LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES BOURDONS (HYMENOPTERA, APOIDEA, BOMBUS Latr.) :

La CONSOMMATION DE SOLUTIONS SUCRÉES

Über die Ernährungsweise der Hummeln (Hymenoptera, Apoidea, Bombus Latr.) Der Verbrauch von zuckerhaltigen Lösungen

A. POUVREAU

*Laboratoire d'Éthologie et d'Écologie des insectes, I.N.R.A.,
91440 Bures-sur-Yvette*

SUMMARY

THE UPTAKE OF SUGAR SOLUTIONS BY BUMBLE-BEES

The uptake of sugar solutions by Bumble-bees is investigated in order to gain informations about the collection of nectar by Bumble-bees' foragers under natural conditions.

The observations turn on :

- The selection and the use of different sugar solutions (glucose, fructose, maltose, sucrose), in single solutions or mixtures.
- The preferences shown by Bumble-bees for certain sugar solution concentrations.
- The influence of different factors (temperature, fasting) on the amount of solution taken.

The discussion concerns the survey of results and approaches the nature of relations Insects-flowers in terms of the nectar secretion.

RÉSUMÉ

La consommation de solutions sucrées par les Bourdons est étudiée afin d'obtenir des informations sur la récolte du nectar par les butineuses dans les conditions naturelles.

Les observations portent :

- sur le choix et l'utilisation de différentes substances sucrées (glucose, lévulose, maltose, saccharose), en solutions simples ou en mélanges.
- sur les préférences manifestées par les Bourdons en fonction de la concentration des solutions sucrées.

— sur l'influence de différents facteurs (température, jeûne) sur la grandeur de la prise de nourriture.

La discussion concerne l'examen des résultats et aborde la nature des relations Insectes-fleurs en fonction de la sécrétion nectarifère.

INTRODUCTION

Le nectar récolté dans les fleurs constitue la principale source de glucides pour un certain nombre d'Insectes.

Dans la plupart des cas, les substances en dissolution dans le nectar sont constituées, presque exclusivement, par trois glucides :

- des monosaccharides : le glucose et le lévulose ;
- un disaccharide : le saccharose.

Composition et concentration du nectar varient d'une espèce végétale à l'autre, mais s'avèrent constantes, au moins dans certaines limites, pour une espèce donnée, et apparaissent souvent comme caractéristiques des familles de plantes.

Les sucres ont généralement une très grande valeur appétitive en ce qui concerne les insectes se nourrissant de nectar. Les sucres jouent également un rôle important dans la physiologie des Apides, pour lesquels ils constituent l'aliment énergétique essentiel.

Nos connaissances sont inexistantes concernant la composition chimique du nectar capable de déclencher le stimulus optimum de l'attraction florale chez les Bourdons. La consommation de solutions sucrées par les Bourdons est étudiée afin d'obtenir des informations sur la récolte du nectar par les butineuses dans les conditions naturelles.

Nos observations portent sur le choix et l'utilisation de différents sucres par les Bourdons. Nous étudions également les préférences manifestées par les butineuses en fonction du mélange et de la concentration des solutions sucrées. Certains facteurs (jeûne, température) semblent avoir une influence sur la consommation des solutions sucrées : ils font l'objet d'un examen.

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Insectes

Les expériences sont réalisées avec différentes espèces de *Bombus* : *B. hypnorum* L., *B. lapidarius* L., *B. lucorum* L., *B. pratorum* L., *B. terrestris* L. Toutes les colonies proviennent de nos élevages et sont maintenues en serre. Les expériences de consommation alimentaire sont effectuées sur des colonies à différents stades d'évolution. Le dispositif expérimental ne permettant pas, dans certains cas (mesures quantitatives de prise de nourriture, par exemple), d'accueillir un nombre important d'ouvrières butineuses, les essais sont réalisés avec des colonies comportant au plus une trentaine d'individus.

Chaque butineuse est capturée à sa sortie du nid et marquée au moyen d'une pastille de couleur portant un numéro. Ce marquage facilite le repérage de chaque ouvrière par l'expérimentateur en cas de visites successives sur une ou plusieurs sources de nourriture. Il permet également de distinguer l'origine de chaque ouvrière lorsque deux ou trois colonies de la même espèce sont en présence dans la serre expérimentale.

Substances utilisées

Différents sucres (glucose, lévulose, maltose, saccharose; produits Merck, R.P.) sont utilisés en solutions simples ou en mélanges aux concentrations suivantes : 10, 20, 30, 40, 50, 60 et 70 %. Ces pourcentages correspondent approximativement aux concentrations molaires indiquées dans le tableau 1.

TABL. 1. — *Valeurs correspondantes entre les concentrations en p. 100 et les concentrations molaires des solutions sucrées.*

TAB. 1. — *Korrespondierende Werte zwischen den Konzentrationen der Lösungen in Prozenten und ihren molaren Konzentrationen.*

Concentrations en p. 100 des solutions sucrées Konzentrationen d. Zuckerlösungen in %	Concentrations molaires correspondantes pour les différentes solutions sucrées utilisées : Entsprechende molare Konzentrationen der verschiedenen angewandten Zuckerlösungen			
	Glucose	Lévulose	Maltose	Saccharose
10	0,6	0,6	0,3	0,3
20	1,1	1,1	0,6	0,6
30	1,7	1,7	0,9	0,9
40	2,2	2,2	1,2	1,2
50	2,8	2,8	1,5	1,5
60	3,3	3,3	1,8	1,8
70	3,9	3,9	2,0	2,0

Matériel

Nous avons présenté aux Insectes deux types de nourrisseurs.

a) Matériel pour les essais qualitatifs

Des tubes en verre (haut. = 60 mm, diam = 12 mm) surmontés d'une fleur artificielle en matière plastique sont d'abord utilisés. La présence de la fleur a pour but d'attirer l'attention des Insectes vers les nourrisseurs. En effet, de nombreuses expériences, effectuées sur les espèces anthophiles les plus diverses (KNOLL, 1924; KUHN et ILSE, 1925; LEDERER, 1951; SCHREMMER, 1941), permettent d'établir que, dans la grande majorité des cas, le vol d'approche est déterminé par des facteurs optiques.

Des boîtes en matière plastique (haut. = 12 mm, diam. = 45 mm) avec un couvercle percé d'un trou de 2 mm de diamètre servent également à ces expériences. Ce dernier dispositif permet le passage du proboscis du Bourdon pour atteindre la solution sucrée sans souiller les autres parties de son corps, en particulier les pattes; il réduit l'évaporation de l'eau, évitant ainsi les variations de concentration des solutions. Les tubes et les boîtes sont disposés sur un plateau circulaire recouvert d'un papier filtre et muni d'un axe central permettant sa rotation. Deux plateaux circulaires sont utilisés, suivant le nombre de nourrisseurs qu'ils supportent (diamètre du plateau pour quatre nourrisseurs : 20 cm; diamètre du plateau supportant huit nourrisseurs : 40 cm).

b) *Matériel pour les essais quantitatifs*

Des mesures gravimétriques (au moyen d'une balance de précision, sensible au dixième de mg.) et volumétriques nous permettent d'évaluer la quantité de solution sucrée absorbée par chaque Insecte. Pour faire les mesures volumétriques, nous avons utilisé un instrument (fig. 1), inspiré du potomètre de FRINGS et FRINGS (1946), réalisant ainsi un système en U.

