Belgian Journal of Entomology 10 (2008) : *37-55*

Eco-éthologie des visiteurs de *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae) en Belgique

Denis MICHEZ, Isabelle JORIS & Stéphanie ISERBYT

Université de Mons-Hainaut, Laboratoire de Zoologie, Pentagone, Place du Parc, B-7000 Mons, Belgique (e-mail: denis.michez@umh.ac.be).

Abstract

Eco-ethology of insect visitors on *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae) in Belgium. Due to their ecological key position and diversity, plant-bee relationships constitute excellent models to understand the processes of food specialisation. Here we present a study about the visitors of *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae). We estimated morphological, phenological, and behavioural features. We discuss the results by considering the food specialisation level of the visitor. In the studied populations (Hainaut, Belgium), the main pollinators were generalist bees such as *Bombus pascuorum* (Apidae) and *Apis mellifera* (Apidae), and specialist bees such as *Melitta nigricans* (Melittidae). The results show that no one of the studied species, neither the specialist, nor the generalist ones, share adaptive morphological or behavioural features that may improve foraging on *L. salicaria*. However, there is a narrow synchronisation between the daily and yearly phenologies of *M. nigricans* and those of *L. salicaria*. This could be an adaptation of the specialist bee to its host plant. Thus, the food specialisation of *M. nigricans*, as for most specialist bees, would be more linked to its adapted phenology than to an adapted morphology.

Keywords: *Melitta nigricans*, *Apis mellifera*, *Bombus pascuorum*, pollination, oligolectism.

Résumé

Par leur importance écologique et leur diversité, les relations plantes-abeilles sont un modèle biologique très intéressant pour étudier les phénomènes de spécialisation alimentaire. Dans notre étude, nous avons évalué plusieurs paramètres morphologiques, phénologiques et éthologiques des visiteurs d'une plante de nos régions, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). Nous avons comparés nos résultats en fonction du caractère spécialiste ou pas des visiteurs. Sur nos sites d'étude (Hainaut, Belgique), les principaux pollinisateurs de *L. salicaria* sont des espèces généralistes comme *Bombus pascuorum* et *Apis mellifera* ainsi qu'une espèce spécialiste de la famille des Melittidae, *Melitta nigricans*. Les différentes observations et mesures

effectuées montrent qu'aucun des taxons étudiés, généralistes ou spécialistes, ne présentent des caractères morphologiques et éthologiques avantageux qui optimiseraient le butinage sur *L. salicaria*. Par contre, on observe une synchronisation étroite des phénologies journalière et annuelle de *M. nigricans* et de *L. salicaria*. Cette concordance des phénologies est la seule particularité mesurée que présente *M. nigricans* par rapport aux autres visiteurs. Cet avantage pourrait être une adaptation de l'insecte spécialiste à sa plante hôte. La spécialisation de *M. nigricans* est donc, comme chez la majorité des abeilles spécialistes, liée à sa phénologie particulière et à sa fidélité plutôt qu'à une morphologie particulière.

Introduction

La majorité des plantes à fleurs sont pollinisées par les insectes. En règle générale, l'insecte, comme la plante, y trouvent un certain bénéfice. La plante peut disséminer ses allèles grâce à l'insecte et celui-ci y trouve sa nourriture.

Les plantes à fleur et les insectes ont développé différentes adaptations pour faciliter la pollinisation et la récolte de nourriture (WASER & OLLERTON, 2006). Les plantes attirent notamment les visiteurs par des récompenses comme le nectar, le pollen ou l'huile. Ces récompenses sont généralement annoncées par différents signaux chimiques ou visuels comme le parfum, la forme ou la couleur.

On observe aussi des mécanismes de spécialisation entre la plante et l'insecte pollinisateur. Certaines abeilles sélectionnent de préférence une plante plutôt qu'une autre tout aussi disponible (WCISLO & CANE, 1996). D'une part, cette sélection différentielle peut s'observer au niveau de l'individu, on parle alors de fidélité. C'est le cas par exemple de certaines ouvrières de bourdon ou d'abeille mellifère qui se spécialisent par apprentissage sur une seule ressource florale. Les autres ouvrières de la même colonie ou de la colonie voisine peuvent par ailleurs se nourrir de plantes tout à fait différentes. D'autre part, la spécialisation peut s'observer au niveau spécifique. Toutes les femelles de l'espèce récoltent alors toujours et partout le pollen d'un même taxon floral. Les termes oligolectique et polylectique ont été introduits par ROBERTSON (1925) pour décrire le degré de spécialisation d'un pollinisateur pour la collecte de pollen. On considère qu'un pollinisateur est polylectique lorsqu'il butine une grande variété de plantes à fleur, c'est le cas pour la plupart des espèces de bourdons: *Bombus terrestris* (L. 1758), *Bombus pascuorum* (SCOPOLI 1763), *Bombus lapidarius* (L. 1758) (BENTON, 2006) mais aussi pour d'autres espèce d'Apoïdes comme *Apis mellifera* (L. 1758). Une espèce d'abeille est considérée comme oligolectique lorsqu'elle récolte le pollen sur une seule famille de plante. C'est la cas par exemple de la plupart des Melittidae *sensu lato* (MICHEZ *et al.*, 2008).

Au cours de l'évolution, la spécialisation est apparue plusieurs fois indépendamment dans la superfamille des Apoidea (c'est-à-dire les abeilles au sens large) (WCISLO & CANE, 1996). L'oligolectisme est plus répandu chez les abeilles solitaires qui présentent un cycle de reproduction plus court (quelques semaines) permettant d'être couvert par la floraison d'une seule plante. Les

plantes sur lesquelles se spécialisent les abeilles sont généralement des plantes communes qui offrent facilement du pollen et du nectar. C'est le cas par exemple des Asteraceae ou des Campanulaceae.

Lythrum salicaria L. ou Salicaire est une plante herbacée vivace des milieux humides qui appartient à la petite famille des Lythraceae. Sa floraison s'étend de juin à août en Belgique et en France (VERMEULEN, 2002). La salicaire produit jusqu'à 2,7 millions de graines par plant et par an et peut former des peuplements denses en quelques années. Cette plante est d'ailleurs considérée comme invasive en Amérique du Nord (ANDERSON, 1995). La salicaire présente 2 groupes de 6 étamines de tailles différentes et est dite «tristylée» c'est à dire que l'espèce peut présenter trois formes distinctes de fleurs qui diffèrent l'une de l'autre par la hauteur des stigmates et des anthères (Fig. 1) (HERMANN *et al.*, 1999).

