



Faculté
des Sciences

Université de Mons
Faculté des Sciences
Laboratoire de Zoologie



How does physiology interface with ecology?

Dietetic constraint in host-plant choices of bees

A dissertation submitted to

UNIVERSITY OF MONS

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

Maryse Vanderplanck

Dipl. Biol. University of Mons

Supervisor

Dr. Denis Michez (UMons, Belgium)

Co-supervisor

Prof. Pierre Rasmont (UMons, Belgium)

Committee

Prof. Igor Eeckhaut (UMons, Belgium)

Prof. Georges Lognay (ULg, Belgium)

Prof. Denis Nonclerq (UMons, Belgium)

Dr. Christophe Praz (UniNE, Switzerland)

Prof. Ruddy Wattiez (UMons, Belgium)

Mons – Avril 2013

Remerciements

« Courage, c'est la dernière ligne droite ! » sont les mots qui m'ont le plus accompagnée lors de ces derniers mois. Pas besoin d'analyses statistiques pour affirmer que ce travail est avant tout une véritable aventure humaine, entre collaborations scientifiques, amitiés et complicités. Par ces quelques lignes, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont croisé mon chemin au cours de ces 4 années de recherches, que ce soit de manière ponctuelle ou permanente, et qui ont toutes contribué à ce travail.

Avant toute chose, je tiens à remercier mon co-promoteur, le professeur Pierre Rasmont, pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire de Zoologie. C'est à travers son enseignement, ses anecdotes et ses réflexions qu'il m'a communiquées tout au long de mon cursus universitaire sa passion et son enthousiasme pour la zoologie.

Bien évidemment, ce travail n'aurait pas été possible sans l'implication de mon promoteur, Denis Michez. Dès mes premiers pas dans le monde des abeilles, il a su me guider par ses nombreux conseils avisés tout en me laissant l'indépendance nécessaire à mon épanouissement intellectuel. Ses compétences scientifiques, ses encouragements dans les moments de doute (particulièrement la période de rédaction) et la confiance qu'il m'a accordée m'ont permis d'évoluer dans le monde de la recherche. Il a toujours su me pousser à aller au bout des choses, me permettant ainsi de réaliser une partie de mes ambitions, même lorsqu'elles me paraissaient inaccessibles. Un grand merci, tout simplement!

Je remercie également les membres de mon jury qui ont accepté de juger ce travail : Denis Nonclercq qui a accepté de prendre de son temps pour se frotter au monde des abeilles, Ruddy Wattiez et Igor Eeckhaut qui ont suivi attentivement l'évolution de ma thèse dans le cadre de ma commission d'encadrement, Christophe Praz dont les travaux ont été une source d'inspiration et un modèle pour mes recherches ainsi que Georges Lognay pour son intérêt, son soutien, ses encouragements et sa confiance de chaque instant.

Merci aussi à tous les membres du laboratoire de Zoologie: Audrey Coppée, Dorothee Roelants, Matthias Gosselin, Sarah Vray, Stéphanie Iserbyt et Thibaut De Meulemeester. J'ai une pensée plus particulière pour Patrick Lhomme, Nicolas Brasero, Thomas Lecocq, Romain Moerman et Nathalie Roger qui m'encouragent régulièrement et m'ont permis traverser les moments les plus difficiles. Je tiens également à remercier Laurent Crépin, qui m'a accompagnée lors de ma recherche de nids de *Melitta* et de *Sceliphron* ; ainsi que Dimitri Evrard pour les chasses aux « cuniculus » et les nombreux trous creusés à la recherche de nids. Sans leur efficacité, je n'aurais jamais récolté l'intégralité du matériel nécessaire à mes recherches. Je remercie bien sûr les nombreux mémorants qui ont partagé ces années pleines de péripéties; en particulier Arnaud, Gaëlle, Azzédine, Karolin, Pilou, Jonathan, Manu et Alex pour leurs encouragements et leur aide (collectes, analyses ou préparation de thé). Une petite mention également pour le *boys band* de Master 1 qui est venu entretenir la bonne humeur au ChavBee et m'encourager dans « la dernière ligne droite ».

