LES ENNEMIS DES BOURDONS

II. — ORGANISMES AFFECTANT LES ADULTES

A. POUVREAU

*Laboratoire d'Éthologie et d'Écologie des Insectes,
Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux. I.N.R.A.,
91440 Bures-sur-Yvette*

SUMMARY

THE ENEMIES OF BUMBLE-BEES. II. — ORGANISMS AFFECTING ADULTS

The author investigates the relations between bumble-bees and their enemies, predators and parasites, when the connections are established out of the nest.

The injuries caused to different members of the bumble-bees' colony are estimated often with difficulty, on account of the spot where these « contacts » take place, especially between predators and preys.

In some cases, predation and parasitism make up causes of important mortality among the colonies of bumble-bees, in this way reducing their numbers. Moreover, factors of artificial control, particularly poisonings due to insecticides, add themselves to biotic factors of natural limitation of bumble-bees' populations.

RÉSUMÉ

L'auteur étudie les relations entre les Bourdons et leurs ennemis, prédateurs et parasites, lorsque les contacts sont établis hors du nid.

Les dommages occasionnés aux différents membres de la colonie de Bourdons sont souvent difficiles à apprécier, en raison de l'endroit où peuvent se situer ces « contacts », notamment entre prédateurs et proies.

Dans certains cas, prédation et parasitisme peuvent constituer des causes de mortalité importantes parmi les colonies de Bourdons, réduisant ainsi leurs nombres. Aux facteurs biologiques de limitation naturelle des populations de Bourdons viennent s'ajouter des facteurs de contrôle artificiel, en particulier sous la forme d'empoisonnements dus aux produits insecticides.

INTRODUCTION

L'étude des ennemis des Bourdons permet d'apprécier les dégâts que peuvent causer un certain nombre d'animaux dont l'action s'avère néfaste

à un degré plus ou moins manifeste. Le terme d'« ennemi » n'a pas dans tous les cas la même signification. Il est appliqué, dans un sens très large, à l'égard des animaux qui sont en contact avec les Bourdons et qui peuvent, par conséquent, leur être nuisibles.

Nous avons envisagé, dans une première partie ¹, quelques aspects biologiques des différents animaux pouvant se trouver en contact avec les habitants du nid de Bourdons, et les dommages qu'ils occasionnent.

Nous nous proposons d'étudier, ici, les relations entre les Bourdons et leurs ennemis, en considérant ceux-là dans leurs activités hors du nid.

Les problèmes de la dynamique des populations sont abordés par l'étude des causes profondes des variations de densité. La mortalité constitue l'un des facteurs les plus importants dans les variations des populations de Bourdons. Les causes de la mortalité sont multiples. Nous circonscrivons l'étude des fluctuations de populations en considérant la mortalité due au parasitisme et à la prédation. De telles études sur la dynamique des populations nécessitent de profondes connaissances sur le cycle biologique des animaux concernés.

ORGANISMES AFFECTANT LES ADULTES

1. — ANIMAUX PRÉDATEURS

Les prédateurs chassent des proies vivantes pour s'en nourrir, ou pour en nourrir directement leur progéniture. Il en résulte la mort immédiate et la consommation partielle ou totale de la victime. Les rapports entre prédateurs et proies se limitent donc à une simple période d'alimentation.

Insectes

Les Bourdons comptent parmi les victimes de Diptères *Asilidae*, notamment *Asilus crabroniformis* L. Cette espèce, dont la taille varie de 16 à 30 mm, est caractérisée par ses palpes d'un roux foncé, son thorax brun, ses fémurs bruns. Les ailes jaunâtres sont tachetées au bord postérieur. Les Asilides guettent leurs victimes en affectant une position particulière; ils se tiennent immobiles sur les feuilles, les fleurs, les tiges ou à même le sol, puis s'élancent brusquement sur un insecte, au vol, lorsque celui-ci vient à passer dans leur champ de vision ². Le Diptère maintient solidement sa proie à l'aide de ses

1. « Les ennemis des Bourdons. I. Étude d'une zoocénose : le nid de Bourdons ». (A. POUVREAU), 1973.

2. MELIN (1923) a comparé la faculté de différents genres d'*Asilidae* à apercevoir les proies. C'est ainsi que les individus de *Laphria* seraient capables d'apercevoir des proies à une distance d'une dizaine de mètres. Pour les autres genres, cette distance serait plus courte (2 m pour *Stenopogon*).

pattes robustes, et enfonce son proboscis, fortement sclérifié, dans le corps de sa victime. Dans la plupart des cas, le proboscis est introduit dans les parties membraneuses du cou, de la base de l'aile ou du scutellum. Les proies sont tuées ou paralysées immédiatement par injection de salive dans la plaie. Le Diptère aspire alors les liquides nutritifs de sa proie. Toutes les attaques ne réussissent pas, même si l'Asilide touche le Bourdon de ses pattes; dans ce cas, le Diptère reprend une position perchée, attendant une occasion plus favorable.

La rapidité de l'effet du poison injecté¹ indique qu'il s'agit d'une substance neuro-toxique, mais sa nature est inconnue jusqu'à présent. WHITFIELD (1925) a montré que cette substance était secrétée par des glandes salivaires thoraciques, tandis que la salive servant à la digestion externe est produite par des glandes labiales spéciales. Les victimes sont généralement dans un état de relâchement. Outre la nature toxique de la sécrétion salivaire, POWELL et STAGE (1962) considèrent la localisation de la piqure comme critique. Ces auteurs supposent que l'hypopharynx est un centre nerveux semblable à un ganglion thoracique; l'efficacité de l'immobilisation de la proie résulte de l'application précise de l'injection.

Des Mouches accouplées ont été observées (BROWER *et Al.*, 1960) tandis que l'un des partenaires s'alimentait du liquide nutritif d'un Bourdon.

Les Asilides montrent un certain antagonisme envers les individus de la même espèce. ADAMOVIC (1963) explique ainsi la distribution au hasard de ces prédateurs dans des habitats uniformes. L'Asilide défend activement la partie centrale de son territoire de chasse.

Aucune observation ne fait état de la nature de l'insecte capturé; il paraît cependant plus vraisemblable de penser que ce sont les individus de petite taille — ouvrières et mâles — qui sont les victimes des *Asilidae*. LINSLEY (1960) a constaté des différences dans la sélection des proies de divers genres d'*Asilidae* selon le type et la taille. Ainsi, un examen des proies en fonction de la coloration montre que *Mallophora* a tendance à choisir des proies sombres, tandis que le genre *Blepharepium* sélectionne les insectes d'aspect brillant. Les asilides de grande taille manifestent, en général, une préférence marquée pour les proies plus grosses.

Les Bourdons constituent également la proie d'autres *Asilidae* : *Laphria fulva* Meig., *Selidopogon diadema* Fabr., *Stenopogon sabaudus* Fabr.

