

UNIVERSITE DE MONS - HAINAUT

-

FACULTE DES SCIENCES

-

LABORATOIRE DE ZOOLOGIE

Génétique et phéromones sexuelles des bourdons de la Corse

Directeur de mémoire

Prof. Pierre Rasmont

Rapporteurs : Dr. Michael Terzo,

Dr. Igor Eeckhaut et Dr. Denis Michez

Mémoire de fin d'Etudes

Présenté par Thomas Lecocq

En vue de l'obtention du grade

de **Maitre en Sciences**

Biologiques

Année académique 2008-2009

T. Lecocq, 2009. *Génétique et phéromones sexuelles des bourdons de la Corse*. Mémoire de Master en Biologie des organismes et écologies, Université de Mons-Hainaut, 111 pp.

Résumé : Huit taxons de bourdons vivent en Corse. Parmi ceux-ci, six sont endémiques et morphologiquement bien différenciés de leur plus proche parent continental (homologue), à tel point que deux d'entre eux sont considérés actuellement comme des espèces à part entière (*B. perezi* et *B. pereziellus*). Les quatre autres bourdons endémiques sont communément classés comme de simples sous-espèces de taxons continentaux (*B. hortorum jonghei*, *B. lucorum renardi*, *B. ruderatus corsicola* et *B. terrestris xanthopus*). Ces espèces et sous-espèces endémiques se seraient retrouvées isolées en Corse à la fin de la dernière période glaciaire (- 13 000 ans). Enfin, les deux derniers bourdons corses sont en tous points identiques aux spécimens continentaux (*B. maxillosus italicus* et *B. pascuorum melleofacies*). Cependant, ces statuts taxonomiques ne reposent que sur des comparaisons morphologiques par rapport aux homologues avec le lot d'incertitudes que cela comporte. L'intérêt de vérifier ces statuts à l'aide de nouvelles techniques (étude génétique et étude du *Species Mating Recognition System*, SMRS) se fait dès lors sentir. En effet, l'étude des phéromones sexuelles et les études génétiques constituent des méthodes très puissantes pour statuer sur la taxonomie et les affinités entre taxons. C'est sur cet objectif que se penche ce travail.

Pour ce faire, la quasi totalité des spécimens corses et quelques continentaux ont été récoltés sur le terrain. Le reste est issu de collection ou d'élevage ou encore de GenBank. Ces analyses ont nécessité de décrire la composition des phéromones sexuelles des mâles corses et de séquencer deux gènes d'intérêt (COI et EF-1 α), jusqu'alors inconnus. Les mêmes analyses ont été effectuées sur les homologues continentaux, utilisés comme point de comparaison.

Néanmoins, la difficulté que représente l'échantillonnage limite la certitude des résultats obtenus. Au final, deux taxons (*B. corsicola* et *B. xanthopus*) sont considérés non comme de simples sous-espèces mais comme des espèces à part entière. Pour les autres taxons, rien de certain ne peut malheureusement être avancé étant donné le manque d'échantillonnage.

Mots clés : *Bombus*, Corse, Phéromones, Génétique, Taxonomie

Remerciements

Je tiens à remercier par ces quelques lignes, toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration du présent travail.

Je remercie tout particulièrement le Prof. Pierre Rasmont de m'avoir accueilli dans son service, pour ses conseils judicieux et sa constante attention.

Je remercie l'Office de l'Environnement de la Corse, la Direction Régionale de l'Environnement de Corse et Madame Marie-Cécile Andrei-Ruiz de l'Observatoire Conservatoire des Insectes de Corse pour leur contribution financière à ce travail.

Je tiens à exprimer ma gratitude à Mademoiselle Audrey Coppée et au Dr Denis Michez de m'avoir guidé tout au long de cette année, pour leurs conseils avisés et leur disponibilité.

Je tiens à remercier le Prof. Irena Valterova (Institut of Organic Chemistry and Biochemistry, Prague, République Tchèque) de m'avoir accueilli dans son service pour l'identification des molécules.

Je remercie le Dr Déborah Lanterbecq, Madame Stéphanie Iserbyt, le Dr Murat Aytekin, le Dr Sébastien Patiny et Monsieur Thibaut De Meulemeester pour leur aide, leur conseil et leur soutien.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à A. Roelandts pour son aide lors de la récolte de matériel en Corse.

Je n'oublie pas mes proches qui m'ont été indispensable dans les moments les plus difficiles.

Que toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de ce travail et que je n'ai pas citées ici sachent que je ne les oublie pas et que je les remercie.

Table des matières

1. Introduction	7
1.1. Les bourdons de la Corse	7
1.2. Les homologues continentaux	8
1.3. Insularité et dérive génique	10
1.4. Peuplement de la Corse	18
1.5. Concept d'espèce et de sous-espèce	23
1.6. Objectifs	27
2. Matériel et méthode.....	28
2.1. Matériel biologique	28
2.1.1. Récolte des spécimens.....	28
2.1.2. Systématique et détermination des spécimens.....	30
2.1.3. Nombre de spécimens corses collectés.....	30
2.2. Analyse des sécrétions labiales céphaliques.....	30
2.2.1. Origine des spécimens utilisés pour les analyses phéromonales.....	30
2.2.2. Dissection des glandes labiales céphaliques.....	35
2.2.3. Analyse chimique par GC-MS	36
2.2.4. Analyses statistiques.....	36
2.2.4.1. Elaboration de la matrice de données	36
2.2.4.2. Analyse en composante principale (ACP).....	39
2.2.4.3. Analyse en coordonnée principale (PCoordA).....	39
2.2.4.4. Dendrogramme	40
2.3. Analyses génétiques	40
2.3.1. Echantillonnage des taxons	40
2.3.2. Analyses moléculaires	45
2.3.2.1. Extraction de l'ADN.....	46
2.3.2.2. PCR	46
2.3.2.3. Séquençage.....	47

2.3.3.	Alignement et analyse de phylogénie moléculaire	47
3.	Résultats	49
3.1.	Analyse des sécrétions labiales céphaliques.....	49
3.1.1.	Chromatogrammes et identification des composés des sécrétions labiales céphaliques des différentes espèces	49
3.1.1.1.	<i>B. ruderatus corsicola</i> et ses homologues	49
3.1.1.2.	<i>B. maxillosus italicus</i> et ses homologues.....	53
3.1.1.3.	<i>B. perezi</i> et ses homologues.....	56
3.1.1.4.	<i>B. lucorum renardi</i> et son homologue	59
3.1.1.5.	<i>B. terrestris xanthopus</i> et son homologue	62
3.2.	Analyses statistiques.....	66
3.3.	Analyses génétiques	75
3.3.1.	Résultats phylogénétiques	75
3.3.1.1.	Maximum de parcimonie et choix d'une matrice de donnée pour la phylogénie..	75
3.3.1.2.	Maximum de parcimonie et maximum de vraisemblance sur COI pour les 4 sous-genres	77
3.3.1.2.1.	Sous-genre <i>Bombus</i>	80
3.3.1.2.2.	Sous-genre <i>Megabombus</i>	80
3.3.1.2.3.	Sous-genre <i>Psithyrus</i>	81
3.3.1.2.4.	Sous-genre <i>Thoracobombus</i>	81
3.4.	Systématique des bourdons de la Corse	82
3.4.1.	<i>Bombus (Megabombus) ruderatus corsicola</i> et <i>Bombus (Megabombus) hortorum jonghei</i> .	82
3.4.2.	<i>Bombus (Psithyrus) perezi</i> et <i>Bombus (Psithyrus) maxillosus italicus</i>	84
3.4.3.	<i>Bombus (Bombus) terrestris xanthopus</i> et <i>Bombus (Bombus) lucorum renardi</i>	85
3.4.4.	<i>Bombus (Thoracobombus) pascuorum melleofacies</i> et <i>Bombus (Thoracobombus) pereziellus</i>	86
4.	Discussion.....	87
4.1.	Généralités.....	87
4.2.	Discussion sur le statut taxonomique des bourdons de la Corse	91

4.2.1.	<i>Bombus xanthopus</i>	91
4.2.2.	<i>Bombus corsicola</i>	93
4.2.3.	<i>Bombus perezii</i>	94
4.2.4.	<i>Bombus lucorum renardi</i>	95
4.2.5.	<i>Bombus maxillosus italicus</i> , <i>B. maxillosus maxillosus</i> et <i>Bombus barbutellus</i>	96
4.2.6.	<i>Bombus hortorum jonghei</i> , <i>Bombus pascuorum melleofacies</i> et <i>Bombus pereziiellus</i> ...	97
4.3.	Rapidité de spéciation des bourdons de la Corse	98
5.	Conclusions	100
6.	Bibliographies	101
7.	Annexes.....	108
7.1.	Annexe 1 : Tableau des stations corses	108
7.2.	Annexe 2 : Tableau des stations des homologues	110

1. Introduction

1.1. Les bourdons de la Corse

Depuis toujours, les hommes ont loué la beauté de la Corse. Les Grecs la nommaient « Kallisté », la plus belle, et aujourd'hui on la surnomme « l'Île de Beauté ». Au delà du charme de ses paysages, la nature corse se révèle être d'une grande originalité et d'un grand intérêt scientifique. En effet, beaucoup d'espèces corses sont représentées par des formes endémiques. Les bourdons de l'île n'échappent pas à cette observation. Ainsi, sur les huit taxons de *Bombus* qui la peuplent, six n'existent qu'à cet endroit (Rasmont & Adamski 1996). Ces six taxons présentent un pelage typique noir avec l'extrémité de l'abdomen rufescente (Rasmont & Adamski 1996). Cette ressemblance dans la coloration de la robe peut probablement s'expliquer par le mimétisme mullérien. Dans celui-ci, un groupe d'espèces vulnérantes converge vers une même coloration qui avertit les éventuels prédateurs de leur dangerosité, favorisant ainsi l'apprentissage de ces derniers.

Les huit espèces de bourdons présentes sur l'île sont les suivantes (fig. 1) (Rasmont & Adamski 1996) :

- *Bombus (Psithyrus) maxillosus italicus* (Grütte, 1940)
- *Bombus (Psithyrus) perezi* (Schulthess-Rechberg, 1886)
- *Bombus (Bombus) lucorum renardi* Radszkowski, 1884
- *Bombus (Bombus) terrestris xanthopus* Kriechbaumer, 1870
- *Bombus (Megabombus) hortorum jonghei* Rasmont, 1996
- *Bombus (Megabombus) ruderatus corsicola* Strand, 1917
- *Bombus (Thoracobombus) pascuorum melleofacies* Vogt, 1909
- *Bombus (Thoracobombus) pereziellus* (Skorikov, 1922)

Les six premières espèces ne se rencontrent qu'en Corse (Rasmont & Adamski 1996). *B. terrestris xanthopus* et *B. perezi* sont également présents dans l'archipel toscan (Rasmont & Quaranta, 1997). Quelques caractéristiques des taxons corses sont reprises dans le tableau 1. Les espèces du sous-genre *Psithyrus* ont un mode de vie différent des autres bourdons. Il s'agit d'espèces parasites inquilines. Ces espèces ne

peuvent récolter de pollen, ni produire d'ouvrières. La reine envahit le nid d'une espèce de bourdon hôte (usurpation) et utilise la force de travail des ouvrières de son hôte pour élever sa propre progéniture.

Taxon	Distribution	Biotope	Hôte(s) probables
<i>B. maxillosus italicus</i>	Corse et Italie centrale	Etage méditerranéen supérieur et culture	<i>B. argillaceus</i> et <i>B. ruderatus</i>
<i>B. perezi</i>	Corse et île d'Elbe	Etage méditerranéen supérieur	<i>B. terrestris xanthopus</i> , <i>B. lucorum renardi</i>
<i>B. lucorum renardi</i>	Corse	Etage méditerranéen supérieur et montagnard	-
<i>B. terrestris xanthopus</i>	Corse et îles d'Elbe et Capraia	Ubiquiste	-
<i>B. hortorum jonghei</i>	Corse	Etage méditerranéen supérieur	-
<i>B. ruderatus corsicola</i>	Corse	Etage méditerranéen inférieur et supérieur et zone maritime	-
<i>B. pascuorum melleofacies</i>	Corse, Italie méridionale et centrale et île d'Elbe.	Etage méditerranéen inférieur	-
<i>B. pereziellus</i>	Corse	Etage méditerranéen inférieur	-

Tableau 1. Tableau reprenant quelques caractéristiques des bourdons de la Corse d'après Rasmont & Adamski (1996) et Rasmont & Quaranta (1997).

1.2. Les homologues continentaux

Les bourdons de Corse sont homologues de certaines espèces continentales, proches parents phylogénétiques. En effet, les bourdons de l'île sont des espèces ou des sous-espèces apparentées à d'autres taxons qui vivent sur le continent (fig. 1).

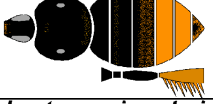
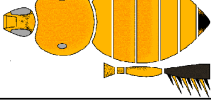
Sous-genres	Taxons et robes corses	Taxons et robes du continent
<i>Psithyrus</i>	<i>B. maxillosus italicus</i> 	<i>B. maxillosus italicus</i> (Grütte, 1940) 
	<i>B. perezi</i> 	<i>B. vestalis vestalis</i> (Fourcroy, 1785) 
<i>Bombus s.s.</i>	<i>B. lucorum renardi</i> 	<i>B. lucorum lucorum</i> (L., 1761) 
	<i>B. terrestris xanthopus</i> 	<i>B. terrestris terrestris</i> (L., 1758) 
<i>Megabombus</i>	<i>B. hortorum jonghei</i> 	<i>B. hortorum hortorum</i> (L., 1761) 
	<i>B. ruderatus corsicola</i> 	<i>B. ruderatus autumnalis</i> (Fabricius, 1793) 
<i>Thoracobombus</i>	<i>B. pascuorum melleofacies</i> 	<i>B. pascuorum melleofacies</i> Vogt, 1909 
	<i>B. pereziellus</i> 	<i>B. muscorum</i> (L., 1758) 

Figure 1. Planche représentant les robes des bourdons de la Corse et de leurs homologues continentaux (d'après Rasmont & Terzo, in prep.) ; les robes représentées sont celles des reines.

Les bourdons corses, selon le taxon considéré, diffèrent plus ou moins de leurs correspondants continentaux. Parmi les huit taxons présents en Corse, deux (*B. pascuorum melleofacies* et *B. maxillosus italicus*) sont identiques à leurs homologues du continent (Rasmont & Adamski, 1996). A l'opposé, les six taxons endémiques de l'île présentent de très grandes différences par rapport à leurs parents continentaux à tel point que deux d'entre elles (*B. perezi* et *B. pereziellus*) ont été considérées comme de bonnes espèces (Rasmont & Adamski 1996). Une bonne espèce est définie comme une espèce avérée, à part entière du taxon qui lui est phylogénétiquement le plus proche. Ces bourdons endémiques, comme tous les taxons insulaires, tirent leurs particularités d'un isolement géographique ancien.

Les liens phylogénétiques supposés entre les espèces insulaires et continentales résultent d'études exclusivement morphologiques (Rasmont & Adamski, 1996). Aucune méthode d'analyse moderne n'a encore été employée (analyses génétiques, analyses du SMRS (Species Mating Recognition System),...). Or, les caractères morphologiques ont déjà montrés leurs limites de résolution des espèces à de très nombreuses reprises. L'un des premiers exemples criants, fut mis en évidence chez les oiseaux. Chez eux, des études génétiques (Sibley & Ahlquist, 1990) ont totalement bouleversé la classification traditionnelle. Par exemple, dans la taxonomie classique, les vautours de l'Ancien et les condors du Nouveau Monde sont réunis, avec les rapaces, en un seul groupe (Accipitridae). La nouvelle classification basée sur la génétique donne les cigognes pour plus proches parents des condors (Ciconiidae). Ainsi, les condors sont des Ciconiidés qui par convergence évolutive (adaptation à une même niche alimentaire) ressemblent aux vautours de l'Ancien Monde. Chez les bourdons, le cas de *Bombus lapponicus* et *Bombus monticola* témoigne des problèmes d'une taxonomie basée sur les caractères morphologiques (Svensson, 1979). Ainsi, *B. lapponicus scandinavicus* (Norvège) était autrefois considéré comme une sous-espèce de *B. lapponicus* de Finlande. Svensson (1979) démontre, grâce à l'étude des phéromones, que le taxon *scandinavicus* appartient en fait à une espèce distante de plus de 2000 km : *B. monticola* (Pyrénées, Alpes, Apennins et Angleterre). Devant pareil cas de figure, l'importance de réexaminer le statut des bourdons corses se fait évidemment sentir.

1.3. Insularité et dérive génique

Dans l'environnement, les individus sont soumis à diverses pressions sélectives dues au climat, à la prédation, à la rareté ou à l'abondance de la nourriture, entre autres. Ces paramètres influent sur les populations par le biais de la sélection naturelle et conditionnent ainsi l'évolution des espèces.

Les paramètres de la pression sélective varient selon le biotope. Par exemple, des espèces de milieu tropical doivent faire face à des contraintes très différentes de celles des espèces de toundra (température, humidité, ressources alimentaires totalement différentes). Il en va de même pour les populations insulaires qui ne sont pas sujettes aux mêmes pressions sélectives que leur homologue continental. Du fait de l'originalité de certaines îles ou simplement de l'étroitesse du biotope insulaire, les populations présentes évoluent différemment et indépendamment de leurs parents continentaux. Cette évolution se marque génétiquement et peut amener à une divergence en plusieurs espèces. De plus, l'isolement lui-même conditionne cette évolution par un « syndrome d'insularité ».

Avant d'exposer le syndrome en lui-même, il est bon de définir quelques concepts généraux de la biogéographie des îles. Ceux-ci ont été posés par Mac Arthur et Wilson (1967). Ils ont, entre autre, établi que le nombre d'espèces insulaires est fonction de la surface de l'île mais aussi de la distance entre l'île et le territoire d'origine. Cette dernière relation peut être nuancée s'il existe des « *stepping stones* » (« île tremplin ») entre le territoire originel et l'île colonisée. Ils soulignent également que le taux de colonisation décroît dans le temps par manque de biotopes propices disponibles pour de nouveaux arrivants. Enfin, il faut également préciser la notion d'île au sens biogéographique du terme. Pour Blondel (1995), « tout espace naturel isolé d'autres espaces analogues par des étendues (marines ou terrestres) de structures différentes est insularisé ».

La Corse correspond bien à cette définition. En effet, l'île est bien isolée de l'Europe (fig. 2). Le continent le plus proche (péninsule italique) se situe à plus de 80 km des côtes corses.

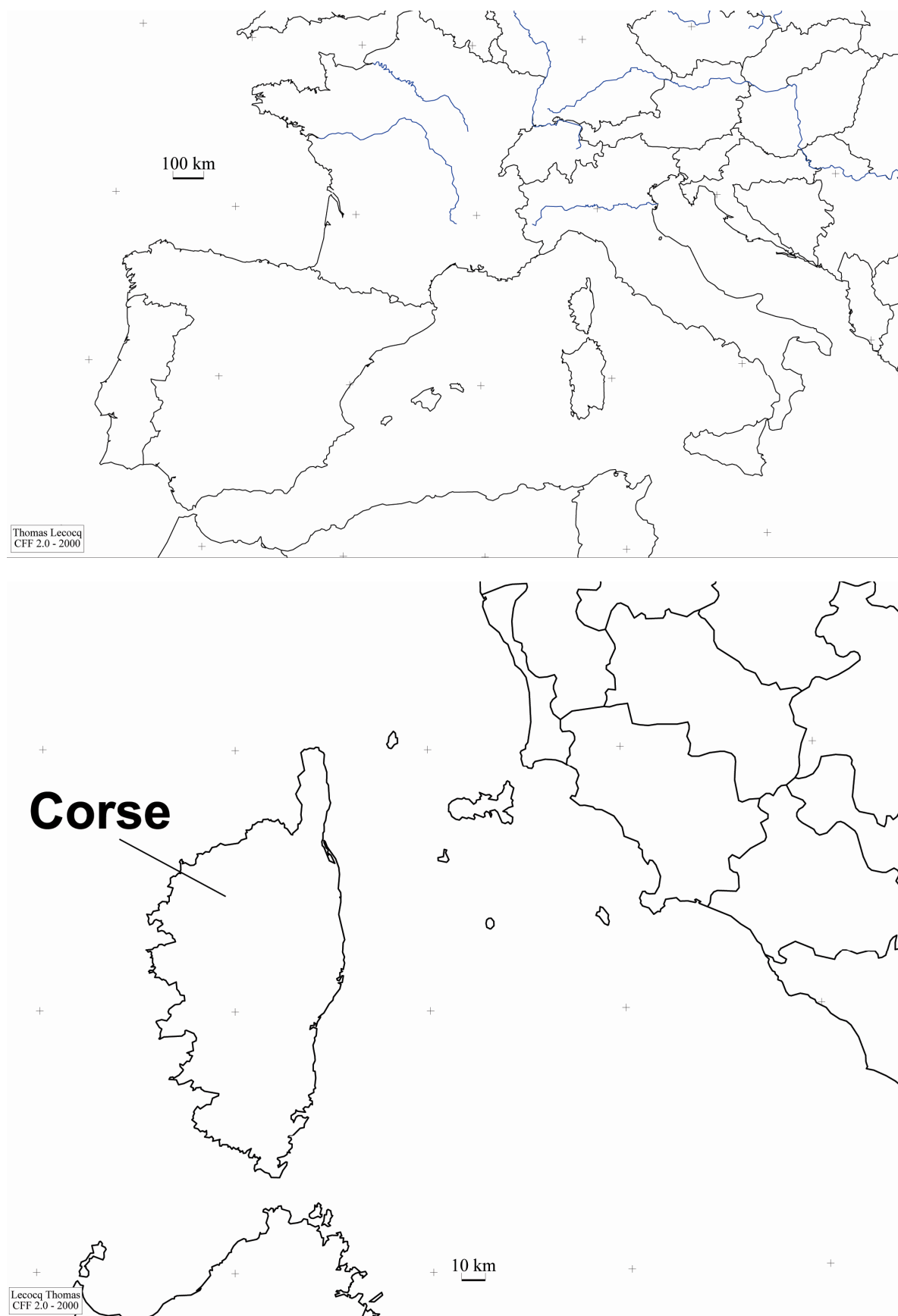


Figure 2. Carte de l'ouest du bassin méditerranéen (en haut). La carte de la Corse, la région de l'archipel toscan (en bas).

La Corse est bien connue pour présenter une faune fortement marquée par ce « syndrome d'insularité » (Blondel 1982, 1985, 1986).

Selon Blondel (1986), chez les oiseaux et mammifères, le syndrome d'insularité conduit à quatre conséquences :

- Diminution du nombre d'espèces par rapport aux régions continentales adjacentes : ceci tient simplement à la surface réduite de l'île qui ne peut accueillir autant d'espèces que le continent voisin. L'exemple des oiseaux en Méditerranée illustre parfaitement cette diminution (fig. 3). Il y a bel et bien une diminution du nombre d'espèces nicheuses selon la surface de l'île que l'on considère (Blondel, 1982). Cependant cette relation linéaire (nombre d'espèces-surface) a été remise en cause par Lomolino (2001) avec le « *Small Island Effect* ». Il remarque que la relation décrite par Blondel varie selon la taille de l'île considérée. En dessous d'une certaine superficie les petites îles possèdent une richesse en espèces qui n'est plus fonction de la surface. La richesse spécifique est alors davantage corrélée aux particularités de l'île (type d'habitat, exposition aux catastrophes naturelles, etc.). Par contre, pour les îles de taille moyenne, la relation linéaire décrite par Blondel (1982) reste valable. Enfin, les grandes îles peuvent, elles, atteindre un nombre d'espèces supérieur aux prédictions de la relation linéaire car leur grande taille autorise une spéciation sur place. La limite entre ces trois catégories varie selon les taxons et les îles (Triantis *et al.*, 2006).

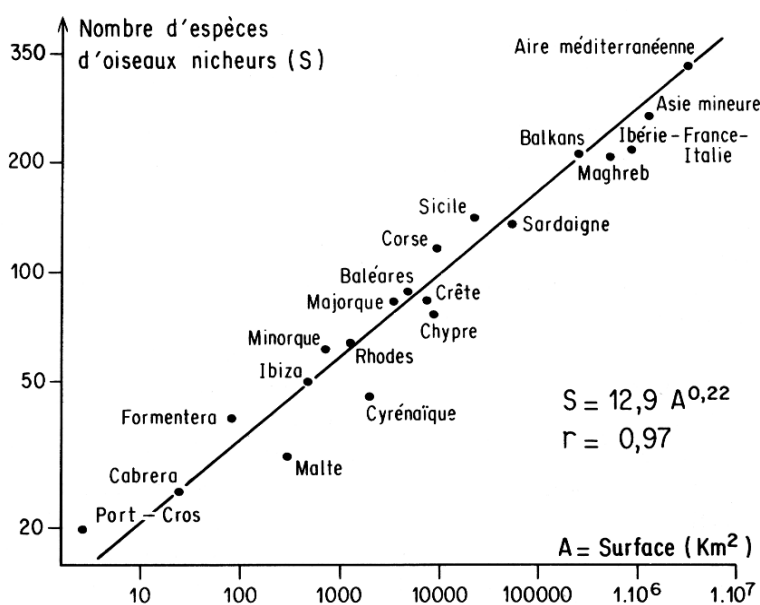


Figure 3. Relation log-log entre le nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs et la superficie des territoires insulaires et continentaux dans l'aire méditerranéenne (Blondel, 1982).

- Nanisme insulaire ou la compensation de densité : à biomasse égale, les petites espèces sont plus nombreuses que les grandes. Ce qui veut dire que la probabilité d'extinction aléatoire (cas où, par exemple, les jeunes d'une population ne sont que d'un seul sexe) diminue pour les espèces de taille réduite. Or, dans un milieu insulaire, l'espace est compté, ce qui limite le nombre de population et d'individus qui peuvent y être accueillis. Par adaptation à l'exiguïté de l'île, la sélection naturelle peut conduire à un nanisme insulaire. Comme exemple, on peut citer les éléphants nains ou les cervidés de la taille d'un chien qui peuplaient autrefois les îles de Méditerranée (Palomba, 2004).
- Elargissement des niches de chaque espèce : en cas de pénurie d'une ressource, une espèce spécialisée dans cette ressource est la première à en pâtir. Les individus de cette espèce spécialisée qui peuvent utiliser d'autres niches alimentaires sont alors sélectionnés positivement. Les populations qui survivent à cette pénurie sont donc les plus généralistes. Or sur une île, la limitation des ressources est constante. Ainsi, les populations insulaires évolueraient vers un élargissement de leur niche alimentaire à d'autres ressources (Palkovacs, 2003). Les études montrent que la faune insulaire comporte surtout des espèces ubiquistes (biotope, alimentation). Par exemple, la faune de rapaces des îles de l'océan Indien est d'avantage appauvrie en espèces spécialisées qu'en espèces généralistes (Thiollay, 1998). Ce phénomène se retrouve aussi par exemple chez le ver parasite *Heligmosomoides plygyrus* (Dujardin, 1845) qui, sur le continent infecte exclusivement *Apodemus sylvaticus* alors qu'en Corse il s'attaque aussi à *Mus musculus domesticus* (Nieberding *et al.*, 2006). L'élargissement de niche s'illustre également très bien par l'avifaune méditerranéenne (fig. 4 et 5) (Blondel, 1982). Celle-ci présente bien une relation entre la surface de l'île et l'ubiquité des espèces. Néanmoins, d'après Palkovacs (2003), aucune indication ne permet réellement de dire qu'il y a un avantage à être généraliste en milieu insulaire. Ainsi, si une espèce vient s'établir sur une île déjà colonisée par une autre, son évolution, conditionnée par la concurrence, la conduit à se spécialiser dans une niche alimentaire précise. En témoigne le cas classique des pinsons de Darwin (*Geospiza sp.*). Chez ces espèces, la taille et la forme du bec reflètent le régime alimentaire (long pour insectivore, court pour granivore). Deux espèces (*G. fuliginosa* et *G. fortis*) vivent en allopatrie sur deux îles de l'archipel de Galápagos (Daphne et Pinzón) et en sympatrie sur deux autres îles de ce même archipel (Isabella et Santa Cruz). En allopatrie les deux espèces ont une longueur de bec similaire. Cependant en sympatrie, *G. fuliginosa* a un

bec plus court et *G. fortis* a un bec plus long. Il y a donc bien eu une spécialisation suite à la concurrence.

