099-1106.

Beukeboom, L.W. (2018) Size matters in insects – an introduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 166: 2–3

Blanckenhorn, W.U. & Demont, M. (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? - *Integr. Comp. Biol.* 44, 413-424.

Blanckenhorn, W.U. & Demont, M. (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? - *Integr. Comp. Biol.* 44, 413-424.

Blanckenhorn, W.U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *Quart. Rev. Biol.*, 75: 385–407.

Blois, J.L., Feranec, R.S. & Hardy, E.A. (2008) Environmental influences on spatial and temporal patterns of body-size variation in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Journal of Biogeography*, 35, 602-613.

Bonner, J. T. (1988) *The evolution of complexity*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Bowman, J., Cappuccino, N., Fahrig, L. (2002) Patch size and population density: the effect of immigration behavior. *Conserv. Ecol.* 6:9

Brown M.J.F. & Paxton R.J. (2009) The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*, 40, 410–416.

Cane, J.H. (1987) Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). - *J. Kans. Entomol. Soc.* 60: 145-147.

- Charreton, M., Decourtye, A., Henry, M., Rodet, G., Sandoz, J-C., Charnet, P. & Collet, P. (2015) A Locomotor Deficit Induced by Sublethal Doses of Pyrethroid and Neonicotinoid Insecticides in the Honeybee *Apis mellifera*. Plos One, 10, e01144879.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2010) Body size variation in insects : a macroecological perspective. Biological Reviews, 85, 139-169.
- Couvillon, M.J. & Dornhaus, A. (2009) Location, location, location: larvae position inside the nest is correlated with adult body size in worker bumble bees (*Bombus impatiens*). Proceedings of the Royal Society B, 276, 2411–2418.
- Couvillon, M.J., Jandt, J.M., Duong, N. and Dornhaus, A. (2010) Ontogeny of worker body size distribution in bumble bee (*Bombus impatiens*) colonies. Ecological Entomology (2010), 35, 424–435
- Cushman, J.H., Lawton, J.H. & Manly, B.F.J. (1993) Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. - Oecologia 95: 30-37.
- David, J.R., Legout, H. & Moreteau, B. (2006) Phenotypic plasticity of body size in a temperate population of *Drosophila melanogaster* : when the temperature-size rule does not apply. Journal of Genetics, 85, 9-23.
- David, J.R., Moreteau, B., Gauthier, J.R., Pétavy, G., Stockel, J. & Imasheva, A. (1994) Reaction norms of size characters in relation to growth temperature in *Drosophila melanogaster* : an isofemale lines analysis. Genetic Selection and Evolution, 26, 229-251.
- Davidowitz G, D'Amico LJ, Nijhout HF (2004) The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size. Evol Ecol Res 6:49–62.
- Di Prisco, G., Cavaliere, V., Annoscia, D., Varricchio, P., Caprio, E., Nazzi, F., Gargiulo, G. & Pennacchio, F. (2013) Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 10, 18466-18471.
- Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Gemmill, N.J., Ewers, R.M. (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. Trends in Ecology and Evolution, 22, 489-496.

Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Gemmell, N.J., Ewers, R.M. (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 489-496.

Drossart, M., Michez, D. & Vanderplanck, M. (2017) Invasive plants as potential food resource for native pollinators: A case study with two invasive species and a generalist bumble bee. *Scientific Reports*, 7:16242.

Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–75

Entling, W., Schmidt, M.H., Bacher, S., Brandl, R. & Nentwig, W. (2007) Niche properties of Central European Spiders : shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 440-448.

European Environment Agency Annual report 2011 and Environmental statement 2012 (2012) — 100 pp.

Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *J. Wildl. Manage.* 61:603-10

Fahrig, L. (2002) Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecol. Appl.* 12:346-53

Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 2003. 34: 487-515

Findlay, C.S, Houlihan, J. (1997) Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conser. Biol.* 11:1000-9

Flather, C.H., Bevers, M. (2002) Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *Am. Nat.* 159:40-56

Forrest, J.R., Thorp, R.W., Kremen, C. & Williams, N.M. (2015) Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology*, 52, 706-715.