En Amérique du Nord, PLATH (1934) considère les *Asilidae* comme des ennemis importants des Bourdons; cet auteur a observé *Dasyllis grossa* capturant des ouvrières de Bourdons. Plusieurs genres d'*Asilidae* ont été étudiés

1. Dans certains cas, la paralysie des petites proies se produit en deux ou trois secondes, mais ce temps est généralement plus long, de l'ordre de quelques minutes.

dans le sud-est des États-Unis; parmi ceux-ci, le genre *Mallophora*, qui comprend cinq espèces, est un insecte mimétique des femelles de Bourdons (BROMLEY, 1925, 1950). *Mallophora bomboides* Weid., Asilide mimétique de *Bombus americanorum* Fabr., se nourrit d'ouvrières de cette espèce. *Mallophora bromleyi* Curran ressemble aux espèces *Bombus sonorus* Say, *Bombus morrisoni* Cresson et *Bombus nevadensis* Cresson, et se rencontre fréquemment dans les aires de butinage des Bourdons (LINSLEY, 1960).

De ces observations, BROWER et AL. (1960) ont suggéré qu'il s'agissait d'un mimétisme¹ d'agression qui était en même temps batésien par rapport aux prédateurs Vertébrés. Le modèle, abondant parfois, peut ne pas correspondre aux exigences de taille ou de coloration manifestées par les *Asilidae*. Certes, ces Diptères se nourrissent d'un certain nombre de Bourdons, mais ils détruisent également de nombreux autres insectes. Ce mimétisme peut d'ailleurs avoir un effet protecteur, pour les deux groupes, vis-à-vis de Vertébrés prédateurs. Il semble fournir une mesure de protection aux Asilides comme résultat d'une sélection naturelle pour la ressemblance mimétique.

RETENMEYER (1970) estime qu'il y aurait quatre fois plus de Bourdons que de *Mallophora*, mais il n'y a aucune donnée quantitative sur le taux de destruction des Bourdons par les *Asilidae*. Toutefois, ces Diptères ne paraissent pas suffisamment abondants pour causer des préjudices aux ouvrières de Bourdons.

Aux États-Unis, une guêpe prédatrice, *Phlanthus bicinctus* (Mickel), dévore les ouvrières de plusieurs espèces de *Bombus*. Les guêpes manifestent une nette préférence pour des proies dont la taille est comprise entre certaines limites (MASON, 1965). Les mâles de *Bombus* ne sont pas capturés, vraisemblablement à cause de leur taille légèrement supérieure. Cette prédation sélective a probablement un effet direct sur les populations d'ouvrières butineuses.

Oiseaux

Les Insectes forment la nourriture, souvent exclusive, de nombreuses espèces d'Oiseaux, et certaines, très spécialisées comme les hirondelles (*Hirundo rustica* L., *Hirundinidae*), les martinets (*Apus* sp.), les engoulevents (*Capri-*

1. « Le mimétisme est la ressemblance d'une espèce à une autre dans un but de protection ou d'agression. Il ne dépend pas de l'affinité et ne met en cause que les caractéristiques qui trompent les sens d'un prédateur... »

Le mimétisme se range généralement dans l'une des deux catégories principales suivantes : le type batésien et le type müllérien. Le premier met en cause une association dans laquelle les membres jouent deux rôles très différents : 1) le modèle est une espèce possédant une certaine forme de protection inhérente, comme un aiguillon, ... 2) son mimétique acquiert un avantage potentiel à ressembler à son modèle car il manque relativement de moyens protecteurs.

Le mimétisme müllérien, par contre, ne dépend pas d'une collaboration inégale de ce genre, mais il comprend un certain nombre d'espèces dont chacune est protégée et en est venue à ressembler aux autres ». (FORD, 1972).

mulgus sp.), se nourrissent de proies capturées au vol. Mais peu d'espèces d'Oiseaux peuvent être considérées comme dangereuses pour les Bourdons. Les nids de ceux-ci constituent, toutefois, le fond de la nourriture de la Bondrée apivore (*Pernis apivorus* L., *Falconidae*). Ce rapace se rencontre surtout dans les régions forestières. Il ne s'attaque pas uniquement aux Hyménoptères, mais aussi à d'autres insectes, et ne néglige pas notamment les chenilles de Lépidoptères qu'il apporte souvent à son nid pour alimenter ses petits. Mais la Bondrée manifeste une préférence très nette pour les guêpes et les bourdons. D'après les observations de GEROUDET (1947), « lorsque la Bondrée a repéré un nid de guêpes ou de bourdons, elle le déterre en creusant activement; elle gratte et rejette la terre en arrière, utilisant tantôt une patte, tantôt l'autre, tantôt le bec. Elle creuse parfois assez profondément, jusqu'à ce que le nid soit découvert. Non seulement elle mange le couvain, avec le miel, les larves et les nymphes, mais attrape aussi facilement les insectes adultes par le travers du corps et, en refermant son bec aux bords tranchants, coupe l'extrémité de l'abdomen. Cette partie du corps de ses victimes, dangereuse par son aiguillon et ses glandes à venin, tombe donc à terre, et la Bondrée n'avale que le reste. »

D'après certains observateurs, la Bondrée chasse les Hyménoptères au vol et les capture surtout au moment de leur grande activité. On peut se demander, toutefois, si les dégâts qu'elle cause ne sont pas compensés par les services qu'elle rend en dévorant nombre d'insectes nuisibles.

Dans le Midi de la France, les guêpiers d'Europe ¹ (*Merops apiaster* L., *Meropidae*) constituent des ennemis importants des Hyménoptères. Dans tous les pays où ils se rencontrent, les *Meropidae* sont des oiseaux insectivores s'attaquant à divers insectes et notamment aux Apides qui forment leur nourriture préférée. On les rencontre surtout dans les lieux où les fleurs sont abondantes et où ils ont le plus de chances de trouver les Hyménoptères. Chasseurs aériens, les guêpiers avalent parfois leurs proies au vol, mais le plus souvent, ils se perchent et frappent le Bourdon de quelques coups de bec avant de l'ingurgiter. La préférence de ces oiseaux pour les Hyménoptères a été observée par de nombreux auteurs dans divers pays.

Une pie-grièche, *Lanius collurio* (*Passériformes*, *Laniidae*), est considérée comme un dangereux ennemi des Bourdons.

ATKINSON (1964) a signalé la capture, en vol, de Bourdons par des moineaux, *Passer domesticus* L. (*Passeridae*).

D'autres espèces s'attaquent également aux Bourdons, les mésanges (*Parus major*), le grimpereau (*Picus major* L., *Piciformes*), le gobe-mouches gris (*Muscicapa grisella* L., *Muscicapidae*) ².

1. Dans les régions méridionales, les paysans lui ont attribué le nom d' « Abeillerole ».

2. Sous les latitudes arctiques, sur les côtes du Groenland, *Bombus arcticus* Kirby et *Bombus hyperboreus* Schönh. sont la proie du Traquet-motteux (*Oenanthe aenanthae* L., *Carinatae*, *Turdidae*).

Le danger que présente les Oiseaux pour les Bourdons est faible. Parmi les Oiseaux insectivores, aucune espèce ne vit exclusivement aux dépens des Bourdons. Ces Oiseaux, polyphages, détruisent de nombreux insectes nuisibles pour l'Homme, et leur utilité compense le tort qu'ils peuvent faire aux Hyménoptères.

