**DONNÉES ÉCOLOGIQUES SUR L'HIBERNATION
CONTRÔLÉE DES REINES DE BOURDONS
(HYMENOPTERA, APOIDEA, BOMBINAE, BOMBUS LATR.)**

*Ökologische Daten zur kontrollierten Überwinterung
von Hummelköniginnen*

André POUVREAU

*Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux,
91 — Bures-sur-Yvette
Institut national de la Recherche agronomique*

SUMMARY

ECOLOGICAL FACTORS ON THE CONTROLLED HIBERNATION OF BUMBLE-BEE QUEENS

The author carried out some laboratory studies on the most favourable hibernation conditions for the survival of bumble-bee queens (*B. agrorum* Fabr., *B. hypnorum* L., *B. pratorum* L., *B. terrestris* L.), taking particular notice of hygrometric conditions and temperature. The *Bombus* fundatrix females respond to humidity gradients by movements and consequently gather at their preference.

This study shows that the bumble-bee queen's « choice » of a hibernation site, as well as the possibility of its surviving « dormancy », is a function of the texture of the substrate and above all of its water retaining powers, as the physical nature of the substrate can greatly influence evaporation and percolation. Moreover, the humidity of a site only exerts an effective influence when it is closely related to temperature.

Experiments on quick temperature drops in the pre-hibernation period show that a pre-exposure to cold environment conditions makes the insect capable of more readily surviving low temperatures than if it had previously been kept in a warm environment.

RÉSUMÉ

L'auteur étudie, au laboratoire, les conditions d'hibernation les plus favorables à la survie des reines de Bourdons (*B. agrorum* Fabr., *B. hypnorum* L., *B. lapidarius* L., *B. pratorum* L., *B. terrestris* L.), en considérant notamment les conditions hygrométriques et thermiques. Les femelles fondatrices de *Bombus* répondent aux gradients d'humidité du milieu par des réactions locomotrices qui ont pour conséquence leur aggrégation dans des zones préférées.

Cette étude montre que le « choix » des reines de Bourdons pour un gîte d'hibernation, ainsi que leur possibilité de survie à la « dormance », s'exercent en fonction de la texture du substrat, et surtout de son pouvoir de rétention d'eau, les caractères physiques du substrat pouvant influencer largement les phénomènes d'évaporation et de percolation. De plus, l'humidité du milieu n'intervient efficacement qu'en étroite dépendance avec la température.

Des expériences sur la rapidité de l'abaissement thermique en période de pré-hibernation montrent qu'une exposition préalable à un environnement froid produit un degré d'acclimatation qui rend l'Insecte capable de survivre plus facilement aux basses températures que s'il a été préalablement maintenu dans un milieu chaud.

INTRODUCTION

La conduite d'un élevage de Bourdons ou la production sur une grande échelle de reines de Bourdons en vue d'augmenter considérablement les populations naturelles, nécessite un contrôle des reines au cours de l'accouplement (POUVREAU, 1963) et de la période hivernale.

Jusqu'à une époque récente, la plupart des essais concernant l'hibernation artificielle des reines de Bourdons n'ont donné aucun résultat, et ces échecs successifs ont constitué l'un des principaux obstacles à la domestication complète des Bourdons.

Les méthodes d'hibernation contrôlée ne présentent pas de différences fondamentales selon les auteurs. Toutefois, il est possible de classer ces méthodes en fonction des moyens mis en œuvre.

A. — Méthodes d'hibernation en confinement avec intervention des conditions météorologiques extérieures

Après plusieurs essais infructueux, LINDHARD (1912), en confinant une colonie de *Bombus terrestris* L. dans un compartiment où était disposée une caisse remplie de tourbe, réussit à faire passer l'hiver à 13 des femelles fondatrices. Ces insectes sont restés ainsi dans la tourbe jusqu'au 22 mai. Le nombre d'Insectes mis en expérience et la durée de l'hibernation ne sont pas connus. Cet auteur, par des moyens semblables, prétend également avoir fait hiverner quelques reines de *Bombus lapidarius* L.

Après avoir capturé des reines de Bourdons dans la nature, soit en vol ou dans leur nid maternel, CUMBER (1953) enfermait celles-ci dans de petits tubes de verre, de 2,5 cm de diamètre, dont l'orifice était fermé d'un voile de mousseline permettant la ventilation. Les tubes étaient disposés dans une cave sombre, à une température de 15 °C, et les insectes étaient alimentés d'une solution d'eau miellée, deux fois par semaine. A la mi-janvier, soit 3 mois après leur introduction en hibernation, la moitié des reines était encore vivante.

Les premiers essais de HOLM (1954-1955), consistant à faire hiverner les reines de Bourdons dans des cubes de bois, se sont avérés infructueux; ces cubes, percés de trous et entourés d'un grillage fin, étaient enterrés. Par la suite (1957-1958), en laissant séjourner des colonies de *Bombus terrestris* L. dans une serre, à la température naturelle, où était aménagé un monticule de mottes de terre recouvert de gazon, HOLM obtint respectivement 29 et 49 reines survivantes. Les données

concernant le nombre d'Insectes au début de l'expérience manquent. Le remplacement, dans la serre, du monticule de terre artificiel par des caisses contenant un mélange de terre et de sphaignes ou uniquement des sphaignes, a permis à cet auteur d'enregistrer des pourcentages élevés de reines de *Bombus terrestris* L. et de *Bombus lapidarius* L. survivant à l'hibernation : 84 % (1959), 87 % (1960), 92 % (1961), 90 % (1962).

B. — Méthodes d'hibernation par des moyens strictement artificiels

L'hibernation des reines de *Bombus hypnorum* L. en conditions artificielles a fait l'objet de travaux de la part de HORBER (1961). Les Insectes étaient enfermés individuellement dans de petites boîtes cylindriques en aluminium, d'une capacité de 50 ml environ, et contenant de la terralite hydratée. Dans les conditions expérimentales considérées comme optimales pour les femelles de *Bombus hypnorum* L. (température de réfrigération : 1 °C, teneur en eau de la terralite : 95 %), 87 % des insectes ont été maintenus en survie pendant plus de 9 mois.

La technique d'hibernation artificielle utilisée par ZAPLETAL (1961), en Tchécoslovaquie, consistait à introduire des reines de Bourdons, déjà en état de « dormance », dans des boîtes d'allumettes ou des creusets en argile contenant de la tourbe faiblement humidifiée. Ces boîtes et ces récipients étaient disposés dans un grand plateau, lui-même rempli de tourbe, et introduits dans un réfrigérateur pendant 1 à 2 jours à la température de 2 à 4 °C. — Après cette courte période de refroidissement, les Insectes étaient transférés dans un local frais pendant toute la durée de l'hibernation. Cette technique semble, dans certains cas, avoir donné de bons résultats, mais nous n'avons aucun chiffre concernant les rendements obtenus.

Les premiers essais effectués par MILLIRON (1967) pour faire hiverner des reines de *Megabombus f. fervidus* (F.) en conditions artificielles n'ont donné aucun résultat. Après avoir analysé successivement les différentes causes de cet échec, MILLIRON a réussi à faire hiverner 16 reines de *Megabombus f. fervidus* (F.) en conditions contrôlées. Les Insectes, répartis en deux lots, étaient introduits dans des bocaux, d'une capacité de trois litres environ, remplis de duramen (provenant d'un tilleul) humide en décomposition. Les bocaux étaient maintenus à l'obscurité, à la température ambiante, pendant 24 heures, puis transférés dans un réfrigérateur, à une température variant de 1 à 4 °C. — Après un séjour de six mois et demi à basse température, les femelles de Bourdons étaient soumises à un conditionnement leur permettant une reprise normale de l'activité de nidification. Moins de trois jours après leur sortie d'hibernation, huit femelles avaient succombé, puis trois au cours des jours suivants. Sur les cinq reines survivantes, deux seulement commencèrent la construction d'un nid.