FIG. 1. — Dispositif inspiré du potomètre de FRINGS et FRINGS, pour les mesures volumétriques de solutions sucrées ingérées par les Bourdons.

ABB. 1. — Versuchsanordnung in Anlehnung an das Potometer von FRINGS u. FRINGS zur volumetrischen Bestimmung der von den Hummeln aufgenommenen Zuckerlösungen

Une micropipette, d'une capacité de 0,2 ml (graduation au 1/1000^e), est reliée, à l'aide d'un tuyau de caoutchouc, à un tube de verre de faible diamètre intérieur (1,5 mm). L'extrémité libre du tube débouche sur un petit plateau en plexiglas, sur lequel le Bourdon peut se poser pour s'alimenter. L'appareil est rempli d'une solution sucrée. La micropipette, amovible sur un support, est réglée de façon à ce que le ménisque de la solution nutritive vienne en affleurement avec le bord du tube en verre. La quantité de solution sucrée absorbée par un insecte est lue directement sur la graduation de la micropipette, après réajustement du niveau du ménisque.

La durée de chaque ingestion est mesurée à l'aide d'un chronomètre. La température et l'humidité relative de l'air sont enregistrées.

Méthodes d'étude

Chaque expérience est précédée d'un jeûne d'une durée variant de une heure à 30 heures.

Les périodes de jeûne utilisées ne semblent pas perturber l'activité des colonies de Bourdons, ni inhiber les possibilités de croissance des stades larvaires. Toutefois, afin d'éviter que l'inanition fréquemment répétée n'entraîne des troubles physiologiques chez les larves, les expériences successives de prise de nourriture portent sur des colonies différentes. Dans nos conditions expérimentales, le jeûne est subi de la manière suivante : dans la serre, toute source de nourriture (miel, pollen, fleurs fraîches) extérieure au nid est supprimée. Dans le nid, les « pots » cireux contenant les réserves de miel sont enlevés, afin d'entraver complètement toute possibilité d'alimentation. Après la phase d'inanition, la réalimentation s'effectue normalement.

Le choix opéré par les Bourdons en fonction de la substance ou de la concentration de la solution, est étudié au moyen des tubes en verre et des boîtes en matière plastique. Quatre ou huit nourrisseurs (suivant la nature de l'étude : comparaison des substances sucrées entre elles : 4; ou des mélanges entre eux : 4; ou encore comparaison entre solutions simples et mélanges sucrés : 8) sont disposés sur un plateau circulaire, selon l'orientation cardinale.

Après une durée déterminée de prise de nourriture (de 15 à 30 minutes), le plateau supportant les nourrisseurs est tourné d'un angle de 45, 90 ou 180°, de telle sorte que les visites des butineuses ne soient pas conditionnées par des stimuli visuels, mais uniquement par la préférence pour un type déterminé de nourriture. Dans le même but et afin d'empêcher un retour automatique à l'emplacement précédemment visité, les nourrisseurs contenant les solutions sucrées sont changés régulièrement, ainsi que le papier filtre du plateau, après quelques visites; cette manipulation est destinée à supprimer toute attractivité d'un nourrisseur par un éventuel marquage olfactif des butineuses¹. En effet, la situation, le lieu et l'odeur de la source de nourriture se fixent dans la mémoire des Bourdons dès le premier vol. Si au cours d'une expérience, on déplace un repère, le cours normal de l'orientation — topographique et topochimique — en est troublé. Le vol des butineuses vers la source de nourriture n'est plus direct et les Insectes effectuent des vols circulaires au-dessus des nourrisseurs avant de retrouver la solution préférée.

RÉSULTATS

1. — *Choix des solutions sucrées en fonction de la substance*

Pour ces expériences, nous avons proposé aux Bourdons des solutions simples de quatre sucres (glucose, lévulose, maltose, saccharose), ainsi que des mélanges de deux ou trois solutions sucrées à la même concentration finale (40 %), en proportions égales pour chaque constituant, contenus dans des nourrisseurs identiques. La durée du jeûne pour ces expériences est de six heures. Nous avons déterminé les préférences manifestées par différentes espèces de Bourdons pour chaque solution ou mélange sucré par le nombre total de visites effectuées sur chaque nourrisseur. Les résultats sont indiqués sur le tableau 2.

Les données du tableau 2 montrent des différences dans le choix des solutions sucrées consommées par chaque espèce de Bourdon. Pour *Bombus hypnorum* et *Bombus pratorum* la préférence des solutions simples s'exerce dans l'ordre décroissant : glucose, lévulose, saccharose, maltose; tandis que pour *Bombus lapidarius*, *Bombus lucorum* et *Bombus terrestris*, nous avons

1. On sait depuis longtemps que les Abeilles (*Apis mellifica* L.) marquent, au moyen de leur glande de Nassanov, leurs sources de nourriture (von FRISCH, 1948; LECOMTE, 1957). Les expériences concernant les facultés de communication chez les Bourdons n'ont abouti, jusqu'à présent, à aucun résultat.

TABL. 2 A.— Nombre (N) de visites effectuées par les Bourdons de différentes espèces sur les nourrisseurs contenant des solutions sucrées simples (A), et des mélanges de solutions sucrées à une même concentration totale (B). Comparaison du nombre de visites effectuées sur les solutions simples et sur les mélanges (C).

TABL. 2 A. — Zahl (N) der von den Hummeln ausgeführten Besuche von verschiedenen Arten von Futtervorrichtungen mit einfachen Zuckerlösungen (A) und Mischungen von Zuckerlösungen in der gleichen Gesamtkonzentration (B). Vergleich der Besuchszahlen bei einfachen Lösungen und bei Mischungen (C).

Espèces de <i>Bombus</i> Hummelarten	Nombre d'expériences Anzahl Versuche	Nombre de visites Anzahl der Besuche								Total Gesamt
		Solutions sucrées simples Einfache Zuckerlösungen								
		Glucose		Lévulose		Maltose		Saccharose		
		N	%	N	%	N	%	N	%	
<i>B. hypnorum</i> L	25	1 435	31,5	1 375	30,2	517	11,3	1 233	27,0	4 560
<i>B. lapidarius</i> L	20	1 085	28,7	1 148	30,4	363	9,6	1 182	31,3	3 778
<i>B. lucorum</i> L	15	496	25,2	632	32,2	93	4,7	743	37,8	1 964
<i>B. pratorum</i> L	14	518	29,4	504	28,6	276	15,6	464	26,3	1 762
<i>B. terrestris</i> L	12	798	26,1	862	28,2	411	13,4	985	32,2	3 056

TABL. 2 B. — Nombre (N) de visites effectuées par les Bourdons de différentes espèces sur les nourrisseurs contenant des solutions sucrées simples (A), et des mélanges de solutions sucrées à une même concentration totale (B). Comparaison du nombre de visites effectuées sur les solutions simples et sur les mélanges (C).