Gerard, M., Martinet, B., Maebe, K., Smagghe, G., Vereecken, N., Rasmont, P., Michez, D. (submitted) Too big to fail: shifts in bumblebee size over the last century. *Global Change Biology*

Gérard, M., Michez, D., Debat, V., Fullgrabe, L., Meeus, I., Piot, N., Sculfort, O., Vastrade, M., Smaaghe, G., Vanderplanck, M. (2018b) Stressful conditions reveal decrease in size, modification of shape but relatively stable asymmetry in bumblebee wings. Accepted, *Scientific Reports*

Gérard, M., Vanderplanck, M., Franzen, M., Kulhmann, M., Potts, S.G., Rasmont, P., Schweiger, O., Michez, D. (2018a) Patterns of size variation in bees at a continental scale : does Bergmann's rule apply ? *Oikos*. doi :10.1111/oik.05260.

Gibbs, J.P. (2001) Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biol. Conserv.* 100:15-20

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A. & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution : disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, 17, 167-168.

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A. & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution : disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, 17, 167-168.

Gillooly, J.F. ; Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. & Charnov, E.L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293, 2248-2251.

Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347:1255957.

Goulson, D. & Sparrow, K.R. (2008) Evidence for competition between honeybees and bumblebees ; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation*, 13, 177-181.

Goulson, D. (2003) *Bumblebees – Behaviour and Ecology*. Oxford University Press, Oxford, U.K.

Goulson, D. (2010) *Bumblebees : Behaviour, Ecology, and Conservation*. Second Edition, Oxford University Press, New York, Hardback, 317 pp.

Goulson, D., Lye, G.C. & Darvill, B. (2008) Decline and conservation of Bumble Bees. *Annual Review of Entomology*, 53, 191-208.

Goulson, D., Peat, J., Stout, J.C., Tucker, J., Darvill, B., Derwent, L.C. et al. (2002) Can alloethism in workers of the bumblebee, *Bombus terrestris*, be explained in terms of foraging efficiency? *Animal Behaviour*, 64, 123–130.

Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153:589-596.

Harder L.D. (1983) Functional differences of the proboscides of the short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). *Can. J. Zool.* 61, 1580–1586.

Harder, L. D. (1985). Morphology as a predictor of flower choice by bumble bees. *Ecology*, 66, 198–210.

Heinrich, B. (1975) Thermoregulation in Bumblebees II. Energetics of Warm-up and Free Flight. *Journal of comparative Physiology*, 96, 155-166.

Heinrich, B. (1979). *Bumblebee Economics*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 245pp.

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S. & Decourtye, A. (2012) A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees. *Science*, 336, 348-350.

Hill, A.M. and Lodge, D.M. (1999) Replacement of Resident Crayfishes by an Exotic Crayfish: The Roles of Competition and Predation. *Ecological Applications*, 9(2), 1999, pp. 678-690

Hill, J.K., Thomas, C.D. & Blakeley, D.S. (1999) Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range. *Oecologia*, 121, 165-170.

Hinsley, S.A., Bellamy, P.E., Newton, I., Sparks, T.H. (1995) Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments. *J. Avian Biol.* 26:94-104

IPCC (2013) Climate change 2013 : the physical science basis. Contrib. Working Group I to 5th Assess. Rep. Of the Intergovernmental Panel on Climate Change ? Cambridge University Press.

James, F.C. (1970) Geographic size variation in birds and its relationship to climate. - Ecology. 51: 385-390.

Jandt, J. & Dornhaus, A. (2009) Spatial organization and division of labor in the bumble bee, *Bombus impatiens*. Animal Behaviour, 77, 641–651.