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance envers les membres du service de Protéomique et de Microbiologie de l'Université de Mons, en particulier à Ruddy Wattiez, pour m'avoir offert la possibilité d'effectuer des quantifications polypeptidiques et pour avoir pris le temps de réfléchir à la meilleure méthodologie pour vaincre l'exine des grains de pollen! Merci à Catherine, David, Baptiste, Nicolas, Quentin, Déborah, Caroline, Vanessa et Sophie pour leur disponibilité et leurs conseils. Merci également à Stéphanie, Jérémy, Claire, Aline et Fred pour leur soutien et leur amitié qui m'ont permis d'avancer.

Au cours de ces 4 années, je suis en grande partie devenue Gembloutoise dans l'âme. Je remercie de tout cœur les membres de mon deuxième laboratoire, le laboratoire de Chimie Analytique du professeur Georges Lognay, pour m'avoir accueillie chaleureusement en mettant tout le matériel nécessaire aux analyses de stérols à ma disposition. Vous m'avez tous apporté énormément de soutien au cours de cette thèse en partageant aussi bien les moments de doute que ceux de satisfaction. Merci à M. Lognay, Fabienne, Christophe (Que la force soit avec toi!), Steph, Christelle, Valou, Aline, Cédric, Mika, Barthé, Lili, Hien et Delphine. Un merci tout particulier à mon amie Sophie, pour son soutien et ses précieux conseils ainsi que pour son aide, sa disponibilité et sa bonne humeur. Nous avons tissé une véritable complicité durant ces 4 années et elle n'est pas prête de s'estomper!

Je remercie également à tous les membres du BEAGx. En particulier Pierre (et son énergie pour remettre en route le GC capricieux), Tina, Laurent, Olivier, Michel, Steph et Philippe qui m'ont toujours apporté leur soutien, tant amical que scientifique.

Les analyses d'acides aminés m'ont également ouvert les portes d'un autre laboratoire de la Faculté Agronomique de Gembloux, celui de Chimie Biologique et Industrielle. Je tiens à remercier tous ses membres qui m'ont accompagnée, en particulier Bernard Wathelet, Eric (et son amie Agathe) et Isabelle pour leur disponibilité, leur gentillesse et leur aide. J'ai une pensée toute particulière pour Isabelle qui a participé à la course d'acquisition de résultats avant mon départ pour Vilnius et qui m'a encouragée lors de certaines évaporations chaotiques...

Un grand merci à Nicolas Vereecken qui a partagé avec moi sa passion pour les parfums floraux tout en participant aux réflexions sur mes recherches et qui m'a fourni la majeure partie des magnifiques clichés qui illustrent mes travaux.

Merci aux nombreux collaborateurs pour leur aide, en particulier Yvan Barbier pour certaines illustrations; David Baldock qui m'a accueillie chez lui, m'a fait découvrir le porc pie et m'a fait parcourir les paysages anglais à la recherche de *Colletes succinctus*; Stefan Dötterl qui s'est intéressé à l'aspect nutritionnel des interactions saule-andrène; Pascal Laurent qui m'a aidée dans la détermination de l'erythrodiol et Vincent Hotte pour les analyses GC-MS. Je remercie également Michal Paroulek pour son aide dans les analyses d'ecdystéroïdes, Séverine Suchail pour les analyses de carbohydrates, Anne-Laure Jacquemart et Jens D'Haeseleer pour les informations qu'ils m'ont transmises ainsi que toutes les personnes qui ont participé, soit directement soit indirectement, aux collectes (Gilles

Mahé, Rika Driessens, Jos Neve, ...).