Batraciens. Reptiles

Dans la nature, aucune observation de capture de Bourdons par des crapauds (*Bufo*idae) n'a été rapportée. Les Insectes volants, tels que les Hyménoptères, à l'exception des Fourmis, constituent une catégorie négligeable de l'alimentation des crapauds (2 à 3 %), car ceux-ci attrapent très rarement une proie au vol. Comme le crapaud est un animal à activité crépusculaire, et que les vols des Apides ont cessé à ces heures tardives, l'action prédatrice des Batraciens reste très limitée. Cependant, les crapauds peuvent attaquer les Bourdons dans leur habitat terrestre. En vivarium, des Bourdons sont avalés (LESCURE, 1965).

Lorsque les femelles de Bourdons sont avalées, elles peuvent tirer leur aiguillon et piquer au moment de la déglutition.

D'après COTT (1936), les crapauds acquièrent rapidement la notion de la valeur comestible des proies qui leur sont offertes. Les Bourdons constituent pour eux une nourriture temporaire; ils ne l'acceptent que lorsqu'ils ne trouvent pas d'autres proies ou lorsqu'ils sont inexpérimentés.

Il convient de signaler les expériences de BROWER et AL. (1960) sur le comportement prédateur du crapaud, *Bufo terrestris* Bonn., vis-à-vis des Bourdons (*Bombus americanorum* Fab.) et des Diptères Asilides, *Mallophora bomboidea* Weid., mimétique de cette espèce de *Bombus*. Les crapauds, à qui l'on offre des Bourdons et des Mouches, apprennent rapidement, après quelques expériences, à éviter le modèle et le mime, autrement dit, ils ne cherchent plus à les happer dès qu'ils les voient. Les crapauds rejettent les *Asilidae* en raison de leurs ressemblances avec les Bourdons, s'ils ont préalablement été piqués par ces derniers.

Parmi les Reptiles, le rôle joué par les lézards (*Lacerta viridis*, *Lacerta agilis*) en tant qu'ennemis des Bourdons ne doit pas être très important.

Arachnides

Les Araignées sont des animaux carnivores qui se nourrissent principalement d'insectes.

Quel que soit le mode de vie des araignées, on observe des modifications

morphologiques et biologiques se traduisant par une adaptation au milieu; mais aucune espèce ne semble manifester de préférence marquée pour les Bourdons.

Parmi les araignées susceptibles d'attraper des Bourdons, citons *Araneus diadematus* de Clerck. Cette espèce, qu'on rencontre couramment dans les jardins et les prairies, fait sa toile sur les buissons et les arbustes.

Certains représentants de la famille des Thomisidés ont une place prépondérante parmi les ennemis des Bourdons, en particulier des ouvrières butineuses. On trouve ces araignées « sur les troncs d'arbres, sur les feuilles et notamment sur les fleurs visitées par un grand nombre d'insectes parmi lesquels elles guettent leurs proies » (BREHM, in TOUMANOFF, 1939). L'espèce la plus répandue, *Thomisius onustus* Walk., s'attaque aux insectes butineurs. Ceux-ci sont happés par une partie du corps et tués instantanément au moyen des chélicères que l'araignée enfonce généralement dans la nuque de l'Hyménoptère. Puis l'araignée aspire l'hémolymph de sa victime.

Une autre espèce, *Misumena ratia*, se place en embuscade sur les fleurs et attaque les insectes butineurs. L'araignée s'accroche à la plante par ses quatre pattes postérieures, petites, tandis que les pattes antérieures, beaucoup plus longues, sont étendues horizontalement, prêtes à se replier sur la proie. Les insectes sont attaqués au moment où ils se trouvent dans l'impossibilité d'opposer une résistance efficace.

2. — ANIMAUX PARASITES

Insectes

Syntretus splendidus Marshall (*Hymenoptera*, *Braconidae*, *Euphorinae*).

Généralités.

Cet Hyménoptère a été mentionné pour la première fois dans la littérature par MARSHALL (1887), sous le nom de *Microctonus splendidus*. Il est vraisemblable que des descriptions de larves de *Syntretus splendidus* aient été données par PLATH (1934), en Amérique du Nord, et par LEGGE (1937), chez *Bombus terrestris* L., et CUMBER (1949) en Grande-Bretagne. Dans une publication récente (1968), ALFORD a étudié plus en détail les stades immatures ainsi que le cycle biologique de ce Braconide.

Mode de vie.

L'infection par des Braconides se produit lorsque les Bourdons visitent

les fleurs — et non à l'intérieur du nid — c'est-à-dire à un moment où ceux-ci sont le plus vulnérables.

Il semble que la femelle parasite soit capable d'effectuer une régulation de la ponte en fonction de la taille de l'hôte. En effet, ALFORD a constaté que les espèces de *Bombus* de grande taille (*Bombus lapidarius*, *Bombus terrestris*, ...) hébergeaient davantage d'œufs ou de larves de *Syntretus splendidus* que les espèces de petite taille (*Bombus agrorum*, *Bombus pratorum*, ...).

FIG. 1. — *Syntretus splendidus*.
Larves du 4^e stade (A) et du 5^e stade (B).

(D'après ALFORD).

ABB. 1. — Larven des 4. Stadiums (A) und des 5. Stadiums (B).

(nach ALFORD).

Développement du parasite. (Fig. 1)

Aussitôt déposés à l'intérieur de l'hôte, les œufs du Braconide se développent rapidement. Puis les larves s'échappent à travers la membrane de l'œuf. Peu de temps après leur émergence, les larves commencent à s'alimenter et se développent librement dans la cavité hémocoelienne du Bourdon.

Il n'est pas évident que les larves s'alimentent directement des viscères de leur hôte. Après l'ecdysis du quatrième au cinquième stade, les larves cessent de s'alimenter et s'échappent du Bourdon en perforant la membrane intersegmentaire entre le premier et le deuxième segment abdominal, généralement sur un côté du corps. Nous manquons de données concernant la durée des différents stades larvaires à l'intérieur de l'hôte.

Les larves du dernier stade sont très actives et progressent par reptation au-dessus de la surface du sol. Une fois enfouie, chaque larve tisse un cocon soyeux, blanc. La nymphe se développe à l'intérieur d'une enveloppe protectrice résistante.

Cycle biologique

Syntretus splendidus comporte une seule génération par an.

La période d'infection s'étend du début du mois de mai au mois de juillet; aussi convient-il de noter l'absence virtuelle de Braconides parasites chez les reines des espèces les plus précoces au printemps (*Bombus pratorum*, *Bombus terrestris*, *Bombus lucorum*, *Bombus hypnorum*).

Les larves parfaitement développées de *Syntretus* s'échappent de leur hôte après un séjour de trois à quatre semaines.

Il n'est pas encore possible de préciser la nature du stade auquel hivernent les individus de *Syntretus splendidus* dans les conditions naturelles, bien que cette phase se déroule à l'intérieur du cocon.