Jauker, F., Diekötter, T., Schwarzbach, F. & Wolters, V (2009) Pollinator dispersal in an agricultural matrix : opposing responses in wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. Landscape Ecology, 24, 547-555.

Karl, I. & Fischer, K. (2008) Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle. Oecologia (2008) 155:215–225.

Kingsolver JG, Woods HA (1997) Thermal sensitivity of growth and feeding in *Manduca sexta* caterpillars. Physiol Zool 70:631–638.

Kingsolver, J.G. & Huey, R.B. (2008) Size, temperature, and fitness : three rules. Evolutionary Ecology Research, 10, 251-268.

Kingsolver, J.G. & Huey, R.B. (2008) Size, temperature, and fitness. - Evol. Ecol. Res. 10: 251-268.

Kingsolver, J.G., Diamond, S.E. & Buckley, L.B. (2013) Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. Functional Ecology, 27, 1415-1423.

Lainhart, W., Bickersmith, S.A., Moreno, M., Rios, C.T., Vinetz, J.M. & Conn, J.E. (2015) Changes in Genetic Diversity from Field to Laboratory during Colonization of *Anopheles darlingi* Root (Diptera : Culicidae). American Journal of Tropical Medicine and Hygiene, 93, 998-1001.

Law, B.S., Dickman, C.R. (1998) The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. Biodivers. Conserv. 7:323–33

- Lhomme, P., Sramkova, A., Kreuter, K., Lecocq, T., Rasmont, P., Ayasse, M. (2013) A method for year round rearing of cuckoo bumblebees (Hymenoptera: Apoidea: *Bombus* subgenus *Psithyrus*). Ann. Soc. Entomol. Fr. 49 (1), 117-125.
- Lloyd, J.E., (1981) Sexual Selection: Individuality, Identification, and Recognition in a Bumblebee and Other Insects. The Florida Entomologist, Vol. 64, No. 1, pp. 89-118.
- Loken, A. (1973) Studies on Scandinavian Bumblebees (Hymenoptera ; Apidae). Norsk entomologisk Tidsskrift, 20, 1-218.
- Lomolino, M.V. and Perault, D.R. (2007) Body Size Variation of Mammals in a Fragmented, Temperate Rainforest. Conservation Biology Volume 21, No. 4, 1059-1069
- Maebe, K., Meeus, I., Vray, S., Claeys, T., Dekinck, W., Boevé, J-L., Rasmont, P., Smagghe, G. (2016) A century of temporal stability of genetic diversity in wild bumblebees. Scientific Reports, 6, doi 10.1038/srep3829.
- Maron, J.L. & Vila, M. (2001) When do herbivores affect plant invasion ? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. Oikos, 95, 361-673.
- Mayr, E. (1956) Geographical character gradients and climatic adaptation. - Evolution, 10: 105-108.
- McNab, B. K. (1980) Food habits, energetics, and the population biology of mammals. Am. Nat. 116:106-124.
- McNab, N.B. (2010) Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered : a resource rule. Oecologia, 164, 13-23.
- Michener, C. D. (2007). The bees of the world (2. ed). Baltimore : Johns Hopkins Univ. Press.
- Michener, C.D. (1974) The Social Behaviour of the Bees. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Millien, V., Lyons, S., Olson, L., Smith, F., Wilson, A.L. & Yom-Tov, Y. (2006) Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. - Ecol. Lett. 9: 853-869.
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D. (2013) *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. J Pest Sci (2014) 87:1–16

Morandin, L.A. & Winston, M.L. (2005) Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications*, 15, 871-881.

Mossberg B. & Cederberg B. (2012) Hulor i Sverige : 40 arter att älska och förundras över. *Bonnier Fakta*. pp. 191

Nazzi, F. & Le Conte, Y. (2016) Ecology of *Varroa destructor*, The Major Ectoparasite of the Western Honey Bee, *Apis mellifera*. *Annual Review of Entomology*, 61, 417-432.

