

Préliminaires sur la production de nectar chez trois espèces de *Vaccinium*

AL Jacquemart

Laboratoire d'écologie et de biogéographie, 4-5, place Croix-du-Sud,
1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

(Reçu le 20 août 1991; accepté le 21 mai 1992)

Résumé — Les sécrétions nectarifères de la myrtille (*Vaccinium myrtillus* L), de la myrtille de loup (*V uliginosum* L) et en moindre mesure de l'airelle (*V vitis-idaea* L) ont été analysées de façon quantitative tant au point de vue de la concentration totale en sucres que des concentrations relatives en saccharose, fructose et glucose, de manière à préciser si les caractéristiques des nectars de *Vaccinium* peuvent inciter les visites des insectes pollinisateurs observés (abeilles, bourdons, syrphes). Bien que les types de nectar soient fort différents entre ces 3 espèces taxonomiquement proches (prédominance de saccharose pour la myrtille, de fructose et glucose pour la myrtille de loup et proportions équilibrées de ces 3 sucres chez l'airelle), des relations sont difficiles à mettre clairement en évidence entre, d'une part, les visites de pollinisateurs et d'autre part, les caractéristiques de chaque espèce de *Vaccinium*.

nectar / glucide / *Vaccinium* / *Apis* / *Bombus*

INTRODUCTION

Les études précédentes concernant la biologie florale de certaines espèces du genre *Vaccinium* indiquent qu'elles attirent un grand nombre d'espèces d'Hyménoptères qui les visitent apparemment pour leurs ressources en nectar et/ou en pollen (Ritchie, 1955, 1956; Dorr et Martin, 1966; Bigras-Huot *et al*, 1973; Kevan et Laberge, 1979; Cane *et al*, 1985).

Des Apidae appartenant aux genres *Andrena*, *Halictus*, *Nomada*, *Osmia*, *Colletes*, *Vespula*, *Apis*, *Psithyrus* et surtout

Bombus (Knuth, 1908; Willis et Burkill, 1895, 1903; Perkins, 1919; Ritchie, 1955, 1956; Haslerud, 1974; Lundberg, 1974; Angeby, 1979; Teräs, 1985; Rasmont, 1988) sont considérés comme des visiteurs ubiquistes abondamment observés sur des fleurs de *Vaccinium myrtillus*, *V vitis-idaea* et *V uliginosum*, ainsi que certains Syrphidae (Knuth, 1908; Haslerud, 1974; De Buck, 1990).

Généralement, les insectes du genre *Bombus* sont considérés comme les pollinisateurs les plus efficaces et Teräs (1985) donne des corrélations entre leurs

activités pollinisatrices sur *Vaccinium* et des paramètres tels que le volume de nectar ou la concentration en sucres.

Les fleurs solitaires de myrtille (*V myrtillus* L) possèdent des corolles rosées, pendantes, en grelots sub-globuleux à lobes très courts et retournés. L'airielle (*V vitis-idaea* L) présente des grappes terminales de 2 à 10 fleurs dont les corolles campanulées blanches à bords révolutes ne dégagent aucun parfum perceptible par l'odorat humain. Enfin, les pseudo-ombelles de la myrtille de loup (*V uliginosum* L) regroupent des fleurs pendantes à corolles blanches-verdâtres urcéolées à lobes très courts retournés, et exhalent une odeur rappelant celle de l'aspérule odorante (*Asperula odorata* L) (Warming, 1908).

Ces 3 espèces pérennes se rencontrent dans les landes, les landes tourbeuses et les bois, fleurissent en Haute Ardenne belge depuis la mi-avril jusqu'à la fin juin (avec régulièrement une seconde floraison fin août) et présentent les anthères poricides (bi-appendiculées chez *V myrtillus* et *V uliginosum*) typiques aux Ericaceae. *V myrtillus* fleurit plus tôt que les 2 autres espèces mais les phénologies se recouvrent en partie. Puisqu'elles poussent entremêlées, partagent certaines pollinisateurs et possèdent des périodes de floraison chevauchantes, elles pourraient vraisemblablement entrer en compétition (Rathcke, 1988).

Il est possible qu'elles tentent d'attirer des espèces pollinisatrices distinctes en leur proposant des ressources différentes. C'est pour cette raison qu'une analyse qualitative et quantitative des productions nectarifères de ces 3 espèces a été entreprise dans le cadre plus général de l'étude de leurs systèmes reproducteurs.

Cet article tente de mettre en relation les productions nectarifères avec les visites de pollinisateurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

Le matériel étudié provient exclusivement d'une lande tourbeuse de Haute Ardenne belge (Bihain, 50°15'00" LN 5°44'22" LE, altitude 652 m) dominée par diverses espèces d'Ericaceae (*V myrtillus*, *V vitis-idaea*, *V uliginosum*, *V oxycoccos*, *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Andromeda polifolia*). *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Salix x multinervis* et *Pinus sylvestris* forment une strate arborescente peu fournie. La lande est entourée par des plantations d'épicéas et des tourbières. Les observations et les expérimentations ont été effectuées sur les 3 premières espèces de *Vaccinium* précitées et ont été étendues du mois d'avril au mois de juillet, en 1988, 1989 et 1990. La phénologie et les périodes de floraison de ces espèces ont été suivies et notées.