Action nuisible

Les reines de Bourdons parasitées par *Syntretus splendidus* ne se distinguent pas, au point de vue morphologique, des reines saines. Toutefois, quelques troubles du comportement des Bourdons peuvent révéler la présence de parasites, peu de temps avant l'émergence des larves.

Les reines de Bourdons infestées accomplissent leurs tâches ordinairement, à l'exception de la ponte. L'incubation des œufs dans le nid de Bourdons s'effectue de façon normale jusqu'à l'apparition du dernier stade larvaire de *Syntretus splendidus*. En effet, les reines de Bourdons hébergeant de tels parasites délaissent leur couvée et adoptent une attitude nonchalante hors du nid.

Après l'émergence des larves de Braconides, les Bourdons tombent en léthargie, et meurent généralement quelques heures plus tard.

L'examen des cadavres permet de voir, dans certains cas, le point d'effraction des larves de *Syntretus* à travers la membrane intersegmentaire. Tous les Bourdons disséqués montrent un jabot vide. La cause du dépérissement des Apides serait, selon ALFORD, l'inanition, et non les traumatismes provoqués par les parasites.

Bien que les larves de *Syntretus splendidus* ne s'alimentent pas directement des tissus de leur hôte, le volume du tissu adipeux des Insectes infestés se trouve considérablement réduit, et les trophocytes apparaissent déformés. Les femelles de Bourdons parasitées montrent également des ovaires atrophiés ou en voie de dégénérescence.

Degré du parasitisme

La plupart des espèces de *Bombus* et de *Psithyrus* peuvent être parasitées par *Syntretus splendidus*. Mais la présence de larves de Braconide n'a été démontrée que chez les individus — reine, ouvrière, mâle — ayant une activité de butinage, principalement au cours des mois de mai et de juin.

Le nombre de parasites par Bourdon est très variable. Cependant, il est fréquent de découvrir entre 1 et 30 parasites — indépendamment du stade de développement — par Insecte. Il semble que les reines de *Bombus* hébergent davantage de Braconides que les ouvrières et les mâles. ALFORD a découvert 77 larves de *Syntretus splendidus*, appartenant au deuxième stade, chez une femelle de *Psithyrus vestalis*. (Tableau 1).

TABL. 1. - Nombre moyen de parasites (*Syntretus splendidus*) découverts chez les reines, les ouvrières et les mâles de différentes espèces de Bourdons (Nombre d'hôtes entre parenthèses).

TABL. 1. - Mittlere Anzahl des Parasiten *Syntretus splendidus* bei Königinnen, Arbeiterinnen und Männchen verschiedener Hummelarten (in Klammer Anzahl der Wirttiere)

Espèces Art	Reines Königinnen		Ouvrières Arbeiterinnen		Mâles Männchen	
	A ¹	F ²	A	F	A	F
<i>B. pratorum</i>	30,5 (4)	9 (7)	13,7 (11)	7 (11)	—	—
<i>B. hypnorum</i>	—	11 (12)	—	8 (21)	—	—
<i>B. lucorum</i>	—	7 (8)	20,2 (21)	5 (23)	16,5 (2)	—
<i>B. terrestris</i>	—	9 (5)	26,1 (20)	4 (14)	—	—
<i>B. lapidarius</i>	54,2 (2)	12 (17)	6,7 (3)	5 (22)	—	—
<i>B. agrorum</i>	29,0 (18)	—	16,0 (15)	—	—	—
<i>Ps. vestalis</i>	77,0 (1)	—	—	—	—	—

1. Insectes prélevés dans le Comté de Surrey-Angleterre (1965-1967; ALFORD).

2. Insectes prélevés dans la Région parisienne (1966-1970; POUVREAU).

1. Funde in der Grafschaft Surrey, England (1965-1967; ALFORD).

2. Funde in der Gegend von Paris (1966-1970; POUVREAU).

Malgré la présence de *Syntretus splendidus* chez un certain nombre d'espèces de *Bombinae*, l'action délétère de ce Braconide est considérée comme de faible importance chez les ouvrières butineuses, puisque celles-ci continuent d'approvisionner le nid. Toutefois, l'efficacité de ces individus parasités se trouve réduite. Par contre, chez les femelles fondatrices de Bourdons, le parasitisme par *Syntretus splendidus* peut avoir de graves conséquences en ce qui concerne la destruction des jeunes colonies.

Conopidae.

Les *Conopidae* sont, à l'état larvaire, des parasites internes des Hyménoptères adultes, notamment des *Vespoidea*, des *Sphecoidea*, et des *Apoidea*.

Les premières observations sur le parasitisme des Bourdons par ces Diptères sont dues à BAUMHAUER et LATREILLE, en 1809 (in DE MEIJERE, 1904).

D'après les indications de DUFOUR (1837), les Conopides pondent à l'intérieur de l'abdomen de leur hôte. PANTEL (1910) et DE MEIJERE (1904) ont retrouvé des œufs de Conopides dans le corps de l'hôte. Selon d'autres auteurs (FRISON, 1926; PLATH, 1934; CUMBER, 1949), les œufs seraient déposés à l'extérieur de l'abdomen de l'hôte.

Dès leur émergence (juin-juillet), les Conopides adultes restent relativement inactifs sur un végétal ou tout autre objet. Ils s'alimentent, de façon intermittente, sur les fleurs du voisinage, puis ils nettoient leur corps et leurs ailes, se déplaçant rarement d'une plante à une autre. Les Mouches manifestent alors peu d'intérêt aux activités de l'hôte.

Après accouplement, les femelles de Conopides se perchent, généralement sur un végétal, et attendent le passage d'un hôte. Dès qu'un Hyménoptère se présente, la femelle de Conopide s'élance et saisit l'Insecte autour du thorax, dorsalement. L'Hyménoptère réagit immédiatement en essayant — vainement — de piquer l'assaillant. Après une courte lutte (une ou deux secondes), le Diptère rejoint un perchoir et l'Hyménoptère retourne au nid ou à ses activités de butinage.

D'après HOWELL (1967), la femelle de Conopide insère son ovipositeur entre les tergites de l'Hyménoptère ¹, au moment où celui-ci agite son abdomen. (Fig. 2) L'ovipositeur perfore la membrane intersegmentaire de l'hôte — géné-

FIG. 2. — Schéma de la ponte de Conopidae dans l'abdomen d'un Apoïde.

(D'après HOWELL, 1967).

ABB. 2. - Schematische Darstellung der Eiablage einer Conopide in das Abdomen einer Apoïde.

(nach HOWELL 1967)

1. Selon SEGUY (1950), les femelles de plusieurs Conopides possèdent une apophyse copulatrice asymétrique qui leur permet de fixer les œufs, pourvus de filets d'accrochage à l'un des pôles, à l'abdomen d'une femelle d'Hyménoptère qu'elles poursuivent au vol.

ralement entre le 3^e et le 4^e tergite — et l'œuf est déposé dans la cavité abdominale.

Quelques caractères morphologiques et biologiques concernant les différents stades de développement des *Conopidae* (Fig. 3) sont mentionnés dans le tableau 2.