Nylin, S. & Svärd, L. (1991) Latitudinal patterns in the size of European butterflies. - *Holarctic Ecol.* 14: 192-202.

O’Gorman, E.J., Pichler, D.E., Adams, G. & Benstead, J.P. (2012). Impacts of warming on the structure and functioning of aquatic communities: individual- to ecosystem-level responses. - *Adv. Ecol. Res.* 47: 81-176.

Peat J, Darvill B, Ellis J, Goulson D. (2005) Effects of climate on intra- and interspecific size variation in bumble-bees. *Funct. Ecol.* 2005; 19: 145-151.

Peat J, Darvill B, Ellis J, Goulson D. Effects of climate on intra- and interspecific size variation in bumble-bees. *Funct. Ecol.* 2005; 19: 145-151.

Pedlar, J.H., Fahrig, L., Merriam, H.G.(1997) Raccoon habitat use at two spatial scales. *J. Wildl. Manage.* 61:102-12

Perrin, N. (1988) Why are offspring born larger when it is colder? Phenotypic plasticity for offspring size in the cladoceran *Simocephalus vetulus* (Müller). *Funct. Ecol.* 2:283–288.

Persson, L. (1985) Asymmetrical Competition: Are Larger Animals Competitively Superior? *The American Naturalist* Vol. 126, No. 2 (Aug., 1985), pp. 261-266 (6 pages).

Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. & Warren, P.H. (2008) Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 4191-4196.

Peters, R. H. (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.

Petersen C, Woods HA, Kingsolver JG (2000) Stage-specific effects of temperature and dietary protein on growth and survival of *Manduca sexta* caterpillars. *Physiol Entomol* 25:35–40.

- Polidori, C. & Nieves-Aldrey, J.L. (2015) Comparative morphology in queens of invasive and native Patagonian bumblebees (Hymenoptera : *Bombus*). *Comptes Rendus Biologies*, 338, 126-133.
- Pope, S.E., Fahrig, L., Merriam, H.G. (2000) Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* 81:2498-508
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W.E. (2010) Global pollinator declines : Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 345-353.
- Prys-Jones O.E. (1982) Ecological studies of foraging and life history in bumblebees. Ph.D. thesis, Cambridge University.
- Pyke, G.H., Thomson, J.D., Inouye, D.W. & Miller, T.J. (2016) Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. *Ecosphere*, 7, e01267.
- Pyke, G.H., Thomson, J.D., Inouye, D.W. & Miller, T.J. (2016) Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. *Ecosphere*, 7, e01267.
- Radmacher, S. & Strohm, E. (2010) Factors affecting offspring body size in the solitary bee *Osmia bicornis* (Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie*, 41, 169-177.
- Radmacher, S. & Strohm, E. (2011) Effects of constant and fluctuating temperatures on the development of the solitary bee *Osmia bicornis* (Hymenoptera: Megachilidae). *Apidologie*, Springer Verlag, 2011, 42 (6), pp.711-720.
- Ramirez-Delgado, V.H., Sanabria-Urban, S., Serrano-Meneses, M.A. & Cueva Del Castillo, R. (2016) The converse to Bergmann's rule in bumblebees, a phylogenetic approach. *Ecology and Evolution*, 6, 6160-6169.
- Rasmont, P. & Iserbyt, S. (2014) Atlas of the European bees : genus *Bombus*, second edition. STEP Project Atlas Hymenoptera, Mons, Belgium.
- Rasmont, P. & Mersch, P. (1988) Première estimation de la dérive faunique chez les bourdons de la Belgique (Hyménoptera, Apidae). *Annales de la Société Royale zoologique de Belgique*, 10. p-p.