Un merci tout particulier à tous les amis qui m'ont soutenu durant cette thèse dont Paula, Steph et Nath avec un petit clin d'œil à nos soirées filles, Sophie, Jérémy, Jérôme, Bychon, Belette, Fred, Fredje, Sandrine et Davy. Merci aussi à Jérôme et Sarah (Biotechniciens Animaliers) ainsi qu'à Elise (Biologie Marine) pour leurs nombreux encouragements.

Je tiens à remercier ma famille dont le soutien a été essentiel tout au long de mes études, et tout particulièrement au cours de ce travail. A ma sœur et à mon frère, Céline et Bertrand, à mes grands-parents, à mon beau-frère Sébastien et à mes belles-soeurs Caroline et Kroline, à Clo, à ma petit Lily-Rose et enfin à mes parents Pierre et Chantal à qui je dédie cette thèse. Je les remercie de tout cœur pour leur aide et leurs encouragements de tous les jours. Sans eux, rien ne serait possible.

Ces quelques lignes pour remercier mon Amour, Kevin, à qui je dois énormément. Tu as toujours été aux petits soins pour moi et tu as vécu cette fin de thèse aussi intensément que moi. Tu m'as soutenue pour me permettre d'aller au bout des choses même quand le challenge te semblait impossible. Tu as toujours cru en moi et m'as aidée autant que tu le pouvais en relisant, en me conseillant et me faisant relativiser lorsque je me laissais submergée par le stress. Durant ces derniers mois, je n'ai pu me consacrer qu'à la rédaction grâce à toi, tu t'es occupé de tout, sans un seul reproche, au contraire, tu m'as continuellement encouragée. Tu as été d'un soutien inimaginable! L'aboutissement de ce travail c'est aussi en grande partie à toi que je le dois. Merci pour tout.

Liste des publications

Chapitre 1

1. **Vanderplanck, M., Michez, D., Vancraenenbroeck, S. and Lognay, G. (2011).** Micro-quantitative method for analysis of sterol levels in honeybees and their pollen loads. *Analytical Letters*, 44 (10) : 1807-1820.
2. **Vanderplanck, M., Leroy, B., Wathelet, B., Wattiez, R. and Michez, D.** Standardised protocol to evaluate pollen proteins as bee food source. *Apidologie*, submitted.

Chapitre 2

3. **Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Suchai, S., Wathelet, B., Wattiez, R. and Michez, D.** How pollen content impacts on fitness and behavior of polylectic bees? *PLoS ONE*, submitted.
4. **Vanderplanck, M., Vereecken, J.N., Paroulek, M., Lognay, G. and Michez, D.** Floral generalist or sterol specialist? Pollen sterolic profiles and the exploitation of alternative host plants in solitary bees. *Functional Ecology*, submitted.
5. **Vanderplanck, M., Dötterl, S., Schneider, K., Pincweski, A., Lecocq, T., Lognay, G., Wathelet B., Wattiez, R., Vereecken, N.J. and Michez, D.** Chemical range within potential host spectrum of a willow-specialist bee. Unpublished manuscript, in preparation.

Chapitre 3

6. **Vanderplanck, M., Vereecken, N.J., Lognay, G., Wathelet, B., Wattiez, R. and Michez, D.** Evolution of host-plant choice in bees: the constraint hypothesis of chemical filters. Unpublished manuscript, in preparation.