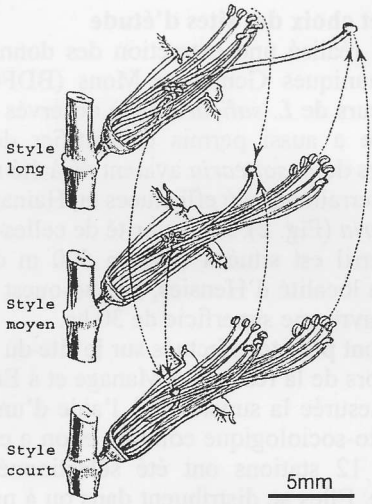

Fig. 1. Schéma de pollinisation croisée de *Lythrum salicaria* (d'après DARWIN, 1896). Les flèches indiquent les compatibilités.

D'après OLSSON & ÅGREN (2002), les pollinisateurs principaux de *L. salicaria* en Suède sont les bourdons, les abeilles domestiques, les Syrphes et les Lépidoptères. Des observations effectuées par LEVIN (1970) aux USA ont montré que la pollinisation était principalement effectuée par les mégachiles, les abeilles domestiques, les xylocopes, les bourdons et des papillons comme *Pieris rapae* (L. 1758), *Colias philodice* GODART 1819 et *Cercyonis pegala* (FABRICIUS 1775). Dans une étude très complète, BATRA *et al.* (1986) ont répertorié 120 espèces de phytophages et 64 espèces de pollinisateurs sur *Lythrum*.

La plupart des pollinisateurs observés sur *Lythrum* sont polylectiques. Cependant, on recense en Europe deux espèces d'abeilles spécialisées sur *L. salicaria*: *Melitta nigricans* ALFKEN 1905 (Melittidae) et *Tetralonia salicariae*

(LEPELETIER 1841) (Apidae) (WESTRICH, 1990). En Belgique, on observe uniquement *M. nigricans*. Cette espèce se trouve généralement sur des sites où la densité en *Lythrum* est élevée.

Au vu de la diversité des visiteurs, *L. salicaria* constitue un modèle très intéressant pour étudier les relations plantes-insectes. Nous avons testé sur cette plante l'hypothèse selon laquelle les visiteurs oligolectiques sont mieux adaptés au butinage de leur plante préférée que les visiteurs généralistes (WASER & OLLERTON, 2006). Pour ce faire, nous avons analysé et comparé certaines caractéristiques morphologiques, phénologiques et éthologiques des trois principaux visiteurs de *L. salicaria* en Belgique: *A. mellifera* (polylectique), *B. pascuorum* (polylectique) et *M. nigricans* (oligolectique).

Matériel et méthode

Cadre géographique et choix des sites d'étude

Nous avons d'abord réalisé une extraction des données encodées dans la banque de données fauniques Gembloux-Mons (BDFGM) pour avoir une indication sur les visiteurs de *L. salicaria* déjà observés en Belgique (Tab. 1). Cette première analyse a aussi permis d'identifier des sites où plusieurs observations de visiteurs de *L. salicaria* avaient déjà été réalisées.

Les observations de terrain ont été effectuées en Hainaut (Belgique) sur trois sites riches en *L. salicaria* (Fig. 2). La majorité de celles-ci ont été faites sur le terril d'Hensies. Ce terril est situé à environ 500 m de la frontière belgo-française, au nord de la localité d'Hensies, au sud-ouest de Pommeroeul et au sud de Bernissart. Il couvre une superficie de 30 ha.

Les prélèvements n'ont pas été effectués sur le site du Terril d'Hensies mais sur des stations en dehors de la réserve, à Manage et à Erbisoeul (Fig. 2). Pour chaque station, on a mesurée la superficie à l'aide d'un GPS Magellan, on a effectué un relevé phyto-sociologique complet et on a estimé la densité de *L. salicaria*. A Hensies, 12 stations ont été sélectionnées pour leur densité importante en *Lythrum*. Elles se distribuent dans ou à proximité de la réserve naturelle du Terril d'Hensies.

Caractéristiques morphologiques de *L. salicaria* et de ses visiteurs

La comparaison entre la morphologie de la fleur et des visiteurs a pour objectif de mettre en évidence d'éventuelles adaptations morphologiques du visiteur spécialiste par rapport aux visiteurs généralistes.

Les mesures morphologiques pour *L. salicaria* ont été faites sur 30 fleurs de chaque morphe récoltées sur le terril d'Hensies durant le mois d'août. Les fleurs ont été conservées dans de l'éthanol à 70%. En laboratoire, les fleurs ont été étalées sur une lame et observées sous un binoculaire muni d'un oculaire gradué. Les éléments mesurés sont: le diamètre de la corolle (calculé sur base de la mesure du périmètre divisé par 3,14); la profondeur de la corolle, la longueur des pétales, la longueur des 2 lots d'étamines et la longueur du style (Fig. 3).

Tableau 1. Liste et occurrence des différents taxons observés sur *Lythrum salicaria* en

Belgique. Familles classées par ordre d'importance. Données extraites de la banque de données fauniques Gembloux-Mons (BDFGM).

Ordre - famille	Espèce	Occurrence
Hymenoptera - Melittidae	*Melitta nigricans*	379
Hymenoptera - Apidae	*Apis mellifera*	161
	Anthophora sp.	1
	Bombus pascuorum	177
	B. hortorum	2
	B. lapidarius	2
	B. muscorum	2
	B. pratorum	2
	B. terrestris	59
	B. hypnorum	1
	B. sylvarum	1
	Bombus sp.	3
	Coelioxys sp.	3
	Nomada sp.	2
Hymenoptera - Halictidae	*Epeoloides coecutiens*	19
	Halictus sexcinctus	41
	Halictidae sp.	1
Hymenoptera - Megachilidae	*Megachilidae* sp.	9
	Megachile willughbiella	1
Hymenoptera - Sphecidae	*Sphecidae sp.*	2
	Prosopis pectoralis	2
Hymenoptera - Andrenidae	*Andrena fuscipes*	1
	Andrena sp.	1
Diptera	*Syrphidae*	4
Total		**876**

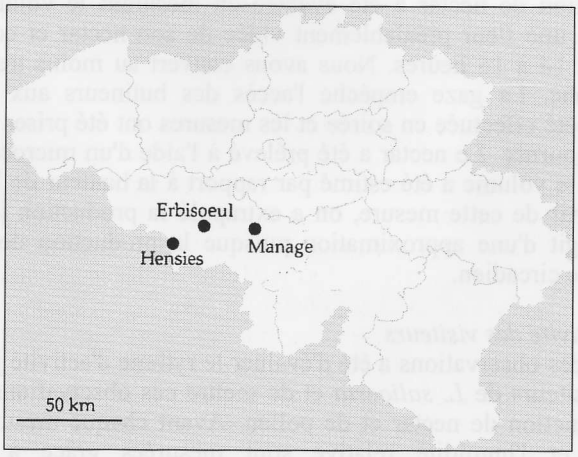

Fig. 2. Localisation des sites étudiés en Belgique.