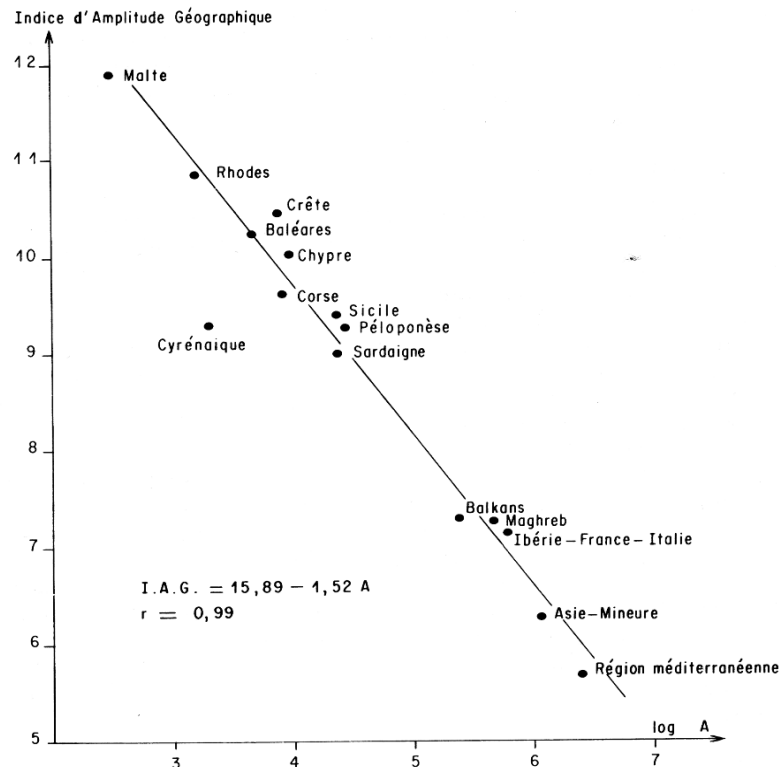


Figure 4. Relation entre l'indice d'amplitude géographique des espèces nicheuses et la superficie des territoires en région méditerranéenne. Un indice élevé signifie que l'avifaune est composée d'espèces ubiquistes. (Blondel, 1982).

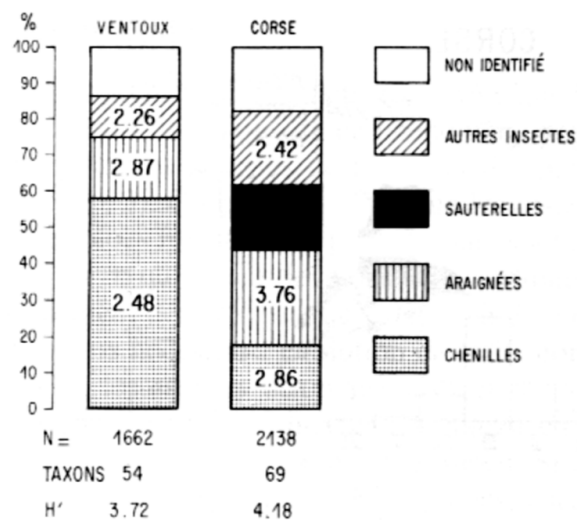


Figure 5. Régime alimentaire comparé des jeunes de Mésange bleue sur le continent (Mont Ventoux) et en Corse (Blondel *et al.* 1991).

- Diminution de la prédation : dans un biotope de taille réduite, le nombre de proies potentielles diminue fortement. Il en résulte un manque chronique de nourriture pour les prédateurs. La taille des populations prédatrices s'en trouve alors réduite. Le risque d'extinction stochastique de ces populations augmente donc. Il en résulte un relâchement de la prédation. Pour les proies traditionnelles cette diminution, voire absence de prédation peut se traduire par deux effets majeurs :

- Aptérisme (absence d'ailes). En l'absence de prédation, les individus qui volent mal ne sont pas contre-sélectionnés. Il peut donc en résulter la formation de population aptère. Le cas le plus célèbre est celui du dodo (*Raphus cucullatus* (L., 1758)), colombiforme endémique éteint de l'île Maurice ou celui du Cormoran aptère des Galápagos (*Phalacrocorax harrisi* Rothschild, 1898).

- Gigantisme insulaire. Sans prédation, l'une des plus grandes pressions qui s'exerce sur les populations est la sélection sexuelle. S'il s'agit d'espèces où l'un des deux sexes préfère les partenaires plus gros ou plus grands (Mammifères, Chéloniens), la taille moyenne de l'espèce augmente progressivement. Cela finit par déboucher sur un gigantisme insulaire comme, par exemple, chez le campagnol de Sardaigne (*Tyrrhenicola henseli* (Forsyth Major, 1882)) endémique de Corse et de Sardaigne (éteint) ou les tortues géantes des Galápagos (*Geochelone nigra* (Quoy & Gaimard, 1824)) ou des Seychelles (*Dipsochelys dussumieri* Gray 1831).

La notion de prédateur peut être étendue aux taxons parasites. Chez ceux-ci, il y a également une diminution du nombre d'espèces en milieu insulaire. En effet, leur mode de vie très spécialisé (besoin d'un hôte spécifique, etc.) complique leur implantation et leur maintien sur une île (Goüy de Bellocq *et al.*, 2003).

Ces différents points ne se retrouvent bien sûr pas chez tous les taxons insulaires. Cependant, malgré les divers cas de figures qui existent, Blondel (1995) résume les principaux traits du syndrome d'insularité comme « l'ensemble des modifications d'ordre morphologique, éthologique, écologique et génétique que présentent les systèmes vivants en situation d'isolement géographique et de confinement ».

Chez les bourdons, une seule étude s'est penchée sur le syndrome d'insularité (Ponchau *et al.*, 2006). Les symptômes décrits ci-dessus ne sont pas mentionnés, seuls sont décrits comme faisant partie du syndrome d'insularité les deux points suivants :

- Baisse de l'effectif ouvrier : chez *B. (Megabombus) gerstaeckeri* Morawitz, 1881, Ponchau *et al.* (2006) remarquent une diminution du nombre d'ouvrières par rapport aux autres espèces de bourdons. Pour eux, ce phénomène pourrait résulter d'un syndrome d'insularité. Dans certains cas le nombre de reines est ainsi largement supérieur au nombre d'ouvrières. Cette petite taille des colonies permettrait de multiplier les nids et la production de reproducteurs sur une même surface et, de cette manière, de diminuer le risque d'extinction stochastique. Le même phénomène se retrouve chez les bourdons des îles arctiques d'Ellesmere (Richards, 1973) et de Wrangel (Berezin, 1990, 1994, 1995).
- Butinage par les reines : le comportement de butinage par les reines est exceptionnel chez les bourdons. Il est décrit pour *B. polaris* Curtis, *B. hyperboreus* Schönherr (Richards, 1973), *B. glacialis* Friese (Berezin, 1990, 1994, 1995) et *B. gerstaeckeri* (Ponchau *et al.*, 2006). Pour ces derniers auteurs, ce comportement ferait partie du syndrome d'insularité mais encore une fois, cela n'a pas été étudié chez les autres *Bombus* insulaires.

Enfin, le dernier phénomène qui touche les espèces insulaires est la dérive génique. Celle-ci se définit comme étant la variation aléatoire de la fréquence des allèles en dehors de toute pression sélective qui conduit à une perte de diversité génétique. Elle existe donc chez toutes les populations y compris continentales. Cependant, le nombre de populations sur une île et le nombre d'individus au sein de celles-ci sont toujours réduits par rapport au continent. Le réservoir génétique insulaire est donc très réduit. De ce fait, la dérive génique touche plus durement les taxons des îles. Les populations insulaires ont donc une forte tendance au monomorphisme. Il en résulte une très grande fragilité des faunes insulaires bien connue en cas de variation de milieu.

Quoiqu'il en soit, il résulte de l'isolement géographique que les individus insulaires peuvent acquérir des différences notables par rapport à leurs homologues continentaux à tous niveaux, y compris génétiques. Cela se remarque, par exemple, chez les insulaires. Ainsi, les *B. terrestris* insulaires présentent des différences significatives au niveau génétique par comparaison avec les *B. terrestris* continentaux (Widmer *et al.*, 1998 ; Estoup *et al.*, 1996).

Enfin, pour les taxons corses, leur différenciation ainsi que le syndrome d'insularité qui les touche se sont mis en place suite à l'isolement des espèces parentes après leur colonisation de la Corse.

1.4. Peuplement de la Corse

Compte tenu de l'isolement actuel de la Corse, la faune (sauf certains oiseaux) et la flore ont dû s'implanter avant la rupture de connections avec le continent.

De nombreuses hypothèses ont été avancées pour expliquer le peuplement de la Corse. En réalité, l'île a été peuplée par des vagues d'invasions successives au gré des connexions avec le continent.

Le premier peuplement de la Corse serait simplement la population déjà implantée sur la plaque tectonique corso-sarde originelle lors du début Tertiaire (-65 MA), lorsque la Corse et la Sardaigne étaient encore liée au continent. Elles étaient comprises dans le massif pyrénéo-provençal s'étendant des monts cantabriens (Cantabrie, Espagne) au massif des Maures (Var, France). La Corse et la Sardaigne se sont ensuite détachées du massif continental vers l'Eocène (-35 MA). Les espèces auraient alors dérivé avec la plaque corso-sarde (fig. 6).

La seconde vague de peuplement est probablement survenue durant le Messinien (-7,5 MA à -5,3 MA) (Contandriopoulos, 1981 ; Krijgsman *et al.*, 1999). Cette période est marquée par des assèchements successifs de la Méditerranée suite à la fermeture du détroit de Gibraltar. La Corse s'est alors retrouvée connectée au continent et le passage d'espèces devint alors possible. Ces périodes semblent correspondre à l'établissement de la flore de fond de l'île (Bocquet *et al.*, 1978 ; Bocquet 1980).

Selon Rasmont & Adamski (1996), ces deux grands événements ne peuvent expliquer la colonisation de la Corse par les bourdons. En effet, si l'origine supposée des bourdons remonte à la limite Eocène et Oligocène (-34 MA), la formation des sous-genres présents en Corse est bien plus récente et daterait d'environ -10MA (Miocène) (Hines, 2008). La formation des espèces et des sous-espèces actuelles remonterait quant à elle, à la dernière glaciation (Reinig & Rasmont, 1983).

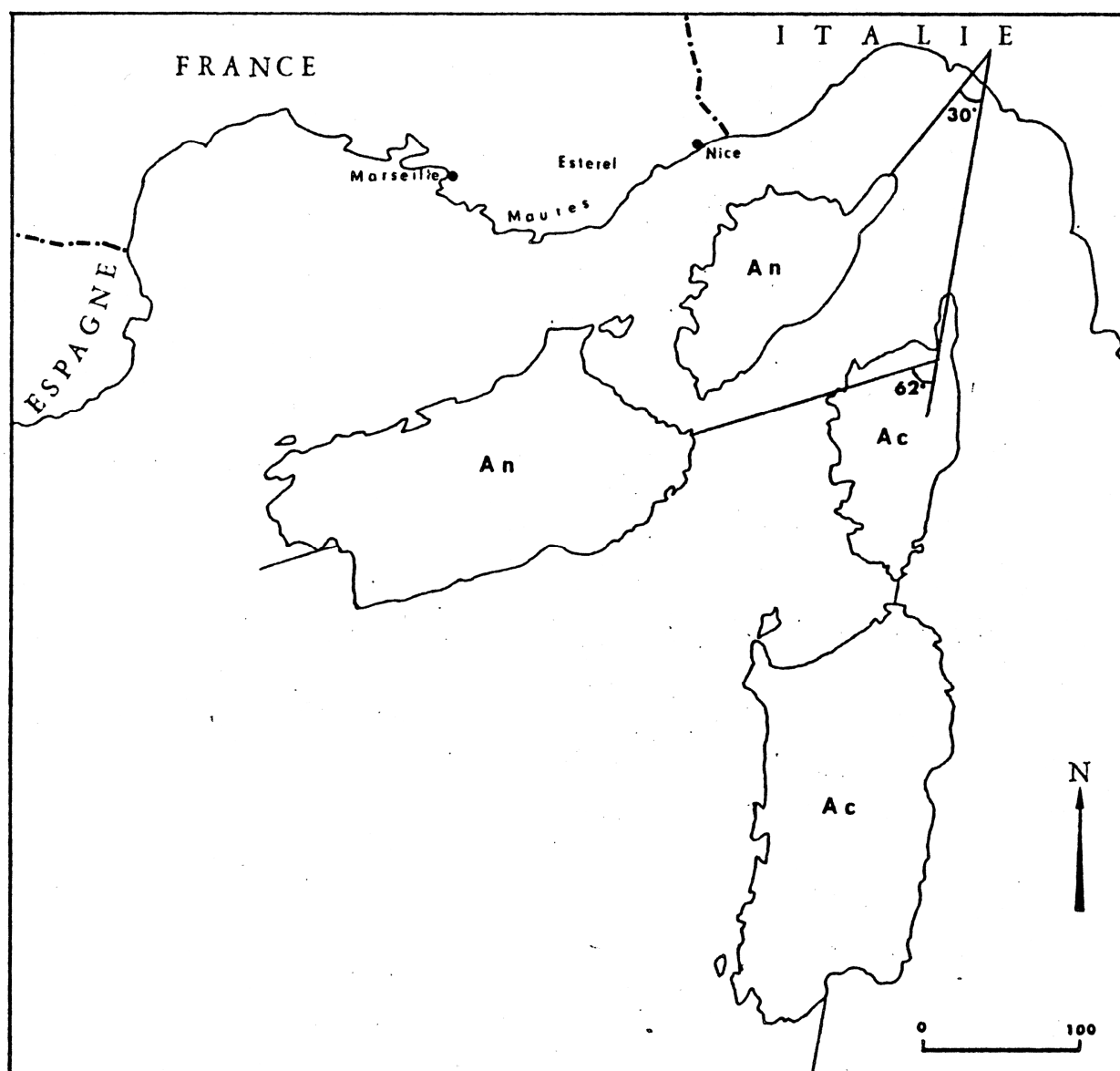


Figure 6. Dérive du bloc corso-sarde. An : position antérieure ; AC : position actuelle. D'après Contandriopoulos, 1981.

Pour Rasmont & Adamski (1996), les proto-espèces des bourdons corses seraient arrivées via l'isthme corso-toscan formé pendant la dernière glaciation de Würm (de - 115 000 à - 10 000 ans). Suite à celle-ci, le niveau des mers a baissé de plus d'une centaine de mètres. L'archipel toscan (Elbe, Capraia, Giglio, Pianosa et Montecristo) était alors en partie connecté à la péninsule italique alors que la Corse et la Sardaigne ne formaient plus qu'un seul bloc. Par ailleurs, la conformation des terres et le sens des courants marins auraient même pu permettre la formation d'un tombolo. Celui-ci aurait alors permis le passage à pied sec entre Elbe et la Corse. Quoiqu'il en soit, même sans tombolo, la dizaine de kilomètres qui séparait alors l'Italie de la Corse était aisément franchissable par les hyménoptères (fig. 7). De telles migrations ont d'ailleurs déjà été observées. Dans un autre contexte, par exemple,

Fuller *et al.* (2005) ont montré que les abeilles allodapines du genre *Braunsapis* ont pu, par le passé, traverser le canal du Mozambique séparant l'Afrique de Madagascar. Pour les bourdons, des traversées de moindre importance sont connues. Certains bourdons de Scandinavie effectuent des migrations au dessus du golfe de Finlande soit une distance d'environ 80km en passant d'île en île (Mikkola, 1978).

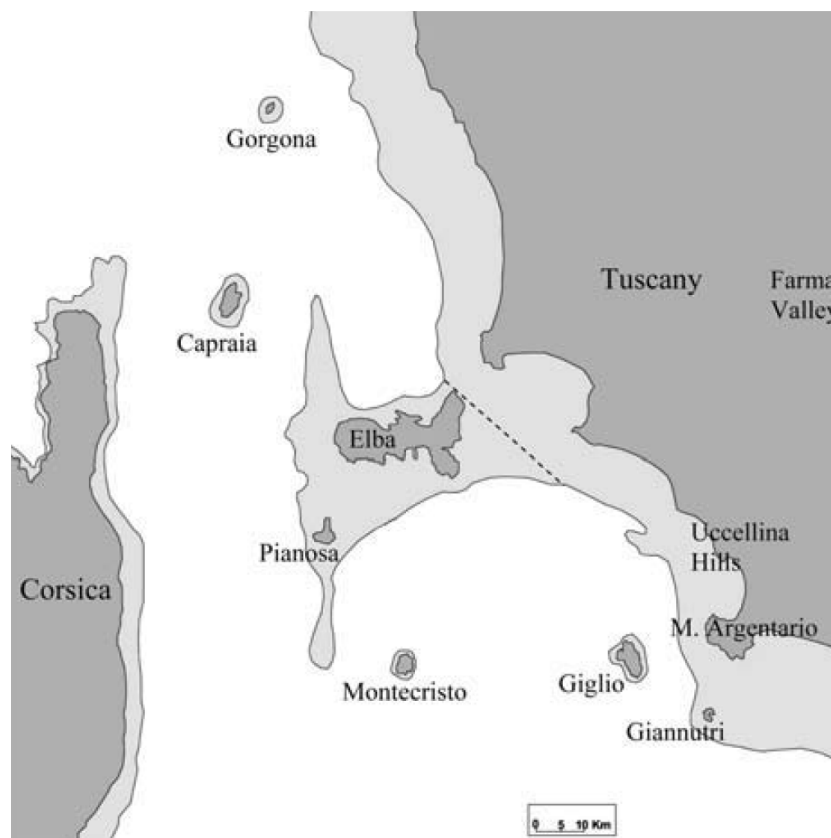
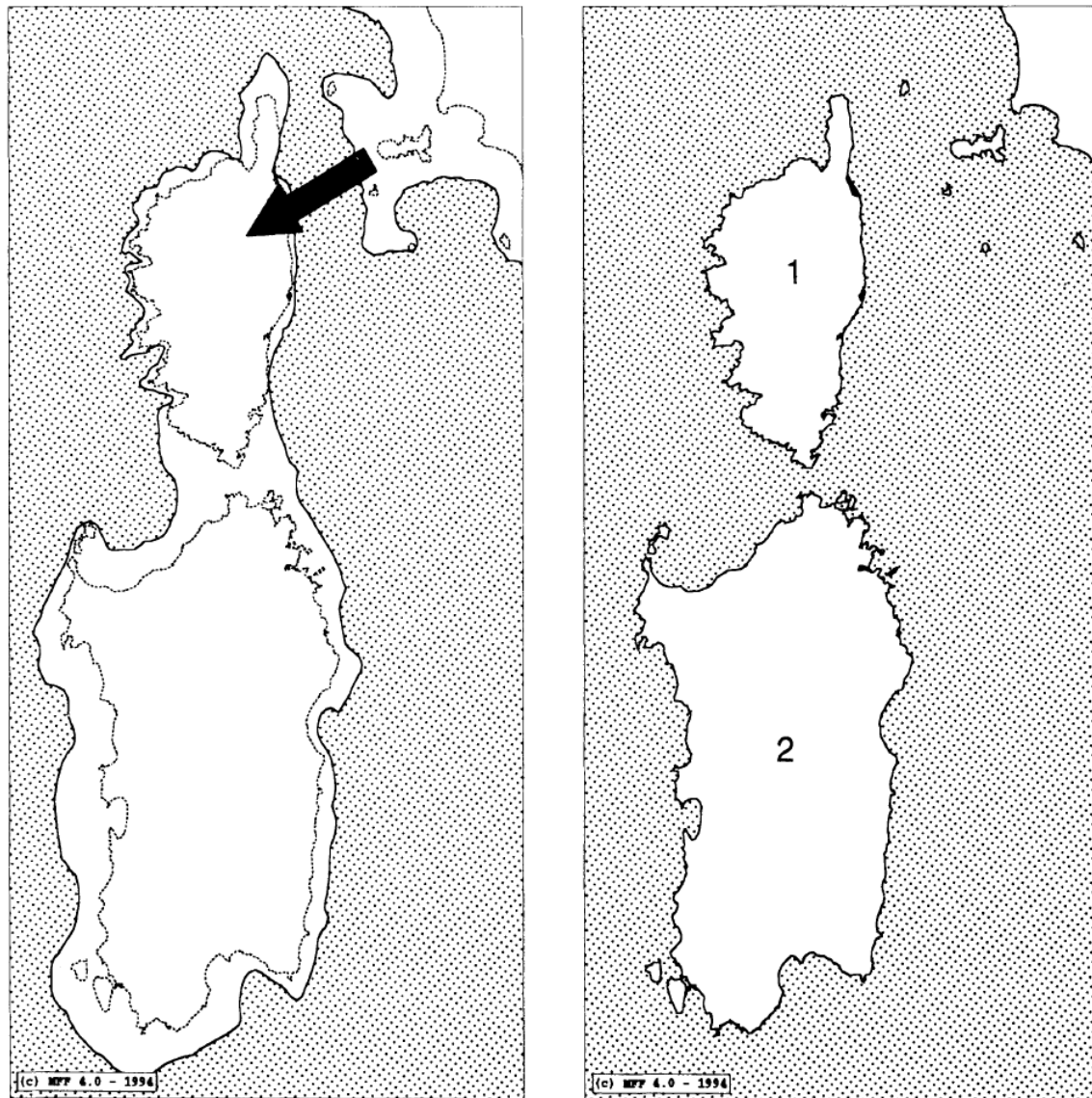


Figure 7. Archipel toscan durant la période glaciaire de Würm. Les terres émergées actuelles sont en gris foncé ; les terres émergées pendant le Würm sont en gris clair (zone limitée par la ligne bathymétrique 100m) (Dapporto *et al.*, 2006).

Rasmont & Adamski (1996) ont proposé un schéma d'arrivée des taxons corses (fig. 8). Les ancêtres des six taxons à robe corse actuels seraient arrivés par l'isthme corso-toscan durant la période glaciaire de Würm. A la fin de cette période, les six proto-espèces se sont retrouvées isolées et ont évolué indépendamment. Cette différenciation s'est donc effectuée en moins de 10 000 ans.

En ce qui concerne *B. maxillosus italicus* et *B. pascuorum melleofacies* (tous deux identiques aux taxons d'Italie centrale), leur arrivée est beaucoup plus récente, remontant peut être même à des temps historiques (Rasmont & Adamski, 1996) (Figure 9.). En effet *B. pascuorum* est une espèce très variable (Rasmont, 1983 ; Reinig & Rasmont, 1983 ; Widmer & Schmid-Hempel, 1999), un long isolement aurait sans aucun doute conduit à une rapide différenciation.



Immigration sur la Péninsule corso-sarde

B. proto-vestalis
B. proto-terrestris
B. proto-lucorum
B. proto-ruderatus
B. proto-hortorum
B. proto-muscorum

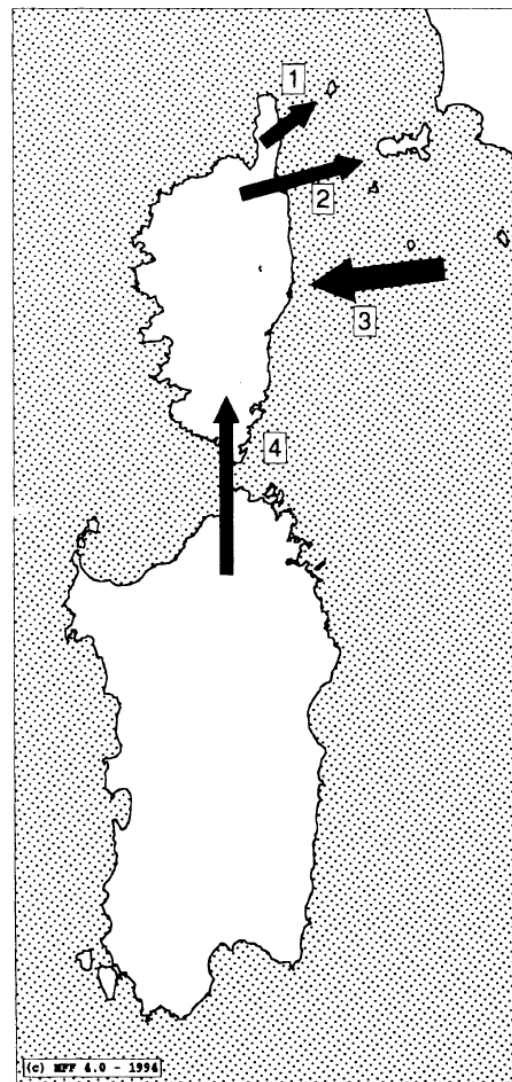
1. Différenciation en Corse

B. proto-vestalis → *perezi* (Schulthess)
B. proto-terrestris → *xanthopus* Kriechb.
B. proto-lucorum → *renardi* Radoszkowski
B. proto-ruderatus → *corsicola* Strand
B. proto-hortorum → *jonghei* Rasmont
B. proto-muscorum → *pereziellus* (Skorikov)

2. Différenciation en Sardaigne

B. proto-vestalis → *sorgonis* Strand
B. proto-terrestris → *sassaricus* Tournier
B. proto-lucorum → *aritzoensis* Krüger
B. proto-ruderatus → *sardiniensis* Tournier
B. proto-hortorum → †
B. proto-muscorum → †

Figure 8. Carte représentant la colonisation des six taxons endémiques de Corse. A gauche, la configuration de la Sardaigne, de la Corse et de l'archipel toscan pendant le Würm avec les six proto-espèces originelles (isobathe de -150m). A droite, la configuration actuelle des îles et la différenciation des espèces (d'après Rasmont & Adamski, 1996).



1. Migration de Corse vers l'île de Capraia
xanthopus Kriechbaumer

2. Migrations de Corse vers l'île d'Elbe
xanthopus Kriechbaumer
perezi (Schulthess)

3. Migrations de l'Italie vers la Corse
melleofacies Vogt
italicus (Grütte)

4. Migrations de Sardaigne vers la Corse
sassaricus Tournier
sardiniensis Tournier

Figure 9. Carte représentant l'arrivée récente de *B. maxillosus italicus* et *B. pascuorum melleofacies* en Corse ainsi que les échanges récent entre la Corse, la Sardaigne et l'archipel toscan (Rasmont & Adamski, 1996).

1.5. Concept d'espèce et de sous-espèce

Dans la définition classique de l'espèce, deux organismes sont dits conspécifiques s'ils sont interféconds en conditions naturelles. Dans le cas contraire il s'agit de deux espèces distinctes (Mayr, 1963 ; Mayr, 1979). C'est donc l'isolation reproductive qui est le critère principal pour définir une espèce. Les signaux sensoriels permettent d'éviter l'hybridation interspécifique.

Cette notion classique de l'espèce a été bousculée par de nombreux contre-exemples et plus récemment par le « *Species Recognition Concept* » de Paterson (1993). D'après celui-ci, un individu tente de rencontrer, de reconnaître et attirer un ou plusieurs partenaires pour se reproduire et non pas d'éviter les représentants d'une autre espèce. Ainsi, ce qui caractérise l'espèce, se sont les processus qui permettent aux individus de s'identifier l'un l'autre comme partenaires sexuels. Selon ce concept, les signaux sexuels qui servent à maximiser cette reconnaissance sont rassemblés en « *Species Mate Recognition System* » (SMRS).

Suite à des observations en milieu naturel ou suite à des expériences de reproduction croisée, il a été prouvé que certains taxons corses peuvent s'hybrider avec des homologues continentaux ou sardes (tab.2). Cependant, pour beaucoup d'espèces cette donnée d'inter-fertilité est souvent absente. Sans cette information, pour s'assurer du statut spécifique d'un taxon, il faut recourir à des preuves indirectes comme la morphologie, la phénologie, la génétique ou le SMRS. Le présent travail est basé sur des approches génétiques et sur l'étude du SMRS.