Observations sur les insectes

Des comptages d'insectes présents sur les fleurs ont été effectués, sur des surfaces de 2 m², pendant 10 min, à différents moments de la journée (9 h 30 – 18 h 30) et à différentes dates (11 avril – 28 juin) en distinguant les pollinisateurs qui prélèvent du nectar et/ou du pollen et touchent les stigmates, des visiteurs qui utilisent les fleurs à d'autres fins (repos, reproduction...) ou qui sont de trop petite taille pour atteindre les stigmates.

Des captures ont été réalisées chaque année, de manière systématique, durant la période de floraison de chaque espèce de *Vaccinium*. Pour chaque individu capturé, nous avons noté la date et l'heure de la capture, les conditions climatiques et l'espèce visitée. Le nombre d'individus capturés s'élève à 304.

Les insectes ont été groupés en bourdons, abeilles domestiques, abeilles solitaires, guêpes, coléoptères, diptères, syrphes ou papillons; les identifications ont été faites ultérieurement. Des visites interspécifiques (entre espèces de *Vaccinium*) ont été observées.

Prélèvements du nectar

Les prélèvements de nectar ont été effectués à l'aide de microcapillaires gradués d'une capacité de 10 µl, sur des fleurs fraîchement épanouies de *Vaccinium myrtillus* L (Vm), de *V vitis-idaea* L (Vvi) et de *V uliginosum* L (Vu) à raison de 3 plantes par espèce et sur 10 fleurs environ par plante et par jour. L'opération a été répétée plusieurs fois entre le 9 mai et le 3 juin de chaque année.

Une série de prélèvements a été réalisée sur le terrain sur des fleurs placées sous abri de manière à les protéger de la visite des insectes. Une seconde série a été effectuée sur des fleurs épanouies de rameaux ramenés le soir en laboratoire et placés dans des récipients remplis d'eau. Les prélèvements de nectar ont été effectués quelques heures plus tard ou le lendemain matin. Le nombre total de prélèvements s'élève à 92 (sur 150 fleurs testées) pour *V myrtillus*, 135 (sur 460 fleurs) pour *V uliginosum* et 6 (sur 100 fleurs) seulement pour *V vitis-idaea*, les autres fleurs testées n'ayant fourni aucune sécrétion. Environ un tiers des prélèvements a été effectué directement sur le terrain, le reste l'a été sur des fleurs placées en laboratoire.

Les quantités de nectar prélevé ont été mesurées par lecture directe des microcapillaires. Les résultats sont donnés en µl par fleur. L'état et l'âge de la fleur, les longueurs des corolles, la date et l'heure du prélèvement ont été notés.

Analyses des sucres du nectar

Certains échantillons ont servi à l'analyse de la concentration en matière sèche du nectar par réfractométrie immédiatement après leur récolte. Une autre partie a été stockée à -25 °C en vue de son analyse ultérieure en sucres par chromatographie en phase gazeuse.

Concentrations en matière sèche

Puisque les sucres, d'après Heinrich (1976), constituent au moins 99,97% du poids sec des sécrétions nectarifères, la concentration en sucres totaux est assimilée à la concentration en matières sèches des nectars.

Elle a été déterminée à l'aide d'un réfractomètre universel OPL (type ABBE).

Ces mesures ont été réalisées plusieurs fois pour *V myrtillus* (4 fois) et *V uliginosum* (3 fois) mais n'ont pu être menées à bien avec *V vitis-idaea* faute d'une quantité suffisante d'échantillons.

Concentrations relatives en sucres

Les éthers triméthylsilyles sont préparés en dissolvant 10–20 mg de nectar partiellement déshydraté (MgSO₄ à sec, dans de la pyridine ou échantillons congelés mais non déshydratés) dans 1 ml de pyridine (Brohst et Lott, 1966; Bosi, 1973).

Sont ajoutés successivement 0,9 ml d'hexaméthylidisilazane et 0,1 ml d'acide trifluoroacétique. Le tube hermétiquement fermé est alors agité énergiquement durant quelques min, puis laissé au repos 12 h environ pour obtenir une parfaite dérivaison des trisaccharides.

Une microsiringue sert alors au prélèvement et à l'injection dans le chromatographe.

Les analyses ont été exécutées sur chromatographe Perkin-Elmer Sigma 2 à colonne de verre pyrex 3 m x 2 mm à phase stationnaire 3% OV 7 et OV 22 à 1,5% sur chromosorb WHP. La température de la colonne est programmée de 190° à 295 °C à raison de 3 °C/min. La température du détecteur est de 290 °C. Le gaz vecteur est l'azote dont la pression est de 205 kg/cm² à 90 °C. L'enregistreur est de type Perkin-Helmer 023, la vitesse de défilement est de 12 cm/h. Les quantités injectées sont de 1 à 2 µl et plusieurs injections sont effectuées pour chaque échantillon.

Les pourcentages des différents sucres sont calculés suivant la hauteur des pics et en faisant intervenir les facteurs de correction obtenus à partir des solutions standard (comprenant 20% de glucose α, 20% de glucose β, 20% de fructose α, 20% de fructose β, 15% de saccharose, 2,5% de maltose et 2,5% de mélobiose). La solution témoin est injectée après l'analyse de 3 échantillons et les facteurs de correction sont recalculés systématiquement suivant la méthode de Bosi (1973).

Analyse des données

Les analyses statistiques ont été effectuées à partir des procédures ANOVA (SAS Institute,

Inc 1982). Le test de Scheffé ainsi que le test *t* de Student ont été utilisés pour comparer les moyennes des échantillons de taille variable.