TABL. 2 B. — Zahl (N) der von den Hummeln ausgeführten Besuche von verschiedenen Arten von Futtervorrichtungen mit einfachen Zuckerlösungen (A) und Mischungen von Zuckerlösungen in der gleichen Gesamtkonzentration (B). Vergleich der Besuchszahlen bei einfachen Lösungen und bei Mischungen (C).

Espèces de <i>Bombus</i> Hummelarten	Nombre d'expériences Anzahl Versuche	Nombre de visites Anzahl der Besuche									
		Mélanges de solutions sucrées Mischungen von Zuckerlösungen								Total Gesamt	
		Glucose + saccharose (1/1)		Glucose + lévulose (1/1)		Lévulose + saccharose (1/1)		Glucose + lévulose + saccharose (1/1/1)			
		N	%	N	%	N	%	N	%		
<i>B. hypnorum</i> L	22	970	23,2	1 020	24,4	1 048	25,1	1 135	27,2	4 173	
<i>B. lapidarius</i> L	16	785	26,9	697	23,9	670	23,0	762	26,1	2 914	
<i>B. lucorum</i> L	14	563	22,9	609	24,8	637	25,9	646	26,3	2 455	
<i>B. pratorum</i> L	12	465	18,9	515	20,9	667	27,1	811	33,0	2 458	
<i>B. terrestris</i> L	12	822	22,2	914	24,7	960	26,0	994	26,9	3 690	

noté l'ordre décroissant suivant : saccharose, lévulose, glucose, maltose. Les différences dans le nombre de visites sur les nourrisseurs contenant des solutions de glucose, de lévulose ou de saccharose sont faibles. Par contre, les différences sont plus marquées entre ces trois sucres et la solution de maltose.

Si nous comparons le nombre de visites effectuées sur les nourrisseurs contenant des mélanges de solutions sucrées, nous constatons, chez toutes les espèces de Bourdons étudiées, une préférence pour le mélange : glucose + lévulose + saccharose; puis viennent dans l'ordre : lévulose + saccharose, glucose + lévulose, enfin glucose + saccharose. Les pourcentages de visites nous indiquent également que, s'il existe, chez la plupart des espèces étudiées, une préférence pour le mélange de trois sucres, les différences dans le nombre de visites aux quatre mélanges de solutions sucrées sont généralement de faible importance. Toutefois, on note, chez *Bombus lapidarius*, une légère préférence pour le mélange « glucose + saccharose »; tandis que chez *Bombus pratorum*, la préférence apparaît plus nette pour le mélange « glucose + lévulose + saccharose » par rapport aux mélanges « glucose + saccharose » et « glucose + lévulose ».

Enfin, l'examen du tableau 2 C, nous montre que les préférences s'exercent nettement en faveur des mélanges sucrés par rapport aux solutions simples. Nous retrouvons approximativement le même ordre de préférence, pour chaque espèce de *Bombus* étudiée, qu'il s'agisse des solutions sucrées simples ou des mélanges.

Des ouvrières marquées sur le thorax avec une pastille portant un numéro nous ont permis de constater qu'un certain nombre d'entre elles (environ 60 %) prélevait la même substance sucrée, au cours de visites successives, tandis que les autres Insectes effectuaient deux ou plusieurs visites avant de se fixer sur un nourrisseur.

2. — Choix de la solution sucrée en fonction de la concentration

Nous avons utilisé quatre solutions sucrées (glucose, lévulose, maltose et saccharose) à sept concentrations différentes (10, 20, 30, 40, 50, 60 et 70 %). Un seul sucre est utilisé à chaque expérience. Les nourrisseurs, au nombre de huit (un nourrisseur contient de l'eau distillée, les sept autres contenant la solution sucrée aux concentrations différentes), sont disposés sur un grand plateau circulaire. Les observations portent sur trois espèces de *Bombus*. La consommation moyenne de chaque solution sucrée par Insecte et par expérience constitue un critère valable de préférence alimentaire. Après un jeûne de six heures, chaque expérience dure de 3 à 4 heures. Les résultats sont représentés sur la figure 2.

Consommation moyenne (en μl .) par Bourdon et par expérience.

FIG. 2. — Consommation moyenne (en μl .) par Bourdon et par expérience) de solutions sucrées à diverses concentrations chez trois espèces de *Bombus* :

2. A : *B. hypnorum*
2. B : *B. lapidarius*
2. C : *B. pratorum*

Légende : Glucose ———
Lévulose - - - - -
Maltose - . - . - .
Saccharose -

ABB. 2. — Durchschnittlich aufgenommene Zuckerlösungsmenge (in μl je Hummel und Versuch) in verschiedenen Konzentrationen bei drei *Bombus*-Arten.

Consommation moyenne (en μl) par Bourdon et par expérience Durchschnittl. Verbrauch (in μl) je Hummel u. Versuch
Concentrations des solutions glucidiques Konzentrationen d. Zuckerlösungen

Pour chaque solution sucrée utilisée, l'ensemble des résultats nous indiquent une consommation supérieure, chez les espèces de *Bombus* étudiées, des concentrations à 40, 30 et 50 %. Les quantités de solution prélevées décroissent pour les concentrations inférieures ou supérieures. Nous n'avons observé aucune prise de nourriture sur le nourrisseur contenant de l'eau distillée.

La pente des courbes de consommation en fonction de la concentration est plus forte pour les solutions faiblement concentrées; ceci suggérerait que les valeurs du seuil de perception¹ sont relativement élevées (SOTAVALTA et al., 1962).

3. — *Prise de nourriture*

Nous avons examiné quelques données sur les actes d'ingestion, c'est-à-dire la durée, la fréquence et l'importance de la consommation alimentaire, en fonction de certains facteurs (jeûne, température) susceptibles de modifier, à des degrés divers, le comportement alimentaire des Bourdons.

La prise de nourriture présente, chez les Bourdons, des degrés plus ou moins importants de durée et de fréquence.

Nous avons noté des repas dont la durée varie d'une vingtaine de secondes à 4 minutes. La durée moyenne de prise de nourriture se situe, sur une quarantaine d'observations, entre deux minutes et deux minutes et demie. C'est généralement en présence des solutions sucrées les plus concentrées que les Bourdons passent le plus de temps.

Les rythmes d'ingestion sont également variables chez les Bourdons. Une même butineuse de solution sucrée peut effectuer un seul repas ou deux à quatre repas successifs, en un laps de temps relativement court.

Quantité de nourriture prise par les Bourdons.

Notre méthode d'estimation quantitative de la consommation de solutions sucrées par les Bourdons fait intervenir des mesures gravimétriques.