Annexes

7. **Vanderplanck, M., Bruneau, E. and Michez, D. (2009).** Oligolectisme et décalage de phénologie entre plante hôte et pollinisateur, étude de deux espèces printanières psammophiles: *Colletes cunicularius* (L.) (Hymenoptera, Colletidae) et *Andrena vaga* (Panzer) (Hymenoptera, Andrenidae). *Osmia*, 3: 23-27.
8. **Michez, D., Vanderplanck, M. and Engel, M.S. (2012).** Chapter V. Fossil bees and their plant associates. In *Evolution of the Plant-Pollinator Relationships*, Patiny, S. ed., Cambridge University Press (Systematic Association series), Cambridge, pp. 103-164.
9. **Gosselin, M., Michez, D., Vanderplanck, M., Roelandts, D., Glauser, G. and Rasmont, P. (2013).** Does *Aconitum septentrionale* chemically protect floral rewards to the detriment or advantage of specialist bumble bee ? *Ecological Entomology*, in press.
10. **Durieux, D., Fassotte, B., Vanderplanck, M., Deneubourg, J.-L., Fischer, C., Lognay, G., Haubruge, E. and Verheggen F. (2013).** Substrate marking by an invasive ladybeetle: Seasonal changes in hydrocarbon composition and behavioral responses. *PLoS ONE*, 8(4): e61124. doi:10.1371/journal.pone.0061124

Table of contents

Summary	1
Résumé	4
Introduction générale	9
Présentation des modèles	49
Chapter 1. Methodology	69
1. Micro-quantitative method for analysis of sterol levels in honeybees and their pollen loads	71
2. Standardised protocol to evaluate pollen proteins as bee food source	89
Chapter 2. Physiology of host-plant specialisation	109
1. How pollen content impacts on fitness and behavior of polylectic bees?	111
2. Floral generalist or sterol specialist? Pollen sterolic profiles and the exploitation of alternative host plants in solitary bees	137
3. Chemical range within potential host range of a willow-specialist bee	167
Chapter 3. Evolution of host-plant choices	197
1. Evolution of host-plant choices in bees: the constraint hypothesis of chemical filters	199
Discussion et Conclusion	231
Perspectives	251
Annexes	263

“Je suis de ceux qui pensent que la Science a une grande beauté. Un savant dans son laboratoire n'est pas seulement un technicien, c'est aussi un enfant placé en face de phénomènes naturels qui l'impressionnent comme un conte de fées”

Marie Sklodowska Curie

Summary

Bees rely exclusively on pollen and nectar as food source. Through pollen collection, they act concurrently as effective pollinators and herbivores. While the majority of bee species are pollen-specialist, polylecty (i.e. pollen generalist) is widespread among social bees. Regardless of floral specialization, bees display numerous adaptations (i.e. behavioral, morphological and phenological features) as well as sensorial capabilities, which allow them to discriminate among plant species and to enhance floral rewards foraging. In response to excessive pollen harvesting, flowers have developed complex defence systems through particular morphological and/or chemical traits. Among chemical protections of pollen, nutritive value may influence the pollen-host spectrum as well as the floral preferences of bees. Although recent studies provide some empirical evidences of physiological constraint, precise examination of pollen chemical filters is still lacking. The aim of the present study is to determine such filters and evaluate their impact on the development, the ecology and the evolution of bees. We develop four particular questions: (i) Are available protocols of chemical analyses reliable enough to evaluate pollen content? (ii) Which chemicals or combination of chemicals are involved in development of selected wild species? (iii) How variable are these chemicals in syntopic and congeneric plants and how bees face this potential variability? (iv) How does chemical variability of pollen constraint host plant switches in clade of specialist bees?

To investigate the relationship between floral choices and pollen quality, robust evaluations of pollen nutritive contents are essential. However available protocols require too large amount of biological material. Therefore, floral pollen as well as bee individual analyses are very scarce in literature. To override this methodological barrier, micro-quantitative chemical methodologies were designed (Chapter 1). They allow reliable quantifications of important nutrients in floral pollen namely sterols, amino acids and polypeptides, as well as precise determination of sterolic profile in tissues of

individual bee specimen.