RÉSULTATS

Insectes visitant les fleurs de Vaccinium

Nombres d'espèces

Un total de 52 espèces a été récolté dont 9 espèces de bourdons (*Bombus* Latr spp) et 22 espèces de syrphes (Diptera: Syrphidae). Les espèces les plus importantes ont été groupées dans le tableau I. Les bourdons ont été principalement représentés par des reines car les ouvrières apparaissent seulement à la fin des floraisons des *Vaccinium* et ont donc joué un rôle négligeable (4,7% des bourdons capturés). Les Coléoptères, les thrips, les Lépidoptères et les Diptères autres que les syrphes ont été très rares sur *Vaccinium* (< 3% de l'ensemble des visites enregistrées), leur rôle en tant que pollinisateurs est dès lors considéré comme insignifiant et ils ne sont pas repris dans le tableau I.

Importance relative des différentes espèces

Megabombus pascuorum floralis L (constituant environ 38% des bourdons récoltés sur *Vm*), *Bombus cryptarum* (27%) et sans doute d'autres espèces plus rares visitent préférentiellement *Vm*, alors que *Pyrobombus pratorum* (53%) et *Bombus lucorum* (22%) semblent préférer *Vu*. Ils ont été les pollinisateurs principaux de ces 2 espèces.

Il est évident que les abeilles domestiques (*Apis mellifera* L, tableau I) ont été plus abondantes (de l'ordre de 2-4 fois plus que les bourdons) et ont joué un rôle plus important que les bourdons dans la

pollinisation de *Vvi*. Elles ont également pollinisé de façon régulière *Vu*. Leurs visites moins nombreuses sur *Vm* sont peut-être causées par des facteurs phénologiques.

Le rôle des autres Hyménoptères capturés est plus difficile à cerner. Quelques abeilles solitaires (*Andromeda* sp) ont fréquenté plus régulièrement *Vvi* que les 2 autres espèces de *Vaccinium* et ont transporté d'importantes pelotes de pollen, mais leur consommation en nectar n'a pas été observée. Elles sont considérées comme pollinisatrices des *Vaccinium* bien que leur importance relative reste inconnue.

De nombreuses fourmis ont visité *Vm*, principalement pour le nectar. Elles ont causé des dommages considérables aux fleurs (surtout durant les périodes chaudes de 1988). Elles ont mangé parfois la totalité de la corolle et une partie du gynécée. Elles ont été moins nombreuses sur les 2 autres espèces de *Vaccinium*. Des guêpes ont également été attirées par le nectar de *Vm* mais celles-ci, comme les fourmis, ne sont pas considérées comme des pollinisateurs potentiels de *Vaccinium*.

L'importance relative des syrphes est également difficile à évaluer en tant que pollinisateurs potentiels. Citons principalement *Rhingia campestris*, quelques *Eristalis* et *Sericomyia lappona* (tableau I). Les syrphes de petite taille qui n'ont pu atteindre les nectaires n'ont pas été pris en considération. *Rhingia* collecte manifestement du nectar, visite et pollinise les 3 espèces dans quasiment toutes les conditions climatiques, tout au long de la période de floraison des *Vaccinium* et à tout moment de la journée.

Quantités de nectar sécrétées

Les valeurs extrêmes des quantités de nectar prélevées varient énormément d'une fleur à l'autre (0-23,38 µl pour *Vm*,

Tableau I. Pourcentages d'insectes capturés sur les fleurs de diverses espèces de *Vaccinium* en 1989 et 1990.

	V myrtillus		V uliginosum		V vitis-idaea	
	1989	1990	1989	1990	1989	1990
Insectes totaux capturés	76	91	50	26	36	25
Hymenoptera						
A. Bourdons						
<i>Megabombus pascuorum floralis</i>	14,5	21,9	2,0	15,4	8,3	—
<i>Bombus cryptarum</i>	3,9	20,9	4,0	3,8	—	—
<i>Pyrobombus pratorum</i>	3,9	16,5	32,0	23,1	—	8,0
<i>Bombus lucorum</i>	5,3	3,3	18,0	—	—	4,0
<i>Psithyrus bohemicus</i>	—	1,1	2,0	—	5,5	—
<i>Psithyrus sylvestris</i>	—	1,1	—	—	5,5	—
<i>Megabombus hortorum</i>	1,3	—	—	—	—	—
<i>Pyrobombus jonellus</i>	—	—	2,0	—	—	—
<i>Pyrobombus lapidarius</i>	—	1,1	—	—	—	—
B. Abeilles domestiques						
<i>Apis mellifera</i>	1,3	4,4	6,0	11,5	44,4	52,0
C. Guêpes						
<i>Vespa</i> spp	5,3	1,1	2,0	—	—	—
D. Divers Hyménoptères						
<i>Formica</i> spp	30,3	16,5	—	—	—	—
<i>Andrena</i> spp	1,3	—	—	—	11,1	—
Diptera Syrphidae						
<i>Eristalis pertinax</i>	2,6	2,2	10,0	19,2	—	—
<i>E rupium</i>	3,9	—	10,0	7,7	—	—
<i>E horticola</i>	1,3	1,1	8,0	3,8	—	—
<i>E piceus</i>	3,9	—	—	—	—	—
<i>E nemorum</i>	1,3	—	—	—	2,8	—
<i>E tenax</i>	—	—	—	3,8	—	—
<i>E jugorum</i>	—	1,1	—	—	—	—
<i>Rhingia campestris</i>	13,2	5,5	2,0	—	2,8	—
<i>Sericomyia lappona</i>	—	—	—	3,8	5,5	2,8
<i>S silentis</i>	—	—	—	—	5,5	31,0
Diverses espèces	6,6	2,2	2,0	7,7	8,3	2,2

0–9,37 µl pour *Vu* et 0–3,00 µl pour *Vvi*). Les moyennes recueillies à chaque date, pour *Vm* et *Vu* sont données à la figure 1.