FIG. 3. — Stades larvaires de *Conopidae*

E. : épines

St. P. : stigmates postérieurs

St. A. : stigmates antérieurs

(D'après HOWELL; modifié)

ABB. 3. - Larvenstadien der *Conopidae*

E. Dornen

St. P. Hintere Stigmen

St. A. Vordere Stigmen

(nach HOWELL; modifiziert)

Au début de leur évolution, les larves de *Conopidae* mènent une vie libre à l'intérieur de la cavité abdominale de leur hôte, dont elles ménagent les

TABLEAU 2
Description morphologique des différents stades de *Conops flavipes* L. (Conopidae)

Stades de développement	Dimensions	Aspect	Durée de développement					
Œuf	Longueur moyenne : 0,90 mm. Diamètre moyen : 0,18 mm.	Couleur blanc-crème brillant. Chorion fin, transparent, sans réticulations. Membrane vitelline transparente.	24 à 48 h					
	<table><tr><td>A l'éclosion</td><td>Avant la mue</td></tr><tr><td>Long. moy. 1,1 mm</td><td>3,1 mm</td></tr><tr><td>Larg. moy. 0,35 mm</td><td>1,1 mm</td></tr></table>	A l'éclosion	Avant la mue	Long. moy. 1,1 mm	3,1 mm	Larg. moy. 0,35 mm	1,1 mm	12 segments (1 céphalique, 3 thoraciques, 8 abdominaux). Larves blanches et semi-transparentes. Extrémité antérieure effilée et légèrement aplatie. Tégument fin, nu (dépourvu de soies et d'épines). Stigmates postérieurs, crochets, soies sensorielles visibles sur le huitième segment abdominal.
A l'éclosion	Avant la mue							
Long. moy. 1,1 mm	3,1 mm							
Larg. moy. 0,35 mm	1,1 mm							
Larve I	Longueur moyenne : 4,0 mm. Largeur moyenne : 1,8 mm.	Segmentation distincte. Cunéiforme. Aplatissement du corps dorso-ventral. Tégument lisse.	4 à 7 jours					
Larve II	Longueur moyenne : 8,2 mm. Largeur moyenne : 3,2 mm.	Segmentation distincte. Piriforme. Couleur blanc-jaunâtre. Segment céphalique bilobé.	6 à 10 jours					
Larve III	Longueur moyenne : 7,5 mm. Largeur moyenne : 3,6 mm.	Cylindrique, mais léger aplatissement dorso-ventral. Couleur généralement brun clair. Extrémité antérieure conique. Extrémité postérieure arrondie.						
Pupe								

organes vitaux. Généralement, les jeunes larves sont localisées dans les régions dorsales ou latérales de l'abdomen de l'hôte. Les pièces buccales ne sont pas fonctionnelles; les aliments sont absorbés à travers le tégument. Les larves du premier stade, métapneustiques¹, ont une respiration cutanée. Les stigmates sont simples et ne pénètrent pas dans le système trachéen de l'hôte.

Les larves du deuxième stade se fixent, dorsalement ou latéralement, à l'aide de leurs stigmates postérieurs et des épines du segment caudal, sur le système trachéen (sac à air) de l'hôte, connexion qui persiste jusqu'au début du troisième stade. Les stigmates de la larve pénètrent directement dans les trachées de l'hôte pour s'approvisionner en oxygène. (Fig. 4)

FIG. 4. — Schéma de la pénétration du stigmatum et de la fixation sur le système trachéen de l'hôte.

D. : dents
E. : épines
L. : larve
S. A. : sac à air
St. : stigmatum.

ABB. 4. - Schema des Eindringens und der Fixierung des Larvenstigmas im Tracheensystem des Wirtes.

D. : Zähne
E. : Dornen
L. : Larve
S. A. : Luftsack
St. : Stigma

Les larves du deuxième stade se nourrissent de l'hémolymphe de leur hôte par absorption cuticulaire. Les tissus autres que l'hémolymphe ne semblent pas subir de dommages physiques. Toutefois, CUMBER (1949) note que le tissu adipeux des Bourdons parasités par des *Conopidae* subit une décoloration.

1. Métapneustique : qui a des stigmates à l'extrémité postérieure du corps seulement. S'applique à un Insecte dont la dernière paire de stigmates est seule fonctionnelle.

La deuxième mue se produit sans que la fixation sur le système trachéen de l'hôte soit interrompue.

Initialement, la larve de troisième stade occupe la même position que lors du stade précédent. La larve effectue quelques mouvements autour de son point de fixation trachéenne pour s'alimenter des tissus adipeux et musculaire environnants.

La larve de troisième stade est amphipneustique ¹. Les stigmates restent fixés jusqu'à ce que l'hôte périsse et que les liquides du corps aient disparu. Aussitôt la mort de l'hôte, la larve dévore les tissus en voie de décomposition.

A la fin du troisième stade, les larves sont complètement inversées dans l'abdomen de l'hôte.

A la veille de la nymphose, les segments céphaliques et thoraciques sont complètement rétractés.

La puppe occupe presque toute la cavité abdominale de l'hôte, à l'intérieur de laquelle elle passe l'hiver. L'abdomen du Bourdon reste généralement intact jusqu'à l'émergence du Diptère, l'année suivante.

Action nuisible

Les Bourdons infestés par les larves de *Conopidae* montrent un comportement normal tant que les parasites demeurent hématophages. Cependant, certaines ouvrières parasitées ont un vol erratique ². Le dépérissement des Bourdons s'accélère dès que la larve de Conopide atteint le troisième stade ³. Généralement, une seule larve de Conopide occupe la cavité abdominale d'un hôte. Toutefois, j'ai découvert quelques ouvrières de *Bombus* hébergeant deux ou trois larves — de premier stade — de *Conopidae*. Les larves du premier et du deuxième stades, ne se nourrissant pas de tissus solides, deux ou plusieurs larves peuvent parfaitement cohabiter et se développer ensemble dans le même hôte. La larve de troisième stade dévore non seulement les tissus abdominaux de l'hôte, mais aussi tout autre cohabitant.

Le parasitisme par les *Conopidae* affecte toutes les espèces de Bourdons (tableau 3).

Ce sont les ouvrières qui présentent le taux d'infestation le plus élevé, et parmi elles, seules les butineuses sont parasitées ⁴. Les mâles subissent

1. Amphipneustique : Insecte dont seules la première paire et une ou deux paires de stigmates sont fonctionnelles. Qui a des stigmates seulement aux extrémités antérieure et postérieure du corps.

2. CUMBER (1949) a observé des ouvrières de *Bombus* parasitées, et ayant une activité de butinage normale. Une déformation de l'abdomen ou un vol anormal ne constitue pas une indication certaine de parasitisme.

3. D'après les observations de RIEDEL ET SHIMANUKI (1966), les larves du premier stade de *Physocephala texana* Will. entraînent la mort de l'hôte (*Apis mellifera* L., *Bombus* sp.) en dévorant les viscères et les tissus. L'Abeille meurt avant que la larve de Conopide n'atteigne le deuxième stade.