Nous possédons très peu d'informations sur les causes de mortalité des fondatrices de Bourdons en hibernation dans les conditions naturelles; cependant, certaines observations tendent à montrer que les facteurs abiotiques interviennent de façon également restrictive sur la survie des Insectes en hibernation dans la nature et en serre.

Dans la nature, la vigueur de la reine de Bourdon peut être réduite par des conditions climatiques défavorables pendant le « repos hivernal » (alternance répe-

tée de périodes de gel et de dégel, humidité excessive), ou par une sortie d'hibernation prématurée. Un hiver prolongé peut amener la fondatrice à épuiser les réserves emmagasinées dans le tissu adipeux et à sortir dans un état physiologique affaibli.

D'autre part, le contrôle de la fondatrice de Bourdon au cours de la période d'hibernation doit permettre de soustraire celle-ci à certaines maladies et à l'infestation par des parasites, notamment *Sphaerularia bombi* (Nématode).

J'ai entrepris cette étude dans le but de déterminer les conditions d'hibernation les plus favorables à la survie des femelles fondatrices de Bourdons, et favoriser ainsi le contrôle de la reine au cours de son cycle biologique.

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

1. — Insectes

Les expériences sur l'hibernation des Bourdons sont effectuées avec des reines appartenant aux espèces : *Bombus lapidarius* L., *Bombus terrestris* L., *Bombus lucorum* L., *Bombus pratorum* L., *Bombus hypnorum* L., *Bombus agrorum* Fabr.

Une partie de ces fondatrices provient de colonies élevées en serre, tandis que les autres sont capturées dans la nature, principalement sur des cultures de dahlias nains à fleurs simples. Ces reines, aussitôt relâchées en serre, sont abondamment nourries (sucre glace en solution, miel, pollen broyé, fleurs fraîches).

2. — Matériel

Les Insectes, quelle que soit leur provenance, sont disposés dans une serre dont chaque compartiment ($4,5 \times 3 \times 2$ m) est aménagé en vue de leur séjour en hibernation.

Dans un compartiment au sol cimenté est installé un terrarium ($4,5 \times 1 \times 0,5$ m), appuyé contre l'un des murs de la serre, et constitué de la manière suivante (fig. 1-A) : sur une assise de pierres meulières différents matériaux : mousses (appartenant aux genres *Mnium*, *Polytrichum*, Bryales), compost de feuilles d'arbres desséchées, tourbe, sont disposés; chacun de ces matériaux est séparé, dans le terrarium, par un panneau en fibrociment. Le soubassement de pierres est destiné à éviter une humidité excessive des couches inférieures du substrat, tout en maintenant un certain gradient d'humidité. Pendant les périodes de chaleur (juillet à septembre), pour compenser en partie les pertes d'eau par évaporation et percolation, les matériaux sont arrosés en surface à l'aide de fines pulvérisations, et de l'eau est déversée entre les pierres, à la base du terrarium. Un paillason placé à 50 cm environ au-dessus du terrarium, fournit une zone ombragée et ralentit l'évaporation de l'eau. Des meulières cavernueuses sont disposées au milieu des matériaux, les anfractuosités de ces pierres pouvant fournir aux Insectes des gîtes d'hibernation.

D'autres terrariums, de dimensions plus petites, sont aménagés dans des caisses en bois ($30 \times 30 \times 30$ cm, $80 \times 50 \times 30$ cm). Les mêmes matériaux (mousses, tourbe, compost) sont utilisés, ainsi que de la terre de bruyère et du bois en décomposition. Certaines caisses contenant de la terre sont ensemencées avec du trèfle blanc (*Trifolium repens* L.) d'autres avec du gazon (les différentes espèces ou variétés de Graminées utilisées fournissent un gazon ras, afin de faciliter le repérage des trous à la surface du sol) : dans d'autres caisses enfin, la terre est recouverte d'un tapis de mousses ou de feuilles sèches, ou bien dépourvue de végétation. Les caisses sont inclinées (plan de 30 à 45° avec l'horizontale) selon l'orientation cardinale.

Les conditions climatiques (température, éclairement, hygrométrie) à l'intérieur de la serre sont très voisines des conditions naturelles.

Pour les expériences d'hibernation en conditions contrôlées, plusieurs types de récipients sont utilisés : des boîtes cylindriques (diam. : 33 mm, haut. : 54 mm; les mêmes que celles utilisées par HORBER) en aluminium, et des pots en argile (diam. : 40 mm, haut. : 45 mm) fermés d'un bouchon. Ces récipients sont aux trois quarts remplis de tourbe ou de vermiculite hydratée, ayant des teneurs

FIG. 1 A — Terrarium dans un compartiment de serre

ABB. 1 A — Terrarium in einem Treibhausabteil

en eau différentes. Des caisses en bois (de dimensions $30 \times 30 \times 30$ cm et $20 \times 20 \times 20$ cm) remplies de mousse humidifiée (*Mnium*, *Polytrichum*) servent également pour ces expériences.

Les mesures de la température et de l'hygrométrie de l'air à l'intérieur de la serre sont enregistrées à l'aide d'un thermohygrographe. Les mesures à l'intérieur du substrat ne présentent pas de difficulté technique particulière. La température des matériaux est mesurée à l'aide de thermomètres à mercure (modèle « grain d'orge ») dont le réservoir est placé au voisinage de la couche superficielle et à différentes profondeurs. Pour mesurer l'humidité de l'air dans les petites cavités (hibernaculums) (fig. 1-B) où hivernent les Bourdons, je me suis servi du microhygromètre de Goillot. En ce qui concerne la répartition de l'humidité dans le substrat, j'ai pratiqué plusieurs prélèvements d'échantillons.

Pour les expériences sur l'influence de l'humidité du substrat, j'ai utilisé la vermiculite, la tourbe et la mousse à différents degrés d'humidité. A une quantité déterminée de substrat préalablement déshydraté, on ajoute une certaine quantité d'eau représentant un pourcentage d'eau en poids du substrat. Ce procédé a une valeur approximative, suffisante cependant pour l'objet de nos expériences.

3. — Méthodes utilisées

J'ai entrepris des expériences sur l'hibernation des reines de Bourdons en conditions semi-contrôlées. Les Insectes sont placés dans une serre où se trouvent aménagés un terrarium et plusieurs caisses

FIG. 1 B. — Reine de *Bombus hypnorum* dans son hibernaculum

ABB. 1 B. — Königin von *Bombus hypnotum* in ihrem Winterschlafplatz

d'hibernation, selon la composition précédemment décrite. Les Bourdons sont alimentés jusqu'à ce que toutes les femelles fondatrices soient entrées en hibernation.

J'ai effectué également un certain nombre d'expériences en opérant un contrôle complet des conditions dans lesquelles les fondatrices ont hiverné, soit individuellement, dans les boîtes métalliques ou les pots d'argile, soit en groupes, dans les caisses remplies de mousse ou de tourbe. Pour ces expériences, les Insectes sont prélevés dans un terrarium, alors qu'ils viennent d'entrer en hibernation, et sont introduits en chambre froide à la température de 0 °C ou de 4 °C.