La figure 1(a,b) montre que les quantités moyennes prélevées (fig 1a) varient

considérablement en fonction de la date et sont maximales lors des maximums de floraison de chaque espèce (fig 1b).

La quantité récoltée par fleur est en moyenne de 2,65 µl pour *Vm* durant la pério-

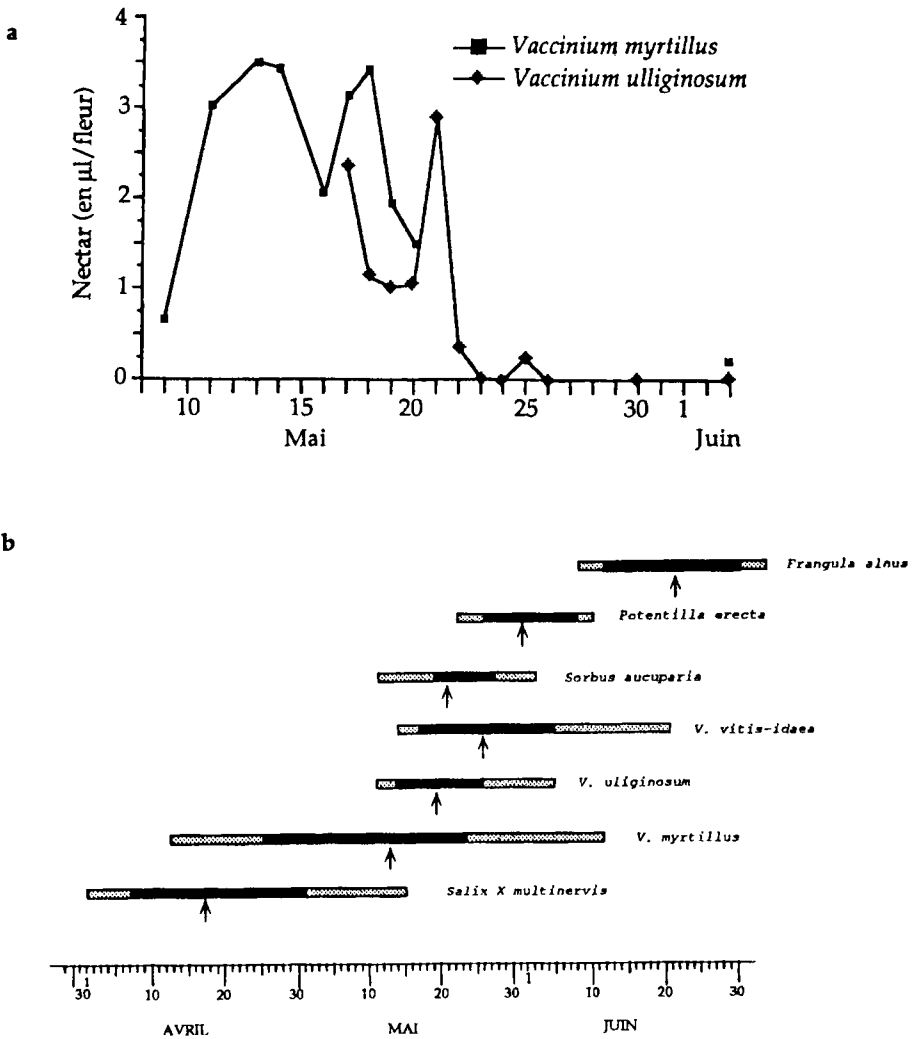


Fig 1. a. Graphe des quantités moyennes de nectar recueillies par fleur suivant la date pour *Vaccinium myrtillus* et *V. uliginosum*. **b.** Diagrammes de floraison des espèces printanières nectarifères de la lande tourbeuse de Bihain, Haute Ardenne belge, en 1988 (les barres noires indiquent une floraison > 10%, les flèches, les pics de floraison).

de du 9 au 20 mai (valeur moyenne maximale de $3,89 \pm 2,28 \mu\text{l}$ le 18 mai); elle est de $1,65 \mu\text{l}$ pour *Vu* pour la période 17–22 mai

(valeur moyenne maximale de $2,8 \pm 1,53 \mu\text{l}$ le 21 mai). Pour *Vvi*, elle est de $0,63 \pm 0,13 \mu\text{l}$ pour la période 17 mai–3 juin (fig 1).

Concentrations en sucres totaux

Les nectars prélevés sont relativement peu concentrés (de l'ordre de 17% en moyenne, tableau II). Les valeurs mesurées sont assez homogènes et on ne détecte aucune variation en fonction de la date ou de l'espèce. Cette homogénéité étant peut-être uniquement due à la taille réduite de l'échantillon.

