

LA DIVISION DU TRAVAIL ENTRE RÉCOLTEUSES DE POLLEN ET DE NECTAR CHEZ LE BOURDON *BOMBUS TERRESTRIS* L. (HYMENOPTERA, APIDAE)

Jean-Claude VERHAEGHE^{1,2}, Xavier SIMON¹, Anne VANDEWIELE¹, & Nickolaj R. BOGATYREV³

1 : *Laboratoire de Zoologie. Université de Mons-Hainaut. Av. Maistriau, 19. 7000 Mons (Belgium).*

2 : *Laboratoires de l'Environnement de l'ULB. Rue de la gare, 81. 5670 Treignes (Belgium).*

3 : *Institute of Systematic and Ecology of Animals. Academy of Science. Russia, 630090, Novosibirsk-90, Tereshkova, 11, apt. 1.*

Résumé. L'observation d'une société de *Bombus terrestris* en semi-captivité a permis de calculer la récolte journalière de pollen et de nectar et de déterminer le rythme d'activité. Les règles qui gouvernent le choix de la récolte de pollen ou de nectar ont aussi pu être établies. La décision de continuer à récolter du pollen apparaît ainsi comme un processus purement stochastique. Par contre, la décision de continuer à collecter du nectar semble dépendante du succès de la récolte, ce qui suggère l'existence d'un apprentissage. Cette asymétrie dans le comportement de récolte selon qu'il s'agisse de ramener du pollen ou du nectar est discutée en terme d'optimisation de l'approvisionnement du nid.

Mots-clés. Hyménoptères, bourdons, butinage, division du travail.

Summary. *Division of labor between pollen and nectar foragers in Bombus terrestris L.* The foraging behaviour of a captive *Bombus terrestris* colony was observed in a suburban area in Belgium. The diurnal cycle as well as the total amount of nectar and pollen harvested per day were established. The bees were ranked according to their total activity and this distribution is best fitted by a negative exponential, a common occurrence in social insects. The specialisation for nectar or pollen collecting was weak. Observation of the behavioural sequences of individual bees allowed us to define rules that govern the decision to shift from one foraging activity to another (pollen or nectar collecting). The decision to stay in or to leave Pollen collecting appeared to be a stochastic process. Conversely, nectar collecting was affected by the success of the bee, suggesting a learning process. After the sixth foraging trip, the probability of continuing to collect nectar rose with the length of the bout, up to a point determined by the beginning of the night. This asymmetry in behavioural processes for nectar and pollen collecting is discussed in terms of colony-level optimisation of the foraging.

Key words. Hymenoptera, bumblebees, foraging, division of labor.

INTRODUCTION

La plupart des études portant sur le butinage chez les bourdons portent sur le comportement individuel (Shelly et al., 1991). Les travaux qui portent sur les aspects proprement sociaux du butinage s'intéressent généralement au rythme d'activité du nid en donnant le plus souvent des données quantitatives sur les ressources (Free 1955, Allen et al., 1978, Shelly et al., 1991, Baal et Surholt, 1993). S'il est vrai que chez les bourdons, la récolte est essentiellement traitée au niveau de l'individu, il n'en reste pas moins qu'il doit nécessairement exister une intégration collective de ces actes individuels pour qu'ils soient adaptés aux besoins de la colonie et à la disponibilité des ressources.