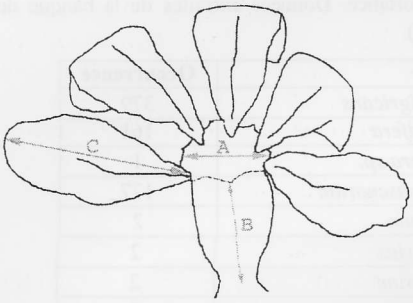

Fig. 3. Schéma d'une fleur de *Lythrum salicaria* avec les mesures effectuées (A= diamètre ; B= profondeur de la corolle ; C= longueur des pétales).

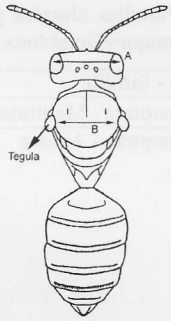

Fig. 4. Structure générale d'un apoïde avec les mesures effectuées (A= largeur tête ; B= largeur thorax) (schéma d'après SCHEUCHL, 1996).

Les mesures morphologiques des visiteurs ont été effectuées sur des individus prélevés sur les sites de Manage et d'Erbisoeul. Les éléments mesurés sont: la largeur de la tête, la largeur du thorax (entre les tegulae) et la longueur de la langue (Fig. 4).

Caractéristiques phénologiques de *L. salicaria* et de ses visiteurs

Production journalière de pollen et de nectar

La mesure de la production de pollen par des fleurs pollinisées (non couvertes par un tulle) et non pollinisées (couvertes par un tulle) a été effectuée le 2 août 2005 parallèlement à l'évaluation de la production de nectar et du rythme d'activité des visiteurs. Une fois par heure, dix fleurs de chaque morphe ont été prélevées sur un plant et trempées trois fois dans 50 ml d'alcool à 70%. La quantité de grains de pollen a ensuite été évaluée au microscope.

La production de nectar a été évaluée en mesurant le volume de nectar contenu dans une fleur préalablement vidée de son nectar et couverte d'une gaze pendant 14 à 16 heures. Nous avons couvert au moins trente fleurs de chaque morphe. La gaze empêche l'accès des butineurs aux fleurs. Cette couverture a été effectuée en soirée et les mesures ont été prises le lendemain en début de journée. Le nectar a été prélevé à l'aide d'un microcapillaire de 5 microlitre et le volume a été estimé par rapport à la hauteur de la colonne de nectar. A partir de cette mesure, on a extrapolé la production journalière de nectar. Il s'agit d'une approximation puisque la production de nectar varie selon un cycle circadien.

Rythme d'activité des visiteurs

Le but de ces observations a été d'évaluer le rythme d'activité journalier des différents visiteurs de *L. salicaria* et de mettre ces observations en parallèle avec la production de nectar et de pollen. Avant chaque mesure, l'heure, la température et l'humidité relative sont mesurées grâce à un thermo-psychromètre Lufft C200/C210 (Fellbach). Les observations ont été faites à

six reprises sur la station 11 (29 juin ; 5, 13 et 26 juillet 2005 ; 2 et 29 août 2005), de 8h30 à 19h (selon la météo). Nous avons suivi le protocole de MINCKLEY *et al.*(1994) et capturé tous les insectes qui visitent les fleurs de *Lythrum* pendant un quart d'heure et cela toutes les heures durant la journée. Les insectes capturés ont été déterminés et répertoriés dans les différents groupes fonctionnels (déterminable sur le terrain) (Tab. 2). Dans le cas des femelles, nous avons noté si elles portaient du pollen ou non.

Phénologie annuelle de L. salicaria et de ses visiteurs

La floraison de la plante a été suivie durant tout l'été 2005 sur le site d'Hensies. Tous les plants de *L. salicaria* visibles dans les 12 stations le 23 juin 2005 ont été marqués et numérotés à l'aide d'un collier. Au total, 654 plants ont été marqués. Trente-trois plants ont été choisis au hasard. Toutes les semaines jusqu'au 3 septembre 2005, le nombre de fleurs ouvertes par grappe et le nombre de grappes en fleur ont été comptés.

La phénologie des visiteurs de *L. salicaria* se base sur la compilation des observations réalisées au cours des 6 jours de mesure du rythme d'activité (voir ci-dessus).

Caractéristiques éthologiques des visiteurs

Taux de visite

Le but de cette mesure est d'évaluer certains aspects de l'efficacité du butinage des différents visiteurs généralistes et spécialistes. Pour cela, deux parcelles ont été délimitées sur la station 12. Ces parcelles présentaient une densité élevée en *Lythrum* (plus de 30 pieds par mètre carré). La parcelle 1 mesurait 5,8 m² et la parcelle 2 mesurait 7,8 m². Les observations ont été effectuées à trois reprises: le 27 juillet 2005 de 11h à 14h, le 30 juillet 2005 de 10h20 à 12h55 et 1er août 2005 de 11h à 16h20. Les observations ont été réalisées durant un quart d'heure toutes les heures.

A partir du moment où un insecte entre dans les limites de la parcelle, le chronomètre est mis en route et le comptage des fleurs et des grappes visitées commence. On arrête le chronomètre quand l'insecte sort des limites de la parcelle. Cette technique nécessite deux observateurs car le nombre de fleurs butinées et le nombre de grappes visitées ne peuvent pas comptés en même temps par la même personne.

Fidélité des visiteurs

Le but de cette manipulation est d'évaluer la fidélité des différents visiteurs du *Lythrum* envers le *Lythrum*. Des prélèvements de pelote de pollen ont été effectués à différents moments durant les mois de juillet et août sur des femelles qui butinaient *L. salicaria*. L'individu était maintenu dans un tube de contention pendant que le pollen était prélevé au moyen d'un cure-dent. L'insecte était ensuite relâché. Les pelotes de pollen récoltées ont été stockées dans des ependorfs au congélateur en attendant leur analyse en laboratoire.

Les grains de pollens des pelotes ont été identifiés sous microscope sur base d'échantillon de référence reprenant les plantes présentes en abondance sur le site : *Lysimachia vulgaris, Symphytum officinale, L. salicaria, Melilotus alba,*

Hypericum perforatum, Senecio inaequidens, Echium vulgare et *Dipsacus fullonum*.