Les proportions relatives des sucres restent constantes pour les différents échantillons analysés (différences non significatives à $P = 0,05$: test t) mais varient fortement suivant les espèces. Le saccharose domine très largement chez *Vm* ($S/(F + G) = 14,136$) alors qu'il est quasi inexistant chez *Vu* ($S/(F + G) = 0,003$) et que *Vvi* présente les proportions les plus équilibrées entre les 3 sucres ($S/(F + G) = 0,399$) (tableau III).

Concentrations relatives en sucres

Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau III.

L'unique analyse réalisée avec le nectar de *Vvi* indique la présence de fructose α (53,2%), de glucose α (18,3%) et de saccharose (28,5%) (tableau III).

DISCUSSION

Les résultats sont trop peu nombreux et trop variables pour mettre en évidence les effets de divers paramètres (température, humidité relative, ou autres) qui pourraient expliquer au mieux les différences entre les quantités et les qualités des nectars fournis.

Tableau II. Concentrations moyennes en sucres totaux du nectar par espèce (IR = Indice de Réfraction; C = Concentration en % (moyenne \pm écart type); NS = différences non significatives).

Espèce	IR	N	C	Différences
<i>Vm</i>	1,347–1,385	4	18,79 \pm 9,70	NS
<i>Vu</i>	1,352–1,367	3	16,40 \pm 4,87	NS

Tableau III. Pourcentages des différents sucres du nectar par espèce, obtenus par chromatographie en phase gazeuse (S = saccharose, G = glucose et F = fructose).

Espèces	<i>Vm</i>	<i>Vu</i>	<i>Vvi</i>
fructose α	0,7	17,1	53,2
fructose β	2,7	45,8	0
glucose α	0,4	8,2	18,3
glucose β	2,8	27,7	0
saccharose	93,3	0,3	28,5
maltose	0,1	0,9	0
S/G+F	14,136	0,003	0,399
G/F	0,94	0,57	0,35

Une centrifugation des fleurs ou une pression manuelle sur la base des gynécées permettent d'augmenter les quantités recueillies. Néanmoins, comme l'ont fait remarquer Mesquida *et al* (1988), ces méthodes ne correspondent pas aux prélèvements effectués par les insectes. L'usage de la micropipette semble donc plus adéquat pour *Vm* et *Vu*. Il faudrait tester d'autres techniques avec *Vvi* car il est possible que ses fleurs plus largement ouvertes permettent une évaporation plus importante du nectar et, si la viscosité de celui-ci augmente fortement, son extraction par microcaille devient dès lors impossible.

Différences dans les concentrations relatives en sucres chez les 3 espèces

Les différences importantes constatées entre les concentrations relatives en sucres chez les 3 espèces peuvent sembler étonnantes.

Néanmoins, Percival (1961) a recensé, chez les 43 espèces d'Ericaceae qu'elle a étudiées, 9 espèces dont le nectar ne comprend que du saccharose, 22 espèces à nectar dominé par le saccharose, aucune espèce à nectar bien équilibré et 12 espèces à fructose et glucose dominants. Suivant sa classification, *Vaccinium myrtillus* relève du type saccharose dominant (Sfg), *V vitis-idaea* plutôt du type intermédiaire (SFG) alors que *V uliginosum* est très pauvre en saccharose (sFG ou FG).

Les valeurs obtenues chez *V vitis-idaea* sont compatibles avec celles que présente Käpylä (1978). Ses échantillons contiennent 0,105 mg de fructose et glucose pour 0,135 mg de nectar, c'est-à-dire une proportion de 78%. La proportion trouvée dans notre cas est de 71,5% de glucose et fructose. Aucune donnée n'est fournie dans la littérature concernant les 2 autres espèces analysées.

En outre, les productions nectarifères d'autres espèces de *Vaccinium* ont été étudiées. Percival (1961) trouve pour *Vaccinium corymbosum*, *V lamarckii* et *V triumph* un type unique de nectar (sFG). Mohr et Kevan (1987) rangent dans cette même catégorie *V myrtilloides* et *V angustifolium*.

Enfin, d'après les travaux publiés en la matière (Percival, 1961; Baker et Baker, 1983), des types de nectar aussi variés se rencontrent fréquemment au sein d'un même genre botanique. Par contre, toujours suivant ces auteurs, les concentrations relatives restent constantes pour une même espèce, postulat que corroborent nos données.

Relations entre la composition en sucre des plantes et les pollinisateurs

Baker et Baker (1975, 1979, 1983, 1990) ont tenté de mettre les proportions relatives en sucres en parallèle avec la faune pollinisatrice rencontrée. D'après ces auteurs, les nectars dominés par les hexoses proviennent de fleurs pollinisées par les petits Apidae alors que les nectars à dominance de saccharose attirent les plus gros Apidae tels que *Apis* ou *Bombus*.

D'autre part, Teräs (1985) montre que les fleurs les plus souvent visitées par les bourdons (et particulièrement par les reines) offrent du nectar contenant de 20–39% ou 40–59% de fructose et glucose. Par contre, les types saccharose pur (0–2% fru-glu) ou glucose-fructose purs (98–100%) recevraient peu de visites.

Dans notre cas, *V myrtillus* (Sfg) attire un plus grand nombre de *Bombus* que les autres espèces (particulièrement *Megabombus pascuorum floralis*) même lorsque sa floraison se termine et que les 2 autres espèces sont alors pleinement épanouies. Par contre, *Apis mellifera* se rencontre pré-

férentiellement sur *V vitis-idaea* (SFG) mais, *V uliginosum* (FG ou sFG) attire une plus grande quantité de pollinisateurs que *V vitis-idaea*.