Les expériences sont effectuées en serre, sur des colonies de *Bombus hypnorum*, mais une seule à la fois, dont les ouvrières butineuses sont soumises à un jeûne préalable de douze heures. Les ouvrières sont enlevées de la colonie et disposées dans une cage grillagée (40 × 25 × 30 cm), en présence seulement de coton et de quelques fragments de cire de leur propre nid. Les ouvrières se rassemblent au contact de la cire. Cette manipulation a pour but de per-

1. Les valeurs du seuil de perception correspondent à la dilution à partir de laquelle l'Insecte confond la solution sucrée avec l'eau distillée.

mettre aux ouvrières de continuer à s'imprégner de l'odeur du nid maternel, et de faciliter ainsi le retour parmi leurs congénères. Avant l'expérience, les « pots » à miel sont enlevés à l'intérieur du nid, et toute source de nourriture est supprimée dans la serre. La solution sucrée utilisée est une solution de saccharose à 40 %. La température pendant les essais varie de 22 à 25° C. La quantité de solution sucrée ingérée est évaluée par pesées des Insectes avant et après ingestion de la solution.

Étant donné la variabilité de taille des membres d'une colonie de Bourdons, comment définir, dans ces conditions, la grandeur de la consommation

Nombre de butineuses de Bourdons.

FIG. 3. — Relation entre le nombre de butineuses de Bourbons (*Bombus hypnorum* L.) et la quantité de solution sucrée ingérée (en mg).

ABB. 3. — Beziehung zwischen der Anzahl Sammlerinnen von *Bombus hypnorum* L. und der von ihnen aufgenommenen Zuckerlösung (in mg).

Nombre de butineuses de Bourbons Anzahl d. Sammlerinnen

Quantité de solution glucidique ingérée (en mg) Aufgenommene Zuckerlösung in mg

alimentaire, et à quoi la rapporter ? Un tel choix est forcément arbitraire.

Pour pouvoir comparer les données, nous avons représenté la quantité de solution ingérée par un certain nombre de butineuses en fonction de différentes classes de poids. Ces valeurs sont réunies dans le tableau 3.

Afin de permettre éventuellement des comparaisons avec d'autres espèces de Bourdons ou avec d'autres Insectes, dans des conditions susceptibles de modifications, nous avons exprimé la consommation alimentaire par un indice de charge (Qc)¹. En effet, chez les Bourdons, insectes nectarivores comme les Abeilles, les femelles ne consomment pas sur place les produits (nectar, pollen) de leur récolte, mais les rapportent au nid. Là, ils sont entreposés dans des cellules — ou pots — en cire, soit pour leur propre subsistance, ou pour l'alimentation des larves. Le mode particulier d'alimentation des Bourdons nous a obligé à ne considérer que la quantité de solution sucrée transportée.

Les résultats mettent en évidence les relations suivantes : La comparaison du nombre des butineuses avec les différentes classes de quantité de solution sucrée ingérée nous montre que la plupart des butineuses prélèvent une quantité de solution sucrée correspondant approximativement à la moitié du poids de leurs corps. C'est ce qui ressort notamment du tableau 3. Puis, le nombre des butineuses décroît pour des prises de nourriture inférieures ou supérieures à la valeur moyenne. Les quantités maximales de solution ingérée correspondent, dans quelques cas, à environ 90 à 92 % du poids du corps des ouvrières ; les valeurs minimales oscillent entre 15 et 20 %.

La quantité de solution sucrée ingérée varie largement selon les individus. Mais, d'une façon générale, la quantité moyenne de solution prélevée par les butineuses est en relation avec le poids du corps des ouvrières. La figure 4 exprime cette relation. Autrement dit, ce sont les individus les plus lourds qui prélèvent les quantités de solution sucrée les plus importantes. Ces observations, corroborant celles de FREE (1959), sont en rapport avec la division du travail chez les Bourdons. En effet, ce sont généralement les ouvrières les plus grosses qui procèdent aux travaux de butinage, tandis que les plus petites ont un rôle de nourrices à l'intérieur du nid.

On note une diminution progressive de l'indice de charge, en rapport avec l'augmentation du poids moyen des ouvrières butineuses.

Effet du jeûne.

Dans les conditions naturelles, les Bourdons peuvent être soumis à un jeûne intermittent par le jeu des facteurs climatiques.

1. L'indice de charge (Qc) est la quantité totale de solution sucrée transportée, après une prise de nourriture, exprimée en mg. et rapportée à 1 g. d'insecte frais ; ce poids étant le poids initial. Cette définition se rapproche de celle donnée par LEGAY (1955) pour l'indice de consommation (Qt).

En soumettant les Bourdons à un jeûne de courte durée, nous avons observé, dans la majorité des cas, les mêmes résultats qualitatifs et quantitatifs.

Consommation moyenne (en mg) par butineuse.

FIG. 4. — Relation entre la quantité moyenne de solution prélevée par les butineuses de Bourdons et le poids du corps des butineuses.

ABB. 4. — Beziehung zwischen der von den Trachthummeln aufgenommenen Zuckerlösung und ihrem Körpergewicht.

Consommation moyenne (en mg) par butineuse Durchschnittlicher Verzehr je Sammlerin (in mg)

Poids des butineuses (en mg) Gewicht d. Sammlerinnen (in mg)

Nous avons envisagé l'influence de la période de jeûne sur la consommation de solution sucrée chez trois espèces de *Bombus* (*B. hypnorum*, *B. pratorum*, *B. terrestris*). Pour chaque expérience, les ouvrières butineuses d'une colonie sont isolées. La moitié des ouvrières est soumise à un jeûne de six heures, l'autre moitié à un jeûne de 24 heures. La solution sucrée utilisée est une solution de saccharose à trois concentrations : 30, 50 et 70 %. La température pendant les essais varie de 24 à 27 °C. La quantité moyenne de solution sucrée

prélevée est évaluée sur des lots de 20 ouvrières chez *B. hypnorum*, 8 à 10 ouvrières chez *B. pratorum* et 12 à 15 chez *B. terrestris*. Les poids moyens de chaque lot d'ouvrières, pour les espèces étudiées, sont très voisins avant la prise de nourriture. Les résultats de ces expériences figurent dans le tableau 4.

TABL. 4. — *Consommation alimentaire en fonction de la période de jeûne.*TAB. 4. — *Nahrungsaufnahme in Abhängigkeit von der Dauer des Abhungerns.*

Espèces de <i>Bombus</i> Hummelarten	Durée du jeûne Fastendauer	Quantité (en mg) de solution sucrée prélevée aux concentrations suivantes : Nahrungsaufnahme (mg) bei den Konzentrationen :		
		30 %	50 %	70 %
<i>B. hypnorum</i>	6 h	66,0	69,8	59,4
	24 h	69,2	74,5	72,8
<i>B. pratorum</i>	6 h	48,8	54,0	50,5
	24 h	51,4	59,4	56,2
<i>B. terrestris</i>	6 h	65,1	72,5	65,4
	24 h	68,4	76,8	71,2

Dans le cas d'une période de jeûne de 24 heures, nous constatons une légère augmentation de la consommation de solution sucrée, en particulier aux concentrations les plus élevées.

Une estimation de la quantité de nourriture prélevée par rapport au poids moyen du corps des ouvrières de chaque espèce nous permet d'indiquer les faits suivants : pour une période de jeûne de 6 heures, la quantité moyenne de solution sucrée prélevée par le lot de chaque espèce correspond, aux trois concentrations utilisées, à une charge de 50 à 57 % du poids du corps des ouvrières; pour un jeûne de 24 heures, cette charge passe à 58 à 65 %.