4. Au Canada, HOBBS et AL. (1960) ont découvert, au cours de la même année, une reine et 109 ouvrières de *Bombus* sp. parasitées par *Physocephala texana* Will. et *Physocephala sagittaria* Say.

moins d'attaques par les *Conopidae*. Les Diptères ne distinguent pas le sexe de leur hôte, mais le parasitisme plus élevé des ouvrières butineuses tient au fait qu'elles sont plus nombreuses dans des zones d'agrégation telles que les aires de butinage.

TABL. 3. — Parasitisme ¹ de différentes espèces de *Bombus* par les *Conopidae* ².

TAB. 3. — Parasitierung ¹ verschiedener Hummelarten durch *Conopidae* ²

Espèces Art	Sexe ou caste Geschlecht oder Kaste	Nombre d'Insectes examinés Anzahl untersuchter Insekten	Insectes parasités Nombre %	
			Parasitierte Insekten Anzahl	%
<i>B. pratorum</i>	♂	85	7	8
	♀	31	2	6
	+	33	3	9
<i>B. hypnorum</i>	♂	236	22	9
	♀	82	6	7
	+	65	—	—
<i>B. lucorum</i>	♂	79	9	11
	♀	26	3	11
	+	35	—	—
<i>B. lapidarius</i>	♂	66	11	17
	♀	41	4	10
	+	38	1	3
<i>B. agrorum</i>	♂	82	15	18
	♀	37	4	10
	+	28	—	—

1. Observations effectuées au cours des années 1966-1972.

2. Parmi les espèces de *Conopidae* identifiées, citons : *Physocephala vittata* Fab. (= *Conops vittatus* Fab.), *Physocephala rufipes* Fab., *Myopa* sp.

1. Beobachtungen aus den Jahren 1966-1972.

2. Von den bestimmten Conopiden-Arten sind zu erwähnen : *Physocephala vittata* Fab. (= *Conops vittatus* Fab.), *Physocephala rufipes* Fab., *Myopa* sp.

Bien que les cycles biologiques des *Conopidae* et de certaines espèces de *Bombus* soient étroitement synchronisés, il ne semble pas que la densité de population de l'hôte soit limitée notablement par ces Diptères. En effet, même s'il y a parasitisme multiple, la concurrence au niveau des larves du troisième stade ne permet qu'à une seule d'entre elles de parvenir à maturité.

Senotainia tricuspis Mg. (Diptera, Sarcophagidae).

Ce Diptère est considéré, dans différents pays européens, comme un ennemi dangereux des Abeilles, mais il s'attaque également aux Vespides, aux Apoïdes solitaires et aux Bourdons.

La Mouche se précipite sur les Hyménoptères lorsque ceux-ci visitent les fleurs. Lors de l'étreinte, la Mouche dépose une larve qui pénètre dans le corps de l'hôte (BORCHERT, 1970). Les larves de *Senotainia*, blanchâtres, possèdent une extrémité antérieure effilée et une extrémité postérieure légèrement arrondie. Les larves se nourrissent de l'hémolymphe de l'hôte, puis des tissus, la bouche étant munie de crochets, en forme de faux, animés de mouvements alternatifs. Après quelques jours, l'Insecte parasité meurt. La larve de *Senotainia* abandonne alors son hôte et s'enfonce dans le sol, puis se transforme en nymphe. Les Mouches adultes apparaissent après 10 à 12 jours.

Les données concernant le degré de nocivité de *Senotainia* sont très variables. BOJCO (1948), en Ukraine, a découvert une larve parasite dans deux échantillons de *Bombus terrestris* (sur 77 examinés), et dans un échantillon de *Bombus lapidarius* (sur 43). La présence de larves de *Senotainia* nous a semblé possible chez un certain nombre d'ouvrières butineuses de *Bombus* mortes récemment; mais l'état de décomposition des organes ne nous a pas permis d'identifier avec certitude la nature des parasites.

Nématodes

Sphaerularia bombi Dufour (Tylenchida, Allantonematidae).

Sphaerularia bombi a été mentionné pour la première fois dans la littérature par RÉAUMUR (1742). Depuis, ce nématode a fait l'objet d'un certain nombre de travaux.

Ces Vers constituent un facteur important du contrôle naturel des Bourdons; ils provoquent non seulement la stérilisation de l'hôte, mais encore leurs effets de destruction massive peuvent être considérables (POUVREAU, 1962).

Morphologie

Les larves, les mâles et les femelles juvéniles ont un aspect vermiforme normal, une forme générale cylindrique, avec une partie antérieure légèrement rétrécie et une région postérieure effilée. Le corps est revêtu d'une cuticule finement annelée.

Le dimorphisme sexuel est peu prononcé, la taille de la femelle (longueur moyenne du corps : 1,20 mm) étant légèrement supérieure à celle du mâle (longueur totale : 1,05 mm).

Dans les deux sexes, la bouche est entourée de lèvres dont la fusion donne à cette région un aspect uniforme arrondi. La sclérotisation de la partie antérieure du tube digestif, qui représente probablement le chéilostome, et un stylet buccal, dont la pointe est légèrement recourbée ventralement, sont les seules caractéristiques morphologiques identifiables de cette région.

FIG. 5.

A : Cycle biologique d'une reine de Bourdon normale

I : Reine de Bourdon en hibernation.
C'est à cette période que les femelles de *Sphaerularia bombi* peuvent pénétrer dans l'abdomen de la reine de Bourdon.

II : Butinage de la reine au printemps.

III : Fondation de la colonie, comportant des ouvrières, des mâles et des reines.

B : Cycle d'une reine de Bourdon parasitée par des nématodes

2 : La reine de Bourdon visite les fleurs.

La femelle de *Sphaerularia bombi* produit des œufs à l'intérieur de l'hôte.

3 : La reine de Bourdon continue de voler, mais ne construit pas de nid.

Les larves de nématodes apparaissent dans la cavité abdominale du Bourdon.

4 : La reine se pose ou s'enfuit à l'endroit où elle a hiberné.

Des larves de 3^e stade de *Sphaerularia bombi* quittent l'hôte par l'anus.

5 : La reine de Bourdon meurt.

Les nématodes subissent deux mues et s'accouplent.

Les femelles de *Sphaerularia* fécondées s'apprêtent à envahir un nouvel hôte.

(D'après POINAR et VAN DER LAAN).

ABB. 5

A : Normaler biologischer Zyklus einer Hummelkönigin

I : Hummelkönigin in Überwinterung.

In dieser Periode können die Weibchen von *Sphaerularia bombi* in das Abdomen der Hummelkönigin eindringen.

II : Sammelflug der Königin im Frühjahr.

III : Gründung der Kolonie, mit Arbeiterinnen, Männchen und Königinnen.

B : Zyklus einer durch Nematoden infizierten Hummelkönigin

2 : Die Hummelkönigin besucht Blüten.

Das Weibchen von *Sphaerularia bombi* erzeugt Eier im Körper des Wirtes.

3 : Die Hummelkönigin setzt ihre Flüge fort, aber sie baut kein Nest.

Die Nematodenlarven erscheinen in der Körperhöhle der Hummel.