Les résultats obtenus ici montrent qu'il n'y a pas de relation évidente entre les types de nectar et les pollinisateurs rencontrés et rejoignent en cela les opinions de Percival (1961), Eickwort et Ginsberg (1980) ou Dafni *et al* (1988) pour lesquels aucune corrélation ne peut être établie entre les types de nectar et les pollinisateurs.

D'autres paramètres peuvent intervenir pour tenter d'expliquer les légères différences dans la faune pollinisatrice comme la phénologie décalée des 3 espèces, les longueurs des corolles, la forme différente de ces corolles, l'odeur ou d'autres paramètres encore. De même, les nectars peuvent contenir d'autres éléments attractifs ou non pour les insectes tels que des acides aminés, des lipides, des phénols, etc (Baker et Baker, 1979; Gottsberger *et al*, 1990).

Concentrations totales en sucres optimales

En ce qui concerne la concentration totale en sucres, Free (1955), Pouvreau (1974), Corbet (1978) et Eickwort et Ginsberg (1980) notent que le maximum de visites d'Apidae se font pour des concentrations totales en sucres de 30–50%. Par exemple, les fleurs de *V caespitosum* fréquemment visitées par diverses espèces de *Bombus* et d'*Apis* offrent un nectar de concentration moyenne égale à 49,2% (Carter, 1991). Mais Waser (1982) montre que les Apidae peuvent visiter des fleurs au nectar dilué.

Les auteurs ayant étudié les espèces américaines (Bigras-Huot *et al*, 1973; Roberts, 1978; Cane *et al*, 1985; Mohr et Kevan, 1987) signalent tous une dominan-

ce des bourdons sur les abeilles dans la pollinisation de *Vaccinium myrtilloides*, *V angustifolium*, *V macrocarpon* et *V stamineum*. Suivant ces auteurs, les espèces les plus attractives sont celles qui possèdent les plus grandes quantités de nectars mais pas nécessairement les plus concentrés en sucres (et rien n'est dit quant aux proportions relatives de ces sucres).

Les *Vaccinium* repris dans la présente étude présentent des concentrations inférieures aux valeurs citées généralement comme «attractives» (9,09–28,49%) mais elles sont compatibles avec celles trouvées, par exemple, par Dorr (1981) chez *Zenobia*, une autre Ericaceae présentant un nectar FG concentré à 16,5% et attirant bourdons et abeilles.

Les concentrations en sucres totaux ne peuvent donc pas plus expliquer l'attraction de divers Apidae pour les fleurs des *Vaccinium* étudiés que les types de nectar rencontrés. Le seul paramètre en accord avec la littérature est peut-être celui de la quantité sécrétée : *V myrtilloides* plus nectarifère a, en effet, attiré un plus grand nombre de pollinisateurs.

Facteurs influençant la production de nectar

La quantité et la qualité d'un nectar dépendent de multiples facteurs tels que l'âge de la fleur (Roberts, 1978; Pleasants, 1983), la localisation de la fleur (Hocking, 1968; Pleasants, 1983), la taille de cette fleur (Brink et de Wet, 1980), la taille de la plante (Harder, 1985), la localisation de l'individu (Zimmermann et Pyke, 1988), le moment dans la journée (Corbet *et al*, 1979), les conditions climatiques (Hocking, 1968; Southwick *et al*, 1981), le prélèvement par des pollinisateurs (Corbet *et al*, 1979; Pleasants, 1981) ou l'humidité du sol (Zimmerman, 1988), de telle sorte que les ré-

sultats présentés ici ne permettent pas de conclure avec certitude, d'autant plus que la variabilité est élevée; une étude plus approfondie des productions nectarifères des *Vaccinium* serait souhaitable.

CONCLUSION

En général donc, *Vm* attire majoritairement des reines de bourdons, avec quelques syrphes. Les pollinisateurs de *Vu* reprennent les mêmes genres mais comportent un plus grand nombre de syrphes et quelques abeilles; *Vvi* est surtout attractive à l'égard des abeilles, mais également des bourdons, des abeilles solitaires et des syrphes.

Ainsi les pollinisateurs les plus communs se retrouvent chez les 3 espèces de *Vaccinium*. Ces *Vaccinium* présentent donc des combinaisons diverses de pollinisateurs avec un certain partage de quelques-uns d'entre eux (certains *Bombus*, *Apis* et *Rhingiä* principalement). Les fourmis sont considérées comme des voleuses de nectar (Inouye, 1980) et ne jouent aucun rôle dans la pollinisation des *Vaccinium*. Par contre, les bourdons et les abeilles domestiques récoltent à la fois du nectar et du pollen tout en touchant les stigmates, ils sont donc considérés comme de bons pollinisateurs de *Vaccinium*.

REMERCIEMENTS

Tous mes remerciements vont au Prof De Sloover qui a bien voulu diriger cette étude. J Mesquida et un lecteur anonyme ont permis d'améliorer grandement le manuscrit grâce à leurs critiques judicieuses. Le Prof P Berthet nous a apporté ses connaissances statistiques.