Influence de la température.

Nous avons étudié l'influence de la température sur la consommation de solutions sucrées par les Bourdons.

Les expériences sont effectuées à trois niveaux thermiques différents (19-20 °C, 24-25 °C, 29-30 °C). Des ouvrières provenant de colonies de *Bom-*

bus lapidarius, préalablement soumises à un jeûne de 6 heures, s'alimentent de solutions de saccharose à des concentrations différentes (20, 40 et 60 %).

Nous avons évalué l'importance de la consommation par la quantité moyenne de solution sucrée ingérée par Bourdon et par minute. Les différentes valeurs sont rapportées sur la figure 5.

FIG. 5. — Quantité de solution sucrée ingérée (en mg), par Bourdon et par minute, en fonction de la concentration de la solution sucrée, à différentes températures (19-20 °C, 24-25 °C, 29-30 °C).

ABB. 5. — Die je Hummel und Minute aufgenommene Zuckerlösung in Abhängigkeit von der Konzentration der Lösung bei verschiedenen Temperaturen (19-20 °C, 24-25 °C und 29-30 °C)

Quantité de solution sucrée ingérée (en mg) par Bourdon et par minute :
Aufgenommene Zuckerlösung je Hummel und Min (in mg)
Concentrations de la solution glucidique Konzentrationen d. Zuckerlösungen

Les résultats montrent que la consommation de solutions sucrées est influencée par la température. La quantité de solution sucrée ingérée augmente avec les conditions thermiques, et cette augmentation est surtout sensible pour les solutions à faible concentration.

DISCUSSION — CONCLUSIONS

L'étude que nous avons entreprise permet de comparer les préférences des Bourdons pour un certain nombre de solutions sucrées. Les conditions expérimentales utilisées en serre sont, certes, différentes des conditions naturelles de butinage des Bourdons. Cependant, l'interprétation de certains résultats permet d'expliquer les phénomènes observés dans la nature.

L'ensemble des données que nous avons rassemblées fait apparaître plusieurs notions d'intérêt :

Il est à remarquer la conformité de nos résultats avec ceux obtenus par MAURIZIO (1964), concernant la composition des miels de Bourdons. D'après les analyses de cet auteur, le spectre des glucides des miels de Bourdons montre une teneur élevée en lévulose et saccharose, alors que la teneur en maltose est trop faible dans l'ensemble pour pouvoir être mesurée.

Les essais qui viennent d'être mentionnés ont pour but de tester la valeur stimulante de diverses substances sucrées prises isolément. Or, dans les conditions naturelles, une substance comme le nectar comporte plusieurs constituants chimiques dont certains ont des propriétés plus ou moins appétitives. L'Insecte est alors soumis à diverses stimulations chimiques, et on peut se demander si la résultante correspond à la somme algébrique des actions individuelles de ces divers produits (JOURDHEUIL, 1963). Dans la présente étude, nous constatons que la combinaison des substances sucrées possède un effet additif, du moins aux concentrations utilisées (40 — 60 %).

En considérant les préférences manifestées par différentes espèces de Bourdons en fonction de la nature de la solution sucrée et de sa concentration, il paraît difficile d'établir une relation entre la constitution chimique de la solution sucrée et l'ordre de préférence.

Dans une série d'expériences sur l'Abeille (*Apis mellifica* L.), WYKES (1952) a mis en évidence les préférences de cet Insecte pour le mélange, à parties égales, de saccharose, de glucose et de lévulose. Le choix des solutions simples s'exerce dans l'ordre suivant : saccharose, glucose, maltose, lévulose. BAILEY et al. (1954) ont suggéré que le nectar à teneur élevée en saccharose était plus attractif pour les Abeilles butineuses. Les données obtenues par WALLER (1972), chez l'Abeille, indiquent une préférence pour le saccharose par rapport au mélange saccharose, glucose, lévulose (à parties égales). Des différences dans les méthodes expérimentales (expériences en serre ou dans les conditions naturelles, nature des nourrisseurs, concentration des solutions sucrées, température) peuvent expliquer ces variations dans le choix des Abeilles pour diverses solutions sucrées. En comparaison de ces résultats, les informations obtenues chez les Bourdons montrent des analogies assez étroites concernant les réponses sélectives aux mêmes sucres ou mélanges sucrés.

Selon WYKES, la composition en glucides du nectar peut influencer les

visites des Abeilles à certaines fleurs. FURGALA et al. (1958) ont montré que les fleurs de *Melilotus alba* Desr. étaient très attractives pour les Abeilles; le nectar de cette plante contient du saccharose, du glucose et du lévulose, à parties égales. Par contre, les fleurs de *Trifolium pratense* L., dont le nectar contient du saccharose en dominance, étaient peu attractives. Toutefois, dans ce cas, il semble que le facteur déterminant des visites florales réside dans les différences de la longueur du tube de la corolle, et non dans les rapports des constituants sucrés du nectar.

Nous considérons que les sensations gustatives des Bourdons à des aliments donnés permettent également à ces Insectes d'effectuer un choix. FREE suggère que les Bourdons pratiquent une alimentation quantitative sélective lorsqu'ils sont en présence de nectar à des concentrations différentes.

Il serait intéressant d'obtenir des informations sur la concentration en sucres des miels de Bourdons en rapport avec l'évolution de la colonie. KNEE et MEDLER (1965), en prélevant des échantillons de miel dans des nids de *Bombus* sp. découverts dans la nature, ont observé des variations de la concentration en sucres non seulement entre les espèces, mais aussi au sein de l'espèce.

La consommation de solutions sucrées se montre légèrement supérieure, dans les conditions expérimentales utilisées, pour les concentrations de 30 à 50 %. Or, dans les conditions naturelles, le nectar de nombreuses plantes se trouve à des concentrations variant de 30 à 50 %. Toutefois, il n'est pas évident que la quantité de nectar transportée par une butineuse de Bourdon soit en relation avec la concentration ou même le type de nectar. La présence de certains cations dans le nectar doit être considérée au même titre que la constitution et la concentration en sucres, ainsi que la quantité de nectar, lorsqu'on étudie l'attractivité des différentes plantes. WALLER (1972) a montré que les Abeilles se détournaient des solutions de saccharose auxquelles étaient ajoutés des sels de potassium. Ces données expliqueraient la faible attractivité des fleurs d'oignon (*Allium cepa* L.), pourtant très riches en nectar, vis-à-vis des Abeilles.

Des études électrophysiologiques sur la Mouche, *Phormia regina* Meigen, ont montré que le niveau des réponses augmentait avec la concentration d'une façon linéaire, mais que la pente variait pour chaque sucre (OMAND et DETHIER, 1969). Ainsi, la stimulation due au lévulose est supérieure à celle du glucose pour des concentrations au-dessous de 1,4 M, et inférieure pour des concentrations au-dessus de 1,4 M. Il convient donc de considérer les concentrations des solutions sucrées lorsque l'on compare l'efficacité stimulante de chaque sucre.