RÉSULTATS

Les expériences sur l'hibernation des reines de Bourdons ont été réalisées de 1965 à 1969. Ce sont les résultats obtenus au cours de ces quatre années que je vais exposer, en tenant compte des différentes conditions expérimentales.

1. — Expériences effectuées en conditions de serre

Parmi les Bourdons introduits en serre, un certain nombre de femelles fondatrices périssent au cours de la période de pré-hibernation. Les taux de survie des Insectes sont calculés en fonction du nombre de femelles effectivement entrées en hibernation.

Les résultats considérés dans leur totalité sont indiqués dans le tableau 1.

TABEAU 1. — *Survie des femelles fondatrices de bourdons en serre*
(Résultats globaux)
TABELLE 1. — *Überleben der Hummelweibchen (Fundatrices) im Gewächshaus*
(Gesamtergebnisse)

Espèces de <i>Bombus</i>	Femelles fondatrices survivantes après l'hibernation ¹									
	1966		1967		1968		1969		En totalité	
	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
<i>B. agrorum</i>	—	—	4 (7)	57	6 (9)	67	14 (17)	82	24 (33)	68
<i>B. hypnorum</i>	25 (33)	76	33 (41)	80	21 (26)	81	27 (33)	82	106 (133)	79
<i>B. lapidarius</i>	17 (26)	65	15 (21)	71	14 (19)	74	12 (17)	70	58 (83)	70
<i>B. pratorum</i>	6 (10)	60	—	—	9 (12)	75	13 (17)	76	28 (39)	70
<i>B. terrestris</i>	20 (31)	64	19 (27)	70	23 (29)	79	11 (14)	78	73 (101)	72
TOTAL.....	68 (100)		71 (96)		73 (95)		77 (98)		289 (389)	
Moyenne pondérée.....	17 (25)		18 (24)		15 (19)		15 (20)		58 (78)	

1. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre total de femelles fondatrices enfouies dans les différents terrariums. (Expériences effectuées du mois de juillet au mois de mars suivant.)
1. Die Zahlen in Klammern geben die Summe der in den verschiedenen Terrarien eingegrabenen Hummelweibchen. (Die Versuche wurden vom Juli des einen bis zum März des anderen Jahres durchgeführt.)

L'aménagement du terrarium n'ayant subi, au cours de ces années, aucune modification de structure, les progrès enregistrés dans les pourcentages de survie à l'hibernation des reines de Bourdons peuvent être imputés, d'une part, à des conditions microclimatiques plus favorables, d'autre part, en particulier durant les deux dernières années, au fait qu'un certain nombre de femelles de Bourdons étaient laissées dans leur colonie maternelle jusqu'à leur entrée en hibernation.

L'infection produite sur le corps des Bourdons morts sous l'influence de mycoses n'a pas toujours permis l'identification des espèces de *Bombus*.

TABEAU 2. — *Choix des reines de Bombus vis-à-vis des différents substrats*
TABELLE 2. — *Wahl der verschiedenen Substrate durch die Hummelköniginnen*

Substrats	Années	Nombre de femelles fondatrices de <i>Bombus</i> enfouies dans les différents substrats Zahl der in die verschiedenen Substrate (Kompost, Moos, Torf) eingegrabenen Hummelweibchen					
		<i>B.</i> <i>agrorum</i>	<i>B.</i> <i>hypnorum</i>	<i>B.</i> <i>lapidarius</i>	<i>B.</i> <i>pratorum</i>	<i>B.</i> <i>terrestris</i>	Total général
Compost.....	1966.....	—	2	1	1	2	
	1967.....	—	—	2	—	2	
	1968.....	—	3	1	—	3	
	1969.....	—	4	—	1	—	
	TOTAL.....	—	9	4	2	7	22
	Pourcent...	—	41 %	18 %	9 %	32 %	
Mousse.....	1966.....	—	9	9	2	10	
	1967.....	3	12	8	—	10	
	1968.....	4	7	8	5	12	
	1969.....	11	10	6	7	6	
	TOTAL.....	18	38	31	14	38	139
	Pourcent...	13 %	27 %	22 %	10 %	27 %	
Tourbe.....	1966.....	—	14	7	3	8	
	1967.....	1	21	5	—	7	
	1968.....	2	11	5	4	8	
	1969.....	3	13	6	5	5	
	TOTAL.....	6	59	23	12	28	128
	Pourcent...	5 %	46 %	18 %	9 %	22 %	
	TOTAL GÉNÉRAL..	24	106	58	28	73	289

a. — *Influence de la nature des matériaux.*

J'ai présenté aux femelles de Bourdons, en période pré-hibernation ¹, un «choix» de matériaux différents dans leur nature, et j'ai déterminé leurs préférences par le dénombrement des Insectes enfouis dans chacun des compartiments et des caisses mis en « concurrence ».

Les résultats obtenus au cours des quatre années d'expérimentation sont rapportés dans le tableau 2.

Il ressort de ce tableau un certain nombre de faits :

— parmi les substrats mis en « concurrence », les mousses et la tourbe apparaissent comme les matériaux préférés des Insectes pour leur séjour en hibernation, alors que le compost de feuilles desséchées n'abrite qu'un faible nombre d'individus. D'autres matériaux (bois en décomposition, compost provenant d'une pinède), mis en concurrence n'ont hébergé que quelques femelles de Bourdons;

FIG. 2. — *Taux de mortalité des reines de Bombus en hibernation*

(30 femelles fondatrices de chaque espèce — *B. hypnorum*, *B. lapidarius*, *B. terrestris* — au début de l'expérience).

ABB. 2. — *Sterblichkeitsrate von Bombus -Weibchen während der Überwinterung*

(Bei Versuchsbeginn 30 Fundatrices von jeder Art : *B. hypnorum*, *B. lapidarius*, *B. terrestris*).

Unterschrift :

Abszisse = Kontrolldaten, Oktober 1967-März 1968.

Ordinate = Sterblichkeit in Prozentzahlen.

1. Le terme pré-hibernation désigne la phase au cours de laquelle la jeune reine de *Bombus* a quitté son nid maternel et recherche un emplacement pour passer l'hiver.

— les femelles de Bourdons se répartissent préférentiellement dans l'un de ces substrats selon l'espèce considérée. Il convient de remarquer la constance manifestée, chaque année, par certaines espèces de *Bombus* pour un substrat déterminé. Pour d'autres espèces (*B. pratorum*, par exemple), la répartition des femelles entre deux substrats (mousse et tourbe) est très voisine.

En l'absence de matériaux d'hivernation, les femelles de Bourdons se réfugient dans les caisses d'élevage, sous le coton ou d'autres matériaux du nid, ou bien dans un angle de la serre lorsque l'insecte n'a aucune possibilité de fouissement.

b. — *Mortalité pendant l'hivernation.*

Afin de suivre l'évolution de la mortalité des reines de Bourdons au cours de l'hivernation, j'ai effectué, à des intervalles réguliers, des contrôles dans les caisses contenant différents substrats. Tous les Insectes ainsi recensés étaient entrés en hivernation à une époque qui s'étendait du 10 au 30 septembre, et des vérifications avaient lieu au début (ou à la fin) et au milieu de chaque mois. La figure 2 montre le taux de mortalité des reines de 3 espèces de *Bombus* en hivernation, exprimé en fonction du nombre d'insectes survivants après chaque contrôle.

Pour chaque espèce de *Bombus* étudiée, le taux de mortalité est plus élevé à l'automne (fin octobre à décembre) que pendant la seconde période de l'hivernation. Ces observations effectuées durant trois années ont montré un schéma en tous points semblable à celui de la figure 2.