L'observation du pollen des pelotes nécessite un traitement chimique préalable qui facilite la détermination. Il s'agit d'un traitement acétolytique constitué de 9 parts d'anhydride acétique pour 1 part d'acide sulfurique rajouté goutte à goutte. Ce traitement permet d'enlever toute l'exine qui entoure les grains de pollen. Les pelotes de pollen sont disposées durant 30 minutes au minimum dans un tube Eppendorf rempli d'acide acétique glacial. Pendant 5 minutes, une centrifugation à 2400 tours par minute est réalisée. Le surnageant est enlevé pour récupérer le culot qui contient les pollens àanaly ser. Une solution acétolytique est rajoutée au culot. Le tube est agité pour favoriser la dissolution et placé au bain-marie jusqu'à ce que la température d'ébullition soit atteinte. Quand cette température est atteinte, le bain-marie est arrêté et les tubes y sont laissés à refroidir durant 15 minutes. La solution acétolytique est enlevée par centrifugation durant 5 minutes à 2400 tours par minute. Le culot est nettoyé avec une solution d'eau et d'alcool à 95% (3:1). Le surnageant est à nouveau enlevé après centrifugation à 2400 tours pendant 5 minutes. Le culot est mis à sécher à température ambiante pendant une nuit. Pour le montage entre lame et lamelle, 1 mm^3 de gélatine glycérinée est prélevé à l'aide d'une pince. Cette gélatine est frottée au culot séché pour ramasser les grains de pollen. La gélatine est déposée sur une lame chauffée légèrement pour provoquer l'étalement de la gélatine sur la lame. La gélatine avec le pollen est alors couverte avec une lamelle couvre-objet tant qu'elle est encore liquide. De la paraffine très chaude est coulée sur le bord de la lamelle chauffée pour conserver l'échantillon.

La quantité de pollen de *Lythrum* dans les pelotes a été évaluée en mesurant la proportion de grains de pollen de *Lythrum* présent dans la pelote. Pour faciliter le comptage, des photos au microscope ont été prises au grossissement X100. Sur chaque photographie numérique, un quadrillage de 12 carrés identiques a été effectué. Un carré a été ensuite été désigné aléatoirement. Ce carré a été utilisé pour compter la fraction de pollen de *Lythrum* dans la pelote.

Analyses statistiques

Pour évaluer nos résultats, nous avons utilisé le test t de Student. Ce test est utilisé pour des mesures paramétriques avec des observations indépendantes qui présentent une distribution normale (SIEGEL & CASTELLAN, 1988). Il permet de comparer les moyennes de 2 échantillons.

Résultats

Visiteurs de *L. salicaria*

D'après les données de la BDFGM, les abeilles sont les principaux visiteurs de *L. salicaria* en Belgique (Tab. 1). Au contraire, notre étude de terrain montre que la famille des Syrphidae représente plus de 44% des visiteurs de *Lythrum* (Tab. 2). Toutefois, la contribution des Syrphidae à la pollinisation de *L. salicaria* est probablement médiocre au vu de leur comportement de « simples » visiteurs (sans récolte de pollen) et de leurs corps pratiquement

Tableau 2. Liste des différents taxons observés sur *Lythrum salicaria* pendant les 6 jours de mesures du rythme d'activité au cours de l'été 2005 à Hensies (Belgique). ?= sexe non déterminé.

Taxons	♀	♂	♀ + ♂	**Effectif relatif (n=1028)**
Diptera - Syrphidae	?	?	461	44,9%
Lepidoptera - Pieridae	?	?	17	1,6%
Hymenoptera - Apoidea				
Apidae				
Apis mellifera	187	0	187	18,2%
Bombus pascuorum	165	2	167	16,2%
Terrestribombus	23	25	48	4,7%
Bombus lapidarius	1	0	1	0,1%
Anthophora sp.	?	?	2	0,2%
Melittidae				
Melitta nigricans	86	25	111	10,8%
Halictidae	?	?	29	2,8%
Megachilidae	?	?	5	0,5%

glabres. Les Syrphidae ne sont donc pas considérés ici comme pollinisateurs principaux de *L. salicaria*. La même analyse peut être faite concernant les papillons de la famille des Pieridae.

Par ailleurs, notre étude de terrain confirme que *L. salicaria* attire beaucoup d'Apoidea. Ils représentent plus de 50% des visiteurs. Les Megachilidae et les Halictidae sont relativement anecdotiques car ils ne représentent que 5% des visiteurs. Les abeilles les plus fréquemment rencontrées sur *L. salicaria* appartiennent aux familles des Apidae et Melittidae. *Apis mellifera*, *B. pascuorum* et *M. nigricans* sont donc les visiteurs, et probablement les pollinisateurs, les plus importants de *L. salicaria* sur nos sites d'étude. Nous avons limité nos mesures et analyses à ces trois espèces.

Morphologie

L. salicaria

Les longueurs des styles des trois morphes sont très différentes et sans intermédiaire. Par contre, la longueur des pétales, le diamètre de la corolle et la profondeur de la corolle ne varient pas beaucoup d'une morphe à l'autre (Tab. 3). Les six caractères morphologiques mesurés sur *L. salicaria* pour les 3 morphes ont été testés indépendamment par un test t de Student. Mis à part la longueur des styles et des étamines, les caractères morphologiques ne sont pas très significativement différents entre les 3 morphes.

Visiteurs

Les largeurs moyennes du thorax des trois taxons étudiés (*A. mellifera*, *B. pascuorum* et *M. nigricans*) sont différentes (Tab. 4). *A. mellifera* présente une largeur de thorax plus petite que *M. nigricans* qui est elle-même plus petite que celle de *B. pascuorum*. Les largeurs moyennes de la tête sont également

différentes. La largeur de la tête de *M. nigricans* est plus petite que celle de *B. pascuorum* qui est elle-même plus petite qu'*A. mellifera*.

Tableau 3. Caractéristiques morphologiques de *Lythrum salicaria* (moyennes ± écart-type en mm). L= longueur ; H= profondeur ; D= diamètre.

Style	L étamines longues	L étamines courtes	L style	L pétales	H corolle	D corolle
Long (n=30)	5,85 ± 0,57	2,88±0,35	8,38±0,74	8,38±1,03	6,3±0,64	6,28±0,61
Moyen (n=30)	8,83±0,87	2,6±0,76	4,48±0,72	8,2±1,02	6,3±0,83	6,4±0,76
Court (n=30)	9,3±0,94	5,85±0,82	1,34±0,23	8±1,14	6,45±0,7	6,65±0,67

Tableau 4. Caractéristiques morphologiques des différents visiteurs de *Lythrum salicaria* (moyenne ± écart type en mm). La= largeur ; Lo= longueur.

Taxons	La thorax	La tête	Lo langue
Apis mellifera (n=30)	3,59±0,54	3,85±0,17	5,43±0,59
Bombus pascuorum (n=19)	4,74±0,4	3,8±0,25	8,35±1,14
Melitta nigricans (n=17)	3,93±0,26	3,58±0,12	2,96±0,21

D'après les tests d'égalité de moyennes pour les différents caractères morphologiques des taxons étudiés, les largeurs du thorax, de la tête et la longueur de la langue sont hautement significativement différentes entre les trois taxons étudiés. Chacun des caractères morphologiques considérés un à un permet une bonne distinction des trois taxons étudiés.