Certains facteurs physiques tels que la température et la viscosité du nectar peuvent influencer la durée des visites des butineuses et le taux d'ingestion. Chez *Phormia regina*, la prise de nourriture diminue nettement pour des concentrations supérieures à 50 %; DETHIER (1969) attribue ce facteur limitant

à la viscosité des solutions sucrées. La prise de nourriture augmente avec la température. En effet, selon CHAUVIN (1963), le degré de réplétion du jabot dépend du fonctionnement des muscles de la succion, eux-mêmes influencés par la température. Mais cette explication nous paraît insuffisante. L'influence de la température sur le comportement alimentaire se manifeste de deux façons : soit directement en agissant immédiatement sur le comportement, soit indirectement par l'intermédiaire des modifications qu'elle provoque dans le métabolisme général (LEGAY). L'étude du rôle de la température soulève, dès qu'on aborde son analyse détaillée, le problème des interactions entre ce dernier et une série d'autres facteurs internes ou externes.

Les préférences des Bourdons pour les solutions sucrées d'une concentration déterminée seraient à rapprocher des observations sur les relations mutuelles entre les « fleurs à Bourdons » et ces Hyménoptères. En effet, certaines familles de plantes (Labiales, Légumineuses, Boraginacées) sont particulièrement visitées par les Bourdons. Or, si la notion de « fleurs à Bourdons », telle qu'elle a été définie par KUGLER (1942), n'implique pas nécessairement un édifice floral ou un mécanisme de pollinisation nettement déterminés, la structure florale des plantes précédemment citées assure une protection plus ou moins efficace des nectaires, évitant ainsi une dilution du produit de sécrétion.

Dans une étude sur les types de nectar des Angiospermes, PERCIVAL (1961) mentionne que les nectars à prédominance en saccharose semblent être associés aux fleurs à corolle profonde, dont les nectaires sont protégés; les nectars où dominent le glucose et le lévulose appartiendraient aux fleurs à nectaires superficiels. De nombreuses fleurs à Hyménoptères (Abeilles, Bourdons) et à Lépidoptères possèdent des nectars où le saccharose prédomine plus ou moins sur le glucose et le lévulose. Il serait intéressant de savoir si, dans les conditions naturelles, les différents types de nectar ont une signification dans la biologie des Insectes anthophiles.

Le manque de données sur les facteurs qui président à la spécialisation du régime chez les Bourdons ne nous permet pas de faire une analyse des facteurs sensoriels du choix. Cette analyse est rendue plus complexe encore dans la nature, car il y a toujours une interaction des différents facteurs de stimulation, et il faut admettre que la séparation des effets des différents stimuli est assez délicate. Des études sur l'analyse du comportement de butinage des Bourdons devraient aussi tenir compte du comportement inné et acquis, ainsi que du rôle de certains caractères : dimensions, architecture florale, texture du périanthe, couleur, odeur, goût, abondance et qualité du nectar. Les informations présentées dans cette étude ne sont pas suffisantes pour définir les caractéristiques du nectar le plus attractif pour les Bourdons. De nouvelles investigations seraient nécessaires afin de déterminer la composition chimique du nectar susceptible de produire la stimulation optimum de la visite florale chez les Bourdons.

De nombreuses observations effectuées dans la nature permettent d'établir que, chez la grande majorité des Insectes anthophiles, le vol d'approche est déterminé par des facteurs optiques (coloris, dessins, forme de la fleur). Les Insectes butineurs, une fois arrivés à proximité de la fleur, peuvent être influencés soit par des stimuli optiques, soit par des stimuli chimiques (parfums). Le parfum floral peut, en effet, inviter les Insectes à se poser.

Des expériences sur l'origine et le mode de transport des parfums chez l'Abeille (*Apis mellifica* L.) (von FRISCH, 1919) ont démontré que le parfum rapporté dans le jabot avec le nectar était plus important, dans le repérage des fleurs, que celui dont s'imprègne le corps de l'Insecte en contact avec la fleur.

Cette imprégnation du parfum floral constitue, pour les Abeilles, un moyen de communication pour faire connaître une source de nourriture. Un tel comportement n'a pu être observé chez les Bourdons; il semble que chaque butineuse de *Bombus* trouve spontanément la source de nourriture, sans recevoir d'indication de ses congénères. Toutefois, il n'est pas impossible de concevoir des échanges d'informations par l'intermédiaire des « pots à miel » du nid. LECOMTE (1963) a souligné le rôle probable du « pot à miel » dans les échanges de nourriture au sein de la colonie de Bourdons (*B. hypnorum*).

Dans le cas où de tels échanges seraient mis en évidence, des expériences de dressage, avec association nourriture — parfum, semblables à celles effectuées par von FRISCH chez l'Abeille, pourraient être mises à profit chez les Bourdons en vue d'une exploitation florale dirigée. Il serait intéressant alors d'étudier les interactions des différentes stimulations — optiques et chimiques — intervenant dans l'attraction des Insectes butineurs, afin d'utiliser l'action synergique de ces stimuli dans la visite des Insectes aux fleurs.

Reçu pour publication en avril 1974.

Eingegangen im April 1974.

ZUSAMMENFASSUNG

Für eine gewisse Zahl von Insekten ist der aus den Blüten gesammelte Nektar die Hauptquelle ihrer zuckerhaltigen Nahrung.

Zusammensetzung und Konzentration des Nektars sind von einer Pflanze zur andern verschieden, aber sie bleiben — wenigstens in gewissen Grenzen — für eine bestimmte Pflanzenart konstant und sind oft charakteristisch für Pflanzenfamilien.

Die Zucker spielen eine wichtige Rolle in der Physiologie der Apiden, deren wesentlichste energetische Nahrung sie bilden.

Die Untersuchungen über den Verzehr von Zuckerlösungen durch Hummeln erfolgt, um Aufschluss über das Nektarsammeln der Trachthummeln unter natürlichen Bedingungen zu erhalten.

Unsere Beobachtungen beziehen sich auf Wahl und Ausnutzung verschiedener zuckerhaltiger Lösungen durch die Hummeln. Desgleichen wird die von den Sammlerinnen bekundete

Vorliebe in bezug auf Mischung und Konzentration der zuckerhaltigen Lösungen untersucht. Gewisse Faktoren, wie vorheriges Abhungern und Temperatur scheinen von Einfluss auf den Verzehr zuckerhaltiger Lösungen zu sein. Auch diese Faktoren werden untersucht.

Versuchsbedingungen

Die Untersuchungen wurden mit verschiedenen *Bombus*-Arten durchgeführt : *Bombus hypnorum* L., *B. lapidarius* L., *B. lucorum* L., *B. pratorum* L., *B. terrestris* L. Alle Hummelvölkchen stammen aus eigenen Zuchten und werden im Gewächshaus gehalten. Verschiedene Zucker (Glukose, Lävulose, Maltose, Saccharose) werden in einfachen Lösungen und in Mischungen in den folgenden Konzentrationen geboten : 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 %.