As sterols, amino acids and polypeptides are involved in key metabolic functions, they may impact on bee fitness and then shape subsequent bee-flower associations. We tested their relative importance for the polylectic bumblebee *Bombus terrestris* by comparing colonies fed on five pollen diets of different nutritive value (Chapter 2.1). Our results show that pollen diets of *Cistus* and *Calluna* have poor quality for *Bombus terrestris* as they decreased the mass of reared larvae compared to the other pollens namely *Cytisus scoparius*, *Salix caprea* and *Sorbus aucuparia*. These experiments reveal two important aspects: (i) sterolic composition and polypeptide content seem positively associated with bumblebee fitness; and (ii) bumblebee workers adapt their nectar consumption according to pollen quality. These results strongly suggest that nutritional quality of pollen may act as chemical filter and that bumblebees are able to detect pollen quality. Therefore, plants could be evolutionary selected through their pollen content. In particular, our results strongly suggest that particular nutritional theme in pollen might attract and fidelize pollinators like bumblebees.

This finding of chemical themes in pollen is corroborated by our study on *Colletes cunicularius*, a generalist species that preferentially exploits *Salix* spp. but also collects pollen from Fabaceae (*Cytisus* spp.) and Rosaceae (*Prunus* spp. and *Sorbus* spp.) (Chapter 2.2). Analyses of pollen sterolic profiles reveal that all alternative host plants exploited by the generalist species are characterised by sterolic profiles similar in composition to the preferred host plants, *Salix* spp. These results suggest that shared pollen sterolic profiles might facilitate the exploitation of alternative host plants. Bee sterolic physiology appears as conserved trait regardless of floral specialization since both specialist *Andrena vaga* and generalist *Colletes cunicularius* display similar sterolic requirements and molting hormone synthesis. Such conserved features among bees (i.e. sterol physiology) and plants (i.e. sterolic pattern) could promote generalist pollination systems.

Specialist bees are largely assumed to be physiologically adapted to

their host-pollen chemistry. Nevertheless chemical filters could also occur in specialist bee-flower interactions. This assumption is tested by investigating variations in pollen nutritive content within the genus *Salix* along with behavioral and physiological responses of the willow-specialist bee *Andrena vaga* (Chapter 2.3). Chemical analyses reveal that willow-pollens clearly vary in their polypeptide content and to a lesser extent in their sterol composition. While wind-pollinated species offer pollen with low-polypeptide content, pollen from insect-pollinated species display higher polypeptide content, suggesting that this trait could be related to a pollination syndrom in the *Salix* genus. Additional evidence is that *A. vaga* does not forage on *Salix* with low polypeptide concentration even if these plants have similar scent than other *Salix* species. Moreover females of *A. vaga* appear to be able to maintain a given sterol profile in their tissues by physiological adjustment despite sterolic variability in their pollen hosts.

To assess the significance of these chemical filters in an evolutionary context, relationship between pollen quality and evolutionary shift on new host-plant was investigated within two clades of closely related specialist species, namely *Colletes succinctus* group and *Melitta leporina* group (Chapter 3). Sterolic composition and polypeptide content appear to be evolutionary conserved traits in floral choices of *C. succinctus* group and shifts in their pollen diet seem to be guided by a chemical pattern. However, different result was found for *M. leporina* group as pollen contents vary among their respective hosts. It appears more likely that host switches have occurred according to ecological opportunities in this group.

In conclusion, the present thesis provides new evidence that particular chemicals in pollen content (i.e. sterol composition and polypeptide content) may guide floral choices in both oligolectic and polylectic bee species. Such chemical filters can also drive the evolution of host-plant choices in particular clades of specialist bees. A better understanding of nutritive requirements of bees can provide guidelines to promote availability of adequate food resource and therefore ensure the maintain of bee population.