Comparaison de la morphologie florale et des visiteurs

Premièrement, la comparaison de la largeur de la tête au diamètre de la corolle se base sur 30 mesures de profondeur de corolle tirées aléatoirement parmi les 90 mesurées. Ce tirage aléatoire parmi les trois morphes est permis car les profondeurs de corolle ne sont pas différentes selon la morphe considérée. Les résultats du test t de Student montrent que le diamètre de la corolle est significativement différent de la largeur de la tête des trois taxons étudiés.

Deuxièmement, la comparaison de la longueur de la langue à la profondeur de la corolle, a aussi été effectuée. Les résultats du test t de Student montrent que la profondeur de la corolle est significativement différente de la longueur de la langue des trois visiteurs.

La morphologie de *M. nigricans*, pollinisateur spécialiste, n'est donc visiblement pas mieux adaptée à la visite de *L. salicaria* que les autres visiteurs généralistes (*A. mellifera* et *B. pascuorum*).

Phénologies

Production journalière de pollen et de nectar de L. salicaria

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

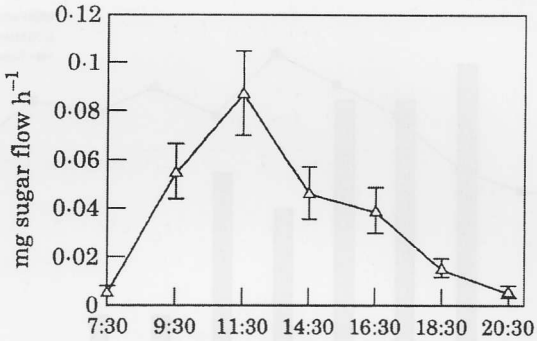

Fig. 5. Production journalière de nectar par *Lythrum salicaria* (d'après COMBA *et al.*, 1999).

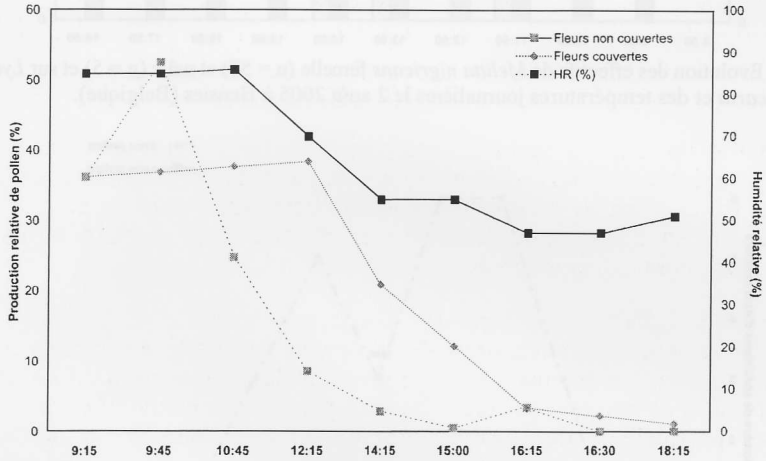

Fig. 6. Production relative de pollen par *Lythrum salicaria* le 2 août 2005 à Hensies (n=30 pour chaque mesure).

Par contre, nous avons pu mesurer l'évolution de la production de pollen au cours de la journée en mesurant le rapport de la quantité produite au moment t sur la quantité de pollen totale produite au cours de la journée (Fig. 6). La production est élevée en début de matinée et diminue progressivement au cours de la journée pour être minimale en soirée. La production relative de pollen des fleurs pollinisées et non pollinisées diminue qualitativement de la même manière. La production relative de pollen diminue parallèlement à la diminution de l'humidité relative (HR%).

Rythme d'activité des visiteurs

Parmi les 6 mesures du rythme d'activité, la journée du 2 août 2005 a été sélectionnée pour illustrer le rythme d'activité journalier des différents taxons étudiés sur *L. salicaria* (Figs 7-8). Cette journée était ensoleillée et toutes les espèces étudiées étaient présentes à ce moment de l'année.

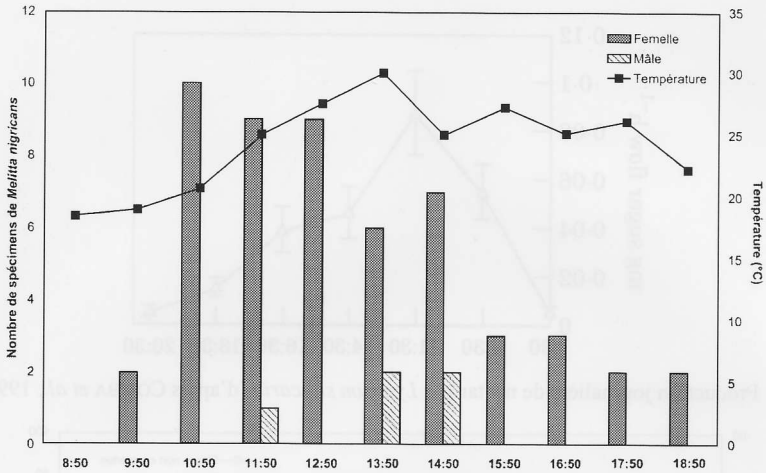

Fig. 7. Evolution des effectifs de *Melitta nigricans* femelle (n = 53) et mâle (n = 5) et sur *Lythrum salicaria* et des températures journalières le 2 août 2005 à Hensies (Belgique).

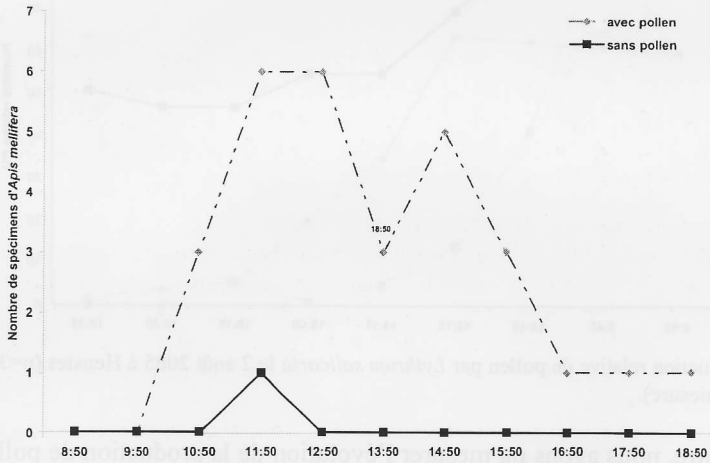

Fig. 8. Rythme d'activité d'*Apis mellifera* sur *Lythrum salicaria* le 2 août 2005 à Hensies (Belgique).

L'établissement du rythme d'activité de *M. nigricans* montre des pics d'activité pour les mâles et pour les femelles différents dans le temps (Fig. 7). L'activité de récolte du pollen et du nectar diffère également dans le temps. Le pic d'activité maximal de récolte de pollen se situe aux alentours de 11h. La récolte de pollen s'effectue surtout en fin de matinée. A partir de 13h, la récolte de pollen diminue fortement jusqu'à s'arrêter après 15h. Par contre, à cette heure là, l'activité de récolte du nectar est notable.