2. — *Expériences effectuées en conditions contrôlées*

Des essais préliminaires sur l'hivernation contrôlée des reines de Bourdons ont été entrepris à l'aide de boîtes d'aluminium, contenant divers substrats (tourbe, vermiculite) humidifiés. Les résultats ont été dans l'ensemble assez décevants, le taux de mortalité atteignant 85 à 90 %. La plupart des Insectes morts avaient le corps recouvert d'un mycélium blanchâtre ou verdâtre très dense. Il s'agit de deux champignons pathogènes : *Aspergillus candidus* L. et *Beauveria bassiana* Vuill. ¹.

L'infection s'effectue à travers les téguments du Bourdon. Le corps des Insectes morts d'infection fungique est envahi par le mycélium du champignon qui, en se développant, englobe le corps de l'insecte extérieurement en le recouvrant d'une sorte de voile d'une teinte blanchâtre ou verdâtre ².

L'utilisation de pots en argile, remplis des mêmes matériaux, dans des conditions thermiques et hygrométriques analogues à celles des essais précédents, a permis de réduire le taux de mortalité, 50 % environ des fondatrices de Bourdons survivant à l'hivernation.

1. Je remercie M. P. FERRON, de la Station de Recherches de Lutte biologique et de biocénétique, à la Minière, d'avoir bien voulu isoler et déterminer ces mycoses.

2. SKOU (1967) a donné une description détaillée de cinq champignons pathogènes des reines de *Bombus terrestris* L., *Bombus lapidarius* L. et *Bombus hortorum* L., et préconise un traitement à base de substances antibiotiques et chimiques pour lutter contre les infections fungiques.

a. — *Influence de l'humidité du substrat.*

L'humidité du substrat nous a semblé constituer l'un des facteurs les plus importants dans l'enfouissement des femelles de Bourdons, ainsi que dans les conditions de survie des Insectes à l'hibernation. J'ai cherché à mettre en évidence, par la méthode de « choix », les réactions des reines de *Bombus* en présence de différents degrés d'humidification des matériaux.

Pour ces essais, vingt reines de *Bombus* sont introduites dans une cage à 4 compartiments contenant un substrat à des degrés d'humidification différents. Après un séjour de 4 semaines dans la cage, le nombre d'Insectes enfouis dans chaque compartiment est indiqué dans le tableau suivant :

TABL. 3 — *Enfouissement des reines de Bourdons en relation avec la nature du substrat et le degré d'humidification.*

TABL. 3 — *Das Eingraben der Hummelweibchen in Abhängigkeit von Natur und Feuchtigkeit des Substrats.*

	Nombre de reines de <i>Bombus</i> enfouies dans les matériaux à différents degrés d'humidification							
	Anzahl der in verschiedenem Material (Moos, Torf) eingegrabenem ♀♀ bei unterschiedlicher Feuchte							
	30 %		50 %		70 %		90 %	
	Mousse	Tourbe	Mousse	Tourbe	Mousse	Tourbe	Mousse	Tourbe
<i>B. hypnorum</i>	0	0	3	2	7	7	10	11
<i>B. lapidarius</i>	2	1	5	4	7	9	6	6
<i>B. terrestris</i>	1	0	4	4	9	10	6	6

Les principaux résultats obtenus figurant dans ce tableau montrent que la distribution des Insectes s'est effectuée préférentiellement en fonction du degré d'humidification du substrat, puisque, en considérant un même degré d'humidification, les valeurs sont voisines ou même égales pour chacun des matériaux. Il apparaît également, pour les espèces de *Bombus* étudiées, une influence prépondérante des degrés d'humidification supérieurs à 50 %. Il convient de noter une certaine similitude dans la répartition des deux espèces, *Bombus lapidarius* et *Bombus terrestris*. Ces expériences m'ont permis d'observer que la plupart des Insectes s'enfouissent plus profondément lorsque le degré d'humidification des matériaux est faible.

D'autres expériences ont permis de mettre en évidence l'influence de la température à différents degrés d'humidification des matériaux sur la survie des femelles de Bourdons (fig. 3).

FIG. 3 A. — *Taux de survie des reines de Bombus hypnorum en fonction du degré d'humidification du substrat*

ABB. 3 A. — *Überlebensziffern der Königinnen von Bombus hypnorum in Abhängigkeit von der Feuchtigkeit des Substrats (25 ♀♀ bei Versuchsbeginn)*

Unterschrift :

Abszisse = Feuchtigkeit des Substrats in Prozenten.

Ordinate = Zahl der überlebenden ♀♀ von *Bombus hypnorum*.

Temperatur _____ 0 °C, 4 °C.

FIG. 3 B. — *Taux de survie des reines de Bombus lapidarius en fonction du degré d'humidification du substrat*

ABB. 3 B. — *Überlebensziffern der ♀♀ von Bombus lapidarius in Abhängigkeit von der Feuchte des Substrats (25 ♀♀ bei Versuchsbeginn)*

Unterschrift :

Abszisse = Feuchtigkeit des Substrats in Prozenten.

Ordinate = Zahl der überlebenden ♀♀ von *B. lapidarius*.

Temperatur _____ 0 °C, 4 °C.

Taux de survie
des reines de
Bombus hypnorum

FIG. 3 A. — ABB. 3 A

Taux de survie
des reines de
Bombus lapidarius

FIG. 3 B. — ABB. 3 B.

Les graphiques montrent, pour les deux espèces étudiées, *Bombus hypnorum* (fig. 3-A) et *Bombus lapidarius* (fig. 3-B), que le taux de survie des Insectes en hibernation est supérieur à la température de 0 °C, quel que soit le degré d'humidification du substrat (mousse).

b. — *Possibilité d'acclimatation.*

J'ai effectué quelques essais afin de vérifier si la prédisposition des reines de Bourdons à l'hibernation était influencée par la température d'acclimatation.

Deux lots de 20 femelles fondatrices de *Bombus terrestris* sont constitués : le premier lot (A) est maintenu à une température moyenne de 20 °C pendant une dizaine de jours, tandis que le second lot (B) est soumis, pendant la même durée, à des températures décroissantes (17°, 15°, 12°, 8° C). Les Insectes des deux lots sont exposés à la même durée d'éclairement (12 heures). Au terme de cette période, les femelles des lots A et B sont disposées dans une caisse de mousse humidifiée, en chambre froide à 4°C. Des contrôles hebdomadaires permettent de suivre l'évolution de la mortalité des femelles de Bourdons de chaque lot (fig. 4).

FIG. 4. — Courbes exprimant le taux de mortalité des femelles fondatrices de *Bombus terrestris* en fonction de la température subie au cours de la période d'acclimatation

ABB. 4. — Sterblichkeitsrate der Weibchen (Fundatrices) von *Bombus terrestris* in Abhängigkeit von der Temperatur, der sie im Verlauf der Akklimatisationszeit ausgesetzt waren

Unterschrift :

Abszisse = Zahl der Wochen nach Einbringen der Hummelköniginnen in den Kühlraum (4 °C).
Ordinate = Zahl der toten ♀♀.

Gruppe A (20 ♀♀ vor der Überwinterung bei einer mittleren Temperatur von 20 °C gehalten).

Gruppe B (20 ♀♀ vor der Überwinterung bei absteigenden Temperaturen : 17°, 12°, 8 °C gehalten).

Les courbes montrent qu'une exposition préalable à un environnement froid produit un degré d'acclimatation qui rend l'Insecte capable de survivre plus facilement aux basses températures que s'il avait été préalablement maintenu dans un milieu à température normale ¹.