Die von den Hummeln in bezug auf Substanz oder Konzentration der Lösung getroffene Wahl wird mit Hilfe von Glasröhrchen und Plastischachteln, in deren Deckel sich ein winziges Loch (2 mm $\varnothing$) befindet, untersucht. Diese Anordnung erlaubt es dem Hummelrüssel die Zuckerlösung zu erreichen und verringert die Wasserverdunstung und verhindert so Konzentrationschwankungen der Lösungen. Schachtel und Röhrchen sind auf einer runden, rotierenden Scheibe aufgesetzt.

Mit einer Präzisionswaage von 1/10 mg Genauigkeit durchgeführte Gewichtsbestimmungen und volumetrische Messungen erlauben es, die von jedem Insekt aufgenommene Lösungsmenge festzustellen.

Nach einer festgelegten Zeit der Nahrungsaufnahme (zwischen 15 und 30 Min) wird die Scheibe mit der Futtervorrichtung um 45, 90 oder 180° gedreht und zwar so, dass die Besuche der Sammlerinnen nicht von visuellen Reizen sondern einzig von der Bevorzugung einer bestimmten Nahrung ausgelöst werden. Die Futtergeschirre mit den Zuckerlösungen werden regelmässig nach einigen Besuchen ausgewechselt, um jede Anziehungskraft, die durch etwaige olfaktorische Markierungen durch die Sammlerinnen geschaffen wurde, auszuschalten.

Resultate

Für die Untersuchungen der Wahl von Zuckerlösungen in bezug auf ihre Art wurden den Hummeln einfache Lösungen von vier Zuckern sowie die Mischungen der Zuckerlösungen gleicher Konzentration in den gleichen Proportionen in den gleichen Futtervorrichtungen geboten. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 dargestellt.

Die Wahl der Zuckerlösungen nach ihrer Art erfolgt wie nachstehend in abnehmender Folge :

Glukose, Lävulose, Saccharose, Maltose bei *B. hypnorum* und *B. pratorum*.

— Saccharose, Lävulose, Glukose, Maltose bei *B. lapidarius*, *B. lucorum* und *B. terrestris*.

Mischungen von Zuckerlösungen werden den einfachen Lösungen vorgezogen.

Auch die Wahl der Zuckerlösungen in bezug auf ihre Konzentration wurde untersucht. Abbildung 2 zeigt die Ergebnisse.

Die Gesamtergebnisse ergeben für jede verwandte Zuckerlösung bei den untersuchten *Bombus*-Arten eine stärkere Aufnahme der 40, 30 und 50 % igen Konzentration. Bei schwächeren und bei stärkeren Konzentrationen nehmen die Mengen der aufgenommenen Lösung ab.

Wir prüften einige Faktoren der Nahrungsaufnahme wie Dauer, Häufigkeit und Stärke der Nahrungszufuhr in Abhängigkeit von gewissen Gegebenheiten (Abhungern, Temperatur), die möglicherweise das Verhalten der Hummeln bei der Nahrungsaufnahme in unterschiedlichem Masse verändern können.

Unsere Methode der quantitativen Erfassung der Aufnahme von Zuckerlösungen durch Hummeln macht Gewichtsbestimmungen notwendig.

Die Versuche wurden im Gewächshaus mit mehreren Hummelvölkern (*Bombus hypnorum*) durchgeführt, von denen eine Anzahl von Sammlerinnen vorher 12 Stunden fasten mussten. Als Futterlösung wurde eine 40 % ige Saccharoselösung genommen. Die Temperatur schwankte während der Versuchszeit zwischen 22 und 25 °C. Die aufgenommene Futterlösung wird durch Wägung der Tiere vor und nach der Futteraufnahme festgestellt.

Um die Daten vergleichen zu können, haben wir die von einer bestimmten Zahl von Sammlerinnen aufgenommene Futtermenge in verschiedenen Gewichtsklassen dargestellt. Diese Werte sind in Tabelle 3 wiedergegeben.

Folgende Beziehungen ergeben sich aus den Resultaten : Der Vergleich der Zahl von Sammlerinnen mit verschiedenen Mengen an aufgenommener Nahrung zeigt, dass die von den meisten Sammlerinnen aufgenommenen zuckerhaltigen Lösungen ungefähr der Hälfte ihres Eigengewichtes entsprechen. Abbildung 3 zeigt dies sehr deutlich. Ferner nimmt die Zahl der Sammlerinnen bei der Aufnahme von Lösungen, die über oder unter dem Mittelwert liegen, ab. In einigen Fällen entsprechen die Maxima der aufgenommenen Futtermenge ungefähr 90 bis 92 % des Körpergewichtes der Arbeiterinnen. Die Minimalwerte bewegen sich zwischen 15 und 20 %.

Die aufgenommene Lösungsmenge hat, an den einzelnen Tieren gemessen, eine grosse Variationsbreite. Aber, ganz allgemein, steht die durchschnittlich von den Sammlerinnen aufgenommene Menge in einem Verhältnis zu ihrem Körpergewicht. Abbildung 4 zeigt diese Beziehungen auf. Mit anderen Worten : Die schwersten Sammlerinnen nehmen die grössten Futtermengen auf. Diese Beobachtungen, die mit den von FREE (1959) veröffentlichten übereinstimmen, stehen in Zusammenhang mit der Arbeitsteilung bei den Hummeln. Tatsächlich sind es allgemein die schwersten Arbeiterinnen, die sich an die Sammelarbeit begeben, während die leichtesten das Füttern im Nestinnern übernehmen.

Bei einem kurze Zeit dauernden (4-8 Stunden) Abhungern der Hummeln beobachteten wir in den meisten Fällen die gleichen qualitativen und quantitativen Ergebnisse; wogegen bei einem Abhungern von 12 bis 24 Stunden eine leichte Zunahme des Futterverzehr, besonders bei den stärksten Konzentrationen, festgestellt werden konnte.

Auch der Temperatureinfluss auf die Aufnahme von Zuckerlösungen wurde untersucht.

Die Stärke des Verzehr wurde durch die durchschnittlich je Hummel und Minute aufgenommene Lösungsmenge ermittelt. Die verschiedenen Werte sind aus Abbildung 5 ersichtlich.

Die Ergebnisse zeigen, dass die Temperatur die Aufnahme von Zuckerlösungen beeinflusst. Die Menge der aufgenommenen Lösung nimmt mit steigender Temperatur zu. Diese Zunahme wird bei schwach konzentrierten Lösungen besonders deutlich.

Diskussion, Schlussfolgerungen

Die Versuchsbedingungen, unter denen wir im Gewächshaus arbeiteten, unterscheiden sich gewiss von den natürlichen Gegebenheiten des Nektarsammelns der Hummeln. Indessen erlaubt die Interpretation gewisser Versuchsergebnisse eine Erklärung der in der Natur beobachteten Phänomene.

Die von uns gesammelten Daten lassen in ihrer Gesamtheit mehrere interessante Aspekte erkennen :

So ist die Übereinstimmung unserer Ergebnisse mit denen von MAURIZIO (1964) in bezug auf Hummelhonig anzumerken. Nach den Analysen von MAURIZIO zeigt das Zuckerspektrum der Hummelhonige einen erhöhten Gehalt an Lävulose und Saccharose, während der Gehalt an Maltose insgesamt zu gering ist, um quantitativ erfasst zu werden.