Comme pour *M. nigricans*, le pic d'activité d'*A. mellifera* se situe en fin de

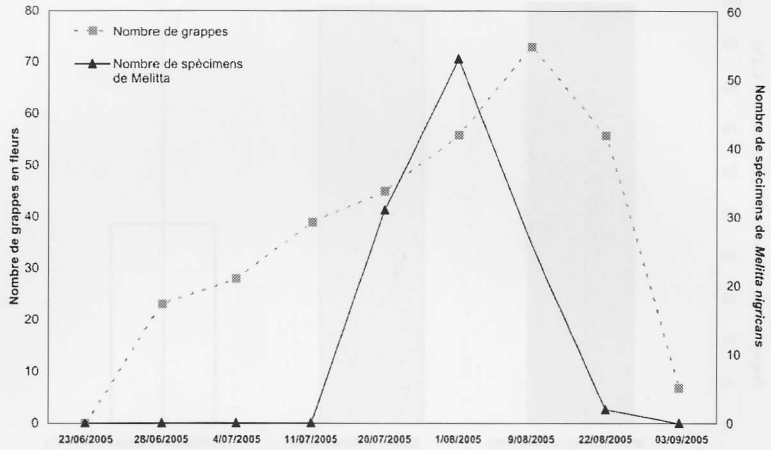

Fig. 9. Comparaison des phénologies de *Melitta nigricans* et *Lythrum salicaria* pour l'été 2005 à Hensies (Belgique).

matinée. L'activité la plus intense se déroule durant l'heure de midi (Fig. 8). Le rythme d'activité de *B. pascuorum* est, par contre, très variable durant la journée et une diminution de l'activité de récolte est observée durant l'heure de midi. Peu d'observations concernant la récolte de pollen sont enregistrées. Les visites semblent aléatoires.

Phénologie annuelle de L. salicaria et de ses visiteurs

L'établissement de la phénologie de *L. salicaria* montre un pic d'abondance du nombre de fleur et du nombre de grappes en fleurs aux alentours du 9 août (Fig. 9). Les pics d'abondance des trois abeilles étudiées sont différents. Le pic d'abondance de *M. nigricans* s'observe le 10 août alors qu'il se trouve beaucoup plus tôt pour les ouvrières d'*A. mellifera* (20 juillet) et de *B. pascuorum* (13 juillet).

Les pics d'abondance de *M. nigricans* et *L. salicaria* coïncident clairement dans le temps (Fig. 9).

Caractéristiques éthologiques des visiteurs

Taux de visite

Les taux de visite des fleurs et des grappes de *M. nigricans* (27 ± 11 fleurs/min, 13 ± 8 grappes/min ; n=30) et de *B. pascuorum* (29 ± 7 fleurs/min, 12 ± 6 grappes/min ; n=30) sont proches et sont plus élevés que le taux de visite d'*A. mellifera* (17 ± 3 fleurs/min, 7 ± 2 grappes/min ; n=7).

Il n'existe pas de différence significative entre les taux de visite de *M. nigricans* et de *B. pascuorum*. Par contre, il existe une différence significative entre les taux de visite de *B. pascuorum* et *A. mellifera* et les taux de visite de *M. nigricans* et *A. mellifera*.

Ces résultats montrent que le visiteur spécialiste, *M. nigricans*, ne visite pas

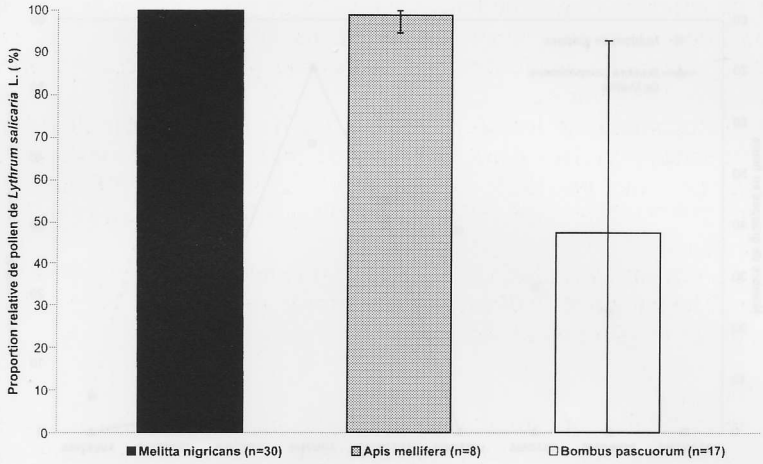

Fig. 10. Proportion relative de pollen de *Lythrum salicaria* dans les pelotes de pollen des taxons étudiés. La barre d'erreur représente les valeurs minimales et maximales observées.

plus rapidement les fleurs ou les grappes de *L. salicaria* en comparaison au visiteur généraliste, *B. pascuorum*.

Fidélité des visiteurs

Le pollen récolté par *M. nigricans* est constitué à 100% de pollen de *L. salicaria* (Fig. 10). Le pollen d'*A. mellifera* est principalement constitué de pollen de *L. salicaria*, sa proportion relative va de 98 à 100% (Fig. 10). Par contre, la proportion de pollen de *L. salicaria* observé dans les pelotes de pollen de *B. pascuorum* est très variable et varie de 0 à 93%.

Même si le nombre d'individus analysés est faible, ces premiers résultats montrent que les femelles de *M. nigricans* et les ouvrières d'*A. mellifera* sont des visiteurs fidèles à *L. salicaria*. Par contre, pour les populations étudiées, *B. pascuorum* n'est pas un visiteur fidèle pour la récolte du pollen. La plupart des ouvrières de *B. pascuorum* capturée sur *L. salicaria* récoltaient probablement du nectar et pas de pollen.

Discussion

Visiteurs de *L. salicaria* en Belgique

La présente étude confirme les précédentes observations effectuées par ÅGREN (1996), BATRA *et al.* (1986), LEVIN (1970) et LEVIN & KERSTER (1973) et qui citent *A. mellifera* et les espèces du genre *Bombus* comme principaux visiteurs de *L. salicaria*.

La famille des Syrphidae est très abondante mais la contribution des Syrphes à la pollinisation de *L. salicaria* est probablement médiocre. D'après WASER & OLLERTON (2006), les Syrphidae déposent deux fois moins de

grains de pollen par unité de temps que les bourdons. Leur faible capacité de transport de pollen par rapport aux bourdons est due à la pauvreté de leur pilosité et à la morphologie simple de leurs soies alors qu'elles sont fortement barbues chez les Apoidea.