3. — Observations sur la distribution verticale des reines de Bourdons dans les terrariums

La répartition des femelles de Bourdons en hibernation à différentes profondeurs dans les matériaux m'a permis d'établir des corrélations entre le microclimat de l'hibernaculum et les exigences écologiques de chaque espèce étudiée dans les conditions expérimentales.

La plupart des femelles de *Bombus terrestris* et *Bombus lucorum* se trouvaient sous la couverture (mousses, gazon, litière de feuilles mortes) du substrat, parfois sous la deuxième couche lorsqu'il s'agissait de mousses, c'est-à-dire à une profondeur de 4 à 8 cm, rarement plus profondément. Parmi les femelles de Bourdons découvertes en divers lieux d'hivernage dans les conditions naturelles ², toutes appartenaient à ces mêmes espèces : *Bombus terrestris* et *Bombus lucorum*.

Les couches superficielles du substrat abritaient également des fondatrices de *Bombus pratorum* et de *Bombus hypnorum*. Si la plupart des femelles de Bourdons hivernent individuellement, j'ai observé toutefois un certain nombre d'hibernaculums avec deux, trois et même quatre fondatrices de *Bombus hypnorum* à l'intérieur de chacun ³.

Dans les couches de mousses sous-jacentes — à une profondeur de 10 à 15 cm — séjournèrent des femelles de *Bombus lapidarius*. Certaines d'entre elles trouvaient également refuge sous une pierre meulière disposée à la surface du substrat.

C'est parmi les couches inférieures de mousses — entre 15 et 30 cm de profondeur — que se trouvaient la plupart des fondatrices de *Bombus agrorum*.

DISCUSSION

Les problèmes concernant l'hibernation des femelles fondatrices de Bourdons sont étudiés au point de vue écologique, en considérant notamment les conditions thermiques et hygrométriques. D'autres facteurs, tels que l'alimentation des jeunes femelles en période de pré-hibernation, peuvent avoir des répercussions importantes sur la survie des Insectes en hibernation, en particulier vis-à-vis de conditions climatiques défavorables, et sur leur aptitude physiologique à fonder une colonie. On imagine très facilement que des déficiences quantitatives puissent

1. Des expériences sont actuellement en cours afin d'expliquer la moindre résistance des Insectes qui sont transportés brusquement d'une température élevée à une température voisine de 0°C.

2. Je remercie M. B. FRETAULT de m'avoir fourni quelques données sur les gîtes d'hibernation des femelles de Bourdons qu'il a pu découvrir lors d'excursions entomologiques.

3. Ces rassemblements d'hibernation sont déterminés par certaines conditions du milieu et non pas par une stimulation sociale. Ces groupements ont un caractère facultatif et peuvent être composés de fondatrices de *Bombus* appartenant à des espèces différentes et même de femelles de *Psithyrus*.

avoir pour conséquence une diminution des quantités de réserves disponibles au moment de la reproduction, et par suite une baisse de fécondité. J'ai pu constater que les taux de survie des reines de *Bombus* en hibernation sont d'autant plus élevés que les Insectes ont eu la possibilité de s'alimenter plus abondamment avant leur entrée en « dormance ». Dans les conditions naturelles ou semi-artificielles, les jeunes fondatrices issues de colonies en période normale (juin à fin août), ayant à leur disposition une alimentation plus abondante, sont plus aptes à survivre à l'hibernation que celles provenant de colonies tardives. Les conditions alimentaires défavorables peuvent également provoquer un déséquilibre physiologique, constituant un « facteur prédisposant » (VAGO, 1961) à l'action de différents micro-organismes pathogènes ¹.

Dans cette étude, j'ai envisagé la variabilité de l'enfouissement des reines de Bourdons en fonction de certaines « qualités » du substrat dans lequel elles hibernent.

La nature du substrat semble avoir exercé une certaine influence sur le choix des Bourdons à l'enfouissement. Dans les conditions expérimentales, les Insectes s'enfouissent de préférence dans la mousse et, à un moindre degré, dans la tourbe (tableau 2).

Il m'est apparu que certaines particularités physiques des matériaux utilisés, notamment leur densité et leur pouvoir de rétention d'eau, pouvaient intervenir dans le choix manifesté par les Bourdons pour y établir un hibernaculum. La forte densité d'un substrat peut constituer un obstacle à la pénétration du Bourdon. C'est probablement cette résistance à l'enfouissement qui explique l'absence de fondatrices de *Bombus* dans les caisses contenant du bois en décomposition et un compost d'aiguilles de pins, matériaux relativement compacts. Les valeurs enregistrées dans le tableau 2 tiennent compte d'un degré d'humidification équivalent pour les différents matériaux.

Cependant, il y a quelque difficulté à maintenir constante l'humidité des matériaux dans les conditions d'expérimentation en serre. Ainsi, les mousses ne constituent pas un biotope avec un microclimat stable. D'autre part, le taux d'évaporation diffère selon la nature hygroscopique des matériaux.

La sensibilité des femelles de Bourdons à l'humidité atmosphérique ne semble pas se manifester en période de pré-hibernation. Le type d'hygrosensibilité qui intervient essentiellement pour les Insectes en période de pré-hibernation correspond, selon GRISON (1957) « à la perception de l'état de sécheresse ou d'humidification du support ».

Les expériences ont montré que les femelles de Bourdons se sont réparties principalement dans les compartiments où l'humidification du substrat dépassait 50 %. Si, à la suite de phénomènes d'évaporation et de percolation, la couche du substrat où se trouve l'hibernaculum de l'Insecte est desséchée, celui-ci est capable de se déplacer à la recherche d'un emplacement plus humide. Cette migration à l'intérieur du substrat ne s'effectue qu'au début de l'hibernation, à une période

1. Des études sont envisagées concernant l'influence de l'alimentation sur la capacité de résistance des reines de Bourdons aux facteurs climatiques de l'hibernation. Il conviendra également de considérer les effets secondaires de déficiences alimentaires. Selon MARTOJA (1965), « il s'avérera sans doute indispensable, à la lumière des résultats obtenus en pathologie des Insectes, d'envisager tout autant l'action pathogène des carences alimentaires que leur action directe ».

où l'Insecte n'est pas encore complètement immobilisé par les basses températures. Certains facteurs (hygropreferendum, hygrotactisme, protection contre la perte d'eau) peuvent être mis en cause dans le déclenchement de ces migrations, et souvent aussi dans leur orientation. Ces déplacements semblent déterminés par la recherche de conditions écologiques nouvelles. L'Insecte tente de se maintenir dans un milieu de mêmes conditions physiques.

La répartition en profondeur des femelles des différentes espèces de Bourdons en hibernation n'est pas aussi stéréotypée que cette configuration précédente pourrait le laisser supposer.

Dans les conditions naturelles, TKALCU (1960) a tenté d'établir une corrélation entre le site d'hibernation et l'apparition des reines de Bourdons au printemps : «... en comparaison des espèces pré-printanières, les espèces apparaissant le plus tard cherchent leur loge d'hibernation dans les couches plus profondes du terrain où elles trouvent une température plus basse et variant faiblement, leur donnant ainsi la possibilité de s'éveiller seulement lors des chaudes journées à la fin du printemps ». Bien que la distribution des reines de Bourdons présentes dans nos terrariums pourrait corroborer la thèse de TKALCU, il semble cependant difficile de prétendre qu'il s'agit d'une relation de cause à effet.