Ce travail se propose d'étudier la division du travail au niveau du butinage et de présenter quelques éléments de réponse aux questions suivantes : quelles sont les règles qui régissent le maintien d'une activité de butinage ou le passage d'une activité à l'autre (passage de la récolte de nectar à celle de pollen et vice-versa) et quelle est leur signification de en termes de besoins de la colonie et de disponibilité des ressources.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont eu lieu entre le 5 et le 30 avril 1996, sur le campus de l'Université de Mons-Hainaut (Belgique). Deux colonies de *B. terrestris terrestris* ont été utilisées et avaient été fournies par la firme BIOBEST (Westerloo, Belgique). Les colonies étaient maintenues dans des boîtes d'élevage au laboratoire. Les ouvrières pouvaient butiner à l'extérieur en passant par un tube traversant le mur. Les nids étaient observés entre 7 et 21h (GMT + 2) et tous leurs mouvements notés ainsi que la charge transportée. Au cours d'une des journées d'expérimentation une des pelotes de pollen a été prélevée aux butineuses et pesée. Au début de l'expérimentation, toutes les ouvrières ont été marquées à l'aide de pastilles d'opalinthe du même type que celles utilisées pour marquer les reines d'abeilles. Deux nids ont été observés : l'un marqué en jaune ("nid jaune" : 19 ouvrières initialement marquées) et l'autre en blanc (nid blanc : 15 ouvrières initialement marquées). Au total, 84 individus sont nés dans le nid jaune et 90 dans le nid blanc. Chaque matin, toute ouvrière nouvelle-née était marquée. Comme l'âge des ouvrières présentes au début des observations était inconnu, nous avons utilisé un Indice Relatif d'Age, les bourdons marqués le premier jour ayant l'indice 0, celle nées le jour suivant l'indice 1 et ainsi de suite.

La spécialisation pour le type de récolte a aussi été estimée par un Indice de Spécialisation établi comme suit : $IS = NP/NP+NS$ avec NP = nombre d'entrées avec pollen et NS nombre d'entrées sans pollen. Cet indice pouvait être calculé pour une journée ou pour toute la durée des observations.

Le dernier jour, tous les animaux ont été capturés, pesés et ont vu leur taille estimée par la mesure de la cellule radiale (Morse, 1977). Le volume de nectar contenu dans le jabot a été mesuré par capillaire gradué et la concentration en sucre mesurée au microréfractomètre (Belligham & Stanley).

Seuls les résultats du nid jaune seront présentés ici, ceux du nid blanc étant pratiquement identiques. Pendant la période d'observation, quelques individus ont déserté le nid blanc et ont intégré le nid jaune où ils ont travaillé le reste de leur vie. Ils ont été inclus dans l'analyse des résultats du nid jaune.

Toutes les données ont été analysées au moyen de tests statistiques non-paramétriques (Siegel, 1956).

RÉSULTATS

L'activité journalière de récolte ne sera pas décrite ici car elle correspond tout-à-fait à ce que d'autres auteurs ont observé (Free, 1955, Shelly et al., 1991).

La charge en pollen par individu était comprise entre 0,019 et 0,033g avec une moyenne de 0,026g (n=5). Ceci nous permet d'estimer grossièrement l'entrée de pollen

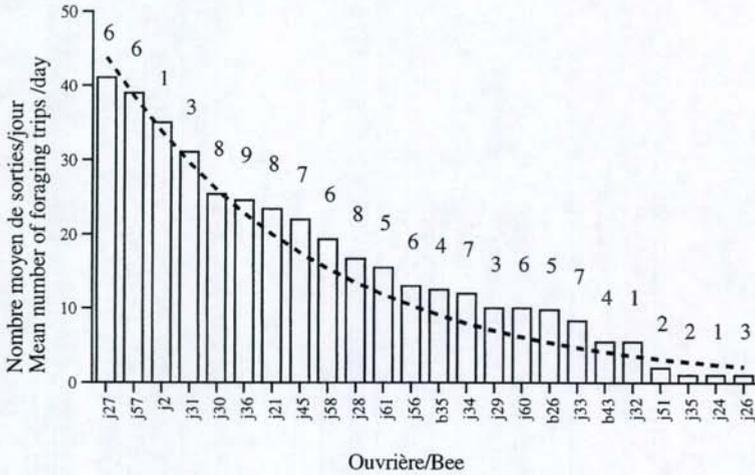


Figure 1. Distribution de l'activité de butinage. Les individus sont classés par ordre décroissant, d'activité. Les chiffres au-dessus des barres représentent le nombre de jours d'observation. En pointillé : courbe théorique d'équation $Y = 50 * 10^{-0,057 * X}$ (test de Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,05$).