Wenn man die von verschiedenen Hummelarten gezeigten Bevorzugungen einer Zucker-

lösung bezüglich ihrer Natur und Konzentration betrachtet, erscheint es schwierig, eine Beziehung zwischen der chemischen Beschaffenheit einer Zuckerlösung und dem Grad ihrer Bevorzugung festzustellen.

Nach WYKES (1952) kann die Zusammensetzung der Zucker eines Nektars den Bienenbesuch bestimmter Pflanzen beeinflussen. Es ist anzunehmen, dass die Geschmacksempfindungen der Hummeln es auch diesen Insekten erlauben, zwischen angebotenen Nahrungsstoffen zu wählen. FREE vermutet, dass die Hummeln eine quantitative Auswahl treffen, wenn ihnen Nektar in verschiedenen Konzentrationen geboten wird.

Bei Konzentrationen von 40 und 30 % erscheint unter den gegebenen Versuchsbedingungen der Verbrauch an Zuckerlösung leicht erhöht. Jedenfalls ist unter natürlichen Bedingungen nicht zu erkennen, dass die von einer Trachthummel eingebrachte Nahrungsmenge in einer Beziehung zur Konzentration oder der Nektarart selbst steht.

Der Einfluss der Temperatur auf die Ernährungsweise äussert sich auf zweierlei Art : einmal direkt, durch unmittelbare Einwirkung auf das Verhalten der Tiere, zum andern indirekt durch Veränderungen im Gesamtmetabolismus.

Die Vorliebe für Zuckerlösungen bestimmter Konzentration könnte mit Beobachtungen über die wechselseitigen Beziehungen zwischen « Hummelblumen » und Hummeln übereinstimmen. Tatsächlich werden bestimmte Pflanzenfamilien (Labiaten, Leguminosen, Borraginaceen) ganz besonders gern von Hummeln besucht. Wenn auch die Bezeichnung « Hummelblume », so wie sie von KUGLER (1942) definiert wurde, nicht unbedingt einen bestimmten Blütenbau oder einen absolut festgelegten Bestäubungsmechanismus bedeutet, so sichert der Blütenbau der vorerwähnten Pflanzen doch einen mehr oder weniger wirksamen Schutz der Nektarien und verhütet auf diese Weise eine Verdünnung des Sekrets.

Das Fehlen genauer Angaben über jene Faktoren, die die Spezialisierung der Ernährungsweise bei den Hummeln bewirken, erlaubt keine Analyse der die Wahl beeinflussenden sensoriiellen Faktoren. Unter natürlichen Bedingungen ist eine solche Analyse noch weitaus komplexer, denn es besteht immer ein Zusammenwirken der verschiedenen Stimulationsfaktoren, und man muss zugeben, dass die Trennung der Auswirkungen verschiedener Reize eine recht heikle Angelegenheit ist.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAILEY M. E., FIEGER, E. A. OERTEL E., 1954. Paper chromatographic analysis of some southern nectars. — *Gleanings Bee Cult.*, **82**; 401-403, 472-474.
- CHAUVIN R., 1963. Nutrition de l'Abeille. — in « *La nutrition chez les Poecilothermes* » (*Journées scient. du C.N.C.E.R.N.A.*); C.N.R.S.; Paris. 41-63.
- DETHIER V. G., 1969. Feeding behavior in the blowfly. in D.S. Lehrman, R.A. Hinde et E. Shaw ed. *Adv. in the Study of Behavior*. Acad. Press, Inc., New York. 396 p.
- FREE J. B., BUTLER C. G., 1959. Bumblebees. — The MacMillan Co.; N. Y.; 208 p.
- FRISCH K. von., 1919. Ueber den Geruchsinne der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. — *Zool. Jahrb. Abt. Zool. Physiol.*, **37**; 1-238.
- FRISCH K. von., 1948. *Aus dem Leben der Bienen*. Vienne. 196 p.
- FRINGS M. R., FRINGS H., 1946. A potometer for rapid measurements of ingestion by haustellate Insects. *Science*, **103** (2662); 22-23.
- FURGALA B., GOCHNAUER T. A., HOLDAWAY F. G., 1958. Constituent sugars of some northern legume nectars. — *Bee World*, **39**; 203-205.
- JOURDHEUIL P., 1963. L'appétence chez les Insectes. — in « *La nutrition chez les Poecilothermes* » (*Journées scient. du C.N.C.E.R.N.A.*). C.N.R.S.; Paris. 283-304.

- KNEE W. J., MEDLER J. T., 1965. Sugar concentration of Bumble Bee honey. — *Amer. Bee Journ.*, **105** (5); 174-175.
- KNOLL F., 1924. Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephila livornica*. — *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **25** (2); 329-380.
- KUGLER H., 1942. Hummelblumen. Ein Beitrag zum Problem der « Blumenklassen » auf experimenteller Grundlage. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **60**.
- KUHN A., ILSE D., 1925. Die Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben. — *Biolog. Zentralbl.*, **45**; 144-149.
- LECOMTE J., 1957. Sur le marquage olfactif des sources de nourriture par les Abeilles butineuses. — *C. R. Acad. Sci., Paris*, **245**; 2385-2387.
- LECOMTE J., 1963. Étude des échanges de nourriture de la colonie de Bourdons au moyen de radioisotopes. — *C. R. Acad. Sci. Paris*, **257**; 3664-3665.
- LEDERER G., 1951. Biologie der Nahrungsaufnahme der Imagines von *Apatura* und *Limentis* sowie Versuche zur Feststellung der Gustorezeption durch die Mittel- und Hinterfusstarsen dieser Lepidopteren. *Zeitschr. f. Tierpsychol.*, **8**; 41-61.
- LEGAY J.-M., 1955. *La prise de nourriture chez le Ver à soie*. — Thèse. Paris. 169 p.
- MAURIZIO A., 1964. Mikroskopische und papierchromatographische Untersuchungen an Honig von Hummeln, Meliponinen und anderen, zuckerhaltige Säfte sammelnden Insekten. — *Zeitschr. f. Bienenforsch.*, **7** (4); 98-110.
- OMAND E., DETHIER V. G., 1969. An electrophysiological analysis of the action of carbohydrates on the sugar receptor of the blowfly. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, **62**; 136-143.
- PERCIVAL M. S., 1961. Types of nectar in Angiosperms. *The New Phytol.*, **60**; 235-281.
- SCHREMMER F., 1941. Sinnesphysiologie und Blütenbesuch des Falters von *Plusia gamma* L. — *Zool. Jb. Abt. System. Oekologie*, **74**.
- SOTAVALTA O. et al., 1962. On the preferences shown by insects for certain food-sugar solution concentration in feeding. — *Ann. Acad. Scient. Fenn., Ser. A; IV. Biologica*; 1-40.
- WALLER G. D., 1972. Evaluating responses of Honey Bees to sugar solutions using an artificial-flower feeder. — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **65** (4); 857-862.
- WYKES G. R., 1952. The preferences of honeybees for solutions of various sugars which occur in nectar. — *The Journ. Exper. Biol.*, **29** (4); 511-518.
-