Les visiteurs comme les Megachilidae, les Halictidae et les Pieridae sont cités à plusieurs reprises dans les études de recensement des visiteurs de *L. salicaria* (ANDERSON, 1995; BATRA *et al.*, 1986; LEVIN, 1970; LEVIN & KERSTER, 1973). Nos observations montrent que leur visite est occasionnelle en Belgique.

En plus des autres études, nos observations révèlent que *M. nigricans* est un visiteur fréquent de *L. salicaria*. Cette espèce représente plus de 10% des visites observées sur nos sites d'étude.

Morphologie

Plusieurs études ont montré que les abeilles oligolectiques présentent parfois des adaptations morphologiques pour la récolte des ressources offertes par les plantes à fleurs (THORP, 1979, 2000). Ces adaptations sont généralement observées chez les abeilles qui récoltent des ressources difficilement accessibles. Par exemple, les ouvrières de *Bombus gerstaeckeri* présentent un proboscis anormalement long dont la longueur correspond à la profondeur de la corolle de la plante butinée, *Aconitum lycoctonum* (PONCHAU *et al.*, 2006). On observe aussi des adaptations morphologiques pour la récolte d'huile (BUCHMANN, 1987; CANE *et al.*, 1983; MICHEZ & PATINY, 2005 ; VOGEL, 1974), pour la collecte de pollen difficilement accessible (MÜLLER, 2006) ou de pollen de grande taille (PASTEELS & PASTEELS, 1979; THORP, 1979).

Exceptionnellement, les adaptations morphologiques des visiteurs spécialistes peuvent être le résultat d'une coévolution plante-insecte. C'est le cas de la relation *Rediviva* (Melittidae) et *Diascia* (Scrophulariaceae) en Afrique du Sud (STEINER & WHITEHEAD, 1990). Cependant, dans la plupart des cas, les plantes ne présentent aucune morphologie particulière en rapport avec leurs visiteurs spécialisés (WCISLO & CANE, 1996).

Les comparaisons que nous avons faites entre les différentes caractéristiques morphologiques de *L. salicaria* et de ses principaux visiteurs (généralistes et spécialistes) montrent qu'il n'existe pas de concordance entre la morphologie du spécialiste *M. nigricans* et la morphologie de sa plante hôte. En ce qui concerne les caractères morphologiques mesurés ici, *M. nigricans* ne présente pas, à première vue, une morphologie mieux adaptée au butinage du *Lythrum* que les autres visiteurs étudiés.

Phénologie annuelle

Selon WASER & OLLERTON (2006), le pollinisateur oligolectique se doit de rester en diapause lorsque sa plante hôte n'est pas en fleur et émerger à la floraison de l'hôte. La synchronisation de la floraison et de l'émergence permet à l'insecte de toujours avoir une source de nourriture disponible. Ce phénomène évident est probablement l'élément le plus important pour

l'établissement d'une interaction spécialisée entre une plante et un insecte.

La comparaison des phénologies annuelles de *L. salicaria* et de *M. nigricans* montre qu'il existe une réelle concordance entre celles-ci (Fig. 9). On constate que *L. salicaria* fleurit deux semaines avant l'émergence des premier mâles et que les mâles émergent une semaine avant les femelles. Par ailleurs, EICKWORT & GINSBERG (1980) remarque que le pic saisonnier d'activité de certaines abeilles est corrélé avec la période pendant laquelle leurs ressources florales présentent une floraison maximale. On observe le même phénomène entre *L. salicaria* et *M. nigricans*. Le pic d'abondance des effectifs femelles coïncide au pic de floraison maximal de *L. salicaria* (Fig. 9). La fin de floraison de *L. salicaria* coïncide également avec la disparition des individus femelles.

Cette synchronisation n'apparaît clairement pas dans le cas des autres taxons généralistes (*A. mellifera* et *B. pascuorum*).

Phénologie journalière

Les activités de butinage des insectes oligolectiques sont synchronisées temporellement avec leur plante hôte (EICKWORT & GINSBERG, 1980). Par exemple, *Andrena* et *Sphecodogastra* butinent le soir les Onagraceae qui s'ouvrent seulement en fin de journée. Par ailleurs, beaucoup d'insectes polylectiques peuvent présenter aussi des activités plus soutenues à certaines heures de la journée. Cette spécialisation temporelle de l'activité peut être innée ou apprise. De plus, le rythme d'activité des abeilles femelles dépend de l'interaction entre leur physiologie et les changements microclimatiques de l'environnement (STONE *et al.*, 1999). Dans les paramètres environnementaux qui influencent l'activité, on peut citer la température (STONE, 1994) et l'humidité relative (CORBET, 2003). Les variations journalières des effectifs sont donc liées aux variations de facteurs environnementaux mais également par la quantité et la disponibilité des ressources proposée par l'espèce florale visitée.

On constate que les activités de *M. nigricans* et d'*A. mellifera* présentent, toutes les deux, un pic unimodale aux alentours de midi. Ce pic d'activité est probablement lié au gradient positif de température (Fig. 7) et à la disponibilité en nectar (Fig. 5) et en pollen (Fig. 6). On voit que l'activité de *M. nigricans* est plus soutenue aux alentours de midi au moment où la production de pollen et de nectar de *Lythrum* est importante.

Caractéristiques éthologiques

STRICKLER (1979) démontre que certains spécialistes comme *Hoplitis anthocopoides* (SCHENCK 1853) présentent un taux de visite plus élevé et récolte proportionnellement plus de pollen que des visiteurs généralistes. Au contraire, on constate dans notre étude que le taxon polylectique, *B. pascuorum*, collecte un peu plus vite que *M. nigricans* ce qui démontre que l'espèce spécialiste ne collecte probablement pas plus vite sur *L. salicaria*. qu'un taxon généraliste. Par contre ces deux taxons collectent plus vite qu'*A. mellifera*.

Cependant, l'équivalence observée dans le taux de visite de *B. pascuorum* et *M. nigricans* pourrait être en fait un biais dû aux différences dans l'exploitation des ressources de *L. salicaria*. En effet, l'analyse des pelotes de pollen de *M. nigricans* montre que cette espèce est totalement fidèle à *L. salicaria* et ne collecte pas de pollen sur une autre espèce végétale (Fig. 10). Les observations du taux de visite pourraient donc être toutes des observations de récolte de pollen. Par contre, les mêmes analyses ont montré que *B. pascuorum* récoltait peu de pollen de *Lythrum*. Les observations du taux de visite de *B. pascuorum* pourraient donc être liées uniquement à des visites pour le nectar. A priori, une visite pour la récolte de nectar prend moins de temps qu'une visite pour la récolte de pollen.

L'analyse des pelotes de pollen de *M. nigricans* montre que la population étudiée est totalement fidèle à *L. salicaria* et ne collecte pas de pollen sur une autre espèce végétale. Une analyse considérant un échantillonage sur toute la distribution de l'espèce confirment que *M. nigricans* est oligolectique sur *Lythrum* (Michez & Müller données non publiées).