Figure 1. Distribution of foraging activity. Individuals are ranked by decreasing activity. The numbers over the bars represent the number of observation days for each bee. Dashed line : theoretical curve. Activity is best fitted (Kolmogorov-Smirnov test, $P > 0.05$) by a negative exponential curve following the equation : $Y = 50 * 10^{-0,057 * X}$

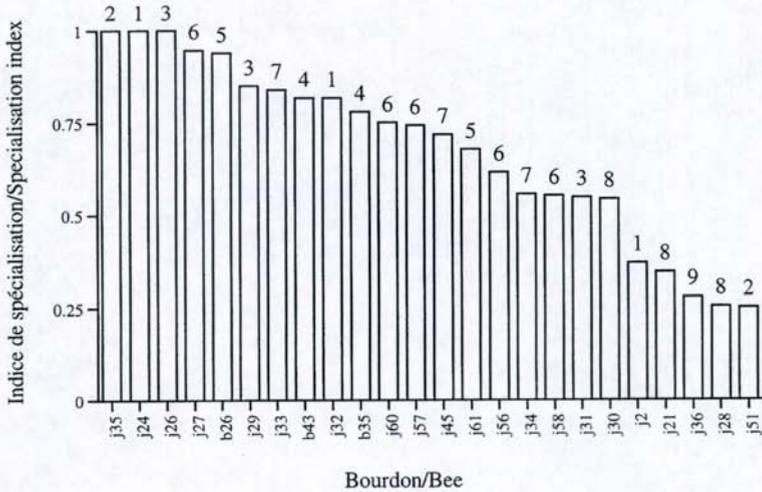


Figure 2. Distribution de l'indice de spécialisation.. Les individus sont rangés par ordre décroissant. Le chiffre au-dessus des barres représente le nombre de jours d'observation pour chaque ouvrière.

Figure 2. Distribution of the specialisation index.. Individuals are ranked by decreasing values. The number over the bars represents the number of observation days for each bee.

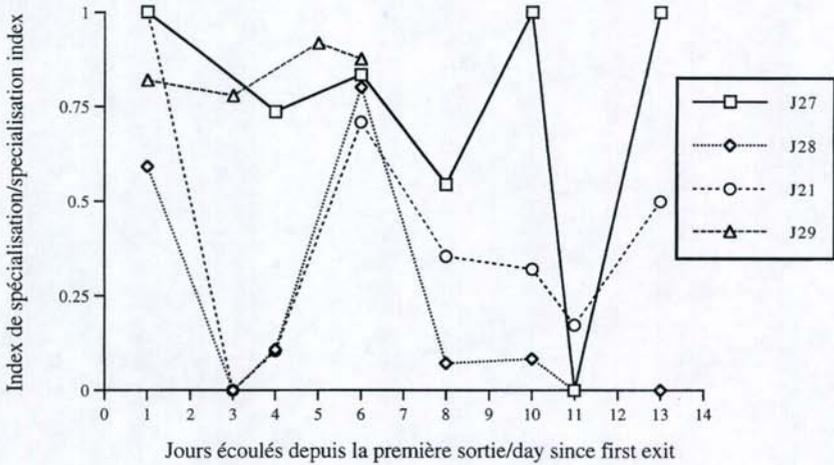


Figure 3. Evolution de l'indice de spécialisation pendant la période d'observation pour quelques ouvrières représentatives. J27 et J28 sont parmi les moins spécialisées, J21 et J29 parmi les plus spécialisées.

Figure 3. Changes in the specialisation index during the observation period for 4 representative bees. J27 and J28 are among the least specialised bees, J21 and J29 among the most specialised.