4 : Die Königin verkriecht sich an der Stelle, wo sie überwintert hat.

Die Larven des 3. Stadiums von *Sphaerularia bombi* verlassen den Wirt durch den Anus.

5 : Die Hummelkönigin stirbt.

Die Nematoden machen zwei Häutungen durch und kopulieren.

Die befruchteten Weibchen von *Sphaerularia* sind bereit, einen neuen Wirt zu befallen.

(Nach POINAR und VAN DER LAAN).

Les *Sphaerularia* sont gonochoriques. L'emplacement des orifices sexuels est différent : les spermiductes débouchent dans la partie terminale du rectum, tandis que l'orifice génital femelle s'ouvre en avant de l'anus et est indépendant du tube digestif. Le mâle possède deux crochets chitineux, les spicules, évaginations de la paroi rectale, qui servent à maintenir la vulve de la femelle ouverte et joueraient également un rôle dans le cheminement du sperme. On note aussi la présence d'un gubernaculum, plaque cuticulaire, dans les cannelures duquel se déplacent les spicules. Chez le mâle, il existe un seul testicule, duquel part un canal, le *vas efferens*, qui s'élargit en une vésicule séminale, organe d'accumulation du sperme. Un second canal, le *vas deferens*, permet l'évacuation du sperme. Le testicule a une forme allongée, atteignant environ les deux tiers de la longueur du Ver.

Chez la femelle, l'appareil génital ne compte qu'un seul ovaire, sorte de sac tubulaire, dans lequel se développent les cellules germinales. Les différents éléments de l'appareil génital femelle (oviducte, utérus, vagin) ne sont distin-

gués que très difficilement; seuls la partie terminale du tractus génital et un long sac utérin post-vulvaire sont visibles.

En période de reproduction, la femelle de *Sphaerularia* présente des modifications sexuelles considérables. Après la copulation, les femelles pénètrent dans un hôte. L'appareil reproducteur du parasite subit alors un accroissement gigantesque, et la gonade se trouve entièrement dévaginée. Il se forme une sorte d'outre, comprenant l'ovaire et l'utérus, et dont la croissance s'effectue par « allongement » des cellules de l'utérus. Poursuivant son développement à l'extérieur de l'organisme maternel, la gonade hypertrophiée peut atteindre un volume disproportionné par rapport au corps de la femelle (15 000 à 20 000 fois plus volumineuse, selon certains auteurs). En fin de développement, il arrive que le sac utérin se détache du corps maternel.

Développement

Après fécondation dans l'utérus, l'incubation des œufs de *Sphaerularia* s'effectue à l'intérieur de l'« outre », et ceux-ci sont déposés dans le corps de l'hôte.

Le développement post-embryonnaire s'effectue par mues successives. *Sphaerularia bombi* comporte cinq stades larvaires.

Après éclosion, les larves de *Sphaerularia bombi* ne séjournent que peu de temps dans la cavité abdominale du Bourdon. Il semble que les larves quittent l'hôte bien avant la mue imaginale.

Cycle biologique

La forme parasite, ou infestante, est constituée par la femelle. (Fig. 5, p. 57)

Bien que certains auteurs (SCHNEIDER, 1883; STEIN, 1956; NICKLE, 1967) aient tenté d'expliquer l'infestation des Bourdons par pénétration des nématodes dans les larves du nid¹, il semble bien que l'infestation des Bourdons se produisent au cours de l'hibernation des reines² (LEUCKART, 1887; CUMBER, 1949; POUVREAU, 1962; ALFORD, 1969; POINAR et Van der LAAN, 1972).

A l'automne, les femelles fécondées de *Sphaerularia bombi* pénètrent dans une reine de Bourdon au moment où celle-ci, enfouie dans le sol, se trouve en état d'hibernation.

Le mécanisme de pénétration des femelles parasites dans leur hôte n'est pas parfaitement connu. Il semble qu'il y ait immigration par la membrane intersegmentaire et par l'orifice anal.

Dès leur sortie d'hibernation (mars-avril), la plupart des reines de Bourdons s'affairent à la recherche de nourriture. Elles ne manifestent aucun signe extérieur d'atteinte parasitaire. Ce n'est qu'un peu plus tard, au printemps, que certaines différences apparaissent dans le comportement entre reines de Bourdons saines et reines infestées. Les Insectes parasités se caractérisent par un vol lourd, et montrent peu de vivacité.

Après avoir effectué leur développement dans la cavité hémocoelienne du Bourdon, les larves de *Sphaerularia* perforent la paroi intestinale du Bourdon et s'échappent par l'anus ou bien sont éliminées avec les excréments.

POINAR et Van der LAAN (1972) ont montré que les reines de Bourdons

1. Dans le cas d'une infestation du nid de Bourdons, la question se pose de savoir comment les nématodes pénètrent dans le nid, puisque les reines parasitées sont rendues stériles, et n'ont pas la possibilité de fonder de colonie. De plus, les nématodes transportés dans le nid de Bourdons seraient capables de sélectionner les larves de chaque caste, puisque les ouvrières et les mâles ne sont jamais parasités.

2. Dans cette seconde hypothèse, la répartition des nématodes dans les sites d'hibernation n'est pas nettement établie. Certains auteurs ont observé que les reines de Bourdons infestées par *Sphaerularia bombi* retournaient vers leurs refuges d'hibernation au printemps, et que, par conséquent, ces Insectes pouvaient disséminer les nématodes.

infestées déposent dans la terre des larves de 3^e stade. Après avoir subi deux autres mues et atteint le stade adulte, les nématodes s'accouplent et les femelles sont prêtes à pénétrer dans un nouvel hôte.

Action des parasites sur l'organisme de l'hôte

L'absence de nidification est la conséquence de lésions au niveau de l'appareil reproducteur des reines de Bourdons.

Au début de la période d'envol des Bourdons, il n'y a, la plupart du temps, aucune différence morphologique entre les gonades des reines saines et celles des reines infestées. Le Nématode n'exercerait donc pas de préjudices sur l'organisme de son hôte au cours du repos hivernal.

Plus tard, au printemps, un examen histologique montre qu'il existe non seulement un arrêt du développement ovarien, mais encore une dégénérescence des divers éléments de l'ovaire. La traumatisation affecte d'abord les ovocytes et les cellules nourricières. L'ovocyte dégénère et se trouve résorbé par l'épithélium folliculaire qui l'entoure. Plus tard, les cellules nourricières se désagrègent également et sont résorbées.

Les modifications dues au parasitisme ne sont pas restreintes à la castration parasitaire. Un examen attentif des corpora allata montre que ceux-ci subissent aussi un arrêt d'activité (PALM, 1948). Des différences parfois importantes apparaissent entre les glandes des reines parasitées et celles des reines saines, les corpora allata des Insectes infestés se trouvant réduits. Cependant, les modifications histologiques ne sont pas toujours très distinctes.