Au Danemark, HOLM (1960) et HOLM et HAAS (1961) ont déterminé l'époque de la fin de l'hivernage, en conditions contrôlées, des reines de *Bombus terrestris* et de *Bombus lapidarius*, cette dernière espèce émergeant un mois plus tard. Des mesures de la température du sol à l'endroit de l'hivernage ont été effectuées au moment de l'émergence des reines de *Bombus terrestris*. Ces mesures ont montré que l'apparition des Insectes était fortement influencée par une faible variation thermique, du moins pour des températures voisines de 16 °C. D'après ces auteurs, les conditions thermiques ne seraient pas le seul facteur déterminant la fin de l'hibernation des reines de Bourdons.

Les résultats obtenus en conditions semi-contrôlées ont montré une certaine plasticité écologique. En effet, certaines espèces de Bourdons présentent une plasticité plus grande par rapport à la température; d'autres envers l'humidité (1); d'autres encore par rapport à la composition mécanique du substrat.

Bien que la couverture du substrat soit assez mauvaise conductrice de la chaleur, à cause de l'immobilisation de l'air occlus, les femelles de Bourdons hibernant sous cette couche superficielle subissent plus nettement les variations thermiques. Celles-ci sont toujours plus grandes en surface qu'en profondeur.

Plus complexes apparaissent les réactions des Bourdons à l'humidification du milieu. L'humidité est, dans une certaine mesure, dépendante de la température, car l'évaporation est d'autant plus intense que le réchauffement du substrat est plus grand. L'évaporation à l'intérieur du substrat est très diminuée par rapport à la surface, parce que la présence d'une réserve d'eau liquide assure une teneur en eau constante de l'atmosphère du substrat.

Deux faits importants ressortent de l'examen des échantillons du substrat des emplacements d'hibernation. Le degré d'humidification des matériaux est plus élevé durant la période de préhibernation où les Bourdons réagissent à

1. D'après la répartition des hibernaculums dans les différentes couches humides des matériaux, les femelles de Bourdons en hibernation peuvent être considérées comme des Insectes euryhygres.

l'abaissement thermique, que pendant l'hibernation même. Ainsi, pendant une période plus ou moins longue, l'insecte peut, à l'intérieur de son hibernaculum, se trouver en contact avec l'eau. Aux basses températures, l'humidité du substrat ne semble pas affecter la résistance des femelles de Bourdons au froid, jusqu'à un certain degré d'hydratation. De plus, pour chaque espèce de *Bombus* étudiée, il semble qu'il existe une zone de températures définie à l'intérieur de laquelle l'humidité du substrat intervient dans la mortalité par congélation.

Cette étude nous a donc permis de montrer que le choix des femelles de Bourdons pour un gîte d'hibernation, ainsi que leurs possibilités de survie à la « dormance », s'exercent en fonction de la texture du substrat, et surtout de son pouvoir de rétention d'eau, la composition physique du substrat pouvant influencer largement les phénomènes d'évaporation et de percolation. De plus, l'humidité du milieu n'intervient efficacement qu'en étroite dépendance avec la température.

D'autre part, la structure des matériaux conditionne la vitesse de diffusion des gaz, et une augmentation de la teneur en eau des matériaux entraîne une diminution de la quantité d'air. Nous ignorons quelles sont les exigences en oxygène et les tolérances à l'égard de la teneur en gaz carbonique des reines de Bourdons en hibernation, et si, par conséquent, l'aération du substrat influence les conditions de survie des Insectes.

La résistance au froid des femelles de Bourdons varie suivant l'espèce et, pour une même espèce, selon la saison. En renouvelant les expériences sur l'acclimatation aux basses températures des femelles de différentes espèces de *Bombus*, j'ai pu constater des taux de mortalité différents en fonction du traitement thermique subi avant l'introduction des Insectes en hibernation. Les pourcentages de mortalité diffèrent également si le même test est appliqué aux femelles d'une même espèce à diverses périodes de pré-hibernation. Les résultats de ces essais préliminaires suggèrent que les femelles de Bourdons acquièrent une résistance au froid plus grande à mesure que l'hiver approche.

Dans la nature, les reines de Bourdons sont rarement exposées à des conditions constantes. Il serait intéressant d'étudier les modifications organiques entraînées par l'influence de basses températures constantes et celle des températures variables. Ainsi, les données fournies par des recherches (PAYNE, 1927) sur les limites de la résistance aux basses températures de divers Coléoptères, ont mis en évidence le rôle de la quantité d'eau de l'organisme dans la résistance au froid.

Au contact d'un substrat humidifié à l'excès, la résistance des Bourdons aux basses températures se trouve souvent réduite. De plus, lorsque l'Insecte est exposé à des températures modérément basses, le milieu très humide favorise les invasions fongiques et bactériennes.

Les conditions du milieu, particulièrement l'humidité et la stagnation d'air, ont une action sur l'hôte et sur le parasite. D'une part les conditions extérieures peuvent agir sur l'hôte en diminuant sa résistance contre l'invasion des mycoses, d'autre part, elles peuvent exercer une action sur le parasite et surtout sur ses spores qui ne germent que dans des conditions particulières. En effet, la formation des appareils de fructification sur la surface du corps des Insectes ne s'effectue que très faiblement en l'absence d'une humidité suffisante.

D'une façon générale, ce sont les individus affaiblis par une cause quelconque

qui seraient sujet aux infections fongiques. Les mycoses peuvent, à partir d'un Bourdon parasité, prendre de l'extension et atteindre des individus voisins.

Un grand nombre de micro-organismes (Bactéries appartenant au groupe des *Coli-aerogenes*; Eumycètes du genre *Candida*; *Leptomonas* (Flagellés, Trypanosomides) ont été découverts chez des femelles fondatrices de *Bombus terrestris* et *Bombus lapidarius* sorties d'hibernation (SKOU, NØRGAARD HOLM, HAAS. 1963). Ces micro-organismes constituent, selon ces auteurs, un facteur limitant à la survie des femelles de *Bombus* en hibernation. D'autre part, les infestations importantes par *Nosema bombi* Fantham et Porter (Cnidosporidies, Microsporidies) peuvent empêcher les jeunes reines de Bourdons d'entrer en hibernation. Le contrôle des reines de Bourdons durant l'hibernation doit donc permettre d'éliminer le danger des Nématodes et des maladies.

Des expériences sur l'hibernation contrôlée des fondatrices de *Bombus* sont seulement possibles lorsque les conditions micro-climatiques stipulées sont si proches des exigences écologiques que les fondatrices commencent volontairement à hiverner.

De nombreuses recherches restent à faire, notamment sur le degré de froid, la durée de son action et l'état hygrométrique du milieu favorables à un séjour plus ou moins prolongé en hibernation de chaque espèce de *Bombus*. Des modifications du cycle biologique des différentes espèces de Bourdons peuvent alors être envisagées. Ainsi, il devra être possible de maintenir les fondatrices de Bourdons à basse température jusqu'à une période déterminée où ces Insectes pourront intervenir directement dans la pollinisation des végétaux, ou bien, connaissant la durée de développement des ouvrières, on pourra provoquer la réactivation en laboratoire des femelles fondatrices de manière à synchroniser précisément la production maximale d'ouvrières butineuses avec la période de pleine floraison des plantes.

CONCLUSIONS

La production des reines de Bourdons, en vue d'augmenter considérablement les populations naturelles, nécessite un contrôle des reines au cours de la période hivernale.

J'ai entrepris cette étude dans le but de déterminer les conditions d'hibernation les plus favorables à la survie des femelles fondatrices de Bourdons, et favoriser ainsi le contrôle de la reine au cours de son cycle biologique.