Taxons hybrides ou intermédiaires interprétés comme hybrides	Observation	Référence
<i>B. terrestris xanthopus</i> X <i>B. terrestris terrestris</i>	En milieu naturel : sur l'île d'Elbe	Rasmont & Quaranta, 1997
<i>B. terrestris fertoni</i> Pérez, 1909 (<i>B. terrestris xanthopus</i> X <i>B. terrestris sassaricus</i>)	En milieu naturel : dans la région de Bonifacio au sud de la Corse	Rasmont & Adamski, 1996
<i>B. terrestris xanthopus</i> X <i>B. terrestris terrestris</i>	Au cours d'expérience de reproduction croisée	De Jonghe, 1982 et 1986
<i>B. hortorum jonghei</i> X <i>B. hortorum hortorum</i>	Au cours d'expérience de reproduction croisée	De Jonghe (com. pers. dans Rasmont & Adamski, 1996) Obrecht & Scholl (com. pers. dans Rasmont & Adamski, 1996)
<i>B. ruderatus corsicola</i> X <i>B. ruderatus sardinensis</i>	En milieu naturel : dans la région de Bonifacio au sud de la Corse	Rasmont & Adamski, 1996

Tableau 2. Exemples de quelques hybrides entre des taxons corses et étrangers.

- SMRS. En suivant le concept de Paterson, on peut espérer approcher la notion d'espèce par l'étude des signaux sexuels de reconnaissance. Pour beaucoup de bourdons, la recherche et la reconnaissance du conjoint dans la nature impliquent une parade nuptiale et un échange de phéromones sexuelles. Pour rappel, chez les bourdons, les phéromones sexuelles attractives sont produites par les glandes labiales céphaliques des mâles (Kullenberg *et al.*, 1973). Les sécrétions que ces glandes produisent sont des mélanges de diverses molécules (chaînes hydrocarbonées et de terpènes plus différentes fonctions). Elles ont une fonction d'attraction vis-à-vis des jeunes reines vierges conspécifiques (Bergman 1997). Les individus d'une même espèce partagent donc la même composition phéromonale. L'analyse de ces phéromones constitue un moyen de différencier les espèces selon le concept de Paterson. Il a d'ailleurs été démontré, chez les bourdons, que le bouquet des phéromones sexuelles est spécifique à l'espèce (tab. 3) (Calam, 1969 ; Bergström *et al.*, 1981). L'analyse de la composition des sécrétions céphaliques a déjà été utilisée pour statuer sur le degré de conspécificité de différents taxons. Par exemple, le cas de deux taxons auparavant reconnus comme espèces distinctes *Bombus niveatus* Kriechbaumer et

Bombus vorticosus Gerstaecker ont été récemment regroupés comme de simples sous-espèces conspécifiques (Rasmont *et al.*, 2005).

Composés	<i>B. ruderatus</i> <i>ruderatus</i>	<i>B. ruderatus</i> <i>autumnalis</i>	<i>B. argillaceus</i>	<i>B. gerstaeckeri</i>	<i>B. hortorum</i> <i>hortorum</i>	<i>B. hortorum</i> <i>kussariensis</i>
Heptadécène	**	*	*	-	*	*
Heptadécane	**	*	*	-	*	*
Farnésal 1	*	*	-	*	*	**
Farnésol	**	**	-	-	**	**
Farnésal 2	*	*	-	-	**	**
Octadécène	**	**	**	*	*	*
Octadécane	*	*	*	*	-	-
Acide tetradécénoïque éthyltetradécénate	**	**	**	-	-	-
Nonadécène	**	**	**	**	**	**
Nonadécane	**	**	**	**	**	**
Icosane	**	**	*	-	*	*
Icosène	*	*	*	-	*	**
Hénicosène	**	**	**	*	*	*
Hénicosane	**	**	**	**	**	**
Docos-9-ène	*	*	*	-	-	*
Docos-7-ène	*	*	*	-	-	-
Docosane	*	*	*	-	-	-
Tricosène	*	*	*	-	*	*
Tricosane	**	**	**	**	**	*
Pentacosène	*	*	**	-	*	*
Pentacosane	*	*	*	*	*	*
Hexacosène	*	*	*	-	-	-
Hexacosane	*	-	-	-	-	-
Heptacosène	*	*	*	-	-	-
Heptacosane	*	*	*	-	-	-
Nonacos-9-ène	*	*	*	-	-	-
Nonacosane	*	-	*	-	-	-
Hentriacont-9-ène	*	*	*	-	-	-
Acide hexadécénoïque	-	-	*	-	-	-
Octadécénol	-	-	-	*	**	**
Géranylcitronellol	-	-	-	**	-	-
Géranylgéraniol 2	-	-	-	**	**	**
Géranylgéraniol 1	-	-	-	-	**	**
Hexadécénol ?	-	-	-	-	-	*

Tableau 3. Ensemble des composés des glandes labiales céphaliques chez différentes espèces de *Megabombus* -: composé absent; *: composé avec une surface relative <1%; **: composé avec une surface relative >1%; en noir: composé commun à tous les taxons; en gris : composé uniquement présent chez une espèce. Les composés inférieurs à 1% sont considérés comme des molécules mineures (Seché, 2005)

- Le deuxième outil utilisé dans ce mémoire est la génétique. Puisqu'il est acquis que des espèces différentes ont des génomes différents, la comparaison des séquences de différents taxons est un indice du statut taxonomique des deux taxons et de leurs affinités phylogénétiques. Cependant, le génome n'a pas été entièrement séquencé chez les bourdons. Les études sur le sujet se sont basées sur des gènes d'intérêt comme la phosphoénolpyruvate carboxykinase (PEPCK), le 16S rRNA, le cytochrome oxydase I, (COI) le facteur d'élongation 1 α (EF1- α), l'arginine kinase (ArgK), etc. Ces techniques ont déjà fait leurs preuves et ont permis, par exemple, de redécrire la classification phylogénétique des *Bombus* (Cameron *et al.* 2007 ; Hines *et al.*, 2006 ; Hines, 2008). Sur base de ces résultats, il est possible de définir la conspécificité de deux taxons soit de manière empirique (à partir de combien de mutations pour un gène donné, deux taxons sont deux espèces distinctes) (Hines, 2008) soit par le *Phylogenetic Species Concepts* (Baum, 1992).

Baum (1992) distingue deux *Phylogenetic Species Concepts* (PSC). Dans le PSC1, une espèce est le plus petit groupe d'organisme qui possède au moins un caractère diagnostique. Ce caractère peut être morphologique, biochimique ou moléculaire et doit être fixe dans une unité de reproduction cohésive. Il contient donc des données génétiques et des données du SMRS. Dans le PSC2, une espèce doit être monophylétique et partager un ou plusieurs caractères dérivés. Cela se rapproche fortement du concept typologique comme, par exemple, la morphologie et ne sera donc pas pris en compte ici.

Pour reprendre le cas des taxons insulaires, leur isolement les a conduits à évoluer différemment de leurs homologues continentaux. Ces divergences peuvent être observées au niveau génétique (Widmer *et al.*, 1998 ; Estoup *et al.*, 1996). Il y a donc très probablement une différence remarquable au niveau de la composition phéromonale. Des études sur les *Bombus terrestris* confirment bien l'influence de ses modifications génétiques sur les phéromones. Ainsi la réponse éthologique, influencée par les phéromones, d'une femelle de *Bombus terrestris terrestris* est différente selon qu'elle est placée face aux sécrétions d'un mâle de *Bombus terrestris terrestris* continental ou d'un *Bombus terrestris xanthopus* de Corse (Mathy *et al.*, soumis).

Les sous-espèces sont définies comme des populations génétiquement différenciées et séparées géographiquement (allopatriques ou parapatriques) mais qui appartiennent à une seule et même espèce et donc peuvent s'hybrider librement dans les zones où elles se rencontrent (Mayr, 1963).

L'apparition de ces variations géographiques dans une espèce est la conséquence des phénomènes de migration et de vicariance : un taxon colonise un nouveau territoire suite à des migrations et s'y différencie ensuite du peuplement originel. C'est cette différenciation qui peut conduire à l'apparition de sous-espèces. Ce phénomène semble de *prime abord* proche d'un phénomène de spéciation. Cependant, l'apparition de sous-espèces peut ou non entraîner la mise en place d'un isolement sexuel et donc un processus de spéciation. Elle n'est donc pas forcément une « unité de l'évolution » (Mayr, 1963), rôle que Dobzhansky (1970) a reporté vers la population ou dème. Ainsi, la spéciation reste l'aboutissement d'un processus génique initié par une fragmentation géographique d'un ensemble de populations (Mayr, 1963 ; Dobzhansky, 1970).

1.6. Objectifs

Les objectifs du mémoire sont :

- Décrire la composition encore inconnue des sécrétions des glandes labiales céphaliques des mâles des bourdons de la Corse qui induisent le SMRS.
- Réaliser une analyse génétique sur 2 loci pertinents des huit taxons de Corse.
- Effectuer les mêmes analyses génétiques et phéromonales sur les homologues continentaux à titre de comparaison.
- Préciser, à l'aide de ces données phéromonales et génétiques, le statut taxonomique des bourdons de la Corse en les comparant aux taxons parents continentaux et de voir si un phénomène de spéciation a pu avoir lieu en Corse depuis la dernière glaciation chez les bourdons.

Cela permettra de raccrocher chacune des espèces corses au phylogramme général des bourdons et ainsi de répondre à la question suivante : l'isolement des taxons corses les a-t-il conduits sur la voie de la spéciation et, de ce fait, doivent-ils être considérés comme de bonnes espèces ou de simples sous-espèces?

L'intérêt de se pencher sur ce type de problème spécialement pour la Corse a déjà été soulevé dans l'introduction. En effet, d'un point de vue fondamental, la Corse a une place privilégiée pour l'application de la théorie de l'évolution au phénomène de spéciation chez les bourdons. Malgré le caractère récent de l'isolement, les populations sont déjà très fortement différenciées morphologiquement, non seulement de celles du continent mais aussi de celles de la Sardaigne toute proche et même de celles de l'Archipel Toscan. Ainsi pour les bourdons, l'île constitue un laboratoire évolutif naturel.

2. Matériel et méthode

2.1. Matériel biologique

2.1.1. Récolte des spécimens

Les spécimens corses ont été récoltés en Corse au cours de deux campagnes de collectes en juillet 2007 et en juin-juillet 2008. Le matériel a été collecté au moyen d'un filet traditionnel ou à l'aspirateur. Les régions où furent collectés les bourdons sont localisées sur la figure 10. La liste complète des stations de collecte en Corse est reprise dans les annexes 1 et 2.

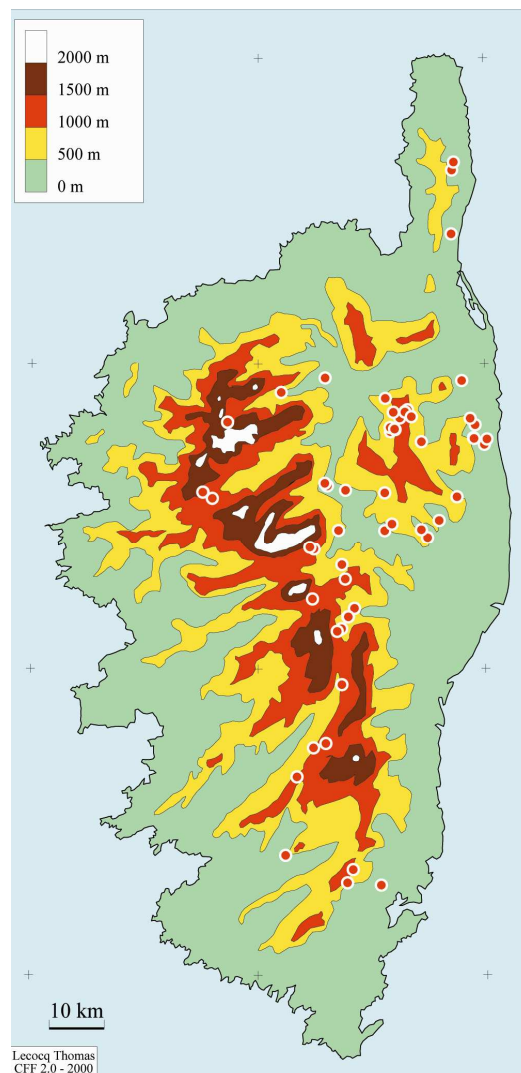


Figure 10. Carte indiquant les stations où les collectes ont été réalisées.

Les homologues continentaux ont été soit collectés pour le présent travail soit sont issus d'anciennes études. Pour rendre ce travail le plus complet possible, plusieurs taxons homologues des espèces corses ont été utilisés. Cependant *B. lucorum renardi*, *B. pascuorum melleofacies* n'ont pu être comparé qu'à une seule sous-espèce continentale. Les espèces, d'origine corse ou autres, collectées sont :

Bourdons corses

- *Bombus (Psithyrus) maxillosus italicus* (Grütte, 1940)
- *Bombus (Psithyrus) perezi* (Schulthess-Rechberg, 1886)
- *Bombus (Bombus) lucorum renardi* Radszkowski, 1884
- *Bombus (Bombus) terrestris xanthopus* Kriechbaumer, 1870
- *Bombus (Megabombus) hortorum jonghei* Rasmont, 1996
- *Bombus (Megabombus) ruderatus corsicola* Strand, 1917
- *Bombus (Thoracobombus) pascuorum melleofacies* Vogt, 1909
- *Bombus (Thoracobombus) pereziellus* (Skorikov, 1922)

Bourdons non-corses

- *Bombus (Psithyrus) barbutellus* (Kirby, 1802)
- *Bombus (Psithyrus) maxillosus maxillosus* Klug, 1817
- *Bombus (Psithyrus) vestalis vestalis* (Fourcroy, 1785)
- *Bombus (Bombus) lucorum lucorum* (L., 1761)
- *Bombus (Bombus) terrestris dalmatinus* Dalla Torre, 1882
- *Bombus (Bombus) terrestris terrestris* (L., 1758)
- *Bombus (Kallobombus) soroeensis* (Fabricius, 1793)
- *Bombus (Megabombus) argillaceus* (Scopoli, 1763)
- *Bombus (Megabombus) hortorum hortorum* (L., 1761)
- *Bombus (Megabombus) hortorum kussariensis* Pittioni, 1912
- *Bombus (Megabombus) ruderatus autumnalis* (Fabricius, 1793)
- *Bombus (Megabombus) ruderatus ruderatus* (Fabricius, 1775)
- *Bombus (Mendacibombus) mendax* Gerstaecker, 1869
- *Bombus (Mendacibombus) shaposnikovi* (Skorikov, 1910)
- *Bombus (Thoracobombus) bannitus liepetterseni* Löken, 1973
- *Bombus (Thoracobombus) muscorum* (L., 1758)
- *Bombus (Thoracobombus) pascuorum maculatus* Vogt, 1909

2.1.2. Systématique et détermination des spécimens

Les spécimens corses sont déterminés sur base de la clef des espèces et sous-espèces de bourdons de la Corse (Rasmont & Adamski, 1996) par, A. Coppée, A. Roelandts et T. Lecocq. Les identifications des spécimens corses ont été confirmées par P. Rasmont. Les taxons continentaux ont été déterminés par P. Rasmont, M. Terzo, A. Coppée, T. De Meulemeester, S. Iserbyt et T. Lecocq.

2.1.3. Nombre de spécimens corses collectés

Les 8 espèces corses ont pu être récoltées. Cependant, aucun mâle de *B. pascuorum melleofacies* ni de *B. pereziellus* ni de *B. hortorum jonghei* n'a pu être collecté. Les sécrétions labiales céphaliques de ces trois espèces ne seront donc pas analysées. Le tableau 4 détaille le nombre de spécimens corses collectés selon l'espèce et la caste.

Espèces	Reines		Ouvrières		Mâles	
	2007	2008	2007	2008	2007	2008
<i>B. lucorum renardi</i>	1	3	49	35	18	7
<i>B. ruderatus corsicola</i>	-	5	1	65	4	28
<i>B. maxillosus italicus</i>	-	-	-	-	2	1
<i>B. terrestris xanthopus</i>	6	5	45	50	48	19
<i>B. perezi</i>	-	1	-	-	34	19
<i>B. pereziellus</i>	-	-	6	-	-	-
<i>B. pascuorum melleofacies</i>	-	-	22	8	-	-
<i>B. hortorum jonghei</i>	-	-	-	6	-	-

Tableau 4. Nombre de spécimens récoltés en Corse en 2007 et 2008 selon leur espèce et leur caste.

2.2. Analyse des sécrétions labiales céphaliques

2.2.1. Origine des spécimens utilisés pour les analyses phéromonales

Les spécimens utilisés pour l'analyse phéromonale sont au nombre de 204. Certaines données sont issues de précédentes études sur les sécrétions labiales céphaliques de bourdons (Séché, 2005 ; Coppée *et al.*, 2008) Le détail de ces spécimens et leurs origines sont repris dans les tableaux 5 à 7. Dans ces tableaux, les codes à cotés de l'origine et de la date renvoient à la liste des stations (annexe 2)

Taxons	Individus	Origine et date	Récolteurs
<i>B. ruderatus corsicola</i>	COR1	Corse 2007 (COR19)	A. Coppée et T. Lecocq
	COR2	Corse 2007 (COR12)	
	COR3	Corse 2007 (COR20)	
	COR4	Corse 2007 (COR19)	
	COR5	Corse 2008 (COR25)	A. Roelandts et T. Lecocq
	COR6	Corse 2008 (COR36)	
	COR7	Corse 2008 (COR38)	
	COR8	Corse 2008 (COR39)	
	COR9	Corse 2008 (COR38)	
	COR10	Corse 2008 (COR38)	
	COR11	Corse 2008 (COR38)	
	COR12	Corse 2008 (COR38)	
	COR13	Corse 2008 (COR38)	
	COR14	Corse 2008 (COR39)	
	COR15	Corse 2008 (COR38)	
	COR16	Corse 2008 (COR39)	
	COR17	Corse 2008 (COR44)	
	COR18	Corse 2008 (COR47)	
	COR19	Corse 2008 (COR63)	
<i>B. ruderatus ruderatus</i>	RUD1	France 2004 (SA01)	A. Coppée, D. Michez, B. Namur, M. Podrecca, P. Rasmont et A. Seché
	RUD2	France 2004 (SA01)	
	RUD3	France 2004 (SA01)	
	RUD4	France 2004 (SA01)	
	RUD5	France 2004 (SA01)	
	RUD6	France 2004 (SA01)	
	RUD7	France 2004 (SA03)	
	RUD8	France 2004 (SA08)	
	RUD10	France 2004 (SA04)	
	RUD11	France 2004 (SA04)	
	RUD12	France 2004 (SA04)	
	RUD13	France 2004 (SA04)	
	RUD14	France 2004 (SA04)	
	RUD15	France 2004 (SA04)	
	RUD16	France 2004 (SA05)	
	RUD17	France 2004 (SA05)	
	RUD18	France 2004 (SA07)	
	RUD19	France 2004 (SA07)	
<i>B. ruderatus autumnalis</i>	AUT1	France 2004 (SA02)	A. Coppée, D. Michez, B. Namur, M. Podrecca, P. Rasmont et A. Seché
	AUT2	France 2004 (SA06)	
	AUT3	France 2004 (SA07)	
	AUT4	France 2004 (SA07)	
<i>B. argillaceus</i>	AGR1	Turquie 2002 (SA10)	M. Aytekin, Y. Barbier, H. Hines, P. Rasmont et M. Terzo
	AGR2	Turquie 2002 (SA11)	
	AGR3	Turquie 2002 (SA12)	
	AGR4	Turquie 2002 (SA13)	
	AGR5	Turquie 2002 (SA13)	
	AGR6	Turquie 2002 (SA14)	
	AGR7	Turquie 2002 (SA14)	
	AGR8	Turquie 2002 (SA15)	
	AGR9	Turquie 2002 (SA15)	
	AGR10	Turquie 2002 (SA16)	
	AGR11	Turquie 2002 (SA16)	
	AGR12	Turquie 2002 (SA16)	

Tableau 5. Tableau des *Megabombus* utilisés dans les analyses des sécrétions labiales céphaliques des mâles.

Taxons	Individus	Origine et date	Récolteurs
<i>B. maxillosus italicus</i>	ITA1	Corse 2007 (COR013)	A. Coppée et T. Lecocq
	ITA2	Corse 2007 (COR013)	
	ITA3	Corse 2008 (COR056)	A. Roelandts et T. Lecocq
<i>Bombus perezii</i>	PER1	Corse 2007(COR13)	A. Coppée et T. Lecocq
	PER2	Corse 2007(COR20)	
	PER3	Corse 2007(COR13)	
	PER4	Corse 2007(COR13)	
	PER5	Corse 2007(COR13)	
	PER6	Corse 2007(COR12)	
	PER7	Corse 2007(COR02)	
	PER8	Corse 2007(COR02)	
	PER9	Corse 2007(COR02)	
	PER10	Corse 2007(COR02)	
	PER11	Corse 2007(COR012)	
	PER12	Corse 2007(COR12)	
	PER13	Corse 2007(COR02)	
	PER14	Corse 2007(COR02)	
	PER15	Corse 2007(COR13)	
	PER16	Corse 2007(COR12)	
	PER17	Corse 2007(COR14)	
	PER18	Corse 2007(COR13)	
<i>B. vestalis vestalis</i>	VES1	France 2008 (PR051)	P. Rasmont
	VES2	France 2008 (PR051)	
	VES3	France 2008 (PR051)	
	VES4	France 2008 (PR051)	
	VES5	Danemark 2008 (PR070)	
<i>B. maxillosus maxillosus</i>	MAX1	Turquie 2007 (DT107)	T. De Meleumeester
	MAX2	Turquie 2007 (DT107)	
	MAX3	Turquie 2007 (DT107)	
	MAX4	France 2008 (PR023)	P. Rasmont
	MAX5	France 2008 (PR051)	
	MAX6	France 2008 (PR051)	
<i>B. barbutellus</i>	BAR1	Suède 2008 (PR070)	P. Rasmont

Tableau 6. Tableau des *Psithyrus* utilisés dans les analyses des sécrétions labiales céphaliques des mâles.

Taxons	Individus	Origine et date	Récolteurs
<i>B. terrestris xanthopus</i>	XAN1	Corse 2007 (COR013)	A. Coppée et T. Lecocq
	XAN2	Corse 2007 (COR013)	
	XAN3	Corse 2007 (COR013)	
	XAN4	Corse 2007 (COR013)	
	XAN5	Corse 2007 (COR013)	
	XAN6	Corse 2007 (COR014)	
	XAN7	Corse 2007 (COR015)	
	XAN8	Corse 2007 (COR019)	
	XAN9	Corse 2007 (COR020)	
	XAN10	Corse 2007 (COR020)	
	XAN11	Corse 2007 (COR020)	
	XAN12	Corse 2007 (COR020)	
	XAN13	Corse 2007 (COR020)	
	XAN14	Corse 2007 (COR020)	
	XAN15	Corse 2007 (COR020)	
	XAN16	Corse 2007 (COR020)	
	XAN17	Corse 2007 (COR020)	
	XAN18	Corse 2007 (COR020)	
	XAN19	Corse 2007 (COR020)	
	XAN20	Elevage de N. Raine	N. Raine
	XAN21		
	XAN22		
	XAN23		
	XAN24		
	XAN25		
	XAN26		
	XAN27		
	XAN28		
<i>B. lucorum renardi</i>	REN1	Corse 2007(COR13)	A. Coppée et T. Lecocq
	REN2	Corse 2007(COR13)	
	REN3	Corse 2007(COR13)	
	REN4	Corse 2007(COR13)	
	REN5	Corse 2007(COR16)	
	REN6	Corse 2007(COR20)	
	REN7	Corse 2007(COR13)	
	REN8	Corse 2007(COR19)	
	REN9	Corse 2007(COR13)	
	REN10	Corse 2007(COR13)	
	REN12	Corse 2007(COR02)	
	REN13	Corse 2007(COR13)	
	REN14	Corse 2007(COR20)	
	REN15	Corse 2007(COR20)	
	REN16	Corse 2007(COR16)	
	REN17	Corse 2007(COR13)	
	REN18	Corse 2007(COR20)	
<i>B. terrestris dalmatinus</i> (1 ^{ère} partie)	DA1	Colonie Biobest	-
	DA2		
	DA3		
	DA4		
	DA5		
	DA6		
	DA7		

Tableau 7. Tableau des *Bombus* s.s. utilisés dans les analyses des sécrétions labiales céphaliques des mâles (1^{ère} partie).

Taxons	Individus	Origine et date	Récolteurs
<i>B. terrestris dalmatinus</i> (2 ^{ème} partie)	DA8	Colonie Biobest	
	DA9		
	DA10		
	DA11		
	DA12		
	DA13		
	DA14		
	DA15		
	DA16		
	DA17		
	DA18		
	DA19		
	DA20		
<i>B. terrestris terrestris</i>	TER1	France (2004) (CA01)	A. Coppée
	TER2	France (2004) (CA01)	
	TER3	France (2004) (CA02)	
	TER4	France (2004) (CA02)	
	TER5	France (2004) (CA03)	
	TER6	France (2004) (CA02)	
	TER7	France (2004) (CA04)	
	TER8	France (2004) (CA04)	
	TER9	France (2004) (CA04)	
	TER10	France (2004) (CA04)	
	TER11	France (2004) (CA02)	
	TER12	France (2004) (CA04)	
	TER13	France (2004) (CA03)	
	TER14	France (2004) (CA04)	
	TER15	France (2004) (CA05)	
	TER16	France (2004) (CA06)	
	TER17	France (2004) (CA04)	
	TER18	France (2004) (CA04)	
	TER19	France (2004) (CA04)	
	TER20	France (2004) (CA03)	
	TER21	France (2004) (CA02)	
	TER22	France (2004) (CA04)	
	TER23	France (2004) (CA03)	
	TER24	France (2004) (CA04)	
	TER25	France (2004) (CA02)	
	TER26	France (2004) (CA02)	
	TER27	France (2004) (CA03)	
<i>B. lucorum lucorum</i> (1 ^{ère} partie)	LUC1	Elevage Biobest	-
	LUC2		
	LUC3		
	LUC4		
	LUC5		
	LUC6		
	LUC7		
	LUC8		
	LUC9		
	LUC10		
	LUC11		
	LUC12		
	LUC13		

Tableau 8. Tableau des *Bombus s.s.* utilisés dans les analyses des sécrétions labiales céphaliques des mâles (2^{ème} partie).

Taxons	Individus	Origine et date	Récolteurs
<i>B. lucorum lucorum</i> (2 ^{ème} partie)	LUC14	Elevage Biobest	-
	LUC15		
	LUC16		
	LUC17		
	LUC18		
	LUC19		
	LUC20		
	LUC21	Belgique (2008) (LT01)	T. Lecocq

Tableau 9. Tableau des *Bombus* s.s. utilisés dans les analyses des sécrétions labiales céphaliques des mâles (3^{ème} partie).

2.2.2. Dissection des glandes labiales céphaliques

Les mâles capturés sur le terrain sont sacrifiés par congélation à -18°C.

Ensuite, grâce à un scalpel, sous binoculaire, une incision verticale est pratiquée de haut en bas le long des yeux. Ceci libère l'accès aux glandes labiales céphaliques situées juste derrière les yeux. Celles-ci sont prélevées avec une fine pince et sont placées, par paire, dans 200 µl d'hexane (Terzo *et al.*, 2005).

Ce protocole n'a cependant été appliqué que sur les spécimens de 2007. Dans le cas de ceux de 2008, un protocole simplifié a été mis en place. Celui-ci est en fait, un retour au protocole employé par Svensson (1980). Dans celui-ci, c'est l'entièreté de la tête qui est plongée dans l'hexane. Cette méthode ne perturbe en rien les analyses car les composés cuticulaires sont plus lourds que les molécules des sécrétions labiales céphaliques. Ils sortiront donc bien après les molécules des sécrétions lors de l'analyse par GC-MS (De Meulemeester, com. pers.).

Les glandes dans l'hexane sont conservées 24h à température ambiante pour permettre aux composés de diffuser. Ensuite, le tout est placé à -40°C pour éviter la dénaturation des composés jusqu'au moment de l'analyse (Terzo *et al.*, 2005).