- Rasmont, P. (1988) Monographie écologique et zoographique des bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). PhD Thesis, Mons University, Mons, Belgium.
- Rasmont, P., Coppée, A., Michez, D., De Meulemeester, T. (2008) An overview of *Bombus terrestris* (L. 1758) subspecies (Hymenoptera: Apidae). *Annales de la Société Entomologique de France* 44:243-250.
- Rasmont, P., Franzen, M., Lecocq, T., Harpke, A., Roberts, S.P.M., Biesmeijer, J.C. et al. (2015) Climatic Risk and Distribution Atlas of European Bumblebees. *Biorisk*, 10, 246pp.
- Richards, O.W. (1946) Observations on *Bombus agrorum* (Fabricius) (Hymen., Bombinae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 21, 66–71.
- Robinson, J.G. and Redford, K.H. (1986) Body Size, Diet, and Population Density of Neotropical Forest Mammals. *Am. Nat.* 1986. Vol. 128, pp. 665-680.
- Roff, D.A. (2002) *Life History Evolution*. Sunderland, MA : Sinauer Associates.
- Roger, N. (2016) Impact of floral resources drift on bumble bees : Host-plant choices, colony development and immune system. PhD thesis, Université de Mons, Mons, 299 p.
- Roseler, P.F. (1985) A technique for year-round rearing of *Bombus terrestris* (Apidae, Bombini). *Colonies in captivity. Apidologie* 16, 165-170
- Roulston, T.H. & Cane, J.H. (2002) The effect of pollen protein concentration on body size in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Apiformes). *Evolutionary Ecology*, 16, 49-65.
- Rundlöf, M., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., Fries, I., Hederström, V., Herbertsson, L., Jonsson, O., Klatt, B.K., Pedersen, T.R., Yourstone, J., Smith, H. G. (2015) Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature*, 521, 77-80.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O’Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., Weller, S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2001. 32:305–32
- Sanchez-Bayo, F. & Goka, K. (2014) Pesticide residues and bees – a risk assessment. *Plos One* 9, e94482.

Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., Albrecht, M., Beil, M., Benadi, G., Blüthgen, N., Bruelheide, H., Böhin-Gaese, K., Dehling, D.M., Dormann, C.F., Exeler, N., Farwig, N., Harpke, A., Hickler, T., Kratochwil, A., Kulhmann, M., Kühn, I., Michez, D., Mudri-Stojnic, S., Plein, M., Rasmont, P., Schwabe, A., Settele, J., Vujic, A., Weiner, C.N., Wiemers, M. & Hof, C. (2016) Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature communications*, 7, doi :10.1038/ncomms13965.

Schweiger, O., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P.E., Klotz, S., Kühn, I., Moora, M., Nielsen, A., Ohlemüller, R., Petanidou, T., Potts, S.G., Pysek, P., Stout, J.C., Sykes, M.T., Tscheulin, T., Vila, Montserrat, Walther, G-R, Westphal, C., Winter, M., Zobel, M. & Settele, J. (2010) Multiple stressors on biotic interactions : how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*, 85, 777-795.

Scriven, J.J., Whitehorn, P.R., Goulson, D. & Tinsley, M.C. (2016) Bergmann's Body Size Rule Operates in Facultatively Endothermic Insects: Evidence from a Complex of Cryptic Bumblebee Species. - *Plos One*, doi:10.1371/journal.pone.0163307.

Scriven, J.J., Whitehorn, P.R., Goulson, D. & Tinsley, M.C. (2016) Bergmann's Body Size Rule Operates in Facultatively Endothermic Insects: Evidence from a Complex of Cryptic Bumblebee Species. - *Plos One*, doi:10.1371/journal.pone.0163307.

Shelomi, M. (2012) Where are we now? Bergmann's Rule Sensu Lato in Insects. - *Am. Nat.* 180: 511-519.

Sheridan, J.A. & Bickford, D. (2011) Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, 1, 401-406.

Sih, A., Bell, A.M. & Kerby, J.L. (2004) Two stressors are far deadlier than one. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 247-276.

Sladen, F.W.L. (1912) *The Humble-Bee*. Macmillan and Co., London, U.K.

Solis-Montero, L., & Vallejo-Marin, M. (2017). Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism. *Ecology and Evolution*, 7, 2706–2715.