Les expériences sur l'hibernation des Bourdons sont effectuées avec des reines appartenant aux espèces : *B. lapidarius* L.; *B. terrestris* L., *B. lucorum* L., *B. pratorum* L., *B. hypnorum* L., *B. agrorum* Fab.

Des expériences ont été entreprises en conditions semi-contrôlées. Les Insectes sont placés dans une serre où se trouvent aménagés un terrarium et plusieurs caisses d'hibernation contenant de la mousse, de la tourbe ou un compost. Les Bourdons sont alimentés jusqu'à ce que toutes les reines soient entrées en hibernation.

J'ai effectué également un certain nombre d'expériences en opérant un contrôle complet des conditions dans lesquelles les reines ont hiverné, soit indivi-

duellement, dans des boîtes métalliques ou des pots d'argile, soit en groupes, dans les caisses remplies de mousse ou de tourbe. Pour ces expériences, les Insectes sont prélevés dans un terrarium, alors qu'ils viennent d'entrer en hibernation, et sont introduits en chambre froide, à la température de 0 °C ou de 4 °C.

Les résultats globaux des expériences effectuées en conditions semi-contrôlées sont indiqués dans le tableau 1.

Le tableau 2 montre les résultats des expériences concernant l'influence de la nature des matériaux. Il apparaît que la mousse et la tourbe constituent les matériaux préférés des différentes espèces de Bourdons pour leur séjour en hibernation.

La figure 2 montre le taux de mortalité des reines de 3 espèces de *Bombus* en hibernation, exprimé en fonction du nombre d'insectes survivants après chaque contrôle.

Des expériences effectuées en conditions contrôlées m'ont permis d'étudier l'influence de l'humidité du substrat. Les résultats obtenus figurent dans le tableau 3. Les résultats montrent que la distribution des Bourdons s'est effectuée préférentiellement en fonction du degré d'humidification du substrat. Il apparaît également, pour les espèces de *Bombus* étudiées, une influence prépondérante des degrés d'humidification supérieurs à 50 %.

D'autres expériences m'ont permis de mettre en évidence l'influence de la température à différents degrés d'humidification des matériaux sur la survie des femelles de Bourdons (fig. 3).

Les graphiques montrent, pour les deux espèces étudiées, *Bombus hypnorum* (fig. 3-A) et *Bombus lapidarius* (fig. 3-B), que le taux de survie des Insectes en hibernation est supérieur à la température de 0 °C, quel que soit le degré d'humidification du substrat.

J'ai effectué quelques essais afin de vérifier si la prédisposition des reines de Bourdons à l'hibernation était influencée par la température d'acclimatation (fig. 4). Les courbes montrent qu'une exposition préalable à un environnement froid produit un degré d'acclimatation qui rend l'Insecte capable de survivre plus facilement aux basses températures que s'il avait été préalablement maintenu dans un milieu à température normale.

L'étude de la répartition des reines de Bourdons en hibernation à différentes profondeurs dans les matériaux m'a permis d'établir des corrélations entre le microclimat de l'hibernaculum et les exigences écologiques de chaque espèce étudiée dans les conditions expérimentales.

Les problèmes concernant l'hibernation des femelles fondatrices de Bourdons sont étudiés du point de vue écologique, en considérant notamment les conditions thermiques et hygrométriques.

Les résultats obtenus en conditions semi-contrôlées ont montré une certaine « élasticité » écologique. En effet, certaines espèces de Bourdons présentent une plasticité plus grande par rapport à la température; d'autres envers l'humidité; d'autres encore par rapport à la structure physique du substrat.

Cette étude m'a donc permis de montrer que le choix des femelles de Bourdons pour un gîte d'hibernation, ainsi que leurs possibilités de survie à la « dormance », s'exercent en fonction de la texture du substrat, et surtout de son pouvoir

de rétention d'eau, la composition physique du substrat pouvant influencer largement les phénomènes d'évaporation et de percolation. De plus, l'humidité du milieu n'intervient efficacement qu'en étroite dépendance avec la température.

La résistance au froid des reines de Bourdons varie suivant l'espèce et, pour une même espèce, selon la saison. Les expériences sur l'acclimatation aux basses températures des reines de différentes espèces de *Bombus* ont permis de constater des taux de mortalité différents en fonction du traitement thermique subi avant l'introduction des Insectes en hibernation. Les résultats de ces essais suggèrent que les reines de Bourdons acquièrent une résistance au froid plus grande à mesure que l'hiver approche.

Le contact d'une hydratation excessive du substrat réduit souvent la résistance des Bourdons aux basses températures. De plus, lorsque l'Insecte est exposé à des températures modérément basses, le milieu très humide favorise les mycoses et les maladies.

Des modifications du cycle biologique des différentes espèces de Bourdons peuvent être envisagées. Ainsi, il devra être possible de maintenir les fondatrices de Bourdons à basse température jusqu'à une période déterminée où ces Insectes pourront intervenir directement dans la pollinisation des végétaux, ou bien, connaissant la durée de développement des ouvrières, on pourra provoquer la réactivation en laboratoire des fondatrices de manière à synchroniser précisément la production maximale d'ouvrières butineuses avec la période de pleine floraison des plantes.

Reçu pour publication en septembre 1969.

Eingegangen im September 1969.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Erzeugung von Hummelköniginnen in der Absicht, die natürlichen Populationen beträchtlich zu vermehren, erfordert deren Überwachung während des Winters.

Vorliegende Untersuchungen sollten die für das Überleben der Hummelweibchen (Fundatrices) günstigsten Überwinterungsbedingungen feststellen, um dadurch die Kontrolle der Königin im Verlauf ihres Jahreszyklus zu erleichtern.

Die Überwinterungsversuche bei Hummeln wurden an Königinnen der folgenden Arten durchgeführt: *Bombus lapidarius*, *B. terrestris* L., *B. lucorum* L., *B. pratorum* L., *B. hypnorum* L., und *B. agrorum* Fab.

Einige der Versuche wurden unter nur teilweise kontrollierten Bedingungen durchgeführt. Die Tiere wurden in einem Gewächshaus gehalten, in dem sich ein Terrarium und mehrere mit Moos, Torf oder Kompost ausgestattete Überwinterungsbehälter befanden. Die Hummeln wurden bis zum Beginn des Winterschlafes aller Weibchen gefüttert.

Bei einer Reihe von Versuchen wurden die Überwinterungsbedingungen voll kontrolliert. Dies erfolgte entweder individuell in Metallbehältern und Tontöpfen oder gruppenweise in Moos- oder Torfbehältern. Bei diesen Versuchen wurden die im Terrarium gehaltenen Hummeln zu Beginn des Winterschlafes in einen Kühlraum bei Temperaturen von 0 °C oder 4 °C gebracht.

Die Gesamtergebnisse der Versuche mit teilweise kontrollierten Bedingungen sind in Tabelle 1 dargestellt.

Tabelle 2 zeigt die Ergebnisse in bezug auf den Einfluss des Überwinterungs-Materials. Es scheint, dass verschiedene Hummelarten Moos und Torf für den Winterschlaf bevorzugen.

Abbildung 2 gibt die Sterblichkeitsrate von Königinnen dreier *Bombus*arten während der Überwinterung an; sie wird dargestellt durch die Anzahl der nach jeder Kontrolle noch lebenden Tiere.