Le reste du corps est conservé dans l'éthanol absolu afin de permettre l'analyse phylogénétique. Les échantillons sont conservés à -40°C dans un congélateur.

2.2.3. Analyse chimique par GC-MS

La composition des sécrétions est analysée par chromatographie en phase gazeuse couplée à un spectromètre de masse (GC-MS) de marque Finnigan GC. Le spectromètre de masse employé est de type « ion trap ». La colonne du GC utilisée est une colonne apolaire DB-5ms (phase stationnaire constituée de 5%-phényl-méthylpolysiloxane), longue de 30m avec un diamètre intérieur de 0,25mm et une épaisseur de film de 0,25µm. Les analyses ont été effectuées à l'Institut de Chimie organique et de Biochimie de Prague (IOCB) en association avec l'équipe du Prof. I. Valterova.

La méthode utilisée est la suivante : l'injecteur est chauffé à une température de 220°C, ce qui permet la vaporisation de la solution injectée. 1 µl de la solution est injecté. Celle-ci est entraînée dans une colonne par un flux d'hélium (gaz propulseur). La vitesse d'injection du gaz est constante (50cm/sec). La colonne est à une température initiale de 70°C. Elle est maintenue à cette température pendant 2min. Ensuite, la température est augmentée de 10°C/min jusqu'à atteindre la température finale de 320°C. Celle-ci est maintenue pendant 5 min.

2.2.4. Analyses statistiques

2.2.4.1. Elaboration de la matrice de données

A partir des spectres de masse obtenus par GC-MS (fig. 11), le logiciel XcaliburTM (version 1.3) calcule l'intégrale de la surface de chaque pic du chromatogramme (Figure 12). Cette intégration est définie par plusieurs paramètres déterminés avant de débiter l'analyse (largeur minimale du pic, hauteur minimal du pic, etc.). Ces paramètres sont les suivants : Baseline window = 100 ; Area noise factor = 5 ; Peak noise factor = 10 ; Noise Method = INCOS Noise ; Min peak width = 3 ; Multiplet resolution = 10 ; Area tail extension = 5 ; Area scan window = 0.

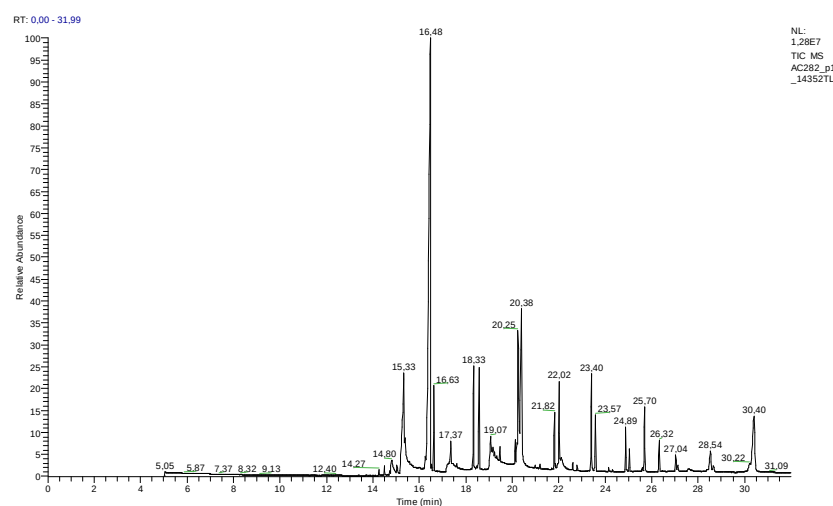


Figure 11. Chromatogramme de *Bombus ruderatus corsicola*

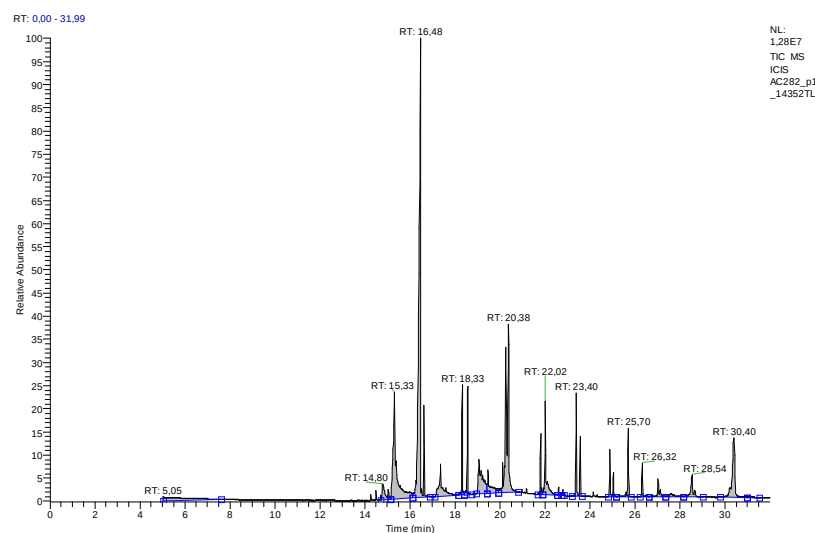


Figure 12. Chromatogramme de *Bombus ruderatus corsicola* après intégration des pics.

De cette intégration est extrait un tableau qui contient le temps de rétention (RT) et le pourcentage que représente l'aire de chaque pic par rapport à la surface totale des pics du chromatogramme (tab. 10).

AC281_p1_1453TL.RAW		
RT: 0,00 min - 31,99 min		
Nombre de pics détectés: 23		
Apex RT (min)	Aire	Aire relative (%)
5,05	5385427,22	3,87
6,58	2615676,14	1,88
14,73	668196,123	0,48
15,25	17088654,6	12,28
15,98	1352837,75	0,97
16,4	21683308,8	15,58
...	...	...
30,32	19225822	13,81

Tableau 10. Extrait du tableau brut issu du chromatogramme de *Bombus ruderatus corsicola*.
AC282 = le code de l'individu ; RT = Temps de rétention en minute. Apex RT en min = Temps
auquel le pic du composé sort du GS-MS; Aire = Aire sous le pic ; Aire relative en pourcent=
Pourcentage de l'aire sous le pic par rapport à l'aire totale sous tous les pics.

Avant d'unifier les résultats de tous les individus dans une seule matrice, on élimine les pics dont l'aire est inférieure à 0,05% de la surface totale du chromatogramme. Leur détection est en effet trop dépendante du bruit de fond.

Enfin, chaque pic est comparé au chromatogramme d'un individu de référence. Il est possible de déterminer si deux pics que l'on compare sont constitués du même composé ou non sur base du temps de rétention et du spectre de masse. Les composés sont ensuite déterminés avec l'aide du logiciel Xcalibur™ (version 1.3) et par comparaison avec les bibliothèques Nist (bibliothèque du concepteur de Xcalibur™), et Bombus2 (bibliothèque créée par M. Terzo qui contient les composés déjà identifiés chez les *Bombus*) via le logiciel NIST MS Search 2.0 (tab.11).

Au final, une matrice individus (en colonne) X composés (en ligne) est réalisée où sont rassemblés tous les individus, toutes espèces confondues. La taille de la matrice est de 245 individus X 202 composés. Les valeurs qui y sont rassemblées sont les pourcentages de l'aire de chaque pic par rapport à la surface totale des pics du chromatogramme.

		AC281_p1_1453TL.RAW			AC282_p1_14352TL.RAW		
Composés	MR	Apex RT (min)	Aire relative (%)	%Area	Apex RT (min)	Aire	Aire relative (%)
Heptadécène	238	14,3	41978,00	0,03	-	0,00	0,00
Heptadécane	240	14,53	0,00	0,00	14,5	497922	0,19
2,3 dihydrofarnésol	224	14,73	668196,12	0,48	14,8	4409675	1,75
Farnésol	222	14,93	3566353,00	2,58	-	0,00	0,00
Farnésal	220	15,03	771091,00	0,56	15,03	602678	0,23
Acide tétradécénoïque	226	15,25	17088654,60	12,36	15,33	29697559,4	11,81
Nonadécène	266	16,4	21683308,80	15,69	16,48	78942349,9	31,39
...	...	...	...	...	...	...	...

Tableau 11. Extrait du tableau de déterminations de 2 *Bombus ruderatus corsicola*.

AC282 et AC281 = Code des individus ; MR = Masse du composé ; Composés = Nom du composé identifié ; Apex RT en min = Temps auquel le pic du composé sort du GS-MS; Aire = Aire sous le pic ; Aire relative en pourcent= Pourcentage de l'aire sous le pic par rapport à l'aire totale sous tous les pics.

2.2.4.2. Analyse en composante principale (ACP)

Une analyse en composantes principales (ACP) est réalisée sur le seul sous-genre *Megabombus* sur base de la matrice décrite ci-dessus. Le but est de voir s'il est possible de différencier les taxons corses de leur(s) homologue(s) continentaux. Cette méthode a été choisie en se basant sur la comparaison des techniques d'ordination dans la taxonomie numérique présentée par Thorpe (1980).

La matrice obtenue est standardisée en ligne par composé à l'aide du logiciel NTSys. Cela minimise la variation d'un composé entre tous les individus. Cette matrice standardisée est ensuite transformée (log -1). Sur cette nouvelle matrice standardisée et transformée une matrice de corrélation est calculée avant de réaliser l'ACP proprement dite.

2.2.4.3. Analyse en coordonnée principale (PCoordA)

Chez les autres ce sous-genres, il n'a pas été possible de réaliser une ACP (Principal Component Analysis ou Analyse en Composante principale) classique. En effet, chez les sous-genres *Bombus* et *Psithyrus*, les matrices contiennent plus de variables que de cas, ce qui rend impossible l'utilisation de l'ACP telle quelle. La solution est donc de travailler en PCoordA (Principal Coordinate Analyse ou Analyse en Coordonnée Principale) sur la matrice de corrélation entre bourdons (Legendre & Legendre, 1984) en partant de la matrice avec les données phéromonales standardisées et transformées.

2.2.4.4. Dendrogramme

Un dendrogramme est également réalisé sur base de la matrice de corrélation (standardisée et transformée comme pour les ACP) de tous les spécimens. Le lien utilisé est un UPGMA. Afin d'identifier les composés caractéristiques de chaque groupe identifié, la méthode IndVal est utilisée. La méthode tient compte de la proportion moyenne de chaque composé dans un groupe de spécimens (A_{ij}) et de la fréquence relative des composés dans ce groupe de spécimens (B_{ij}). Cet indice peut s'apparenter à un indice de spécificité d'un composé pour un groupe de spécimens donné. L'indice IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997) se calcule de la manière suivante:

$$\text{IndVal} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$

Avec: A_{ij} : $[\text{ij}] / [\text{j}]$.

B_{ij} : $\text{Occij} / \text{Occ.j}$

2.3. Analyses génétiques

2.3.1. Echantillonnage des taxons

Les individus utilisés ont été collectés en Corse ou sur le continent lors de diverses campagnes de récoltes ou sont issus d'élevages. Ces taxons corses et leurs homologues continentaux constituent l'« *ingroup* » ; ils ont été soit conservés en alcool (éthanol 95%) soit épinglés. Il s'agissait soit de mâles, soit de femelles. Les spécimens sont repris dans les tableaux 12 à 16. Le code entre parenthèse après l'origine renvoie à la liste des stations (annexe 1 et 2).

Les taxons suivants ont été utilisés comme *outgroup* : *Bombus soroeensis*, *Bombus shaposnikovi* et *Bombus mendax*. Ceux-ci ont été choisis sur base de leur position basale dans la phylogénie de Cameron *et al.* (2007). Ces taxons ont permis d'enraciner nos arbres phylogénétiques.

Taxons	Individus	Origine et date	Sexe	EF1α	COI
<i>B. ruderatus corsicola</i>	COR1	Corse 2008 (COR45)	M	-	-
	COR3	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	COR4	Corse 2007 (COR19)	M	-	-
	COR5	Corse 2008 (COR36)	M	-	-
	COR6	Corse 2008 (COR38)	F	-	-
	COR7	Corse 2008 (COR39)	M	-	-
	COR8	Corse 2008 (COR38)	M	-	-
	COR9	Corse 2008 (COR39)	M	-	-
<i>B. ruderatus ruderatus</i>	RUD1	France 2004 (SA03)	M	-	-
	RUD2	France 2004 (SA05)	M	-	-
	RUD3	France 2004 (SA01)	M	-	-
	RUD4	France 2004 (SA01)	M	-	-
	RUD5	France 2004 (SA04)	M	-	-
<i>B. ruderatus autumnalis</i>	AUT1	France 2004 (SA07)	M	-	-
	AUT2	France 2004 (SA07)	M	-	-
	AUT3	France 2004 (SA06)	M	-	-
	AUT4	France 2004 (SA02)	M	-	-
	AUT5	France 2004 (PR050)	M	-	-
<i>B. argillaceus</i>	ARG1	-	-	-	AF066981
	ARG2	-	-	DQ788150	-
<i>B. hortorum hortorum</i>	HOR1	Suède 2008 (PR075)	M	-	-
	HOR2	Suède 2008 (PR075)	M	-	-
	HOR3	Suède 2008 (PR075)	M	-	-
	HOR4	Belgique 2008 (TL)	M	-	-
	HOR5	Belgique 2008 (TL)	M	-	-
	HOR6	Belgique 2008 (TL)	M	-	-
	HOR7	-	-	DQ788200	-
	HOR8	Denmarck	-	-	AY181105
	HOR9	France	-	-	AY181105
	HOR10	Denmarck	-	-	AY181104
<i>B. hortorum jonghei</i>	JON1	Corse 2008 (COR42)	F	-	-
	JON2	Corse 2008 (COR42)	F	-	-
	JON3	Corse 2008 (COR48)	F	-	-
	JON4	Corse 2008 (COR35)	F	-	-
<i>B. gerstaeckeri</i>	GER1	-	-	DQ788195	-
<i>B. sushkini</i>	SUS1	-	-	AF492921	-
	SUS2	-	-	-	AF385809
<i>B. portchinsky</i>	POR1	-	-	DQ788259	-
<i>B. religiosus</i>	REL1	-	-	DQ788264	-

Tableau 12. Tableau des *Megabombus* utilisés dans les analyses phylogénétiques. Dans la colonne origine les codes indiqués entre parenthèses renvoient à la liste des stations dans l'annexe 1.

Taxons	Individus	Origine et date	Sexe	EF1α	COI
<i>B. vestalis vestalis</i>	VES1	France 2008 (PR054)	M	-	-
	VES2	France 2008 (PR054)	M	-	-
	VES3	France 2008 (PR054)	M	-	-
	VES4	France 2008 (PR054)	M	-	-
	VES5	Danemark 2008 (PR070)	M	-	-
	VES6	-	-	DQ788297	-
	VES7	-	-	-	L26578
<i>B. perezi</i>	PER1	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	PER2	Corse 2007 (COR55)	M	-	-
	PER3	Corse 2007 (COR55)	M	-	-
	PER4	Corse 2007 (COR55)	M	-	-
	PER5	Corse 2007 (COR55)	M	-	-
	PER6	Corse 2007 (COR02)	M	-	-
	PER7	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	PER8	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	PER9	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	PER10	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	PER11	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	PER12	Corse 2007 (COR12)	M	-	-
	PER13	Corse 2007 (COR13)	M	-	-
	2PER14	Corse 2007 (COR14)	M	-	-
<i>B. suckleyi</i>	SUC1	-	-	DQ788282	-
<i>B. bohemicus</i>	BOH1	France 2007 (N78)	M	-	-
	BOH2	France 2007 (N78)	M	-	-
	BOH3	France 2007 (N73)	M	-	-
	BOH4	Suède 2008 (PR075)	M	-	-
	BOH5	France 2007 (N78)	M	-	-
	BOH6	France 2007 (N73)	M	-	-
<i>B. ashtoni</i>	ASH1	-	-	AF492924	-
<i>B. maxillosus italicus</i>	ITA1	Corse 2007 (COR13)	M	-	-
	ITA2	Corse 2008 (COR55)	M	-	-
	ITA3	Corse 2008 (COR56)	M	-	-
<i>B. maxillosus maxillosus</i>	MAX1	Turquie 2007 (DT107)	M	-	-
	MAX2	Turquie 2007 (DT107)	M	-	-
	MAX3	Turquie 2007 (DT107)	M	-	-
	MAX4	France 2008 (PR023)	M	-	-
	MAX5	France 2008 (PR051)	M	-	-
	MAX6	France 2008 (PR051)	M	-	-
	MAX7	-	-	DQ788227	-
<i>B. barbutellus</i>	BAR1	Turquie 2008 (DT112)	F	-	-
	BAR2	Suède 2008 (PR074)	M	-	-
	BAR3	Turquie 2008 (DT112)	M	-	-
<i>B. norvegicus</i>	NOR1	-	-	DQ788246	-
	NOR2	-	-	-	AF279577

Tableau 14. Tableau des *Psithyrus* utilisés dans les analyses phylogénétiques. Dans la colonne origine les codes indiqués entre parenthèses renvoient à la liste des stations dans l'annexe 1.

Taxons	Individus	Origine et date	Sexe	EF1 α	COI
<i>B. terrestris xanthopus</i>	XAN1	Corse 2007 (COR)	M	-	-
	XAN2	Corse 2007 (COR)	M	-	-
	XAN3	Corse 2007 (COR)	M	-	-
	XAN4	Corse 2007 (COR13)	M	-	-
	XAN5	Corse 2007 (COR13)	M	-	-
	XAN6	Corse 2007 (COR14)	M	-	-
	XAN7	Corse 2007 (COR15)	M	-	-
	XAN8	Corse 2007 (COR19)	M	-	-
	XAN9	Corse 2007 (COR20)	M	-	-
<i>B. terrestris sassaricus</i>	SAS1	Elevage N. Raine 2004	M	-	-
	SAS2	Elevage N. Raine 2004	M	-	-
	SAS3	Elevage N. Raine 2004	M	-	-
	SAS4	Elevage N. Raine 2004	M	-	-
	SAS5	Elevage N. Raine 2004	M	-	-
<i>B. terrestris dalmatinus</i>	DAL1	Elevage 2004	M	-	-
	DAL2	Elevage 2004	M	-	-
	DAL3	Elevage 2004	M	-	-
<i>B. terrestris terrestris</i>	TER1	France 2004 (CA01)	M	-	-
	TER2	France 2004 (CA01)	M	-	-
	TER3	France 2004 (CA02)	M	-	-
	TER4	France 2004 (CA02)	M	-	-
	TER5	Suède 2008 (PR074)	M	-	-
	TER6	Belgique 2007 (CA03)	M	-	-
	TER7	Belgique 2007 (CA073)	M	-	-
<i>B. terrestris lusitanicus</i>	LUS1	France 2001 (S101Q40)	M	-	-
	LUS2	France 2001 (MT31)	M	-	-
<i>B. lucorum renardi</i>	REN1	Corse 2007 (COR)	M	-	-
	REN2	Corse 2007 (COR)	M	-	-
	REN3	Corse 2007 (COR)	M	-	-
	REN4	Corse 2007 (COR13)	M	-	-
	REN5	Corse 2007 (COR13)	M	-	-
	REN6	Corse 2007 (COR14)	M	-	-
	REN7	Corse 2007 (COR14)	M	-	-
<i>B. lucorum lucorum</i>	LUC1	Elevage Biobest	M	-	-
	LUC2	Elevage Biobest	M	-	-
	LUC3	Elevage Biobest	M	-	-
	LUC4	Elevage Biobest	M	-	-
	LUC5	Elevage Biobest	M	-	-
	LUC6	Suède 2007 (PR074)	M	-	-
	LUC7	-	-	DQ78825	-
	LUC8	Denmarck	-	-	AY181121
	LUC9	Norvège	-	-	AY181120
	LUC10	Autriche	-	-	AY181119
	LUC11	Suisse	-	-	AY181118
	LUC12	Ecosse	-	-	AY181117
<i>B. affinis</i>	AFF1	-	-	DQ788144	-
<i>B. franklini</i>	FRA1	-	-	EF032366	-
	FRA2	-	-	-	AY694097
<i>B. occidentalis</i>	OCC1	-	-	DQ788248	-
	OCC2	-	-	-	AY159310
<i>B. ignitus</i>	IGN1	-	-	DQ788207	-
	IGN2	-	-	-	AF279494
<i>B. hypocrita</i>	HYP1	-	-	DQ788206	-
	HYP2	-	-	-	AF279491

Tableau 13. Tableau des *Bombus* s.s. utilisés dans les analyses phylogénétiques. Dans la colonne origine les codes indiqués entre parenthèses renvoient à la liste des stations dans l'annexe 1.

Taxons	Individus	Origine et date	Sexe	EF1 α	COI
<i>B. muscorum</i>	MUS1	France 2008 ()	F	-	-
	MUS2	France 2008 ()	F	-	-
<i>B. bannitus liepetterseni</i>	BAN1	Norvège 2008 (PR126)	M	-	-
	BAN2	Norvège 2008 (PR126)	M	-	-
	BAN3	Norvège 2008 (PR126)	M	-	-
<i>B. pereziellus</i>	PERE1	Corse 2007 (COR20)	F	-	-
	PERE2	Corse 2007 (COR05)	F	-	-
	PERE3	Corse 2007 (COR05)	F	-	-
	PERE4	Corse 2007 (COR19)	F	-	-
	PERE5	Corse 2007 (COR19)	F	-	-
<i>B. pascuroum melleofacies</i>	MEL1	Corse 2008 (COR39)	F	-	-
	MEL2	Corse 2008 (COR51)	F	-	-
<i>B. pascuroum intermedius</i>	INT1	France 2008 (PR005)	F	-	-
	INT2	France 2008 (PR005)	F	-	-
<i>B. honshuensis</i>	HON1	-	-	AF492962	-
	HON2	-	-	-	AF279556
<i>B. remotus</i>	REM1	-	-	DQ788265	-
<i>B. filchnerae</i>	FIL1	-	-	DQ788188	-
<i>B. zonatus</i>	ZON1	-	-	DQ788306	-

Tableau 15. Tableau des *Thoracobombus* utilisés dans les analyses phylogénétiques. Dans la colonne origine les codes indiqués entre parenthèses renvoient à la liste des stations dans l'annexe 1.

Taxons	Individus	Origine et date	Sexe	EF1 α	COI
<i>B. soroeensis</i>	SOR1	France 2007 (N92)	M	-	-
	SOR2	France 2007 (N92)	M	-	-
	SOR3	France 2007 (N91)	M	-	-
	SOR4	France 2007 (N91)	M	-	-
<i>B. mendax</i>	MEN1	France 2006 (DT65)	M	-	-
	MEN2	France 2006 (DT60)	M	-	-
<i>B. shaphosnikovi</i>	SHA1	Turquie 2007 (DT119)	M	-	-
	SHA2	Turquie 2007 (DT119)	M	-	-
<i>B. wurflenii</i>	WUR1	Turquie 2007 (DT199)	M	-	-

Tableau 16. Tableau des *outgroups* utilisés dans les analyses phylogénétiques. Dans la colonne origine les codes indiqués entre parenthèses renvoient à la liste des stations dans l'annexe 1.

Les extractions, purifications et séquençages d'ADN ont été réalisés au Département d'Entomologie de l'université de Cornell à Ithaca (USA) par D. Michez.

D'autres séquences issues de Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) ont été utilisées. Les numéros d'accès de celle-ci sont repris dans les colonnes EF-1 α et COI des tableaux 12 à 16. L'utilisation de ces taxons sert soit à compléter l'échantillonnage des taxons continentaux soit à inclure des taxons proches de ceux étudiés. Dans ce dernier cas, l'idée est de voir si un taxon continental est plus proche d'une autre espèce que de son homologue corse. Si un tel cas de figure existait, le statut conspécifique du taxon corse et continental s'en trouverait sans aucun doute

faux. Il faut également noter que la longueur des séquences Genbank est plus courte que celles séquencées dans le présent travail. Les longueurs des différentes séquences seront détaillées par la suite.

2.3.2. Analyses moléculaires

Deux gènes ont été amplifiés :

- Cytochrome oxydase I (COI) : est un gène mitochondrial impliqué dans la chaîne respiratoire mitochondriale. L'intérêt d'utiliser un gène mitochondrial vient de son taux de mutation très élevé et très rapide. Ses caractéristiques autorisent son utilisation dans des comparaisons génétiques et des reconstitutions phylogénétiques entre taxons proches, et même au niveau intraspécifiques (Boursot & Bonhomme, 1986). Ce gène a déjà été employé pour définir, par exemple, la phylogénie des abeilles du genre *Lasioglossum* (Danforth, 1999) et surtout les différences génétiques entre des populations insulaires et continentales de *Bombus terrestris* (Estoup *et al.*, 1996).
- Facteur d'élongation 1 α (EF-1 α): est un gène nucléaire impliqué dans la prise en charge par les ribosomes et la liaison à ceux-ci de l'ARN pendant la traduction. L'intérêt dans la présente étude d'utiliser un gène nucléaire (avec un taux de mutation faible) est de retrouver les sous-genres de bourdons (Cameron *et al.*, 2007) . En effet, un gène mitochondrial pourrait être si variable que des espèces d'un même sous-genre risqueraient de ne plus former un groupe monophylétique. L'utilisation d'un gène nucléaire permettrait de mieux supporter les grands groupes formés par nos individus et de rassembler les individus d'un même sous-genre. Ce gène a déjà été utilisé pour établir les relations entre les groupes d'insectes jusqu'au niveau générique et aux niveaux subgénériques (Simon *et al.*, 1994) par exemple chez les trichoptères (Kjer, 2001), chez les coléoptères (Jordal, 2002), chez les aptérygotes (Carapelli, 2000) ou encore chez les bourdons (Cameron *et al.*, 2007 ; Hines, 2008).

2.3.2.1. Extraction de l'ADN

L'extraction de l'ADN est effectuée à l'aide du kit de purification « QIAquick PCR ». Le protocole est basé sur celui du fabricant mais légèrement modifié pour être applicable aux bourdons :

- Placer la patte de l'individu dans 180µl de Buffer ATL et la broyer.
- Ajouter de 20µl de protéinase K dans l'échantillon. Vortexer toutes les 1/2h et incubé à 55°C pendant 2h.
- Ajouter de 200µl de Buffer AL et vortexer.
- Ajouter de 200µl d'éthanol 100% et vortexer à nouveau.
- Placer la mixture obtenue dans le DNeasy Mini spin column placé dans un tube de 2ml. Centrifuger à 6000 x g (8000 rpm) pendant 1mn. Jeter le filtrat et le tube de 2ml.
- Placer le DNeasy Mini spin column dans un nouveau tube de 2ml, ajouter 500µl de buffer AW1, et centrifuger pendant 3min à 20000 x g (14000 rpm) pour sécher la DNeasy membrane. Jeter le filtrat et le tube de 2ml.
- Placer le DNeasy Mini spin column dans un tube de micro-centrifugation, et ajouter 200µl de buffer AE directement sur la DNeasy membrane. Incuber à température ambiante pendant 1min, et puis centrifuger pendant 1min à 6000 x g (8000 rpm) pour éluer. L'ADN est au fond du tube.

2.3.2.2. PCR

Pour amplifier l'ADN purifié, les PCR sont réalisées avec les primers spécifiques aux gènes d'intérêt cités plus haut.

- Les primers utilisés pour COI sont ceux employés par Danforth (1999) :
Jerry 5'-CCA CAT TTA TTT TGA TTT TTT GG-3'
Pat 5'-TCC AAT GCA CTA ATC TGC CAT ATT A-3'
- Les primers utilisés pour EF1α sont ceux employés par Hines *et al.* (2006) :
F2-ForH (5'-GGRCAYAGAGATTTTCATCAAGAAC-3')
F2-RevH2 (5'-TTGCAAAGCTTCRKGATGCATTT-3')

Les paramètres de PCR appliqués dépendent du gène considéré:

- COI : 94°C/4min ; 94°C/1min ; 51°C/1min ; 72°C/1min 15sec. 35 cycles.
- EF1α : 94°C/4min ; 94°C/1min ; 54°C/1min ; 72°C/1min 30sec. 35 cycles.

2.3.2.3. Séquençage

Le séquençage a été réalisé sur un séquenceur automatique 3730 DNA Analyser (Applied Biosystems, Foster City, CA).