Summary — A study of the *Vaccinium* flower nectar secretions. In order to de-

termine if the characteristics of the *Vaccinium* nectars are responsible for the visits of pollinators (bumblebees, honeybees, hoverflies) (table I), the secretions of *V myrtillus*, *V vitis-idaea* and *V uliginosum* have been analysed for quantity, total sugar concentration and relative ratios of sugars. The quantities of extracted nectar differed among dates, flower ages and species (fig 1), as did total sugar concentration (mean: 18.79% for *V myrtillus* and 16.40% for *V uliginosum*) (table II). Great differences are shown between species in chromatographic analysis of their relative sugar ratios. *V myrtillus* nectar showed sucrose dominance (93.33%), *V vitis-idaea* had a more balanced nectar composition (28.52% sucrose, 53.24% fructose and 18.30% glucose), and *V uliginosum* nectar was sucrose poor (0.33% sucrose, 62.98% fructose and 35.93% glucose) (table III). An attempt was made to establish relations between these patterns of variation and foraging behaviour of insects. Actually pollinators are quite similar and it is doubtful that nectar characteristics alone determine visits. Further experiments are required.

nectar / glucid / *Vaccinium* / *Bombus* / *Apis*

Zusammenfassung — Untersuchung der Nektarsekretion in den Blüten von drei *Vaccinium*-Arten. Um festzustellen, ob die Besonderheiten der *Vaccinium*-Nektare für die Besuche der Blütenbestäuber (Hummeln, Honigbienen, Schwebfliegen) eine Rolle spielen, wurde der Nektar von *V myrtillus* (Heidelbeere), *V vitis-idaea* (Preiselbeere) und *V uliginosum* (Rauschbeere) auf Menge, Gesamtzuckerkonzentration und die relativen Anteile der einzelnen Zucker untersucht.

Die Menge des gewonnenen Nektars schwankte sowohl mit dem Zeitpunkt, dem Alter der Blüten wie mit der Art (Abbildung 1). Dasselbe war auch mit der Gesamt-

zuckerkonzentration der Fall (Mittelwert: 18,79% für *V myrtillus* und 16,40% für *V uliginosum*, Tabelle II). Große Unterschiede ergaben sich in der Zuckerzusammensetzung zwischen den Arten bei der chromatographischen Analyse der relativen Anteile der Zucker: bei *V myrtillus* herrschte die Sukrose vor (93,33%) während *V vitis-idaea* einen annähernd ausgeglichenen Nektar aufwies (28,52% Sukrose, 53,24% Sukrose, 18,30% Glukose) und *V uliginosum* sukrose-arm war (0,33% Sukrose, 62,98% Fruktose und 35,93% Glukose (Tabelle III).

Wir versuchten, Beziehungen zwischen diesen Variationsmustern und dem Sammelverhalten der Insekten herzustellen. Die Bestäuber dieser drei Blütenarten sind aber sehr ähnlich und es erscheint zweifelhaft, daß nur die Eigenschaften des Nektars über den Besuch entscheiden. Es sind weitere Versuche erforderlich.

Nektar / Zucker / Vaccinium / Apis / Bombus

RÉFÉRENCES

- Angeby O (1979) *Apis mellifera* as pollinator of *Vaccinium myrtillus* and *Vaccinium vitis-idaea*. *Proc IVth Int Symp Pollination. MD Agric Exp Stat Spec Mix Publ* 1, 165-170
- Baker HG, Baker (1975) Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. *In: Coevolution of animals and plants* (Gilberg LE, Raven PH, eds) Univ Texas Press, Austin, TX, 100-140
- Baker HG, Baker I (1979) Sugar ratios in nectars. *Phytochem Bull* 12, 43-45
- Baker HG, Baker I (1983) Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *In: Handbook of experimental pollination biology* (Jones CE, Little RJ, eds) Van Nostrand Reinhold, NY, 117-142
- Baker HG, Baker I (1990) The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator type. *Israel J Bot* 39 (1-2), 157-167
- Bigras-Huot F, Huot L, Jobin LJ (1973) La pollinisation du bleuets au Lac St-Jean. II. Rôle du bourdon *Bombus* spp. *Ann Entomol Soc* (Québec) 18, 15-36
- Bosi G (1973) Méthode rapide pour la détermination par chromatographie en phase gazeuse des glucides du nectar : technique de prélèvement du nectar et préparation des éthers triméthylsilylés en présence d'eau. *Apidologie* 4 (1), 57-64
- Brink DE, de Wet JM (1980) Interpopulation variation in nectar production in *Aconitum columbianum* (*Ranunculaceae*). *Oecologia* 47, 160-163
- Brohst KM, Lott CE (1966) Determination of some components in corn syrup by gas-liquid chromatography of the trimethylsilyl derivatives. *Cereal Chem* 43, 35-43
- Cane JH, Eickwort FR, Wesley FR, Spielholz J (1985) Pollination ecology of *V stamineum* (*Ericaceae: Vaccinioideae*). *Am J Bot* 72 (1), 135-142
- Cartar RV (1991) A test of risk-sensitive foraging in wild bumble bees. *Ecology* 72 (3), 888-895
- Corbet SA (1978) Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* and *Sinapsis alba* L. *Ecol Entomol* 3, 25-37
- Corbet SA, Unwin DM, Prys Jones OE (1979) Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecol Entomol* 4, 9-22
- Dafni H, Lensky Y, Fahn A (1988) Flower and nectar characteristics of nine species of Labiatae and their influence on honeybee visits. *J Apic Res* 27 (2), 103-114
- De Buck N (1990) Bloembezoek en bestuivingsecologie van Zweefvliegen (Diptera, Syrphidae) in het bijzonder voor België. *Doc Trav IRSNB* 60, 1-167
- Dorr J (1981) The pollination ecology of *Zenobia* (Eriaceae). *Am J Bot* 68 (10), 1325-1332
- Dorr J, Martin EC (1966) Pollination studies on the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L. *Mich Agric Exp Stat Q Bull* 60, 1-167
- Eickwort GC, Ginsberg HS (1980) Foraging and mating behavior in *Apoidea*. *Annu Rev Entomol* 25, 421-446
- Free JB (1955) The division of labour within bumblebees colonies. *Insectes Soc* 2, 195-212