Durch Versuche bei voll kontrollierten Bedingungen konnte der Einfluss der Feuchtigkeit des Substrates festgestellt werden. In Tabelle 3 sind diese Ergebnisse dargestellt. Sie zeigen, dass die Verteilung der Hummeln im Substrat hauptsächlich von dessen Feuchtigkeitsgrad abhängt. Bei den untersuchten *Bombus*arten zeigte sich ausserdem ein entscheidender Einfluss einer 50 % überschreitenden Feuchte.

Andere Versuche liessen den Einfluss der Temperatur bei verschiedener Feuchtigkeit des Substrats auf das Überleben der Hummelweibchen erkennen (Abb. 3).

Die graphischen Darstellungen zeigen, dass bei den untersuchten Arten *Bombus hypnorum* (Abb. 3A) und *B. lapidarius* (Abb. 3B) die Überlebensziffer der Tiere während des Winterschlafes unabhängig vom Feuchtegehalt des Substrats bei 0 °C höher ist.

Durch einige Versuche sollte festgestellt werden, ob die Prädisposition der Hummelweibchen für den Winterschlaf durch die Akklimatisations-Temperatur beeinflusst wird (Abb. 4). Die Kurven zeigen, dass ein dem Winterschlaf vorangehendes Halten der Tiere bei niederen Temperaturen einen Grad der Anpassung schafft, der es dem Insekt ermöglicht, bei niedrigen Temperaturen besser zu überwintern, als wenn es vorher bei normaler Temperatur gehalten wurde.

Die Untersuchung der Verteilung der Hummelweibchen in verschiedenen Tiefen des Substrats ergab eine Korrelation zwischen dem Mikroklima des Überwinterungslagers und den ökologischen Erfordernissen der einzelnen unter experimentellen Bedingungen gehaltenen Hummelarten.

Die die Überwinterung der Hummelweibchen (Fundatrices) betreffenden Probleme werden aus ökologischer Sicht unter besonderer Berücksichtigung der thermischen und hygrometrischen Bedingungen untersucht.

Die Ergebnisse bei teilweise kontrollierten Bedingungen zeigten eine gewisse ökologische « Elastizität ». Tatsächlich zeigen einige *Bombus*arten in bezug auf die Temperatur eine grössere Plastizität, andere Arten hingegen bezüglich der Feuchtigkeit und wieder andere der Struktur des Substrats gegenüber.

Durch diese Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass die Wahl des Winterschlafplatzes durch die Hummelweibchen ebenso wie ihre Überlebenschancen am Schlafplatz vom Gefüge des Substrats und besonders von seiner Fähigkeit Wasser zu speichern, abhängen, da Verdunstung und Durchlässigkeit weitgehend durch die Beschaffenheit des Substrats bedingt sind. Ausserdem zeigte sich, dass die Feuchtigkeit des Milieus nur in enger Abhängigkeit von der Temperatur sich auswirkt.

Die Kälteresistenz der Hummelköniginnen ist bei den einzelnen Arten verschieden. Sie ändere sich bei jeder Art der Jahreszeit entsprechend.

Die Versuche, Weibchen verschiedener *Bombus*arten an niedrige Temperaturen zu akklimatisieren, haben ergeben, dass die Sterblichkeitsrate von der Temperatur abhängt, der die Tiere vor der Überwinterung ausgesetzt waren. Die Ergebnisse dieser Versuche lassen vermuten, dass die Hummelweibchen mit dem Herannahen des Winters eine grössere Kälteresistenz erwerben.

Sehr oft verändert die Berührung mit übermässig nassem Substrat die Widerstandsfähigkeit der Hummeln niederen Temperaturen gegenüber. Ausserdem begünstigt ein sehr feuchtes Milieu Mykosen und Krankheiten, wenn das Insekt niederen Temperaturen ausgesetzt ist.

Modifikationen des Lebenszyklus der verschiedenen Hummelarten können sehr wohl in Betracht gezogen werden. So müsste es möglich sein, Hummelweibchen (Fundatrices) bis zu einem bestimmten Zeitpunkt bei niedrigen Temperaturen zu halten, um sie dann zu gegebenen Zeit zur Pflanzenbestäubung einsetzen zu können. Man könnte auch, da die Entwicklungsdauer der Hummelarbeiterinnen bekannt ist, im Laboratorium die Reaktivierung der Fundatrices derart einleiten, dass die maximale Erzeugung von Trachthummeln genau mit der Hauptblütezeit der Pflanzen zusammentrifft

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CUMBER R. A., 1953. Some aspects of the biology and ecology of bumble-bees bearing upon the yields of red-clover in New-Zealand. *New Zeal. J. Sci. Technol.*, B., 34, 227-240.
- FRISON T. H., 1927. The fertilization and hibernation of queen bumble-bees under controlled conditions. *J. econom. Entomol.* 20, 522-526.
- GRISON P., 1957. Les facteurs du comportement chez l'imago du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (*Col. Chrysomelidae*). *Bull. biol. Fr. Belg.*, Suppl. XLIII.
- HASSELROT T. B., 1960. Studies on Swedish Bumble-bees. *Opusc. entomol. Suède*, Suppl. XVII, 192 p.
- HORBER E., 1961. Beitrag zur Domestikation der Hummeln. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich*, 106, 424-447.
- LINDHARD E., 1912. Humblebien som Husdyr. Spredte Traek af nogle danske Humlebiarters Biologi. *T. Landbrugets Planteavl* 19, 335-352.
- MARTOJA R., 1965. *Quelques données récentes sur la nutrition des Insectes*. Centre Intern. de Synthèse. Paris. 51 p.
- MEDLER J. T., 1966. Factors limiting the increase of bumble-bees. *Bee World* 47 (1), Suppl., 145-150.
- MILLIRON H. E., 1967. A successful method for artificially hibernating *Megabombus f. fervidus*, and notes on a related species (*Hymenoptera; Apidae; Bombinae*). *Canada. Entomol.*, 99 (12), 1321-1332.
- NORGAARD HOLM Sv., 1966. Problems of the domestication of bumble-bees. *Bee World* 47 (1), Suppl., 179-186.
- PAYNE N., 1927. Freezing and survival of insects at low temperatures. *J. Morphol. Physiol.*, 43, (2), 521-546.
- PLATH O.E., 1934. *Bumble-bees and their ways*. MacMillan, N.Y., 201 p.
- POUVREAU A., 1963. Observations sur l'accouplement de *Bombus hypnorum* L. (*Hym., Apoidea, Bombinae*) en serre. *Insectes sociaux* 10, (2), 111-118.
- SKOU J.P., 1967. Diseases in bumble-bees (*Bombus* Latr.) The occurrence, description and pathogenicity of five Hyphomycetes. *Yearbook, Copenhagen*. 134-153.
- SKOU J.P., NORGAARD HOLM Sv., HAAS H., 1963. Preliminary investigations on diseases in bumble-bees (*Bombus* Latr.) *Yearbook, Copenhagen*, 27-41.
- SLADEN F.W.L., 1912. *The Bumble-bee*. MacMillan, London, 283 p.
- TKALCU B., 1960. Sur l'hibernation des Bourdons. *Bull. Soc. Entomol. Mulhouse*, 1960, 96-97.
- ZAPLETAL F., 1963. Recherches effectuées pour sauver et multiplier les Bourdons (En Tchèque). *Vedecke Prace. Vyzk. Ustav Vcelur*, 215-247.
- ZAPLETAL F., 1966. Methode zur Kunstlichen Hummelzucht in Beuten und zur Ueberwinterung von Hummelköniginnen. *Bee World* 47 (1), suppl., 167-171.
-