2.3.3. Alignement et analyse de phylogénie moléculaire

Les séquences issues du séquenceur ont été vérifiées à l'aide du logiciel CodonCode Aligner 3.0.1. Afin de vérifier que l'ADN séquencé est bien celui des bourdons analysés, une vérification avec BLAST 2.2.20 (Zhang *et al.*, 2000, <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) a été effectuée pour chaque séquence en les comparant aux séquences Genbank. L'alignement entre tous les individus a ensuite été réalisé avec MAFFT ver.6. (Kato *et al.*, 2002). Cet alignement a été vérifié avec le logiciel Mesquite 2.6. (build 486) (Maddison & Maddison, 2007).

Après ces vérifications et après avoir écarté les échantillons mal séquencés (pollution, problème de PCR,...), 110 individus ont été séquencés pour COI et 125 pour EF-1 α . 24 individus n'ont pu être séquencés pour COI et 12 individus pour EF-1 α . Cependant, le séquençage a pu être réalisé pour au moins deux individus de chaque taxon pour chaque gène.

Les tailles de séquences obtenues sont :

- COI : 849 paires de base
- EF-1 α : 786 paires de base

En ajoutant les données venant de Genbank, le nombre de séquences utilisées dans les analyses phylogénétiques se monte à 129 individus pour COI et 145 pour EF-1 α . Cependant les séquences venant de Genbank s'avèrent plus courtes que celles du présent travail :

- COI : 118 ou 400 ou 574 paires de bases
- EF-1 α : 740 paires de bases

Les analyses de phylogénie moléculaires ont été réalisées avec PAUP 4.0d100 (Swofford 2002) et RAxML-VI-HPC (7.0.4) (Stamatakis, 2006).

Les premières analyses ont été effectuées en utilisant le maximum de parcimonie (MP). Pour ce faire, une recherche heuristique (*sequence addition : simple*) utilisant le *tree bisection reconnection branch swapping* (TBR) a été réalisée. Seuls les meilleurs arbres ont été sauvés. Les arbres obtenus sont résumés en un arbre de consensus par un consensus à la majorité 50%. Dans ces analyses, les gaps ont été

considérés comme 5^{ème} état. Les caractères invariables ont également été utilisés dans l'analyse. Enfin, les valeurs de bootstrap des branches ont été calculées (10000 répliques, recherche heuristique).

Ces analyses sont pratiquées pour différentes matrices de données :

- EF-1 α seul avec l'entièreté des séquences (analyse A).
- COI seul avec l'entièreté des séquences (analyse B).
- COI seul en n'utilisant que les 400 pb communes à tous les individus (analyse C). Ce nombre de paires de bases est la longueur des séquences les plus courtes venant de Genbank (une seule séquence est plus courte, il s'agit de *B.argillaceus* (180pb)). Le but de cette analyse est de voir si la différence de longueur entre les séquences Genbank et les séquences de ce travail influence les résultats phylogénétiques.
- COI et EF-1 α groupés avec l'entièreté des séquences (analyse D).

Au final, étant donné que les meilleurs résultats ont été obtenus avec COI seul en incluant l'entièreté des séquences, c'est cette configuration qui a été utilisée dans les analyses phylogénétiques. De plus, sa capacité élevée de résolution des espèces en fait le meilleur outil pour répondre aux questions du présent travail. Les résultats obtenus avec les diverses matrices seront détaillés par un tableau dans la partie résultats.

Pour le maximum de vraisemblance (MV), seul COI avec l'entièreté des séquences a été utilisé. En effet, le MP a permis de sélectionner COI comme la meilleure combinaison pour répondre aux questions de ce travail. Le modèle de substitution nucléotidique a été déterminé grâce à ModelTest Server 1.0 (Posada, 2006 ; http://darwin.uvigo.es/software/modeltest_server.html). Le modèle évolutif déterminé par ModelTest Server 1.0 est le GTR+I+G. L'analyse en MV a été effectuée avec PAUP 4.0d100. Cependant il n'a pas été possible de calculer les *bootstraps* avec celui-ci pour cause de problème informatique. L'analyse en MV a donc été refaite avec RAxML-VI-HPC (GTR+I+G) tournant sur le serveur de CIPRES project au Supercomputer Center de San Diego (Stamatakis *et al.*, 2008 ; www.phylo.org/sub_sections/portal/). Les valeurs de *Rapid bootstrap* ont été calculées par ce même logiciel (1000 répliques). La topologie des arbres obtenus avec ces deux logiciels est identique.

3. Résultats

3.1. Analyse des sécrétions labiales céphaliques

3.1.1. Chromatogrammes et identification des composés des sécrétions labiales céphaliques des différentes espèces

Grâce à l'analyse par GC-MS et à des études précédentes sur les sécrétions labiales céphaliques des bourdons, les chromatogrammes de 245 individus (17 taxons) ont été obtenus. Sur base de ces spectres, la composition des sécrétions a été décrite pour tous les taxons analysés. Toutes espèces confondues, 202 composés ont été détectés. Les chromatogrammes représentatifs et les tableaux d'indentification des composés présents dans les sécrétions labiales céphaliques sont détaillés par groupe d'espèces (corses et homologues) ci-dessous.

3.1.1.1. *B. ruderatus corsicola* et ses homologues

Les chromatogrammes de *B. ruderatus corsicola* et de ses homologues potentiels semblent assez similaires de prime abord (fig. 13). 39 composés ont été identifiés chez *Bombus ruderatus corsicola* (tab. 17). Les temps de rétentions repris dans le tableau sont ceux d'un individu représentatif du taxon corse. Sur ces 39 composés, 21 composés sont communs aux *B. ruderatus ruderatus*, *B. ruderatus autumnalis* et *B. argillaceus*. Chez tous, le nonadécène constitue le composé majeur (entre 49% et 85% de l'aire totale sous les pics).

Par rapport aux autres taxons, *B. ruderatus corsicola* présente 11 composés propres (tab. 17). Tous les *B. ruderatus corsicola* possèdent également, l'hexacosane qui ne se retrouve que chez un seul *B. ruderatus ruderatus*. L'acide adécénoïque bis-propyle n'existe que chez les *B. ruderatus corsicola* et *B. argillaceus*. A l'inverse, le farnésal 2 est propre aux trois *B. ruderatus*. Le farnésal 1 et le farnésol ne sont quasi présents que chez les *B. ruderatus ruderatus* et *B. ruderatus autumnalis*. Seul un *B. ruderatus corsicola* possède ces deux composés et deux autres *B. ruderatus corsicola* présentent respectivement soit le farnésal 1 soit le farnésol. Enfin 2 composés sont totalement absents chez *B. ruderatus corsicola* et sont présents chez tous les autres taxons : l'octadécène et l'octadécane.

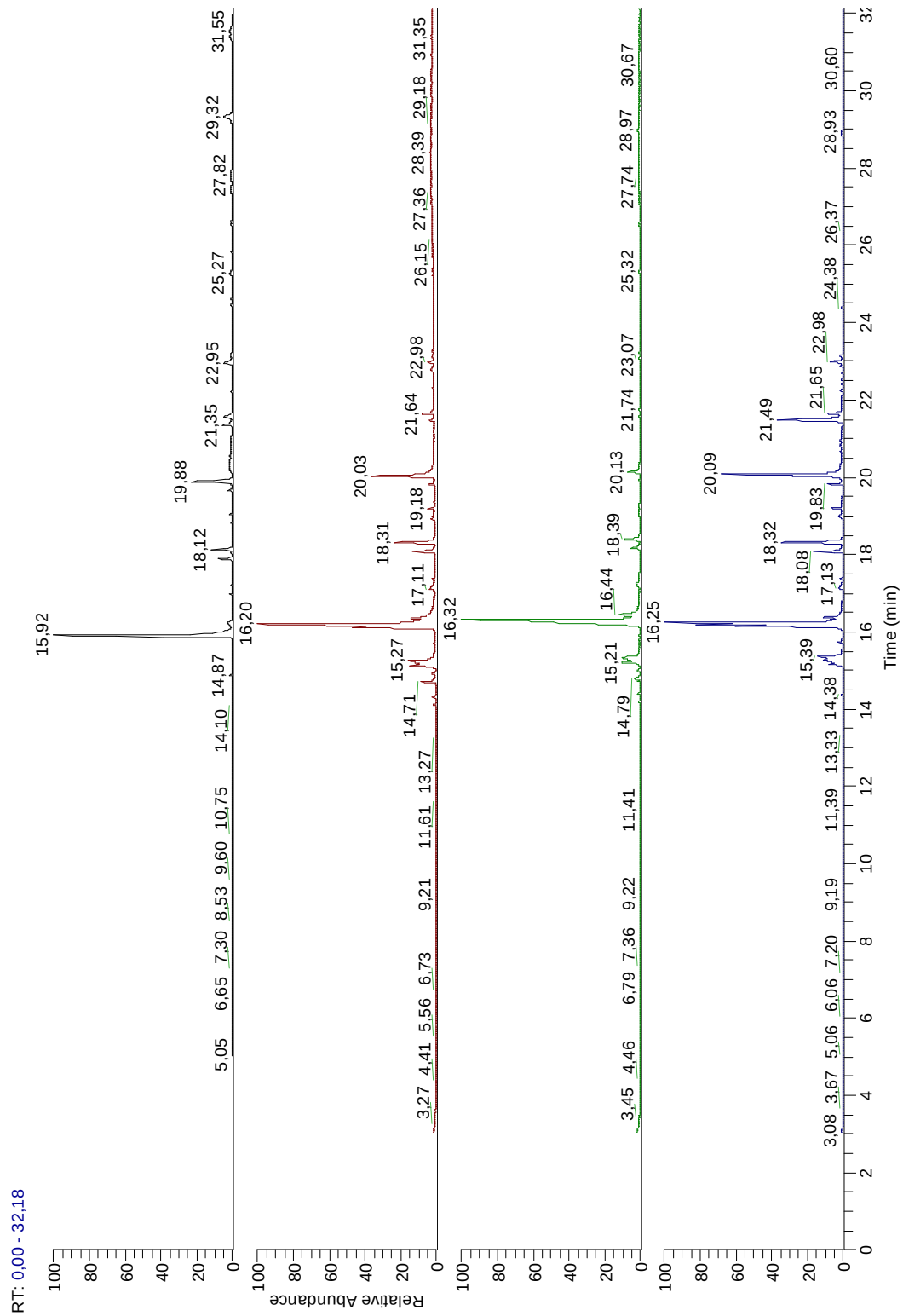


Figure 13. Chromatogrammes des sécrétions d'un spécimen de *Bombus ruderatus corsicola* (en noir) et de trois homologues continentaux potentiels (*B.ruderatus autumnalis* (en rouge), *B.ruderatus ruderatus* (en vert) et *B.argillaceus* (en bleu)).

Apex RT	Composés	<i>B. ruderatus corsicola</i> n = 19			<i>B. ruderatus ruderatus</i> n = 19			<i>B. ruderatus autumnalis</i> n = 4			<i>B. argillaceus</i> n = 12		
		Q1 (%)	MED (%)	Q3 (%)	Q1 (%)	MED (%)	Q3 (%)	Q1 (%)	MED (%)	Q3 (%)	Q1 (%)	MED (%)	Q3 (%)
14,27	Heptadécène	0,06	0,09	0,16	0,16	0,26	0,33	0,21	0,24	0,29	0,05	0,08	0,10
14,5	Heptadécane	0,15	0,22	0,28	0,29	0,39	0,47	0,35	0,40	0,43	0,14	0,16	0,19
15,03	Farnésal_1	0,00	0,00	0,00	0,08	0,21	0,35	0,17	0,24	0,35	0,00	0,00	0,00
14,93	Farnésol	0,00	0,00	0,00	1,39	2,41	3,34	2,48	3,80	4,94	0,00	0,00	0,00
15,58	Farnésal_2	0,01	0,09	0,28	0,47	0,66	0,89	0,60	0,70	0,83	0,00	0,00	0,00
15,19	Octadécène	0,00	0,00	0,00	2,71	3,26	5,01	1,77	2,06	2,43	1,42	1,95	2,73
15,31	Octadécane	0,00	0,00	0,00	0,00	0,21	0,38	0,08	0,21	0,43	0,14	0,29	0,33
15,33	Acide tetradécénoïque+éthyltetradécénate	0,64	0,83	1,18	0,05	4,05	7,19	1,43	4,00	8,12	2,61	5,43	6,30
16,48	Nonadécène	49,55	54,35	57,58	57,07	61,49	68,48	62,90	65,82	66,73	51,72	77,88	85,30
16,62	Nonadécane	0,04	2,84	3,36	4,01	5,19	5,91	3,49	3,57	4,10	2,33	2,77	3,06
17,37	Henicosène	0,34	0,39	0,64	2,19	3,06	3,75	2,56	3,01	3,47	0,83	1,03	2,62
17,6	Henicosane	0,08	0,13	0,25	5,06	5,51	6,59	4,28	5,19	5,73	1,46	2,28	5,03
18,33	Icosène	2,00	2,22	2,50	1,08	1,66	2,04	2,27	2,35	2,46	0,27	0,55	1,01
18,58	Icosane	3,01	4,06	5,08	0,20	0,26	0,35	0,24	0,29	0,34	0,03	0,05	0,14
19,07	Docosène	0,09	0,16	0,39	0,30	0,70	1,72	0,92	1,22	1,46	0,03	0,41	0,73
19,22	Docosane	0,25	0,28	0,31	0,32	0,41	0,62	0,38	0,47	0,53	0,01	0,04	0,55
20,13	Tricosène	0,30	0,41	0,50	0,13	0,22	0,49	0,25	0,33	0,36	0,03	0,07	0,83
20,38	Tricosane	7,90	8,15	11,72	3,00	4,20	5,99	4,90	5,90	6,11	0,61	1,33	13,55
20,24	Octadécénol	0,00	0,00	0,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
21,08	Tetracosène	0,00	0,01	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
21,18	U1	0,40	1,08	1,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
21,82	Pentacosène	1,10	1,34	1,55	0,12	0,17	0,39	0,28	0,37	0,45	0,18	0,39	6,02
22,02	Pentacosane	2,17	2,47	2,84	0,19	0,32	0,45	0,23	0,35	0,45	0,04	0,15	2,04
22,62	Hexacosène	0,15	0,19	0,29	0,01	0,02	0,06	0,02	0,04	0,06	0,00	0,06	0,17
22,8	Hexacosane	0,07	0,10	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
23,4	Heptacosène	3,21	4,38	5,63	0,23	0,32	0,45	0,29	0,31	0,34	0,07	0,19	1,45
23,57	Heptacosane	0,74	1,23	1,64	0,10	0,17	0,27	0,09	0,10	0,12	0,00	0,03	0,36
24,15	Octacosène	0,06	0,07	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
24,32	Nonacosène	0,03	0,04	0,06	0,01	0,12	0,13	0,03	0,06	0,09	0,00	0,01	0,19
24,89	Nonacosane	1,16	1,63	2,14	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
25,05	Hentriacontène	0,23	0,38	0,56	0,08	0,15	0,27	0,18	0,21	0,27	0,00	0,03	0,09
25,6	Acide adécénoïque bispropyle	0,04	0,05	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,18
25,7	Farnésyl-?noate	0,20	0,59	0,87	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
26,32	Hentriaconténol	0,34	0,62	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27,04	U2	0,00	0,05	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27,12	Hentriacontène	0,05	0,11	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27,6	Itriacontanol	0,33	0,78	1,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
28,54	Farnésyl hexadécénoate	1,14	1,49	1,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30,4	U3	1,72	1,99	3,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tableau 17. Molécules identifiées dans les sécrétions des GLC de *B. ruderatus corsicola* de *B. ruderatus autumnalis*, de *B. ruderatus ruderatus* et de *B. argillaceus*. En noir, les composés propres à *B. ruderatus corsicola* ; en gris, les composés absents chez au moins une espèce ; n = Nombre d'individus étudiés par taxons ; Q1 = 1^{er} quartile ; MED = Médiane ; Q3 = 3^{ème} quartile ; Apex RT en min = Temps auquel le pic du composé sort du GS-MS.

3.1.1.2. *B. maxillosus italicus* et ses homologues

Les chromatogrammes de *B. maxillosus italicus*, *B. maxillosus maxillosus* et *B. barbutellus* présentent de fortes similitudes (fig. 14). Au total pour ces trois taxons, 68 molécules ont été identifiées (tab. 18). Les temps de rétentions repris dans le tableau sont ceux d'un individu représentatif du taxon corse. 34 composés sont communs aux trois taxons. Les composés les plus abondants sont :

- Pour *B. barbutellus* : l'hénicosane (26,49%), le farnésyl acétate (22,34%) et l'octadécane éthylester (11,91%).
- Pour *B. maxillosus maxillosus* : l'acide dodécanoïque + un composé non identifié (médiane=28,6%), le farnésyl acétate (médiane=24,5%) et l'octadécane éthylester (médiane = 10,47%).
- Pour *B. maxillosus italicus* : l'acide dodécanoïque + un composé non identifié (médiane=14,31%), le dihydrofarnésyl hexadécanoate (médiane=12,83%) et le farnésyl acétate (médiane=12,32%).

B. maxillosus italicus présente chacun des 68 composés identifiés. Les *B. maxillosus italicus* présentent 27 composés propres (en bleu dans la figure 18). Il faut cependant remarquer que 7 de ces composés n'existent que chez un seul individu (ITA2) (Composés marqués d'un astérisque dans le tab. 18). Deux autres composés n'ont été trouvés que chez les deux sous-espèces de *B. maxillosus* : l'octadécadiénol, l'hexadécénol et l'heptadécane. Ces deux derniers composés n'ont cependant été trouvés que chez deux *B. maxillosus maxillosus*. Enfin, le tricosène n'est présent que chez *B. maxillosus italicus* et *B. barbutellus*.

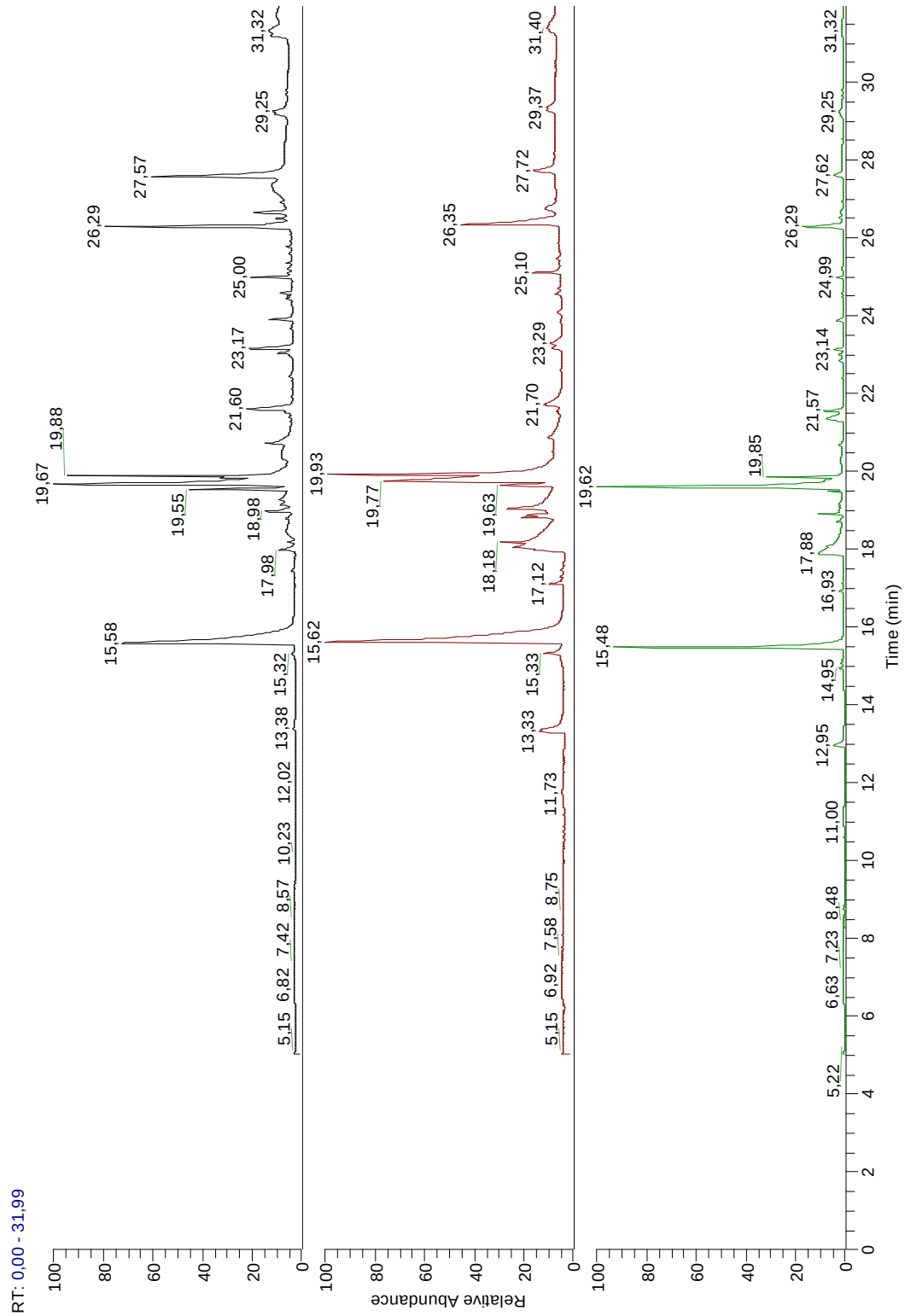


Figure 14. Chromatogrammes des sécrétions d'un spécimen de *Bombus maxillosus italicus* (en noir) et de deux homologues continentaux potentiels (*B. barbutellus* (en rouge) et *B. maxillosus maxillosus* (en vert)).

Apex RT	Composés	<i>Bombus barbutellus</i>	<i>Bombus maxillosus maxillosus</i>			<i>Bombus maxillosus italicus</i>		
		n = 1	n = 6			n = 3		
			Q1	MED	Q3	Q1	MED	Q3
10,63	Acide décanoïque*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,21
13,22	Acide dodécanoïque*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,52
13,65	Acide dodécanoïque éthylester	2,17	0,00	0,84	1,94	0,15	0,22	2,03
14,68	Farnésal	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,51
15	Farnésal*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79
15,27	Acide hexadécénoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,12
15,37	Acide tétradécénoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,13	6,06
15,5	Acide tétradécénoïque éthylester	0,00	0,00	0,03	0,10	0,01	0,02	0,23
15,62	Farnésol	1,24	0,04	0,15	0,83	0,31	0,40	0,58
15,83	DHFyl acétate*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
16,05	Farnésyl acétate	22,34	23,73	24,50	28,35	6,16	12,32	15,88
16,37	Nonadécène	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,05	0,20
16,57	Hexadécanol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,08
17,18	Acide pentadécénoïque méthylester	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10
17,35	Ethyl 9-hexadécénoate	0,61	0,03	0,28	0,92	0,02	0,05	1,06
17,67	Octadécénal	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,09	0,23
17,77	Hexadécanol acétate	0,08	0,00	0,02	0,04	0,05	0,07	0,98
17,87	Acide oléique	0,10	0,01	0,03	0,08	0,03	0,04	0,07
17,73	Octadécadiénol	0,00	0,01	0,04	0,13	0,00	0,00	0,01
18,32	Acide nonadécénoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	0,68	2,26
18,57	Octadécane éthylester	11,91	2,47	10,47	14,44	0,29	0,44	0,60
18,65	Octadécatriénol*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
18,75	Hexadécén-1-ol	0,00	0,00	0,00	0,13	0,03	0,05	1,17
19,13	Acide octadécénoïque éthylester	2,46	0,25	1,17	4,97	1,70	3,23	4,49
19,4	Acide octadécénoïque éthylester	0,30	0,00	0,04	0,08	0,73	1,21	1,41
19,48	Nonadécénol	6,96	0,73	2,00	2,66	0,12	0,20	0,29
19,62	Géranylcitronellal???	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,88
19,77	U4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,21
19,87	U5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,42
20,02	Géranylcitronellal	1,49	0,55	0,70	0,85	1,12	2,05	3,14
20,25	Acide dodécanoïque +.....	6,39	9,20	28,60	30,60	7,78	14,31	16,56
20,42	Hénicosane	26,49	10,40	13,44	15,99	4,47	6,05	7,98
21,08	Octadécénol acétate	1,50	0,69	1,09	1,53	0,40	0,71	1,54
21,27	Acide icosanoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
21,75	U17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,45
21,82	Tetracosadiénol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,10	1,84
21,89	Octadécanol acétate	0,06	0,01	0,02	0,03	0,11	0,18	0,20
22,04	Docosane	1,40	1,93	3,25	4,00	2,15	2,84	3,32
22,29	Heptadécane	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,01
22,4	Hénicosadiénol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01
22,57	Acide tetracosanoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,03
22,67	Acide tetracosénoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,07
22,77	Géranylgéraniol	0,00	0,01	0,04	0,09	0,23	0,23	0,38
23,1	Acide tricosénoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,07
23,39	Tricosène	0,02	0,00	0,00	0,00	0,09	0,13	1,89
23,45	Hexacosanol	0,17	0,12	0,14	0,14	0,38	0,39	0,58
23,59	Heptacosane	1,21	1,07	1,35	1,56	1,09	1,21	2,02
24,02	Heptacosénol	0,00	0,01	0,03	0,06	0,04	0,05	0,18
24,29	DHFyl dodécanoate	0,18	0,02	0,39	0,96	0,46	0,89	1,22
24,42	Squalène	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,09	0,13
24,65	Hexacosénol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,04	0,09
24,94	Acide tetracosénoïque méthylester	0,19	0,02	0,04	0,08	0,31	0,32	1,10
25,05	Nonacosane	0,07	0,04	0,11	0,16	0,25	0,38	0,53
25,5	Hénicosanol acétate	0,84	0,05	0,13	0,41	2,23	3,51	3,58
25,67	DHFyl hexadécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,19	0,27
25,85	Acide heptacosénoïque	0,09	0,03	0,05	0,12	0,08	0,15	0,44
26,05	Acide heptacosanoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,06	0,07
26,32	DHFyl ... ester	0,03	0,02	0,02	0,03	0,09	0,09	0,13
27,04	Icosanol acétate	5,48	1,57	3,64	10,41	10,35	12,83	16,55
27,3	DHFyl hexadécanoate	1,42	0,26	0,72	2,17	1,15	2,26	2,90
27,54	Farnésyl hexadécanoate	0,00	0,01	0,08	0,18	0,12	0,23	0,54
28,07	DHFyl ...	0,00	0,07	0,32	0,68	0,01	0,02	2,26
28,45	DHFyl octadécanoate	2,65	1,78	2,06	3,60	9,09	10,96	13,75
28,59	U6*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11
28,69	U7*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,06
28,79	U8*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15
29,07	Géranylcitronellyl dodécanoate	0,00	0,02	0,05	0,46	0,05	0,05	0,53
30,15	Terpène...???	0,11	0,04	0,13	0,24	0,36	0,44	1,31
30,29	Octadécényl hexadécanoate	0,84	0,83	1,20	3,23	1,72	1,89	5,42

Tableau 18. Molécules identifiées dans les sécrétions des GLC de *B. maxillosus italicus*, *B. maxillosus maxillosus* et *B. barbutellus*. En noir = molécules propres à *B. maxillosus italicus*. En gris = composés présents que chez deux taxons sur les trois ; n = Nombre d'individus étudiés par taxons ; Q1 = 1^{er} quartile ; MED = Médiane ; Q3 = 3^{ème} quartile ; Apex RT en min = Temps auquel le pic du composé sort du GS-MS ; * = Composés présent que chez l'individu ITA2.

3.1.1.3. *B. perezii* et ses homologues

De prime abord, les chromatogrammes de *B. perezii* et *B. vestalis* semblent très similaires (fig. 15). L'identification des composés donne un total de 31 composés (tab. 19). Les temps de rétentions repris dans le tableau sont ceux d'un individu représentatif du taxon corse. Le composé principal de *B. perezii* et *B. vestalis* est le géranylcitronellol. *B. perezii* partage 16 molécules avec *B. vestalis*. *B. perezii* possède 9 molécules propres. 3 composés ne se rencontrent que chez *B. vestalis*.