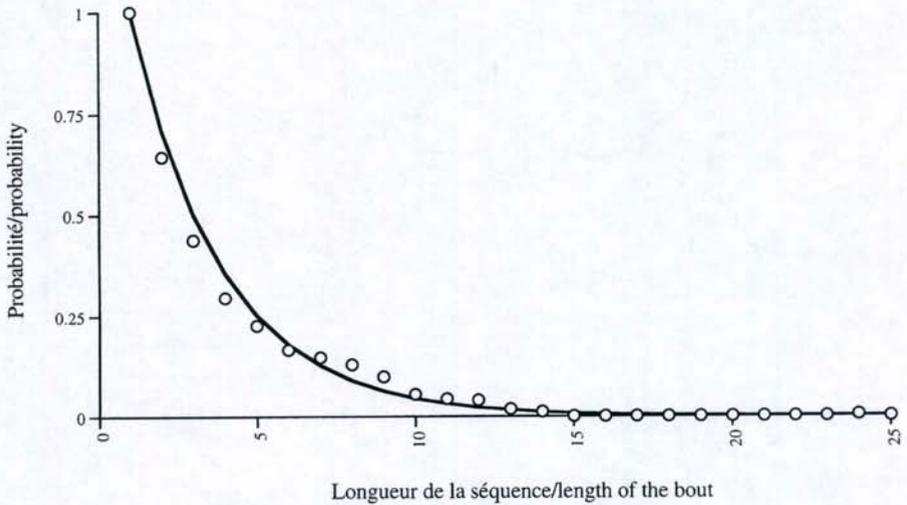


Figure 4. Probabilité de réaliser une série de récoltes successives de pollen en fonction de la longueur de la séquence. Cercles : données expérimentales (nombre de séquences = 274). Ligne : simulation par l'équation : $Y = 10 - 0,15(X-1)$ où Y est la probabilité de la séquence et X sa longueur (test de Kolomogorov-Smirnov, $P > 0,1$).

Figure 4. Probability of executing a bout of pollen collecting as a function of the length of the sequence. Dots : experimental data (number of bouts = 274). Line : simulation by the equation : $Y = 10 - 0,15(X-1)$ where y is the probability of the bout and X the length of the bout. This fitting is confirmed by the Kolomogorov-Smirnov test ($P > 0,1$).

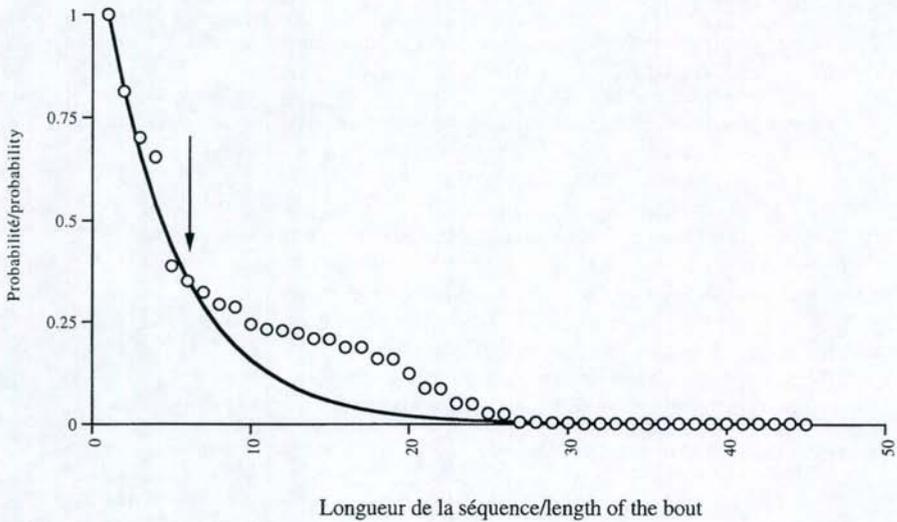


Figure 5. Probabilité de réaliser une séquence de récoltes successives de nectar seul en fonction de la longueur de la séquence. Cercles : données expérimentales (nombre de séquences = 654). Ligne : simulation par l'équation : $Y = 10^{-0,09(X-1)}$. La flèche montre à quel moment les données ne sont plus en accord avec la simulation (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,01$).