La véritable nature des effets causés par le parasitisme s'avère complexe. D'après PALM, le Ver serait un organisme pathogène, déchargeant une substance toxique responsable de la plupart des troubles observés chez les reines de Bourdons parasitées. Ces Insectes présenteraient une insuffisance d'hormone gonadotrope, qui est la cause directe de l'arrêt du développement ovarien conduisant à la castration parasitaire, tandis que les perturbations des corpora allata constitueraient les effets essentiels du parasitisme. A la lumière de nos connaissances actuelles concernant les relations de la vitellogénèse et des stimuli endocrines, issus du complexe rétro-cérébral, il serait intéressant d'étudier à nouveau ce problème, en considérant l'influence des glandes endocrines rétro-cérébrales, ainsi que de la *pars intercerebralis*, sur l'activité sexuelle des reines de Bourdons saines et parasitées.

Intensité d'infestation

Les reines de Bourdons infestées le sont avec une intensité variable d'une année à l'autre. La plupart des reines contiennent de 1 à 6 femelles de Nématodes. Il est rare d'en rencontrer de plus grands nombres.

Les pourcentages d'infestation sont différemment élevés, en rapport avec les modalités d'hibernation et de certains facteurs d'infestation (POUVREAU, 1962). Les pourcentages de reines de Bourdons infestées dans la nature par *Sphaerularia bombi* varient, pour chaque espèce, de 35 à 90 %.

Nous avons pu constater l'infestation par *Sphaerularia bombi* parmi toutes les espèces de Bourdons récoltées en France, ainsi que chez quelques femelles de Psithyres.

DISCUSSION — CONCLUSIONS

La connaissance de la biologie des ennemis des Bourdons fait apparaître la complexité des rapports entre les Bourdons et ces organismes.

Certains animaux sont à la fois utiles aux Bourdons en attaquant les prédateurs qui leur sont néfastes, et nuisibles à un degré plus ou moins important, en les attaquant eux-mêmes. Tels les Asilides qui s'attaquent aux Abeilles, aux Bourdons, aux Guêpes et autres insectes; tel est aussi le cas de diverses Araignées, des Batraciens, de certains Oiseaux qui, tout en attaquant les Bourdons, détruisent aussi, en raison de leur polyphagie, bien des insectes qui leur sont nuisibles.

Tout au long de leur cycle biologique, les Bourdons adultes sont affectés par des prédateurs et des parasites. Au cours de l'hibernation, les reines de Bourdons sont la proie de prédateurs comme les Rongeurs, et constituent des hôtes pour des Nématodes comme *Sphaerularia bombi*. Au printemps, jeunes et adultes sont également détruits par des Rongeurs*. Durant l'été, de nombreux prédateurs et parasites peuvent réduire les populations de Bourdons, du moins localement.

Nous ne possédons aucune information précise indiquant le rôle des prédateurs et des parasites dans la limitation des populations de Bourdons. Les données publiées sont le plus souvent exprimées en termes de pourcentage de parasitisme observé dans des colonies. Les pertes dues aux *Asilidae* sont de faible importance parce que ces Insectes sont rarement abondants. Les *Conopidae* sont également relativement rares, mais leurs attaques sur les ouvrières butineuses peuvent avoir des répercussions sur l'activité de butinage, réduisant ainsi la pollinisation (CLAUSEN, 1940), et sur le développement de la colonie.

La séquence de la prédation par des Vertébrés peut être importante. Bien que ce ne soit pas toujours le cas, les Oiseaux attaquent habituellement les insectes vivant au ras du sol ou en vol; tandis que les Mammifères dévorent principalement les phases souterraines du cycle biologique des Bourdons,

* (POUVREAU, 1973).

c'est-à-dire les stades embryonnaire, larvaire et nymphal. Cette séquence a des implications sensibles dans la dynamique des populations de Bourdons. La destruction des femelles fondatrices, quel que soit le stade de leur cycle vital, a des effets souvent plus marqués sur la limitation des populations, que la disparition des individus des autres castes.

Il y a peu de doute que les prédateurs peuvent, parfois, influencer fortement le nombre de proies; mais on peut se demander si ces cas doivent être considérés comme des événements fortuits ou comme des mécanismes régulateurs.

Certaines difficultés dans l'interprétation des résultats des observations dans la nature, ou parfois même au laboratoire, tiennent dans le fait de savoir quelle est la cause exacte de la mortalité, ou si des causes primaires et secondaires interviennent. Un Insecte affaibli peut être tué par un prédateur. Dans ce cas la prédation n'intervient que secondairement. De même, certains Insectes peuvent périr sous l'effet de parasites. Il est alors permis de se demander si la mortalité est due à l'action directe des parasites, ou si le parasitisme est associé à une résistance affaiblie de l'hôte pour d'autres raisons. La cause immédiate de la mort peut facilement être confondue avec des facteurs antérieurs au parasitisme qui peuvent être primitivement responsables de la mort de l'hôte.

Ainsi, dans un certain nombre de cas, la prédation et le parasitisme constituent une condition suffisante pour expliquer la mortalité, entraînant la réduction des populations de Bourdons, mais ils peuvent ne pas être nécessaires.

Outre les facteurs biotiques de limitation naturelle des populations de Bourdons, il convient également de signaler les facteurs de contrôle artificiel, autrement dit les interventions humaines. Parmi celles-ci, l'emploi de produits phytosanitaires constitue un danger important pour la faune pollinisatrice. L'empoisonnement des Insectes pollinisateurs, abeilles et bourdons notamment, est provoqué lorsque les insecticides sont appliqués durant la période de floraison des plantes. Les traitements chimiques présentent également d'autres inconvénients dans les cas suivants ¹ :

— Les pulvérisations d'insecticides sur des arbres fruitiers ou des cultures risquent de contaminer les plantes adventices en fleurs.

— Les Insectes pollinisateurs peuvent absorber ou toucher de l'eau contaminée sur les feuilles et les fleurs.

— Les Insectes pollinisateurs peuvent récolter du nectar ou du pollen empoisonné. Certains insecticides (insecticides phosphorés, en particulier) possèdent une rémanence importante. Ces produits imprègnent les fleurs et les

1. On trouvera une analyse résumée du mode d'action des différents insecticides dans l'article de JOHANSEN (1966).

butineuses accumulent du pollen empoisonné, ce qui entraîne une mortalité importante du couvain.

L'empoisonnement des Abeilles par le fluor, provoqué surtout par les dégagements de gaz industriels, a fait l'objet d'un certain nombre de travaux. Des analyses effectuées par DREHER (1965), il résulte qu'un danger de perte d'abeilles apparaît lorsqu'un grand nombre de celles-ci ont absorbé pendant leur vie plus de 10 μ g. de fluor. Nous ne possédons aucune donnée comparable pour les autres Insectes pollinisateurs. Mais les quelques renseignements que nous avons pu obtenir sur la sensibilité comparée des Abeilles et des Bourdons à certains traitements chimiques ne nous permettent pas de conclure à une plus grande résistance des Bourdons aux différents produits toxiques.

En conclusion de l'action de l'homme, mentionnons qu'il est regrettable de constater que souvent les Bourdons font l'objet d'une chasse abusive, ceci presque toujours dans un but de collection ou d'échange.

Reçu pour publication en avril 1973.