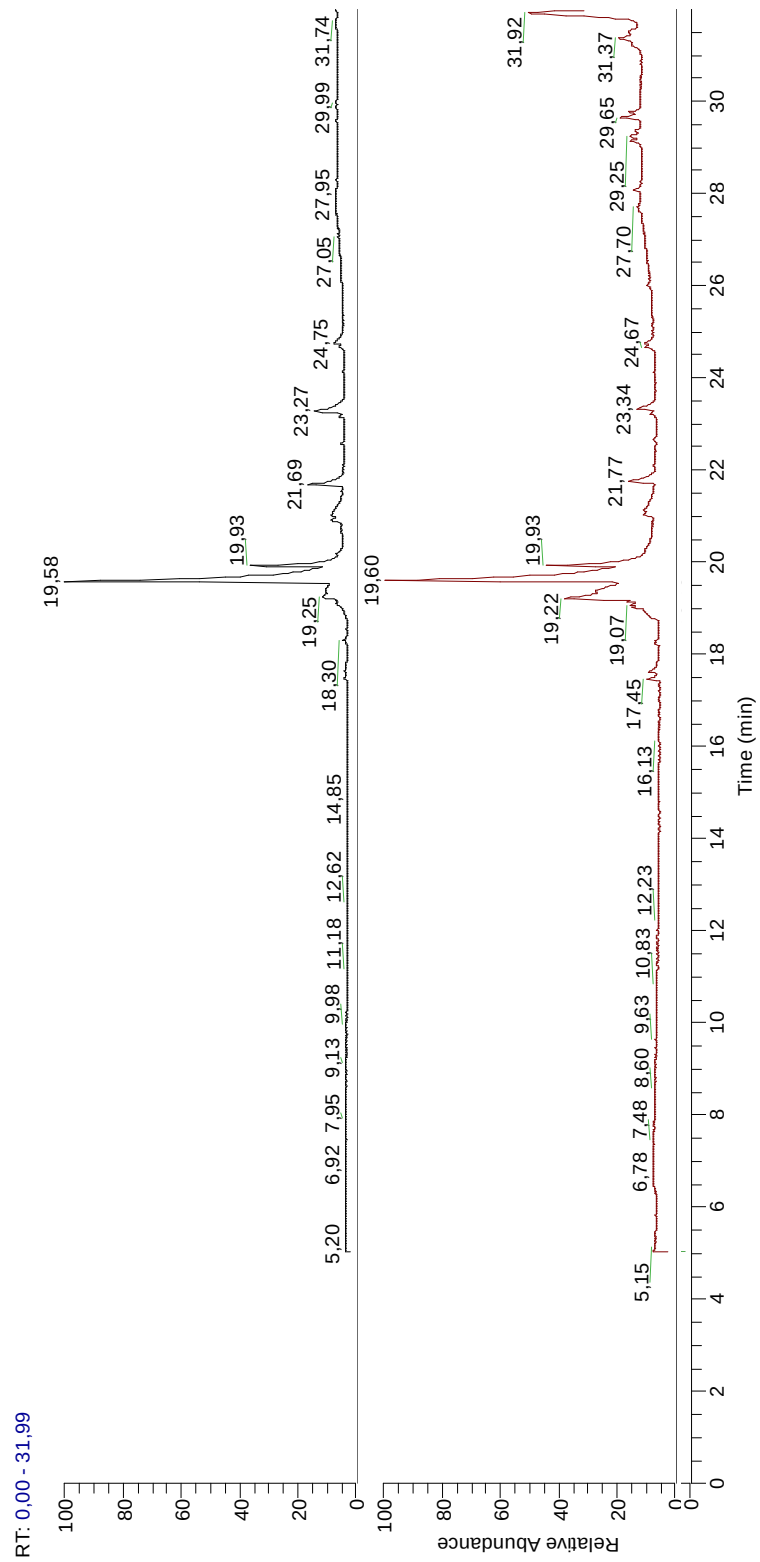


Figure 15. Chromatogrammes des sécrétions d'un spécimen de *Bombus perezii* (en noir) et de son homologue continental potentiel (*B. vestalis*) (en rouge).

Apex RT	Composés	<i>B. perezi</i>					<i>B. vestalis</i>				
		n = 18					n = 5				
		MIN	Q1	MED	Q3	MAX	MIN	Q1	MED	Q3	MAX
26,85	U9	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Ac. octacosatriénoïque éthylester	0,00	0,00	0,01	0,11	2,64	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Ac. tetracosénoïque acétate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,19
25,87	Ac. tetradécénoïque	0,00	0,00	0,03	0,10	12,81	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Eicosyl hexadécénoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,09	0,13	0,23
	Ester	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,06	1,13	2,04	2,48	4,17
15,42	Farnésol?	0,00	0,00	0,02	0,05	3,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18,57	Géranylcitronellal	0,00	0,35	0,49	0,67	2,25	0,00	0,12	0,20	0,29	0,36
19,1	Géranylcitronellol	18,06	29,12	30,51	33,89	40,85	22,62	26,70	28,09	30,39	32,24
	Géranylcitronellyl dodécénoate	0,00	0,41	0,84	1,04	24,85	0,20	0,43	0,47	0,61	4,17
21,22	Hénicosénol	0,00	1,33	1,59	2,37	4,89	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
23,57	Heptacosane	0,60	1,20	1,95	2,78	5,38	0,79	1,56	1,92	2,02	2,15
22,65	Heptacosène	0,00	0,16	0,26	0,37	1,11	0,00	0,00	0,22	0,22	0,26
22,82	Hexacosane	0,05	0,11	0,21	0,38	1,18	0,00	0,00	0,00	0,10	0,14
23,45	Hexacosène	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19,38	Hexadécadiénol acétate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,84	4,07	5,17
17,72	Hexadécanol acétate	0,00	0,03	0,08	0,11	1,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,53	Hexadécénol	0,00	0,00	0,14	0,54	0,97	0,63	1,44	1,87	3,94	4,10
20,37	Icosane	2,32	5,21	8,98	13,23	16,87	3,54	4,52	6,72	7,83	15,68
20,23	Icosénol	0,00	0,00	0,07	0,52	13,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25,05	Nonacosane	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	2,39	3,13
19,5	Nonacosatriénol	0,00	0,46	5,88	7,68	13,53	11,34	13,54	21,63	21,81	26,71
25,49	Nonacosénol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
24,44	Octacosane	0,00	0,37	0,82	1,04	15,68	0,19	0,46	0,58	0,62	1,91
24,32	Octacosène	0,00	0,20	0,46	0,75	4,49	0,00	0,22	0,35	0,43	0,63
21,07	Octadécadiénol acétate	0,00	1,17	1,99	6,80	13,09	0,89	1,92	1,98	2,01	2,33
17,63	Octadécénol	0,00	0,00	0,04	0,13	1,20	0,00	0,59	0,88	1,22	2,11
18,52	Octadécénol	0,00	0,00	0,00	0,01	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
22,02	Pentacosane	0,95	1,98	2,79	3,36	8,41	0,84	1,54	1,60	1,91	1,99
21,83	Pentacosène	0,00	0,00	0,00	0,04	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16,42	Tetradécénol	0,00	0,00	0,00	0,02	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27,62	U10	0,00	0,02	0,30	2,40	10,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tableau 19. Molécules identifiées dans les sécrétions des GLC de *B. perezi* et *B. vestalis*. En noir, sont repris les composés propres à *B. perezi*, en gris, propre à *B. vestalis*; n = Nombre d'individus étudiés par taxons ; MIN = valeur minimale observée ; Q1 = 1^{er} quartile ; MED = Médiane ; Q3 = 3^{ème} quartile ; MAX = valeur maximale observée ; Apex RT en min = Temps auquel le pic du composé sort du GS-MS.

3.1.1.4. *B. lucorum renardi* et son homologue

Les chromatogrammes des deux espèces sont assez proche (fig. 16). Chez *B. lucorum renardi* de Corse, 55 composés ont été identifiés (tab.17). Les temps de rétentions repris dans le tableau sont ceux d'un individu représentatif du taxon corse. Parmi ces molécules, 43 sont communes avec *B. lucorum lucorum* continentaux. Chez les deux taxons, le composé majeur est l'acide tétradécénoïque (médiane > 22%). Les *B. lucorum* corses se distinguent par 12 molécules propres (tab. 17). Seuls deux composés ne sont présents que chez les individus continentaux : l'acide dodécénoïque éthylester et le pentacosanol. L'hénicosénal n'est, pour sa part, présent que chez un seul *B. lucorum renardi*.

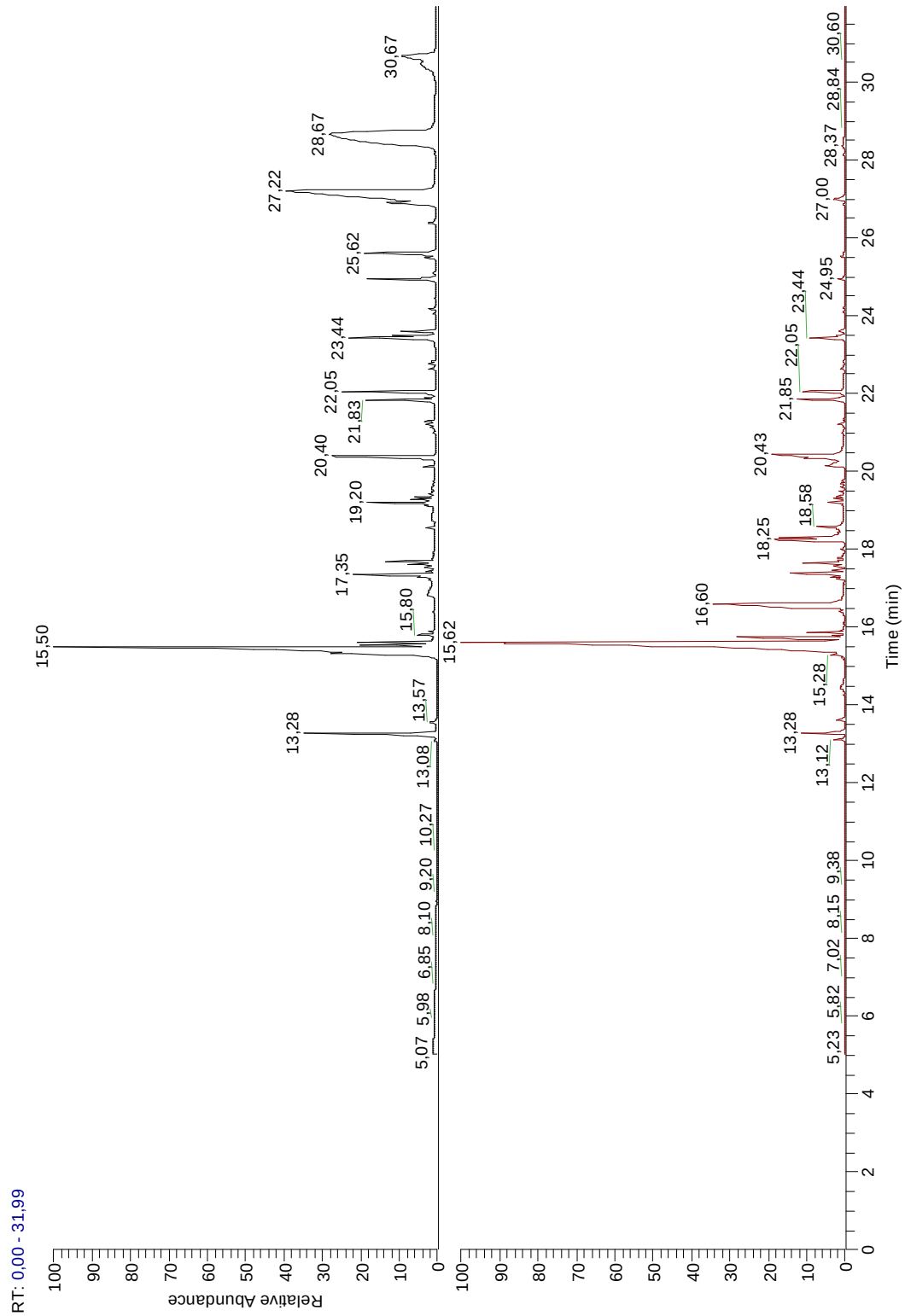


Figure 16. Chromatogrammes des sécrétions d'un spécimen de *Bombus lucorum renardi* (en noir) et de son homologue continental potentiel (*B.lucorum lucorum* (en rouge)).

Apex RT	Composés	<i>Bombus lucorum renardi</i> n = 18					<i>Bombus lucorum lucorum</i> n = 21				
		Min	Q1	MED	Q3	Max	Min	Q1	MED	Q3	Max
	Acide dodécénoïque éthylester	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,14	0,16	0,36
13,3	Acide dodécénoïque éthylester	0,00	0,55	3,70	6,43	9,15	0,99	1,30	1,70	2,09	2,67
13,63	Farnésol	0,00	0,07	0,26	0,48	6,33	0,00	0,13	0,17	0,19	0,39
14,27	Pentacosanol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,50
14,67	Dihydrofarnésol	0,00	0,01	0,01	0,02	0,20	0,00	0,07	0,15	0,24	0,59
15,42	Acide tétradécénoïque	0,00	15,78	22,49	29,56	41,84	0,45	29,98	33,08	43,84	58,22
15,58	Hexadécénal	0,00	0,59	1,49	2,18	3,95	0,00	1,99	2,63	4,25	44,11
15,82	Octadécénal	0,00	1,44	1,81	2,10	3,77	0,20	0,60	0,71	0,78	1,13
16,5	Hexadécanol	0,00	0,21	0,98	1,25	3,31	0,00	5,50	7,10	10,66	12,87
17,22	Acide hexadécénoïque	0,00	0,00	0,02	0,16	0,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,28	Hexadécénoate	0,00	0,00	0,20	0,58	1,65	0,00	1,66	2,19	2,63	7,84
17,35	Ethyl hexadécénoate	0,00	0,72	2,21	3,44	6,88	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,55	Octadécadiénoate	0,00	0,11	0,39	0,48	0,77	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,62	Octadécénal	0,00	0,00	0,32	0,72	1,75	0,90	2,05	2,64	3,68	5,49
17,7	Hexadécanol acétate	0,00	2,69	3,31	4,34	6,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,82	Acide octadécadiénoïque méthylester	0,00	0,00	0,00	0,04	1,78	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18	Nonadécénal	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,07	0,07	0,10	1,04
18,27	Octadécadiénol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27	0,00	2,07	2,73	3,66	6,68
18,33	Octadécatriénol	0,00	0,01	0,02	0,15	1,87	0,00	0,00	0,00	0,88	3,66
18,57	Octadécénol	0,00	0,47	0,96	1,18	2,84	0,39	0,67	1,20	1,73	3,90
19,13	Acide octadécadiénoïque éthylester	0,00	0,02	0,21	0,27	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10
19,2	Acide octadécénoïque éthylester	2,19	4,01	5,42	7,13	45,87	0,40	0,50	0,63	0,70	5,42
19,28	Octadécadiénol acétate	0,00	0,09	0,49	0,70	2,41	0,15	0,28	0,41	0,53	0,90
19,33	Acide octadécatriénoïque éthylester	0,00	0,05	0,46	1,12	2,77	0,10	0,21	0,26	0,36	0,58
19,42	Acide octadécénoïque éthylester	0,00	0,07	0,17	0,28	1,71	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19,47	Docosane	0,00	0,08	0,19	0,26	0,54	0,00	0,13	0,18	0,22	0,32
19,57	Acide acétique octadécylester	0,00	0,00	0,11	0,20	0,37	0,00	0,13	0,22	0,32	0,55
19,67	Henicosénal	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20,02	Tricosane	0,00	0,00	0,08	0,52	10,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20,13	Tricosène	0,00	0,41	0,89	1,50	2,76	0,36	0,62	0,92	1,47	6,00
20,38	Tricosane2	4,38	5,60	6,52	8,82	15,77	0,35	6,54	7,63	9,32	12,05
20,6	Tricosénol	0,00	0,01	0,02	0,37	4,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20,98	Tetracosène	0,00	0,06	0,11	0,16	0,62	0,00	0,12	0,15	0,19	1,15
21,12	Hénicosanol acétate	0,00	0,06	0,17	0,34	1,89	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
21,2	Tetracosane	0,00	0,30	0,38	0,73	7,30	0,00	0,28	0,37	0,49	1,24
21,27	Acide acétique hénicosylester	0,00	0,20	0,75	1,33	2,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19
21,82	Pentacosène	0,00	2,36	2,69	3,55	6,49	1,46	2,14	2,57	3,15	3,95
22,02	Pentacosane	2,39	2,99	3,42	5,25	7,41	1,43	2,21	2,34	2,98	4,06
22,62	Tetracosanol	0,00	0,11	0,16	0,19	0,31	0,00	0,19	0,28	0,39	0,62
22,75	Octadécatriénol acétate	0,00	0,00	0,17	0,37	1,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09
22,8	Hexacosane	0,00	0,10	0,16	0,29	0,56	0,05	0,09	0,20	0,28	0,47
23,39	Heptacosène	0,00	3,16	3,58	5,10	8,82	0,99	1,84	2,21	2,54	3,74
23,44	Heptacosène 2	0,00	0,41	0,57	0,80	1,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,91
23,57	Heptacosane	0,24	0,52	0,87	1,60	4,22	0,00	0,34	0,48	0,54	0,76
24,14	Octacosène	0,00	0,07	0,14	0,19	0,49	0,00	0,07	0,09	0,12	0,22
24,87	Nonacosène	0,00	1,09	1,52	2,69	5,79	0,33	0,50	0,68	0,86	1,92
25,04	Hentriacontène	0,00	0,08	0,10	0,23	1,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25,42	Dihydrofarnésyl tétradécénoate	0,00	0,24	0,32	0,49	2,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,26
25,52	Acide dodécénoïque hexadécylester	0,00	1,17	1,65	3,13	5,03	0,13	0,55	0,71	1,10	1,48
	U12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,16	0,36	0,78
26,29	Hentriacontanol	0,00	0,12	0,15	0,25	0,62	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43
26,75	Pentacosadiénol acétate	0,00	0,39	0,68	1,31	1,82	0,00	0,27	0,33	0,53	0,93
26,84	Acide octacosatriénoïque éthylester	0,00	8,70	12,93	21,07	32,26	0,00	3,44	4,12	7,80	14,69
27,6	U13	0,00	0,06	0,31	0,99	27,64	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
28,22	U14	0,00	0,37	1,13	1,83	5,13	0,00	0,23	0,37	1,67	5,15

Tableau 19. Molécules identifiées dans les sécrétions des GLC de *B. lucorum renardi* et *B. lucorum lucorum*. En noir, sont reprises les molécules propres à *B. lucorum renardi*. En gris, sont repris les composés présents que chez *B. lucorum lucorum* ; n = Nombre d'individus étudiés par taxons ; MIN = valeur minimale observée ; Q1 = 1^{er} quartile ; MED = Médiane ; Q3 = 3^{ème} quartile ; MAX = valeur maximale observée ; Apex RT en min = Temps auquel le pic du composé sort du GS-MS.

3.1.1.5. *B. terrestris xanthopus* et son homologue

Les chromatogrammes semblent de prime abord différents les uns des autres (fig. 17). L'analyse des différents spectres donne un total de 98 composés toutes espèces confondues (tab. 20 et 21). Les temps de rétentions repris dans les tableaux sont ceux d'un individu représentatif du taxon corse. Les 3 taxons partagent 14 composés. Les composés majeurs dépendent du taxon considéré. Le dihydrofarnésol constitue la molécule majeure de *B. terrestris dalmatinus*. Tandis que le dihydrofarnésyl dodécanoate est le composé le plus abondant de *B. terrestris terrestris*. Etant donné que le but du présent travail concerne les bourdons de la Corse, seul le cas de *B. terrestris xanthopus* sera exposé ci-dessous.

Pour *B. terrestris xanthopus*, 49 composés, seulement, ont été identifiés. 11 composés n'existent que chez les *B. terrestris xanthopus*. Parmi ces composés spécifiques à *B. terrestris xanthopus*, celui qui a l'abondance relative la plus importante est l'hexadécyl octadécénoate (médiane = 2,31%). D'autre part, les composés majeurs de *B. terrestris xanthopus* sont: le géranylcitronellol (médiane = 8,01%) et le tricosane (médiane = 7,30%). Ces deux composés se retrouvent chez toutes les autres sous-espèces de *B. terrestris* dans des proportions similaires mais sans jamais constituer la molécule principale. Le composé majeur de *B. terrestris terrestris*, pour sa part, est totalement absent chez *B. terrestris xanthopus*. Le composé le plus abondant de *B. terrestris dalmatinus* est, lui, également présent chez *B. terrestris xanthopus*. 3 composés sont uniquement présents chez *B. terrestris xanthopus* et *B. terrestris dalmatinus* (hexadécénal, DHFyl tetradécadiénoate + DHFyl tetradécénoate et DHFyl octadécénoate). 3 autres molécules sont spécifiques à *B. terrestris xanthopus*, *B. terrestris dalmatinus* (octadiénal, octadécadiénol et tetracosène). Enfin, un seul composé n'a été trouvé que chez *B. terrestris xanthopus* et *B. terrestris terrestris* (tetracosane).

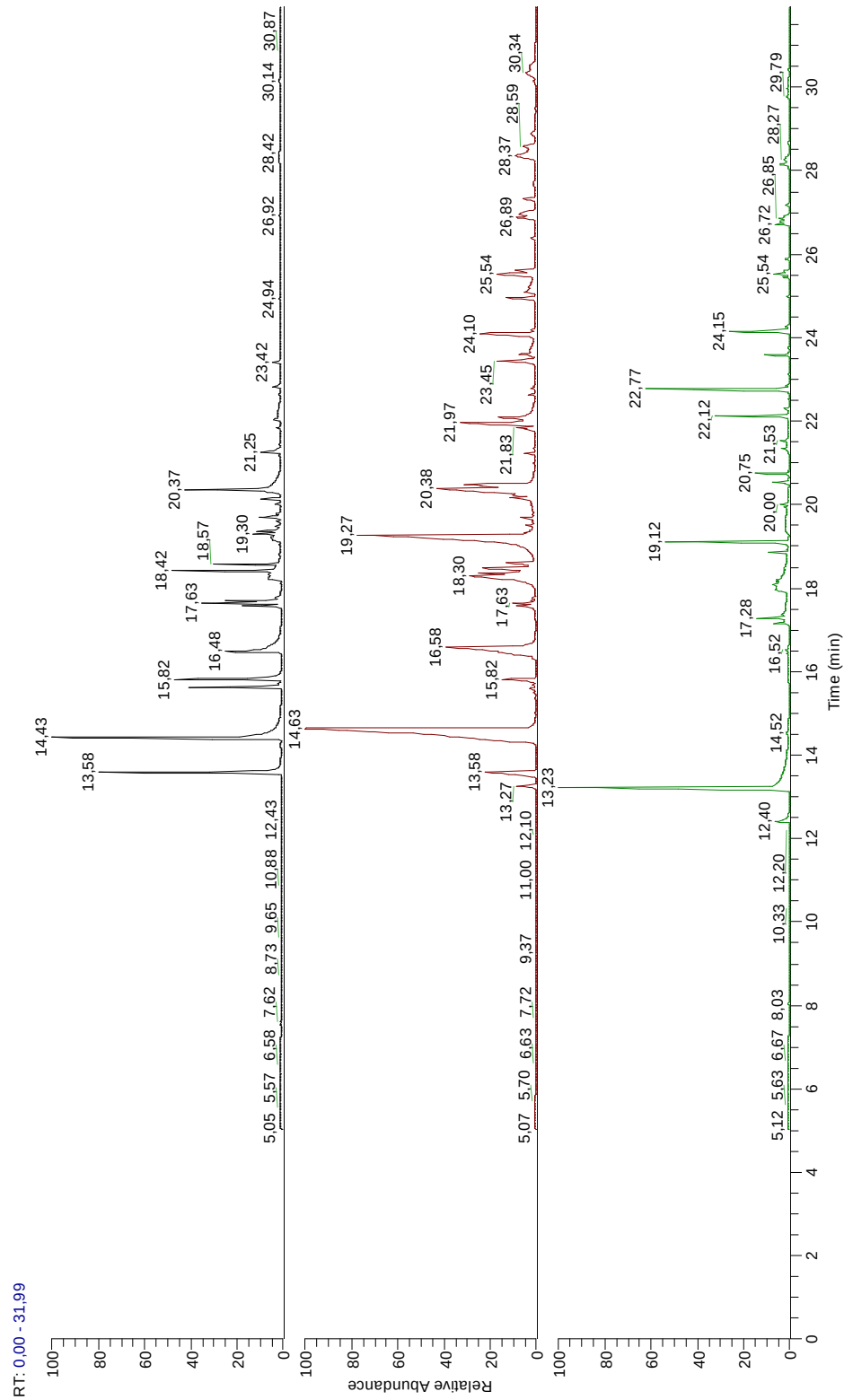


Figure 17. Chromatogrammes des sécrétions d'un spécimen de *Bombus terrestris xanthopus* (en noir), d'un *B. terrestris terrestris* (en vert), d'un *B. terrestris dalmatinus* (en noir).