Figure 5. Probability to execute a bout of nectar-only collecting in function of the length of the sequence. Dots : experimental data (number of bouts = 654). Line : simulation by the equation : $Y = 10^{-0.09(X-1)}$ where Y is the probability of the bout and X the length of the bout. The arrow shows the moment when the experimental data are no more congruent with an exponential distribution (Kolmogorov-Smirnov test, $p < 0.01$).

journalière à 2,56g pour une journée ensoleillée (15 avril 1996). La quantité moyenne de nectar dans le jabot a été estimée à $20,9 \mu\text{l} \pm 11,0$ ($n=21$) avec une concentration moyenne de $43,8\% + 7,7$ ($n=21$). La quantité de nectar récoltée pour la même journée (15 avril 1996) peut être estimée à 3880 μl . Ces données ne peuvent être qu'indicatives puisque la récolte est dépendante des conditions climatiques. La dissection a montré que toutes les ouvrières ayant récolté du pollen avaient aussi récolté du nectar (ce qui est en accord avec ce que Free (1955) avait observé chez *Bombus sylvarum* et Shelly et al (1991) chez *B. pennsylvanicus sonorus*).

24 ouvrières ont butiné sur les 84 individus observés. La figure 1 montre comment se classent les butineuses par rapport à leur activité générale moyenne de récolte (pollen + nectar seul) sur l'ensemble des observations. La distribution est bien simulée (test de Kolmogorov-Smirnov, $P>0,05$) par une exponentielle négative suivant l'équation : $Y = 50 * 10^{-0,057 * X}$ où Y est l'activité de butinage et X le rang.

La spécialisation pour la récolte de pollen a été calculée sur l'ensemble des observations et les ouvrières classées selon leur indice de spécialisation. Comme le montre la figure 2 les butineuses sont faiblement spécialisées pour une activité ou l'autre : les récolteuses exclusives de pollen ou de nectar sont rares.

Nous n'avons pas observé de corrélation entre l'activité journalière et l'indice de spécialisation (corrélation de Spearman, $p>0,05$). La taille du bourdon n'a pas non plus d'influence sur son activité générale ainsi que sur la quantité moyenne de nectar ou de pollen récoltée (corrélation de Spearman, $p>0,05$ dans tous ces cas).

La figure 3 montre l'évolution de l'indice de spécialisation depuis la première sortie chez une série de butineuses représentatives. Comme on le voit, aucune évolution n'est perceptible aussi bien pour des ouvrières peu que très spécialisées.

La figure 4 montre comment, à court terme, c'est-à-dire au cours d'une série de sorties consécutives, évolue la probabilité de continuer à récolter du pollen une fois que la butineuse s'est engagée dans cette activité. Le phénomène est bien simulé par une exponentielle négative d'équation : $Y = 10^{-0,15(X-1)}$ où Y est la probabilité de continuer à récolter du pollen et X la longueur de la séquence. Un tel résultat suggère que la probabilité de récolter du pollen est une constante et ne dépend pas de ce qui s'est passé auparavant. Par contraste, la figure 5 montre que lorsqu'une ouvrière est engagée dans la récolte de nectar, la probabilité de continuer cette activité est seulement une constante pendant les six premiers voyages. Ensuite, la probabilité augmente avec la longueur de la séquence et la courbe ne répond plus à une équation exponentielle (test de Kolmogorov-Smirnov, $p<0,01$). Il apparaît donc, après la sixième sortie, une amplification de l'activité individuelle de récolte, probablement due à un apprentissage, et qui ne cesse que parce que la journée se termine.

DISCUSSION

La division du travail au niveau de l'activité générale moyenne de récolte (pollen + nectar seul) suit une exponentielle négative, ce qui est la règle parmi les insectes sociaux (Abraham, 1979; Lenoir, 1987).