Southwick, E.E. & Moritz, R.F.A. (1987) Social control of air ventilation in colonies of honey bees, *Apis mellifera*. *Journal of Insect Physiology*, 33, 623-626.

Southwick, E.E. & Moritz, R.F.A. (1987) Social control of air ventilation in colonies of honey bees, *Apis mellifera*. *Journal of Insect Physiology*, 33, 623-626.

Stearns, S. C. and Koella, J. C. (1986) The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: Predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40:893–913.

Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardt, T. (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83, 1421-1432.

Stillwell, R.C., Morse, G.E., Fox, C.W. (2007) Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Am. Nat.* 2007; 170: 358-369.

Suzaki Y, Katsuki M, Miyatake T & Okada Y (2013) Male courtship behavior and weapon trait as indicators of indirect benefit in the bean bug. *Riptortus pedestris*. *PLoS ONE* 8:e83278.

Taylor, P.D. & Merriam, G. (1995) Wing morphology of a forest damselfly is related to landscape structure. *Oikos*, 73, 43-48.

Tepedino, V.J., Thompson, R., Torchio, P.F., (1984) Heritability for size in the megachilid bee *Osmia lignaria propinqua* cresson. *Apidologie*, 1984, 15 (1), 83-88.

Teplitsky, C. & Millien, V. (2014) Climate warming and Bergmann's rule through time : is there any evidence ? *Evolutionary Applications*, 7, 156-168.

Thompson, H.M., (2001) Assessing the exposure and toxicity of pesticides to bumblebees (*Bombus* sp.). *Apidologie* 32 (2001) 305–321.

tone, G.N. (1993) Endothermy in the solitary bee *Anthophora plumipes* : Independent measures of thermoregulatory ability, costs of warm-up and the role of body size. *Journal of Experimental Biology*, 174, 299-320.

Van der Steen J.J.M. (1994) Method development for the determination of the contact LD50 of pesticides to bumblebees (*Bombus terrestris* L.). *Apidologie* 25, 463–465.

Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V. & Jauker, F. (2016) Intraspecific body size increases with habitat fragmentation in wild bee pollinators. *Landscape Ecology*, 31, 1449-1455.

Weidenmüller, A. (2004) The control of nest climate in bumblebee (*Bombus terrestris*) colonies : interindividual variability and self reinforcement in fanning response. *Behavioural Ecology*, 15, 120-128.

Weidenmüller, A. (2004) The control of nest climate in bumblebee (*Bombus terrestris*) colonies : interindividual variability and self reinforcement in fanning response. *Behavioural Ecology*, 15, 120-128.

White, E. P., Ernest, S. M., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 323–330.

Williams, P.H. (1998) An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera : Apidae, Bombini). *Bulletin of the Natural History Museum (Entomology)*, 67, 79-152.

Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A. & Langham, G. (2008) Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate change. *PLOS Biology*, 6, 2621-2626.

Winfree, R.A. and Stickney, R.R. (1981) Effects of Dietary Protein and Energy on Growth, Feed Conversion Efficiency and Body Composition of *Tilapia aurea*. *Journal of Nutrition* 111(6):1001-12

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A., Warren, P.H. (2005) Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 402-409.

Yampolsky, L. Y. and Scheiner, S. M. (1996) Why larger offspring at lower temperatures? A demographic approach. *Amer. Nat.* 147:86–100.

Yom-Tov, Y.N., Leader, N., Yom-Tov, S. & Baagoe, H.J. (2010) Temperature trends and recent decline in body size of the stoen marten *Martes foina* in Denmark. *Mammalian Biology*, 75, 146-150.

Zeuss, D., Brunzel, S. & Brandl, R. (2017) Environmental drivers of voltinism and body size in insect assemblages across Europe. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26: 154-165.

Zeuthen, E. (1953) Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Q. Rev. Biol.* 28:1-12.