Résumé

Les abeilles se nourrissent exclusivement de pollen et de nectar. Au cours de leur récolte de pollen, elles jouent conjointement le rôle de pollinisatrices efficaces et d'herbivores. Bien que la majorité des espèces d'abeilles soit spécialisée sur un nombre restreint de plantes pour leur récolte et leur consommation de pollen, le polylectisme (i.e. comportement alimentaire généraliste) est très répandu chez les abeilles sociales. Indépendamment de leur degré de spécialisation, les abeilles exhibent de nombreuses adaptations (i.e. traits comportementaux, morphologiques et phénologiques) ainsi que des capacités sensorielles qui leur permettent de discriminer les espèces de plantes et d'en optimiser l'exploitation. En réponse à la récolte excessive du pollen, les fleurs ont développé des systèmes complexes de protection par l'intermédiaire de traits morphologiques et/ou chimiques particuliers. Parmi les protections chimiques du pollen, la valeur nutritive peut influencer le degré de spécialisation ainsi que les préférences florales des abeilles. Bien que de récentes études fournissent des preuves empiriques de l'existence d'une contrainte physiologique, la connaissance des filtres chimiques polliniques demeure incomplète. Le présent travail tente de déterminer avec précision la nature de ces filtres et d'évaluer leur impact sur le développement, l'écologie et l'évolution des abeilles. Quatre questions spécifiques sont abordées: (i) Les protocoles d'analyses chimiques disponibles sont-ils suffisamment fiables pour évaluer le contenu pollinique? (ii) Quels sont les composés chimiques ou combinaisons de composés impliqués dans le développement des abeilles? (iii) Ces composés varient-ils de manière significative entre plantes syntopiques ou congénériques, et si oui, comment les abeilles font-elles face à cette variabilité ? (iv) Dans quelle mesure la variabilité chimique du pollen peut-elle contraindre les changements d'hôtes au sein des clades d'abeilles spécialistes?

Pour étudier l'influence de la qualité nutritive du pollen sur les choix floraux, il est indispensable de pouvoir dresser avec précision les profils

chimiques de divers pollens. Cependant, les protocoles généralement utilisés nécessitent de trop grandes quantités de matériel biologique. Par conséquent, les analyses effectuées sur le pollen floral ainsi que sur les abeilles à échelle individuelle sont très rares dans la littérature. Pour outrepasser cette barrière méthodologique, des méthodes d'analyses chimiques micro-quantitatives ont été développées (Chapitre 1). Elles permettent de quantifier de manière fiable le contenu en stérols, en acides aminés et en polypeptides du pollen floral ainsi que d'établir avec précision le profil stérolique tissulaire des abeilles, à échelle individuelle.

Etant donné leur implication dans de nombreuses fonctions métaboliques clés ; les stérols, les acides aminés et les polypeptides ont probablement une incidence sur les aptitudes des abeilles et pourraient de ce fait façonner les associations plante-abeille subséquentes. Afin de déterminer l'importance relative de ces différents composés nutritifs pour le bourdon polylectique *Bombus terrestris*, des colonies élevées sur cinq types de pollen de valeur nutritive différente (Chapitre 2.1). Nos résultats montrent que les larves développées sur les pollens de *Cistus* et de *Calluna* atteignent une masse plus faible que celles nourries sur les pollens de *Cytisus scoparius*, *Salix caprea* et *Sorbus aucuparia*, ce qui suggère les pollens de *Cistus* et de *Calluna* sont de moins bonne qualité pour *Bombus terrestris*. Ces expériences d'élevage mettent en évidence deux aspects importants: (i) la composition stérolique et la teneur en polypeptides semblent positivement associées aux aptitudes du bourdon, et (ii) les ouvrières de bourdon adaptent leur consommation en nectar en fonction de la qualité nutritionnelle du pollen disponible. Ces résultats suggèrent que la qualité nutritionnelle du pollen peut agir en tant que filtre chimique et que les bourdons sont capables de détecter la qualité du pollen. Par conséquent, la valeur nutritive du pollen constitue probablement un facteur évolutif de sélection des plantes. En particulier, il apparaît que l'occurrence d'un thème nutritif particulier peut attirer et fidéliser des pollinisateurs tels que les bourdons.