Par contre, la spécialisation pour la récolte du pollen est faible et l'observation des individus pendant deux semaines montre que la décision de récolter du pollen se prend à court terme. En fait, à chaque sortie, la butineuse collectant du pollen a le choix entre continuer son activité ou passer à la récolte de nectar et ce choix se fait sous probabilité constante. Par contre, la probabilité d'une récolteuse de nectar de changer d'activité n'est pas constante. Après six récoltes consécutives elle augmente, suggérant l'existence d'un apprentissage.

Cette asymétrie comportementale reflète probablement une asymétrie dans la disponibilité des ressources. Le pollen est un facteur limitant pour la colonie (Galen et Plowright, 1985) mais, à l'échelle d'une journée, c'est une ressource plus dispersée et plus renouvelable que le nectar (Zimmerman, 1982). Si le pollen est une ressource essentielle mais distribuée aléatoirement, alors une stratégie stochastique est probablement le meilleur choix car elle assure un approvisionnement régulier. Inversement le nectar est rare et distribué de manière agrégative (Zimmerman, 1981). Dès lors, lorsqu'une butineuse a détecté un agrégat de fleurs nectarifères, sa meilleure stratégie est de continuer à l'exploiter jusqu'à épuisement de la ressource par le biais d'un processus d'apprentissage.

Lorsqu'elle butine du nectar ou du pollen, l'ouvrière a toujours une certaine probabilité de changer de ressource. Ceci évite aux récolteuses de rester "piégées" dans une activité (ex. l'exploitation d'un parterre de fleurs particulièrement riches en nectar) et de négliger la collecte de l'autre ressource (dans cet exemple : le pollen).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été partiellement subventionné par le Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique pour deux des auteurs : X. Simon et N. Bogatyrev.

REFERENCES

- Abraham, M., 1979. Comportement individuel lors de déménagements successifs chez *Myrmica rubra* L. C.R. UIEIS sct. française - Lausanne, 17-19.
- Allen, T., S. Cameron, R. McCinley, B. Heinrich, 1978. The role of workers and new queen in the ergonomics of a bumblebee colony (Hymenoptera : Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51: 329-342.
- Baal, T., B. Surholt, 1993. Une nouvelle méthode pour déterminer l'activité de vol et la récolte de nourriture d'une colonie de bourdons (*Bombus terrestris*). *Apidologie*, 24: 521-523.
- Free, J.B., 1955. The division of labour within bumblebee colonies. *Insectes sociaux*, II n°3 : 195-212.
- Galen, C., R.C. Plowright, 1985. Contrasting movement patterns of nectar-collecting and pollen-collecting Bumblebees (*B. terricola*) on Fireweed (*Chamaenerion angustifolium*) inflorescences. *Ecological Entomology*, 10 : 9-17.
- Lenoir, A., 1987. Factors determining polyethism in social insects in *From individual to collective behavior in social insects*, (J.M. Pasteels et J.L. Deneubourg ed.), Birkäuser, 219-240.
- Morse, D.H., 1977. Estimating Proboscis Length from Wing Length in Bumblebees (*Bombus* spp.). *An. Ent. Soc. Am.*, 70 : 311-315.
- Shelly, T.E., S.L. Buchmann, E.M. Villalobos, M.K. O'Rourke, 1991. Colony ergonomics for a desert-dwelling bumblebee species (Hymenoptera : Apidae). *Ecological Entomology*, 16: 361-370.
- Siegel, S., 1956. *Non parametric statistics for the behavioural sciences*. McGraw-Hill, Kogakusha LTD, Tokyo, 312 pp.
- Zimmerman M., 1981. Patchiness in the Dispersion of Nectar Resources : Probables Causes. *Oecologia*, 49 : 154-157.
- Zimmerman M., 1982. The Effect of Nectar Production on Neighborhood Size. *Oecologia*, 52 : 104-108.