- Gottsberger G, Arnold T, Linskens HF (1990) Variation in floral nectar amino acids with aging of flowers, pollen contamination, and flower damage. *Israel J Bot* 39, 167-176
- Harder LD (1985) Morphology as a predictor of flowers choice by bumble bees. *Ecology* 66 (1), 198-210
- Haslerud HD (1974) Pollination of some Ericaceae in Norway. *Norw J Bot* 21, 211-216
- Haslett JR (1989) Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). *Oecologia* 81, 361-363
- Heinrich B (1976) Resource partitioning among some eusocial insects: bumble bees. *Ecology* 57, 874-889
- Hocking B (1968) Insect-flower associations in the high arctic with special reference to nectar. *Oikos* 19, 359-388
- Inouye DW (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* 61(5), 1251-1253
- Käpylä M (1978) Amount and type of nectar sugar in some wild flowers in Finland. *Ann Bot Fenn* 15, 85-88
- Kevan PG, Laberge WE (1979) Demise and recovery of native pollinator populations through pesticide use and some economic implications. *Proc IVth Int Symp Pollination, MD Agric Exp Stat Spec Mix Publ* 1, 489-508
- Knuth P (1908) *Handbook of flower pollination*. Trand Ainsworth, JR, Clarendon Press, Oxford, vol 2, 400 p
- Lundberg H (1974) The interrelationships between *Vaccinium* species and *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in an arctic environment. *Proc 3rd Int Symp Pollination*, 191-197
- Mesquida J, Marilleau R, Pham-Delegue MH, Renard M (1988) A study of rapeseed (*Brassica napus* L var *oleifera* Metzger) flower nectar secretions. *Apidologie* 19, 307-318
- Mohr NA, Kevan PG (1987) Pollinators and pollination requirements of lowbush blueberry (*V angustifolium* Ait and *V myrtilloides* Michx) and cranberry (*V macrocarpon* Alt) in Ontario with notes on highbush blueberry (*V corymbosum* L) and loganberry (*V vitis-idaea* L). *Proc Entomol Soc Ontario* 118, 149-155
- Percival MS (1961) Types of nectar in angiosperms. *New Phytol* 60, 235-281
- Perkins RCL (1919) The British species of *Andrena* and *Nomada*. *Trans Entomol Soc (Lond)* 1919, 250-250
- Pleasant JM (1981) Bumblebee response to variation in nectar availability. *Ecology* 62(2), 1648-1661
- Pleasant JM (1983) Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Am J Bot* 70, 1468-1475
- Pouvreau A (1974) Le comportement alimentaire des bourdons (Hymenoptera, Apoidea), la consommation de solutions sucrées. *Apidologie* 5(3), 247-270
- Rasmont P (1988) Monographie écologique et zoogéographique des Bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). Diss Ph Thesis, Gembloux, 309 p
- Rathcke B (1988) Flowering phenologies in a shrub community: competition and constraints. *J Ecol* 76, 975-994
- Ritchie JC (1955) Biological flora of the British Isles: *Vaccinium vitis-idaea*. *J Ecol* 43, 701-708
- Ritchie JC (1956) Biological flora of the British Isles: *Vaccinium myrtillus*. *J Ecol* 44, 291-299
- Roberts RB (1978) Energetics of cranberry pollination. *Proc IVth Int Symp Pollin MD Agric Exp Stat Spec Mix Publ* 1, 431-440
- SAS Institute Inc (1982) *SAS User's Guide*. SAS, Cary, NC, USA, 584 p
- Southwick EE, Loper GM, Sadwick SE (1981) Nectar production, composition, energetics and pollinator attractiveness in spring flowers of western New York. *Am J Bot* 68, 994-1002
- Teräs I (1985) Food plants and flower visits of bumble bees in Southern Finland. *Acta Zool Fenn* 179, 1-120
- Warming E (1908) The structure and biology of arctic flowering plants. I. Ericineae. I. Morphology and biology. *Medd Groen* 36, 1-71
- Waser NM (1982) A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologica* 55, 251-257
- Willis JC, Burkill IH (1985) Flowers and insects in Great Britain. *Ann Bot* 9, 227-273
- Willis JC, Burkill IH (1903) Flowers and insects in Great Britain. *Ann Bot* 17, 539-571
- Zimmerman M (1988) Nectar production, flowering phenology and strategies for pollination. In: *Plant reproductive ecology: patterns and strategies* (Lovett Doust J, Lovett Doust L, eds) Oxford Univ Press, New York, 157-178
- Zimmerman M, Pyke GH (1988) Pollination ecology of Christmas Bells (*Blandfordia nobilis*). Patterns of standing crop of nectar. *Aust J Ecol* 13(3), 301-311