Ces résultats suggérant l'existence de patterns chimiques au sein du pollen sont corroborés par notre étude sur *Colletes cunicularius*, une espèce généraliste qui exploite préférentiellement *Salix* spp. mais collecte également le pollen des Fabaceae (*Cytisus* spp.) et Rosaceae (*Prunus* spp. et *Sorbus* spp.) (Chapitre 2.2). Les analyses stéroliques révèlent que l'ensemble des plantes-hôtes alternatives exploitées par cette espèce solitaire généraliste offre du pollen dont la composition en phytostérols est similaire à celle du pollen-hôte préférentiel (*Salix* spp.). Ces résultats suggèrent qu'un thème stérolique commun pourrait faciliter l'exploitation de plantes hôtes alternatives. La physiologie stérolique des abeilles apparaît conservée indépendamment de leur degré de spécialisation: l'espèce spécialiste *Andrena vaga* et l'espèce généraliste *Colletes cunicularius* présentent des exigences stéroliques similaires et synthétisent les mêmes hormones de mue. La présence d'un pattern stérolique récurrent au sein du pollen des plantes à fleurs ainsi que les exigences physiologiques similaires des abeilles pourraient promouvoir des systèmes de pollinisation généralistes.

Les abeilles spécialisées sont communément considérées comme physiologiquement adaptées à la composition chimique de leurs pollens-hôtes. Néanmoins, des filtres chimiques peuvent également gouverner leurs interactions avec les plantes à fleurs. Pour tenter d'élucider ce point, les variations de la teneur nutritive du pollen produit par différentes espèces au sein du genre *Salix* ainsi que les réponses comportementales et physiologiques de l'abeille spécialiste *A. vaga* ont été étudiées (Chapitre 2.3). Les analyses chimiques révèlent que les pollens de saule varient sensiblement en terme de contenu polypeptidique et dans une moindre mesure dans leur composition en stérols. Alors que les espèces de saule pollinisées par le vent offrent du pollen pauvre en polypeptides, le pollen d'espèces pollinisées par les insectes exhibent des teneurs en polypeptides plus élevées, ce qui suggère que ce trait pourrait être inclus dans les syndromes de pollinisation pour le genre *Salix*. En outre, les préférences florales de l'andrène semblent influencées par la teneur en polypeptides du pollen. *Andrena vaga* exploite

en effet uniquement les pollens à haute teneur polypeptidique, indépendamment des parfums floraux émis. Bien que les femelles semblent limitées par leur besoin en polypeptides, elles sont manifestement capables de maintenir un profil tissulaire stérolique constant en dépit de la variabilité de leurs hôtes, ce qui suggère l'existence d'un mécanisme physiologique d'ajustement stérolique.

Afin de déterminer l'importance des filtres chimiques d'un point de vue évolutif, l'influence de la qualité nutritionnelle sur les changements d'hôtes a été étudiée au sein de deux clades d'espèces sœurs relativement spécialisées, à savoir les groupes de *Colletes succinctus* et de *Melitta leporina* (Chapitre 3). L'évolution des choix floraux au sein du groupe de *C. succinctus* semble contrainte physiologiquement: les différents pollens-hôtes exploités exhibent des teneurs en polypeptides ainsi que des compositions stéroliques similaires. Par contre, le contenu nutritif pollinique varie largement entre les pollens-hôtes exploités par les espèces du groupe de *M. leporina*, ce qui suggère d'autres contraintes sélectives. Il semble probable que les changements d'hôtes de ce groupe au cours de l'évolution soient plutôt liés à des opportunités écologiques.

En conclusion, le présent travail présente de nouveaux éléments suggérant que des composés chimiques polliniques (i.e. composition en stérols et contenu en polypeptides) peuvent guider les choix floraux aussi bien chez les abeilles oligolectiques et polylectiques. Les filtres chimiques régissent probablement l'évolution des choix floraux dans des clades particuliers d'abeilles spécialisées. Une meilleure compréhension des besoins nutritifs des abeilles peut notamment fournir de nouvelles pistes pour promouvoir la disponibilité de ressources alimentaires adéquates et ainsi assurer le maintien des populations d'abeilles.