Apex	Composés	<i>B. terrestris xanthopus</i>					<i>B. terrestris dalmatinus</i>					<i>B. terrestris terrestris</i>				
		n = 28					n = 20					n = 27				
RT		MIN	Q1	MED	Q3	MAX	MIN	Q1	MED	Q3	MAX	MIN	Q1	MED	Q3	MAX
11,32	U15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,14	0,21	1,82
12,06	Methyl dodecanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,16	0,30	0,52
12,54	Acide dodecanoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,49	1,27	2,91	8,30
13,21	Ethyl dodecanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,22	0,46	2,09	1,37	3,15	4,88	6,89	12,08
13,19	Farnesol	0,29	0,88	2,53	5,83	14,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	1,52	2,25	2,56	3,19	5,13
13,30	Isopropyl dodecanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,13	0,16	0,79
13,40	Tetradecanal	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,54	0,98	1,31	1,55	8,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
13,46	2,3-dihydrofarnesal	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,05	1,36	1,65	2,27	5,95	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
14,16	Dodecyl? Acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,14	0,17	1,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
14,56	7-methylhexadecane	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,13	0,20	0,33
14,72	U2 alcane	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,59
14,57	2,3-dihydrofarnesol	0,00	2,88	4,38	12,09	25,58	23,98	36,75	78,38	83,93	90,51	2,98	4,77	8,35	10,85	17,61
15,15	2,3-DHF acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,07	0,09	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
14,89	Acide tetradécenoïque	0,00	0,00	0,02	0,15	1,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	0,62	1,01	3,11
15,25	Acide tetradécanoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,21	0,30	0,60	0,00	0,27	0,48	0,97	4,78
15,38	Tetradecane	0,00	0,04	0,18	0,41	2,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
15,11	Ethyl tetradécenoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,24	0,44	0,71	1,91
15,26	Ethyl tetradécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,36	0,55	0,71	0,99
15,39	Dihydrofarnesyl acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,24	1,77	4,14	10,52
15,54	Hexadécénal	0,02	0,15	0,91	1,86	9,36	0,06	0,12	0,18	0,26	0,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
15,65	Hexadécanal	0,25	0,50	1,60	2,87	6,24	0,06	0,10	0,14	0,16	2,28	0,00	0,24	0,34	0,48	2,04
16,11	Penténol dodécanoate?	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16,24	Hexadécénol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16,34	Hexadécanol	0,00	0,33	2,21	7,81	11,90	1,95	2,96	3,23	4,09	18,29	0,00	0,25	0,85	1,54	2,23
16,50	Heptadécane	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,23
17,08	Octadécadiénal	0,00	0,13	0,56	0,81	2,55	0,00	0,00	0,03	0,07	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,16	Octadécatriénal	0,05	1,05	1,70	2,84	8,45	0,00	0,06	0,09	0,13	0,51	0,00	0,28	0,38	0,61	0,89
16,90	Acide hexadécénoïque	0,00	0,00	0,03	0,34	5,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,26	0,73	1,99
16,98	Acide hexadécénoïque 2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,31	0,67	3,26
17,75	Octadécénal	0,00	0,05	0,21	0,66	3,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,28	Acide hexadécanoïque	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,37	Icosane?	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,43	Nonadécadiénal ?	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,06	0,14	0,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,44	Hexadécyl acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,76	1,04	1,35	2,26
17,50	Hexadécanol acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,10	0,21	0,79	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17,58	U16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18,04	Octadécadiénol	0,00	0,00	0,00	0,12	8,17	0,41	1,04	1,97	3,52	6,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18,09	Octadécatriénol	0,00	0,00	0,00	0,03	4,23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18,40	Géranylgéraniol	0,77	2,71	4,36	6,90	17,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18,11	Géranylcitronellal/Xtrienol?	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,91	1,42	2,34	5,22	0,09	1,77	2,30	3,05	7,36
18,28	Henicosane	1,00	1,70	2,11	2,68	5,03	0,47	0,94	1,45	2,78	8,51	0,55	1,34	1,86	2,29	9,49
18,53	3-méthyleicosane	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,06	0,09	0,59
18,95	Géranylcitronellol	0,18	1,52	8,01	11,79	16,96	0,69	1,97	4,17	11,12	13,13	2,67	8,95	10,61	13,32	28,89
19,05	Ethyl octadécenoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	1,41	2,10	12,09
19,14	Octadécadienyl acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	0,75	0,99	1,32	4,47
19,19	Octadécatrienyl acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,81	1,08	1,36	2,13
19,32	Docosane	0,00	0,02	0,40	0,72	3,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32	0,42	0,53	0,62	1,29
19,35	Octadécyl acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,26	1,89
19,47	Icosene	0,28	0,46	0,72	1,31	8,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19,55	Icosenal	0,00	0,20	0,60	1,05	2,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19,65	Icosenal	0,07	0,49	1,62	2,39	7,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19,73	Icosenal	0,00	0,00	0,06	0,65	3,77	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19,82	Geranylcitronellyl acetate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,32	0,95	4,53
19,18	Octadécadiénol acetat	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,92	3,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19,84	Tricosene	0,00	1,40	1,84	2,62	4,45	0,00	0,12	0,22	1,53	2,46	0,38	0,75	1,01	1,32	2,30
20,14	Tricosene 2	0,00	0,00	0,00	6,88	14,49	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,40	0,90	1,61	2,83
20,04	Tricosane	2,28	5,96	7,30	10,50	18,67	0,19	0,81	1,22	12,44	16,75	2,86	5,74	6,36	7,28	8,87

Tableau 20. Molécules identifiées dans les sécrétions des GLC de *B. terrestris xanthopus*, *B. terrestris dalmatinus*, *B. terrestris terrestris* (1ère partie). En noir, sont reprises les molécules propres à *B. terrestris xanthopus*. En gris, sont repris les composés présents que chez deux taxons sur les trois ; n = Nombre d'individus étudiés par taxons ; MIN = valeur minimale observée ; Q1 = 1^{er} quartile ; MED = Médiane ; Q3 = 3^{ème} quartile ; MAX = valeur maximale observée ; Apex RT en min = Temps auquel le pic du composé sort du GS-MS.

RT	MOLECULES	<i>B. terrestris xanthopus</i>					<i>B. terrestris dalmatinus</i>					<i>B. terrestris terrestris</i>				
		MIN	Q1	MED	Q3	MAX	MIN	Q1	MED	Q3	MAX	MIN	Q1	MED	Q3	MAX
20,47	Tetracosane	0,00	0,27	1,28	2,17	6,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,39
20,95	Tetracosène	0,00	0,00	0,07	0,31	2,94	0,00	0,00	0,00	0,36	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20,98	Icosényl acétate	0,00	0,02	0,25	0,46	1,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,38	0,53	0,81
21,09	Icosényl acétate 2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,11	1,79	2,17	3,81
21,32	Docosénal	0,00	0,02	0,11	0,61	2,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
21,75	Docosénol	0,00	0,00	0,00	4,44	10,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
21,14	Icosyl acétate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,39	0,92
21,47	Pentacosène	0,00	0,00	0,30	0,70	9,50	0,00	0,01	0,06	1,21	1,80	0,00	0,97	1,22	1,84	2,64
21,65	Pentacosane	0,00	0,93	1,52	2,43	10,26	0,00	0,05	0,10	2,02	4,02	1,62	2,20	2,37	2,77	3,70
21,87	Méthyl pentacosane?	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
22,23	Hexacosène	0,00	0,00	0,12	0,30	0,95	0,00	0,00	0,01	0,30	0,59	0,00	0,11	0,13	0,19	0,45
22,48	Docosénol acétate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
22,63	Docosényl acétate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,72	1,49	1,83	4,04
22,69	Hexacosane	0,00	0,07	0,94	1,86	5,64	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,20	0,30	0,48
22,74	Docosyl acétate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,17	0,45
22,97	Heptacosène !!!! Addition	0,00	1,28	1,87	2,39	4,32	0,04	0,10	0,22	2,95	5,55	1,40	1,89	2,33	2,70	3,18
23,12	Heptacosane	0,00	0,05	0,37	0,69	1,45	0,00	0,00	0,00	0,19	0,38	0,22	0,49	0,59	0,91	1,31
24,45	Squalène	0,00	0,00	0,00	0,05	1,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
23,95	Octacosène	0,00	0,00	0,00	0,05	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
23,63	DHF dodécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,31	0,58	5,29	12,14	7,11	14,32	18,39	22,70	31,46
24,35	Nonacosène	0,00	0,47	0,82	1,26	2,74	0,00	0,00	0,05	0,36	0,71	0,32	0,70	0,84	1,18	1,95
24,83	Nonacosane	0,00	0,00	0,00	0,04	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
24,96	DHF tétradécadiénoate + DHF tétradécénoate	0,00	0,38	0,78	1,20	2,22	0,08	0,14	0,36	1,26	3,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
26,21	DHF hexadécanoate + hexadécanol tétradécanoate + tétradécanol hexadécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,05	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
26,53	Hexadécatrién-1-ol tetraméthyl dodécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,14	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27,40	DHF octadécénoate	0,00	0,00	0,01	0,25	2,43	0,00	0,00	0,03	0,07	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27,63	Géranylcitronellyl tétradécanoate ?	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,11	0,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25,27	DHF tétradécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,66	1,84	2,42	3,10	6,63
25,39	Hexadécyl dodécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,76	2,52	2,81	4,01
28,17	Hexadécyl hexadécénoate	0,00	0,32	1,63	4,81	15,65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
28,44	Hexadécyl hexadécanoate	0,00	0,00	0,00	0,27	2,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
28,52	Hexadécyl octadécénoate	0,00	0,00	0,02	0,27	2,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30,27	Hexadécyl octadécatriénoate	0,00	0,00	0,00	0,12	0,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30,14	Hexadécyl octadécénoate	0,00	0,01	2,31	6,18	20,72	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25,55	Hexacosényl acétate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,13	0,20
26,04	Hentriacontène	0,00	0,00	0,00	0,03	0,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
26,49	DHFhexédécénoate	0,01	0,24	0,38	0,80	2,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
26,59	DHF hexadécanoate	0,00	0,25	1,21	3,06	4,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
26,55	Octadécadiényldodécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,31	0,50	0,74	1,44
26,62	Octadécatriényldodécanoate/octadécanyldodécanoate/hexadécanyltetradécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,49	1,73	2,04	2,44	3,96
26,96	Géranylcitronellyl dodécanoate	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,95	1,51	1,98	2,56

Tableau 21. Molécules identifiées dans les sécrétions des GLC de *B. terrestris xanthopus*, *B. terrestris dalmatinus*, *B. terrestris terrestris* (2^{ème} partie). En noir, sont reprises les molécules propres à *B. terrestris xanthopus*. En gris, sont repris les composés présents que chez deux taxons sur les trois; n = Nombre d'individus étudiés par taxons ; MIN = valeur minimale observée ; Q1 = 1^{er} quartile ; MED = Médiane ; Q3 = 3^{ème} quartile ; MAX = valeur maximale observée ; Apex RT en min = Temps auquel le pic du composé sort du GS-MS.

3.2. Analyses statistiques

Une première ACP sur base de la matrice de corrélation (standardisée et transformée) a été réalisée sur les seuls *Megabombus*. Les résultats sont donnés dans la fig. 18. Les trois premières composantes expliquent 63,5% de la variance.

Dans la figure 18, on peut voir que :

- L'axe 1 sépare *B. ruderatus corsicola* des autres *Megabombus*.
- L'axe 3 sépare *B. argillaceus* des autres *Megabombus*.
- L'axe 2 ne permet de séparer aucun groupe

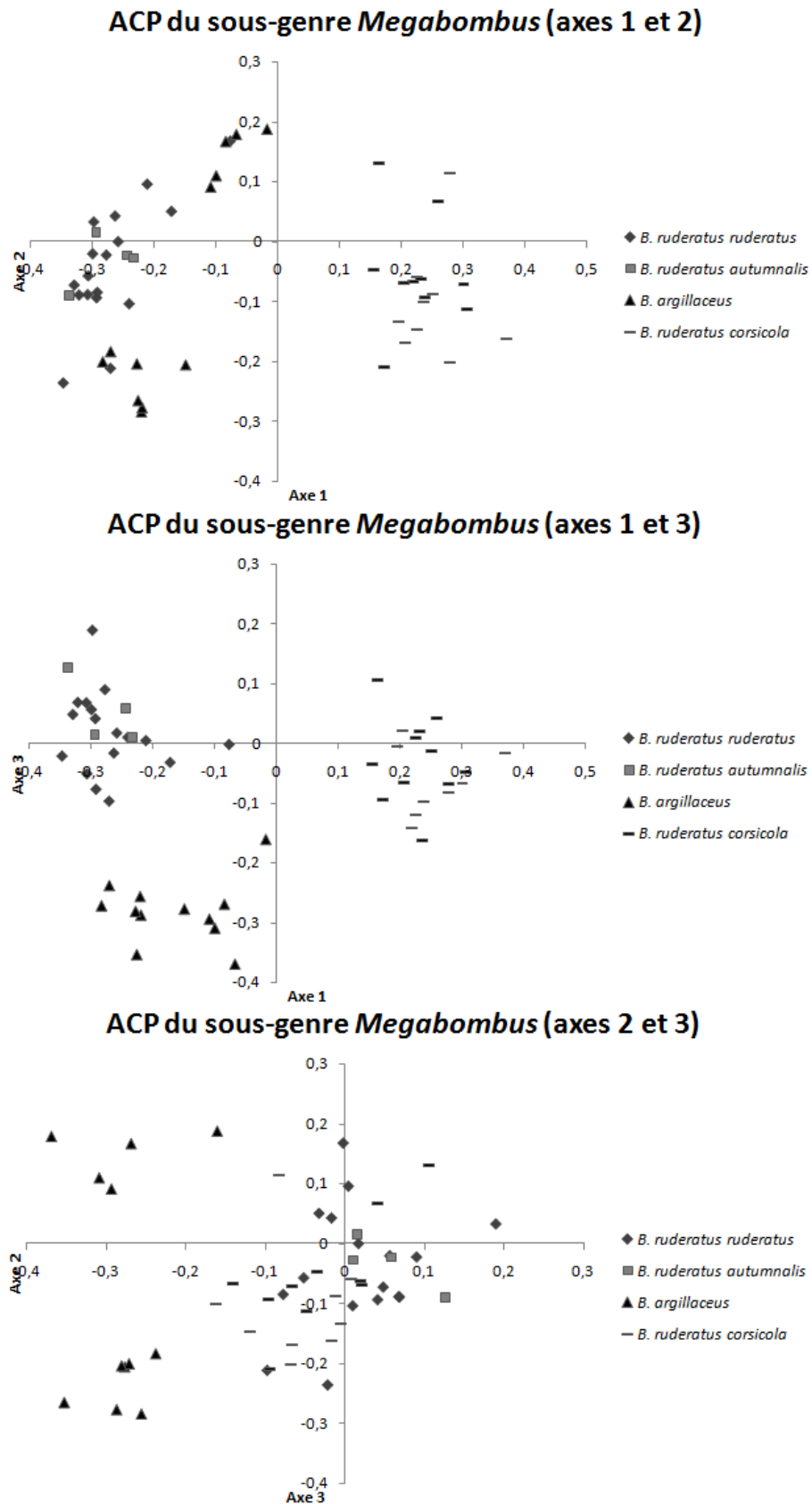


Figure 18. Analyse en composantes principales de tous les *Megabombus* : position des individus par rapport aux axes 1, 2 et 3.

Pour les deux autres sous-genres, les résultats des PCoordA sont représentés par les figures 19 (*Psithyrus*) et 20 (*Bombus*).

Dans la figure 19, où les trois premiers axes représentent 55% de la variabilité :

- L'axe 1 permet la séparation entre le groupe *B. maxillosus maxillosus*, *B. maxillosus italicus* et *B. barbutellus* et le groupe *B. perezi* et *B. vestalis*
- L'axe 2 permet une séparation entre les *B. vestalis* et le reste
- L'axe 3 ne permet de séparer aucun groupe

Dans la figure 20, où les trois premiers axes représentent 53% de la variabilité

- L'axe 1 sépare le jeu de données en trois groupes :
 - o Un groupe *B. terrestris terrestris*
 - o Un groupe *B. terrestris xanthopus* et *B. terrestris dalmatinus*
 - o Un groupe *B. lucorum renardi* et *B. lucorum lucorum*
- L'axe 2 dévoile deux groupes :
 - o Un groupe *B. terrestris terrestris* et les deux sous-espèces de *B. lucorum*
 - o Un groupe *B. terrestris dalmatinus* et *B. terrestris xanthopus*
- L'axe 3 distingue deux groupes
 - o Un groupe *B. terrestris dalmatinus*
 - o Un groupe avec le reste

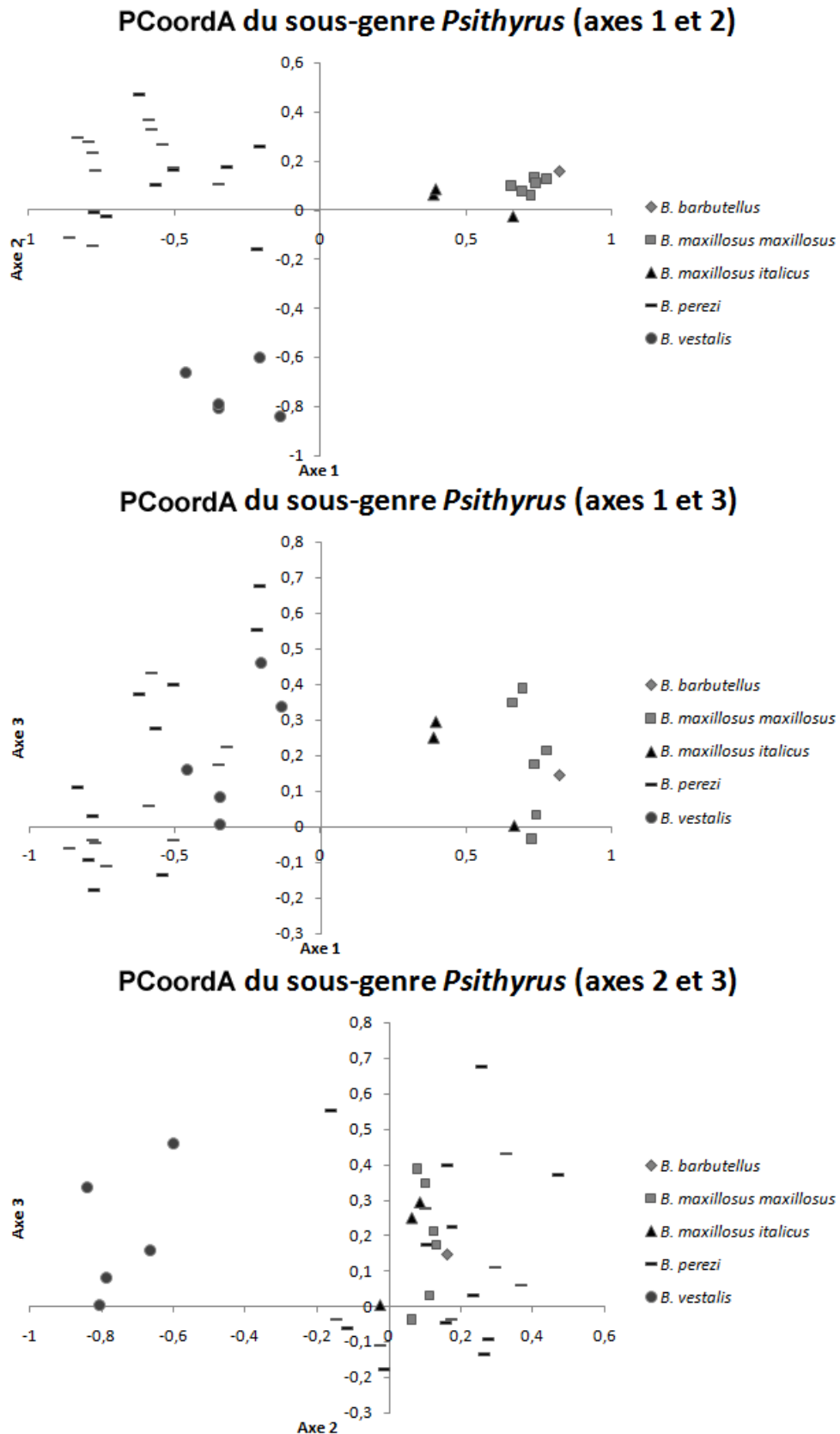


Figure 19. Analyse en coordonnées principales de tous les *Psithyrus* : position des individus par rapport aux axes 1, 2 et 3.

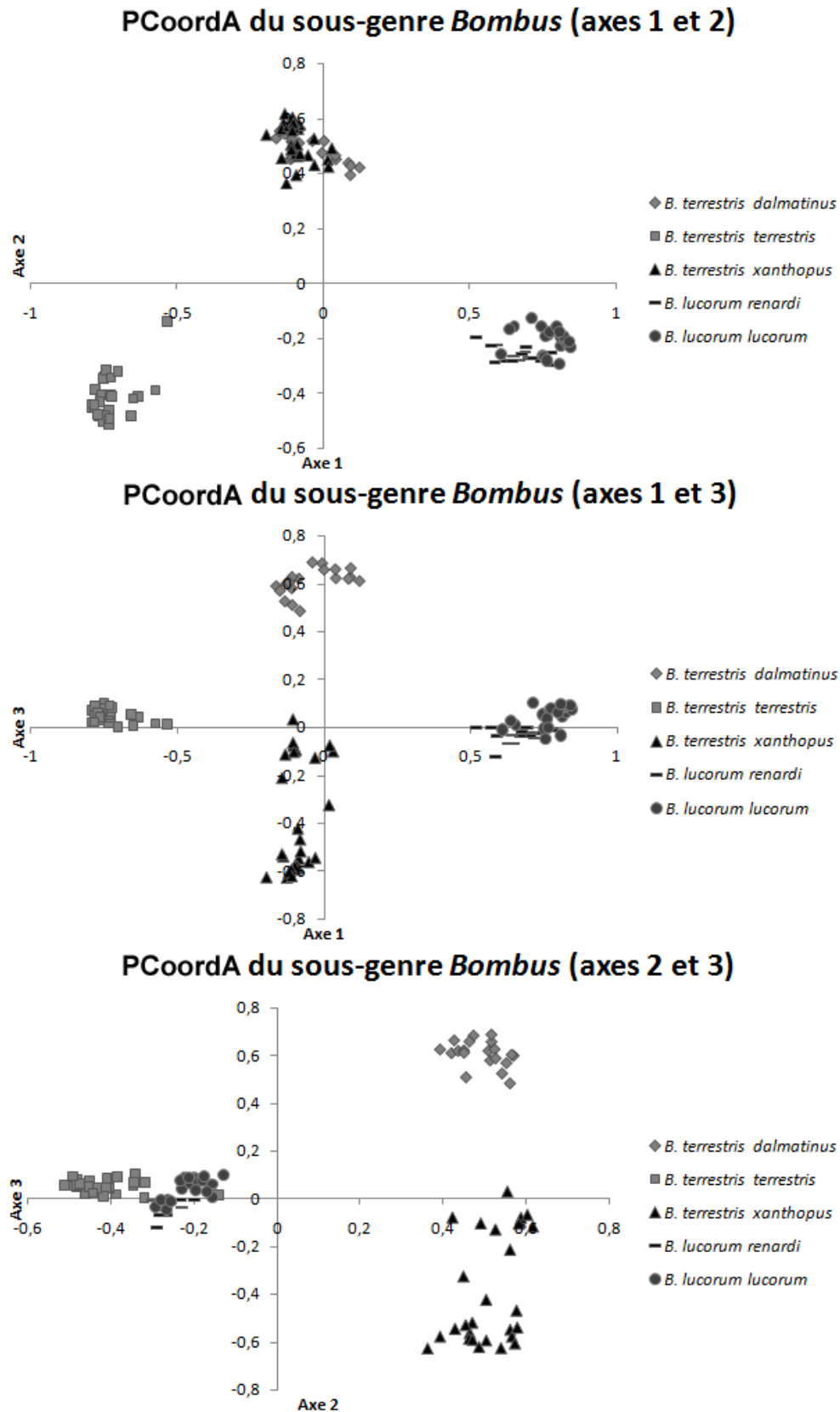


Figure 20. Analyse en coordonnées principales de tous les *Bombus* : position des individus par rapport aux axes 1, 2 et 3.

Le dendrogramme UPGMA basé sur la matrice de corrélation calculée sur la matrice totale (avec tous les taxons) (fig. 21) délimite clairement 9 groupes :

- Groupe *B. terrestris dalmatinus*
- Groupe *B. maxillosus italicus* + *B. maxillosus maxillosus* + *B. barbutellus*
- Groupe *B. perezi* + *B. vestalis*
- Groupes *B. terrestris xanthopus* (divisé en deux groupes *B. terrestris xanthopus*)
- Groupe *B. ruderatus ruderatus* + *B. ruderatus autumnalis* + *B. argillaceus*.
- Groupe *B. ruderatus corsicola*
- Groupe *B. lucorum renardi* + *B. lucorum lucorum* : avec cependant une certaine différenciation des *B. lucorum renardi* de tout les *B. lucorum lucorum* sauf un (Luc21)
- Groupe *B. terrestris terrestris*

Sur base de ce dendrogramme, la méthode Indval a été réalisée pour déterminer les composés qui permettent de séparer les groupes aux différents niveaux. Les résultats sont donnés dans la fig. 22 et le tab. 22.

Figure 21. Dendrogramme UPGMA sur base de la matrice de corrélation calculée à partir de la matrice de données phéromonales (pourcentage des aires sous les pics par rapport à l'aire totale sous les pics).

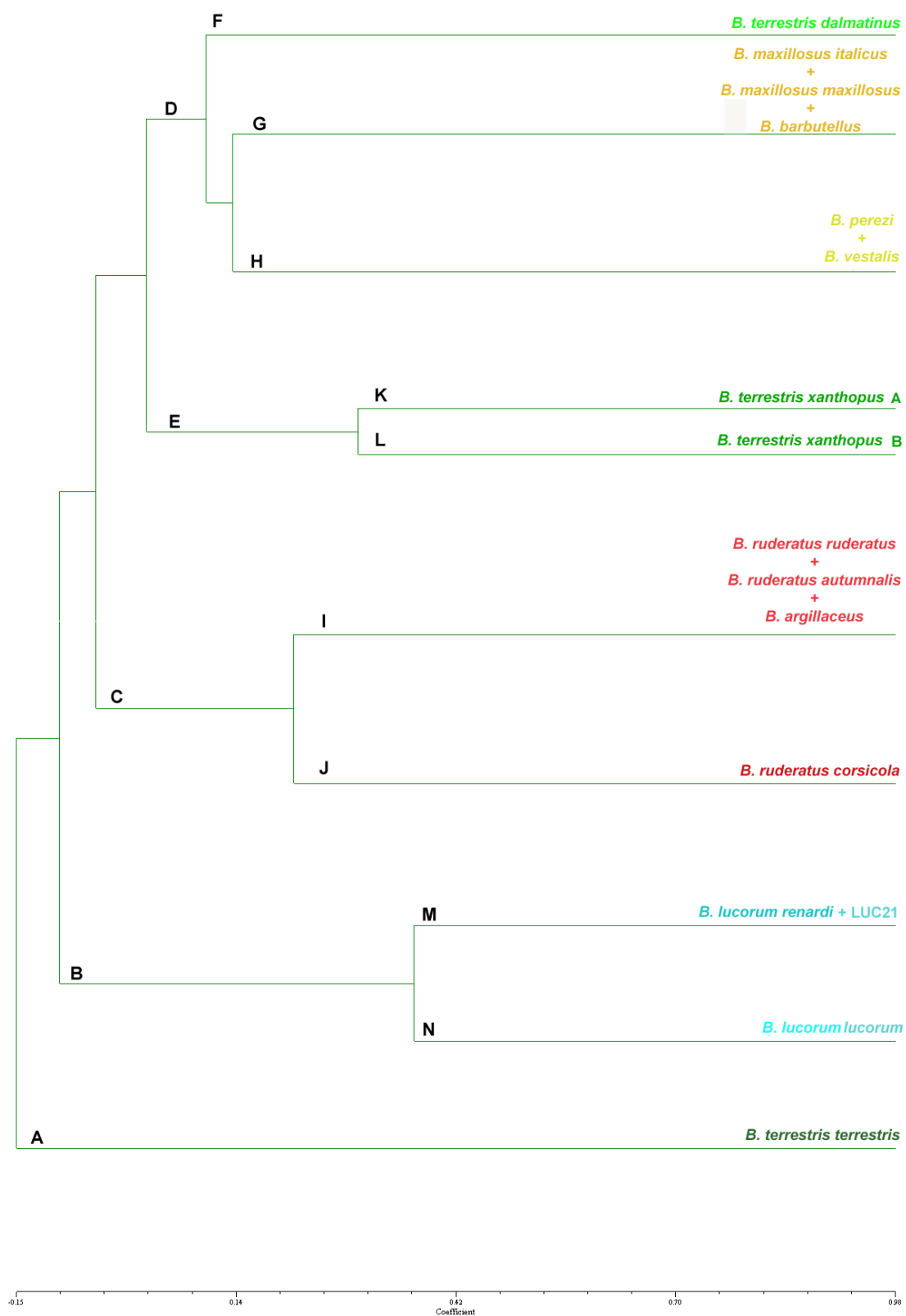


Figure 22. Dendrogramme simplifié ; les lettres sur les branches renvoient au tableau 22.