Conclusion

Sur nos sites d'étude, les principaux pollinisateurs Apoidea de *L. salicaria* sont les bourdons, les abeilles domestiques et une espèce particulière d'abeille sauvage de la famille des Melittidae, *M. nigricans*.

Les différentes observations et mesures effectuées montrent qu'aucun des taxons étudiés, généralistes ou spécialistes, ne présentent des caractères morphologiques et éthologiques avantageux qui optimiseraient le butinage sur *L. salicaria*. Par contre, on observe une synchronisation étroite des phénologies journalière et annuelle de *M. nigricans* et de *L. salicaria*. Cette concordance des phénologies est la seule particularité mesurée que présente *M. nigricans* par rapport aux autres visiteurs. Cet avantage pourrait être une adaptation de l'insecte oligolectique à sa plante hôte. Ce phénomène de chevauchement des phénologies est de toute façon indispensable pour l'établissement de cette interaction étroite plante-insecte.

La spécialisation de *M. nigricans* est donc, comme chez la majorité des abeilles spécialistes, liée à sa phénologie particulière et à sa fidélité plutôt qu'à une morphologie particulière.

Remerciements

Merci à Mme C. Delmarche (présidente du Comité de gestion des Marais d'Harchies-Hensies-Pommeroeul) pour nous avoir autorisé l'accès au terril d'Hensies et pour les moyens techniques mis à notre disposition. Nous remercions chaleureusement les personnes qui nous ont aidé dans notre étude de terrain : A. BONAERT, T. DEMEULEMEESTER, A. EVLARD et N. LIENARD. Merci aux membres du laboratoire de zoologie de l'Université de Mons-Hainaut pour leur aide dans l'encadrement du mémoire: Yvan BARBIER et Pierre RASMONT.

Références

ÅGREN J., 1996. - Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77 (6): 1779-1790.

ANDERSON M.G., 1995. - Interactions between *Lythrum salicaria* and native organisms: A critical review. *Environmental Management*, 19 (2): 225-231.

BATRA S.W.T., SCHROEDER D., BOLDT P.E. & MENDL W., 1986. - Insects associated with purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in Europe. *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, 88 (4): 748-759.

BENTON T., 2006. - Bumblebees. Collins, London, 580 pp.

BUCHMANN S.L., 1987. - The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 343-369.

CANE J.H., EICKWORT G.C., WESLEY F.R. & SPIELHOLZ J., 1983. - Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *The American Midland Naturalist*, 110 (2): 257-264.

COMBA L., CORBET S.A., HUNT L. & WARREN B., 1999. - Flowers, Nectar and Insect Visits: Evaluating British Plant Species for Pollinator-friendly Gardens. *Annals of Botany*, 83: 369-383.

CORBET S.A., 2003. - Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie*, 34 1-10.

DARWIN C., 1896. - The different forms of flowers on plants of the same species. Appleton and Co., New York, 352 pp.

EICKWORT G.C. & GINSBERG H.S., 1980. - Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology*, 25: 421-446.

HERMANN B.P., MAL T.K., WILLIAMS R.J. & DOLLAHON N.R., 1999. - Quantitative evaluation of stigma polymorphism in tristylous weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *American Journal of Botany*, 86: 1121-1129.

LEVIN D.A., 1970. - Assortative Pollination in *Lythrum*. *American Journal of Botany*, 57 (1): 1-5.

LEVIN D.A. & KERSTER H.W., 1973. - Assortative pollination for stature in *Lythrum salicaria*. *Evolution*, 27: 144-152.

MICHEZ D. & PATINY S., 2005. - World revision of the oil-collecting bee genus *Macropis* Panzer 1809 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae) with a description of a new species from Laos. *Annales de la Société entomologique de France (n. s.)*, 41 (1): 15-28.

MICHEZ D., PATINY S., RASMONT P., TIMMERMANN K. & VEREECKEN N., 2008. - Phylogeny and host-plant of Melittidae *s.l.* (Hymenoptera, Apoidea). *Apidologie*, 39.

MINCKLEY R.L., WCISLO W.T., YANEGO D. & BUCHMANN S.L., 1994. - Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability. *Ecology*, 75 (5): 1406-1419.

MÜLLER A., 2006. - Unusual host-plant of *Hoplitis pici*, a bee with hooked bristles on its mouthparts (Hymenoptera: Megachilidae: Osmiini). *European Journal of Entomology*, 103: 497-500.

OLSSON K. & ÅGREN J., 2002. - Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 983-996.

PASTEELS J.J. & PASTEELS J.M., 1979. - Etude au microscope électronique à balayage des scopas collectrices de pollen chez les Andrenidae (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). *Archives de Biologie*, 90: 113-130.

PONCHAU O., ISERBYT S., VERHAEGHE J.-C. & RASMONT P., 2006. - Is the caste ratio of the

oligolectic bumblebee *Bombus gerstaeckeri* Morawitz (Hymenoptera: Apidae) biased to queens? *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 42 (2): 207-214.

ROBERTSON C., 1925. - Heterotrophic bees. *Ecology*, 6: 412-436.

SCHEUCHL E., 1996. - Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs. Band II : Schlüssel der Arten der Familien Megachilidae und Melittidae. Privately pubished, Velden, 116 pp.

SIEGEL S. & CASTELLAN N.J.J., 1988. - Nonparametric Statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York, 399 pp.

STEINER K.E. & WHITEHEAD V.B., 1990. - Pollinator adaptation to oil-secreting flowers - *Rediviva* and *Diascia*. *Evolution*, 44 (6): 1701-1707.

STONE G.N., 1994. - Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology*, 19 177-189.

STONE G.N., GILBERT F., WILLMER P., POTTS S., SEMIDA F. & ZALAT S., 1999. - Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. *Ecological Entomology*, 24 (2): 208-221.

STRICKLER K., 1979. - Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology*, 60 (5): 998-1009.

THORP R.W., 1979. - Structural behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66 (4): 788-812.

THORP R.W., 2000. - The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution*, 222 211-223.

VERMEULEN N., 2002. - Plantes aromatiques et médicinales. Rebo production b.v., Lisse, 320 pp.

VOGEL S., 1974. - Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mathematisch - Naturwissenschaftliche Klasse. Tropische und Subtropische Pfanzenwelt*, 7 285-547.

WASER N.M. & OLLERTON J., 2006. - Plant-Pollinator Interactions. The University of Chicago Press, Chicago, 445 p.

WCISLO W.T. & CANE J.H., 1996. - Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology*, 41 257-286.

WESTRICH P., 1990. - Die Wildbienen Baden-Württembergs. Ulmer Verlag, Stuttgart, 972 pp.

Received 15 January 2008, accepted 21 May 2008