Nœud	Nom du composé			
0	Hénicosane		+ Hénicosène	+ Octadécanol acétate
	Docosane		+ Heptadécane	+ Octadécénol
	Heptacosane		+ Heptadécène	Octadécénol acétate
	Heptacosène		+ Icosène	+ Terpène...???
	Nonacosène		+ Nonadécane	+ Tetracosadiénol
	Pentacosane		+ Nonadécène	+ Tricosanol
	Pentacosène		+ Acide tetradécénoïque	+ U21
	Tricosane		+éthyltetradécénoate	+ U22
	Tricosène		+ Hexadécénol	+ U37
	- DHFyl dodécanoate	D	- DHFyltetradécadiénoate +	+ U38
	+ 3-méthyleicosane		DHFyltetradécénoate	+ U39
	+ 7-méthylhexadécane		+ DHFyl hexadécanoate	+ U45
	+ Acide dodécénoïque		+ DHFyl hexadécénoate	+ U51
	+ Acide hexadécénoïque		+ Docosénal	+ Acide tetracosénoïque acétate
	+ Acide tetradécénoïque		+ Géranylgéranol	+ Acide tetradécénoïque
	+ Dihydrofarnésyl acétate		+ Hexacosane	tetradécylester
	+ DHFyl tetradécanoate	E	+ Hexadécanal	+ Eicosyl hexadéc-9Z-énoate
	+ Docosényl acétate		+ Hexadécyl hexadécanoate	+ Ester
	+ Docosyl acétate		+ Hexadécyl hexadécénoate	+ Henicosénol
	+ Ethyl dodécanoate		+ Hexadécyl octadécénoate	+ Hexadécadiénol acétate ?
	+ Ethyl octadécénoate		+ Icosénal	+ Icosane
	+ Ethyl tetradécanoate		+ Octadécadiénal	+ Icosénol
	+ Ethyl tetradécénoate		+ Octadécatriénal	- Nonacosatriénol
	+ Farnésol		+ Tetradécane	+ Nonacosénol
	Géranylcitronellal		+ 2,3 dihydrofarnésol	+ Octacosane
	+ Géranylcitronellol		+ 2,3-dihydrofarnésal	+ Octadécadiénol acétate
	+ Géranylcitronellyl acétate		+ 2,3-DHFyl acétate	+ U7
	+ Géranylcitronellyl dodécanoate		+ DHFylhexadécanoate +	+ U8
	- Hexacosène		hexadécanol tetradécanoate+	+ Octacosène
	+ Hexacosényl acétate		tetradécanol hexadécanoate	+ Octadécène
	+ Hexadécyl acétate		+ Docosénol acétate	+ Octadécane
	+ Hexadécyl dodécanoate		+ Dodécyl? Acétate	+ Acide adécénoïque bis_propyle
	+ Icosényl acétate		+ Géranylcitronellyl	+ Farnésyl ???noate
	+ Icosyl acetate		tetradécanoate ?	+ Farnésyl hexadécénoate
	+ Isopropyl dodécanoate		+ Hexadécatrién-1-ol tetraméthyl	+ Hentriacontène
	+ Méthyl dodécanoate		dodécanoate	+ Hentriaconténol
	+ Octadécadiényl acétate			+ Itriacontanol
	+ Octadécadiényldodécanoate	F	+ Méthyl pentacosane?	+ Nonacosane
	+ Octadécatriényl acétate		+ Nonadécadiénal ?	+ U1
	+ Octadécatriényldodécanoate/		+ Octadécadiénol	+ U4
	octadécanyldodécanoate/hexadé		+ Penténol dodécanoate??	+ U5
	canyltetradécanoate		+ Tetradécanal	+ Squalène
	+ Octadécyl acétate		+ U1	+ Tetracosane
	+ U1 alcane	G	+ ?????	+ 2,3-dihydrofarnésyl
	+ U2 alcane		+ Acide décanoïque	octadécénoate
	+ Acide dodécénoïque éthylester		+ Acide dodécénoïque +.....	+ Docosénol
	+ Acide octacosatriénoïque		+ Acide heptacosanoïque	+ Docosénol acétate
	éthylester		+ Acide heptacosénoïque	+ Acide acétique hénicosylester
	+ Acide octadécatriénoïque		+ Acide nonadécénoïque	+ Acide acétique octadécylester
	éthylester		+ Acide oléique	+ Acide hexadécénoïque
	- Ac. octadécénoïque éthylester		+ Acide pentadécénoïque	+ Acide octadécadiénoïque
	+ Acide tetradécénoïque		methylester	éthylester
	+ Dihydrofarnésol		+ Acide tetracosanoïque	+ Acide octadécadiénoïque
	+ DHFyl dodécanoate		+ Acide tetracosénoïque	methylester
	+ Ester 1		+ Acide tetracosénoïque	+ Acid octadécénoïque éthylester
	+ Ester 2		+Acide tetradécénoïque	+ Dihydrofarnésyl tetradécénoate
	+ Hexacosénol		éthylester	+ Ethyl hexadécénoate
	+ Hexadécanol		+ Dihydrofarnésyl ...	+ Hénicosénal
	+ Hexadécénal		+ Dihydrofarnésyl ... ester	+ Hentriacontanol
	+ Nonadécénal		+ DHFyl octadécanoate	+ Hexadécanol acétate
	+ Octadécanal		+ Ester...	+ Octadécadiénoate
	+ Octadécatriénol		+ Farnésyl acétate	+ Octadécatriénol acétate
	+ Octadécénal		+ Farnésyl hexadécanoate	+ Tricosénol
	+ Pentacosadiénol acétate		+ Géranylgéranol	+ U15
	+ Tetracosène		+ Henicosadiénol	+ ???
	+ Tetradécénol		+ Hénicosanol acétate	+ Acide dodécénoïque éthylester
	+ Docosène		+ Heptacosénol	+ Hexadécénoate
			+ Hexacosanol	+ Nonadécanol
			+ Icosanol acétate	+ Pentacosanol
			+ Nonadécénol	

Tableau 22. Composés caractéristiques des différents taxons par la méthode IndVal au seuil d'erreur de 5%. Les composés sont précédés d'un + s'ils sont les plus abondants dans le groupe concerné et d'un - si c'est la situation inverse qui s'observe. Le nœud 0 indique les composés qui ne sont pas indicateurs d'un groupe. En gras, les composés avec une abondance relative supérieure à 2% dans le groupe concerné. En rouge, les composés propres au spécimen ITA2. En vert, les composés propres à *B. vestalis*.

3.3. Analyses génétiques

3.3.1. Résultats phylogénétiques

3.3.1.1. Maximum de parcimonie et choix d'une matrice de donnée pour la phylogénie

Les différentes matrices décrites dans le matériel et méthodes ont été testées (tab. 23). Ainsi, les analyses en maximum de parcimonie montrent qu'EF-1 α est très informatif pour définir les sous-genres des bourdons utilisés. A l'inverse, le pouvoir de résolution entre espèces semble faible. Ces observations sont conformes à celles de Cameron *et al.* (2007). L'analyse de COI donne également des résultats cohérents avec les sous-genres. Cependant les branches de sous-genres obtenues sont supportées par des valeurs de *bootstraps* plus basses que dans le cas d'EF-1 α . A *contrario* d'EF-1 α , la résolution interspécifique est bien plus grande dans ce cas-ci. Ces observations sont elles aussi en accord avec la théorie (Boursot & Bonhomme, 1986). L'analyse avec le COI raccourci (limité à la séquence commune à tous les individus) donne des résultats très similaires avec COI mais avec des groupements moins supportés que dans le cas précédent. Enfin, la dernière analyse avec les deux gènes combinés donne des résultats proches de COI seul. Cependant, les groupements obtenus sont supportés par des valeurs de *bootstrap* inférieures au COI seul.

Sous-genre	Taxons	Analyse A	Analyse B	Analyse C	Analyse D
Megabombus	<i>B. hortorum</i>	85	100	100	81
	<i>B. ruderatus</i>	97	95	95	89
	<i>B. argillaceus</i>		58	49	
	<i>B. gerstaeckeri</i>	100	-	-	26
	<i>B. sushkini</i>	67	60	42	55
	<i>B. portchinsky</i>	87	-	-	81
	<i>B. religiosus</i>	67	-	-	8
Bombus ss	<i>B. terrestris</i>	28	94	93	11
	<i>B. lucorum</i>	57	99	99	26
	<i>B. affinis</i>		-	-	
	<i>B. franklini</i>		49	36	
	<i>B. occidentalis</i>		-	-	
	<i>B. ignitus</i>		54	66	
	<i>B. hypocrita</i>	100	54	38	34
Psithyrus	<i>B. vestalis</i>	59	83	100	75
	<i>B. perezi</i>		66		47
	<i>B. suckleyi</i>	12	-	-	47
	<i>B. bohemicus</i>	85	100	100	40
	<i>B. ashtoni</i>		-	-	90
	<i>B. maxillosus</i>	87	97	94	88
	<i>B. barbutellus</i>		56	51	
	<i>B. norvegicus</i>	100	53	51	33
Thoracobombus	<i>B. muscorum</i>	53	68	59	71
	<i>B. bannitus</i>		95	87	97
	<i>B. pereziellus</i>		69	64	63
	<i>B. pascuorum</i>	62	100	100	53
	<i>B. honshuensis</i>	67	69	61	
	<i>B. remotus</i>	64	-	-	
	<i>B. filchnerae</i>	33	-	-	20
	<i>B. zonatus</i>	53	-	-	97
Kallobombus	<i>B. soroeensis</i>	100	100	100	100
Mendacibombus	<i>B. mendax</i>	100	100	99	100
	<i>B. shaphosnikovi</i>		100	100	100
Alpigenobombus	<i>B. wurflenii</i>	32	58	41	37

Tableau 23. Tableau des différentes analyses effectuées : Analyse A= EF-1 α ; Analyse B= COI; Analyse C= COI seul en utilisant que les 400 pb ; Analyse D= COI et EF-1 α groupés. Les valeurs reprises sont les valeurs de *bootstraps* qui supportent chaque groupement d'espèce.

3.3.1.2. Maximum de parcimonie et maximum de vraisemblance sur COI pour les 4 sous-genres

L'analyse en MP de COI donne 100 arbres tous tout aussi parcimonieux (Longueur = 739, 263 sites informatifs, CI= 0,4750, RI=0,9386). L'arbre consensus de parcimonie (*consensus majority-rule* 50%) est représenté dans la fig. 23.

L'analyse en MV donne un seul arbre. Les résultats en MV de COI obtenus avec RAxML sont repris dans la fig. 24.

La description des résultats des deux analyses est donnée par sous genre dans les parties suivantes.

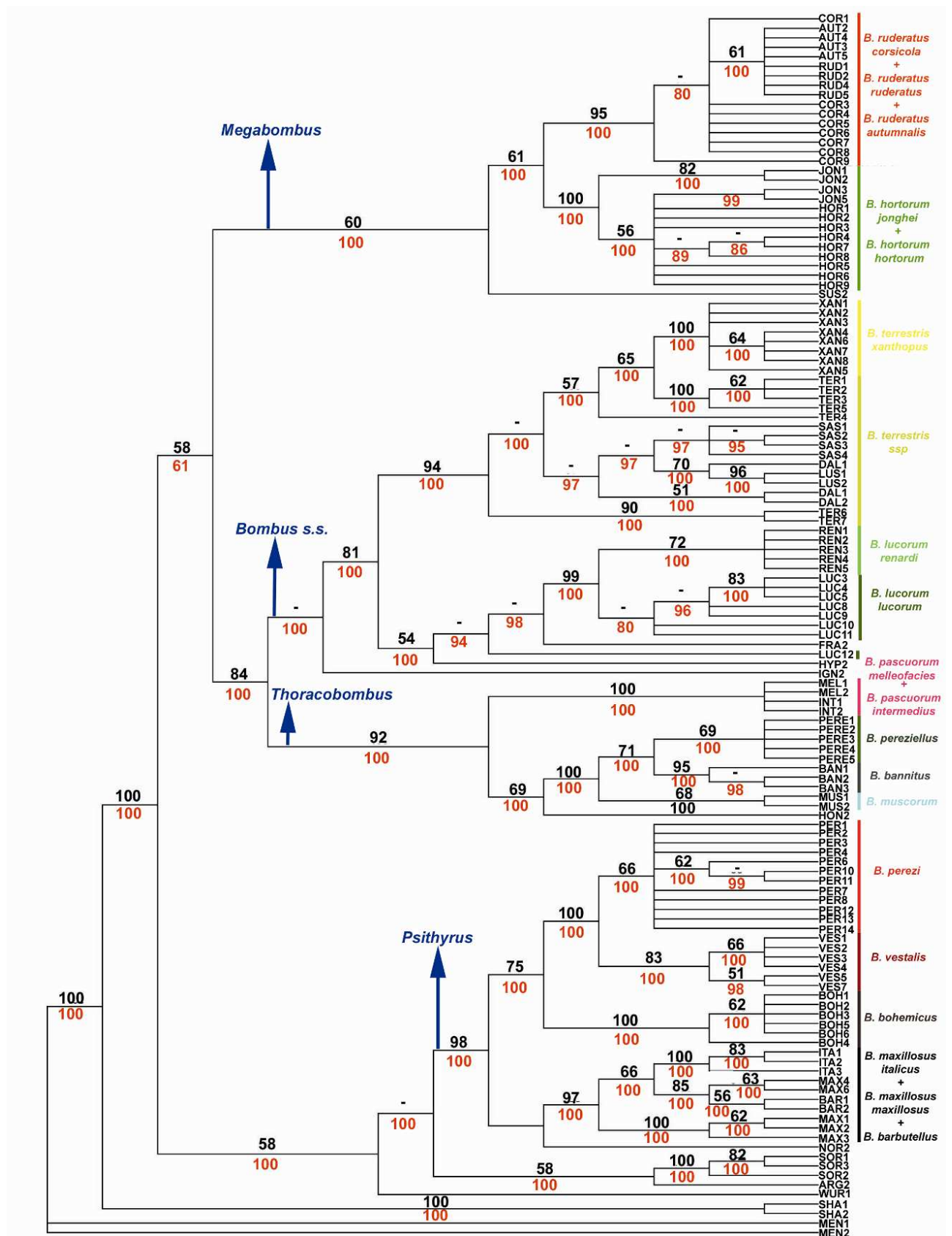


Figure 23. Arbre enraciné des bourdons étudiés. Arbre de consensus à la majorité 50% sur les 100 arbres de MP (120 taxons *ingroup* et 9 taxons *outgroup*) utilisant le COI. Les valeurs de *bootstrap* sont reprises en noir au dessus des branches. En rouge, sont reprises les valeurs de consensus issues du consensus à la majorité 50%.

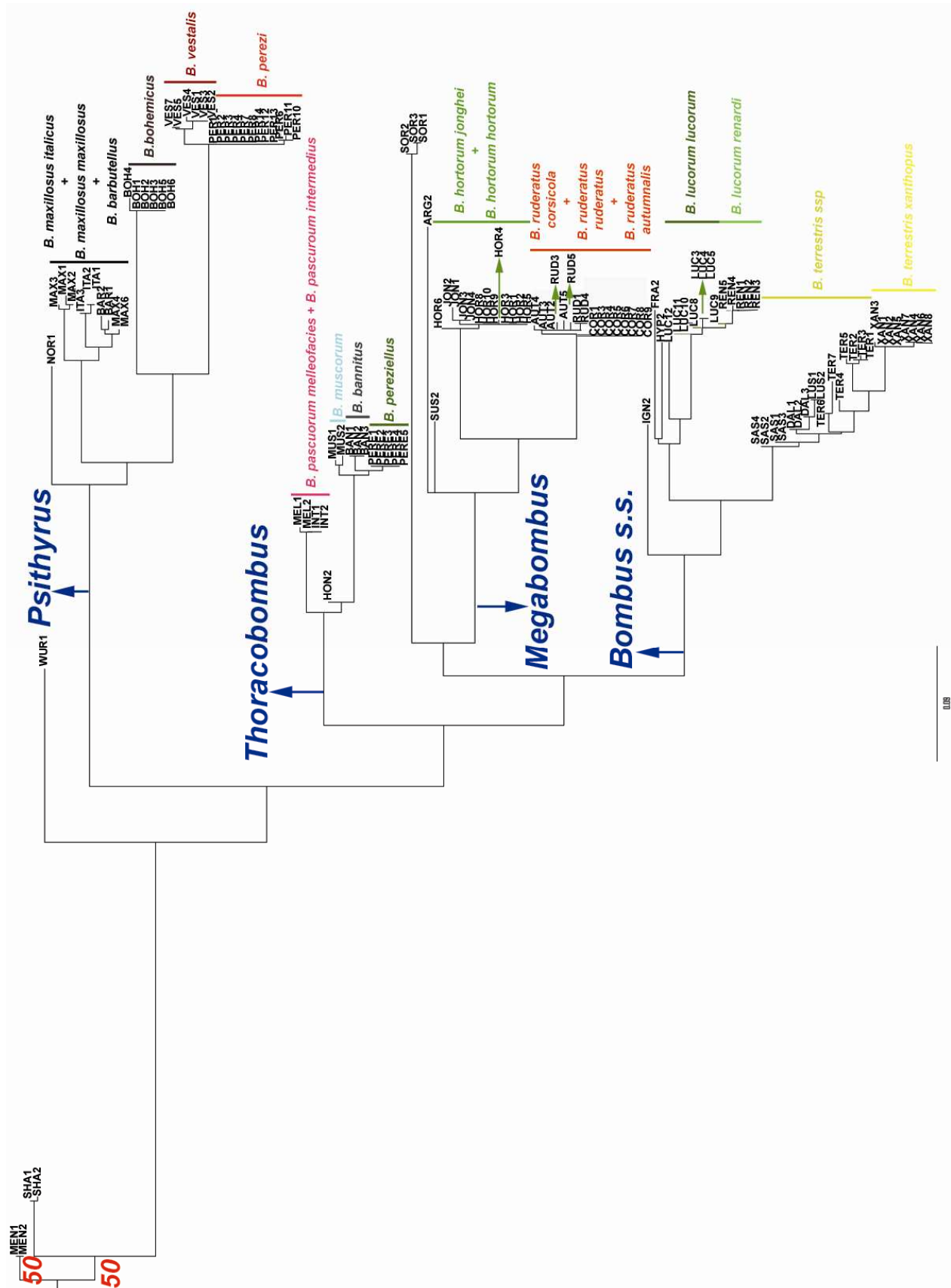


Figure 24. Arbre enraciné des bourdons étudiés. Arbre MV (120 taxons *ingroup* et 9 taxons *outgroup*) utilisant le COI. Les valeurs de *bootstrap* inférieures à 100% sont reprises en rouge en dessous des branches, toute les branches sans valeurs sont supportées par des valeurs de *bootstrap* de 100%.

3.3.1.2.1. Sous-genre *Bombus*

Les deux taxons corses du sous-genre *Bombus* forment chacun un groupe monophylétique tant en maximum de parcimonie qu'en maximum de vraisemblance. Les *B. terrestris xanthopus* sont bien différenciés au niveau génétique (10 pb différentes et 0,01 substitutions/site par rapport au parent le plus proche) par rapport à leurs parents continentaux et forment une branche bien supportée (100% en MV et MP). La branche *B. lucorum renardi* n'est supportée que par des valeurs de 72% en MP mais par des *bootstraps* de 100% en MV. *B. lucorum renardi* est aussi beaucoup moins différencié de son homologue que ne l'est *B. terrestris xanthopus* de *B. terrestris terrestris* (0,005 substitutions par site et 3 changements de paires de bases par rapport aux *B. lucorum* continentaux les plus proches).

3.3.1.2.2. Sous-genre *Megabombus*

Les *B. ruderatus corsicola* ne forment ni en MP ni en MV, un groupe monophylétique. Ils ne diffèrent quasi pas des autres *B. ruderatus* continentaux (un changement de paire de bases et 0,002 substitution par site). Le groupe *B. ruderatus corsicola*, *B. ruderatus autumnalis* et *B. ruderatus ruderatus* est fortement soutenu (95% en MP et 100% en MV).

Pour leur part, les *B. hortorum jonghei* de Corse forment un groupe monophylétique avec les *B. hortorum* continentaux en MP. En MV par contre, les *B. hortorum jonghei* forment un groupe monophylétique fortement soutenu (*Bootstrap* = 100%).

3.3.1.2.3. Sous-genre *Psithyrus*

Les *B. perezii* de Corse forment un groupe monophylétique propre, seulement, en MP. Ce groupement est cependant très faiblement soutenu (66%). Néanmoins les *B. perezii* et les *B. vestalis* continentaux forment ensemble un groupe monophylétique fortement supporté en MP (100%) et en MV (100%). Ces deux taxons constituent le groupe frère des *B. bohemicus*.

B. maxillosus italicus, *B. maxillosus maxillosus* et *B. barbutellus* forment un seul groupe phylogénétique dans les deux types d'analyses (MP et MV). Ils forment dans l'analyse en MP et en MV le groupe frère de *B. norvegicus*. Ce groupe *B. maxillosus/B. barbutellus* est très variable au niveau de leur séquence en COI. Ainsi, au sein de ce groupe, 4 groupes se forment : un groupe avec les *B. maxillosus maxillosus* de Turquie (98, 96, 97) (*Bootstrap* : MP= 100, MV= 100), un autre groupe avec les *B. maxillosus maxillosus* de France (99 et 101) (*Bootstrap* : MP= 63, MV= 100), un troisième groupe avec les *B. barbutellus* (116 et 117) (*Bootstrap* : MP= 56, MV= 100) et enfin un dernier groupe avec les *B. maxillosus italicus* de Corse (25, 28, 30) (*Bootstrap* : MP= 100, MV= 100). Les *B. maxillosus maxillosus* de France sont les plus proches des *B. barbutellus*. Ces deux taxons forment ensemble le groupe frère (*Bootstrap* : MP= 85, MV=100) des *B. maxillosus italicus*.

3.3.1.2.4. Sous-genre *Thoracobombus*

Les *B. pascuorum melleofacies* de Corse et les *B. pascuorum intermedius* ne diffèrent l'un de l'autre dans aucune analyse. Le groupe est soutenu par un support de branche élevé en MP et en MV (100%).

B. muscorum, *B. bannitus* et *B. pereziellus* forment un groupe monophylétique de trois espèces très proches (*Bootstrap* : MP=100, MV=100). Les trois taxons forment chacun un groupe monophylétique fortement supporté en MV (100%) mais faiblement supporté pour deux d'entre eux en MP (*B. muscorum* (68%) et *B. pereziellus* (69%)). Ces trois espèces forment ainsi un groupe d'espèces très proches au niveau de leurs COI (moins de 0,001 substitution/site). Dans toutes les analyses, *B. pereziellus* de Corse est le groupe frère de *B. bannitus* (1 changement de pb) mais il est également très peu différent de *B. muscorum* (2 changements de pb).

3.4. Systématique des bourdons de la Corse

3.4.1. *Bombus (Megabombus) ruderatus corsicola* et *Bombus (Megabombus) hortorum jonghei*.

La conspécificité de *B. ruderatus corsicola*, *B. ruderatus autumnalis* et *B. ruderatus ruderatus* ne semble pas être vérifiée à la vue des analyses statistiques. *B. ruderatus corsicola* se différencie nettement des autres sous-espèces de *B. ruderatus*. Ainsi, même si au niveau génétique les *B. ruderatus* ne diffèrent quasi pas dans leur séquence de COI, les analyses phéromonales laissent très clairement penser que *B. ruderatus corsicola* est une espèce à part entière à désigner comme *Bombus corsicola*.

D'autre part, dans les résultats phéromonaux du dendrogramme, *B. argillaceus* semble faire également partie du groupe *B. ruderatus* ssp. Ainsi, *B. argillaceus* ne serait pas une espèce à part entière mais une sous espèce de *B. ruderatus*. Toutefois en ACP, la séparation des deux taxons semble exister. Quoiqu'il en soit ce taxon semble moins différencié des *B. ruderatus* que ne l'est *B. corsicola*. Dans les arbres phylogénétiques basés sur le COI, *B. argillaceus* est clairement différencié du groupe des *B. ruderatus*. Cependant, il faut noter que les individus utilisés pour les analyses phéromonales n'ont pas été analysés génétiquement. L'individu utilisé dans les analyses génétiques est issu de GenBank, de plus sa longueur de séquence est dérisoire au regard de celle obtenue pour les *B. ruderatus* ssp (118 pb contre 849 pb). Il donne d'ailleurs des résultats aberrants en MP. Les résultats génétiques pour *B. argillaceus* ne sont donc pas pris en compte pour trancher sur son statut taxonomique. A la vue des seuls résultats phéromonaux et en attendant du matériel supplémentaire, il semblerait que *B. ruderatus ruderatus*, *B. ruderatus autumnalis* et *B. argillaceus* soient conspécifiques.

Le statut taxonomique de *B. hortorum jonghei*, quant à lui, ne peut être, ici, établi étant donné l'absence de données phéromonales. Cependant, la génétique montre que les *B. hortorum jonghei* ne forment pas un groupe à part entière. Par contre, ils ne forment pas un groupe monophylétique avec les *B. hortorum hortorum* continentaux.

3.4.2. *Bombus (Psithyrus) perezii* et *Bombus (Psithyrus) maxillosus italicus*

Le cas de *B. perezii* reste limite. Les deux taxons se différencient dans la PCoordA. Cependant, dans le dendrogramme (plus complet par définition), les deux taxons semblent à peine différenciés. En effet, sur les quelques composés qui distinguent les deux taxons beaucoup sont des molécules qui ne se retrouvent pas chez tous les individus du même taxon. La génétique de *B. perezii* est, quant à elle, très proche de *B. vestalis*. Les *B. perezii* ne forment d'ailleurs pas de groupe monophylétique en MV et ne forment qu'un groupe monophylétique très faiblement soutenu qu'en MP. En résumé, les résultats phéromonaux laissent un doute sur une possible conspécificité entre *B. perezii* et *B. vestalis*.

Dans le cas de l'autre groupe de *Psithyrus*, il semble indéniable que *B. maxillosus ssp.* et *B. barbutellus* soient conspécifiques. En effet, il n'est pas possible de différencier ces deux taxons par les phéromones. De plus au niveau génétique, *B. maxillosus* ne forment pas de groupe monophylétique. Par contre, l'ensemble des *B. maxillosus ssp* et *B. barbutellus* forment un seul groupe monophylétique. Au final, malgré un échantillonnage réduit en *B. barbutellus* (1 individu pour les phéromones et 2 individus pour la génétique), les deux taxons semblent bien conspécifiques. Un dernier point soulevé dans les résultats génétiques était l'existence de trois groupes monophylétiques fortement soutenus en MV. Pour rappel, ces groupes sont le groupe *B. maxillosus maxillosus* de Turquie, le groupe *B. maxillosus maxillosus* de France, le groupe *B. barbutellus* et le groupe *B. maxillosus italicus* de Corse. Les individus de ces groupes ont pourtant les mêmes sécrétions labiales céphaliques et apparaissent donc conspécifiques. L'existence de ces groupes semble simplement due à un isolement géographique. Ce point sera détaillé dans la discussion.

Dans le cas de *B. maxillosus italicus*, les individus présentent une très forte variabilité de leurs sécrétions labiales céphaliques. Il faut noter que les deux spécimens les plus distants dans le dendrogramme, les *B. maxillosus maxillosus* ITA2 et ITA3, sont ceux collectés en Juillet 2007, c'est-à-dire plus tard dans la saison que le troisième spécimen (ITA1) (collecté en Juin 2008). L'importance de la période de capture sera détaillée dans la partie discussion. En génétique, par contre, les deux individus collectés en 2007 ne diffèrent pas de l'individu collecté en 2008. De plus, les trois individus sont en tous points identiques morphologiquement. Ces trois spécimens font donc bien partie du même taxon. Au final, en première approximation, on peut estimer que le statut de *B. maxillosus italicus* semble bien correspondre à celui d'une simple sous-espèce de *B. maxillosus* étant donné la forte ressemblance entre ITA1 et les *B. maxillosus maxillosus*.

3.4.3. *Bombus (Bombus) terrestris xanthopus* et *Bombus (Bombus) lucorum renardi*

Le statut spécifique de *B. terrestris xanthopus* semble être celui d'une bonne espèce. Il s'agit en effet du taxon corse le plus différencié de ses homologues continentaux au niveau des phéromones et de la génétique. Cependant, dans le dendrogramme des données phéromonales, deux groupes de *B. terrestris xanthopus* se distinguent nettement (fig. 21). Toutefois, ces deux groupes sont très proches dans l'espace dans la PCoordA (fig. 20). L'explication de l'existence de ces deux groupes sera donnée dans la partie discussion. Au final, sur base des résultats, *xanthopus* semble être une espèce à part entière à désigner comme *B. xanthopus*.

En ce qui concerne les deux taxons continentaux *B. terrestris terrestris* et *B. terrestris dalmatinus*, leur différenciation phéromonale est bien marquée. A l'inverse, la différence génétique entre *B. terrestris dalmatinus* et *B. terrestris terrestris* les plus proches est très peu marquée. Cependant, si on accepte que la composition de sécrétions labiales céphaliques soit spécifique à l'espèce, la non-conspécificité des deux taxons ne semble faire aucun doute.

La similitude phéromonale entre *B. lucorum lucorum* et *B. lucorum renardi* et l'impossibilité de les différencier statistiquement sur base des sécrétions labiales céphaliques indiquerait la conspécificité des deux taxons. Néanmoins, on peut remarquer dans le dendrogramme que *B. lucorum renardi* est un peu différencié de tous les *B. lucorum lucorum* sauf un (LUC21). A l'inverse, la différenciation génétique est bien réelle. Toutefois, cette différenciation génétique peut s'expliquer simplement par l'isolement. Ce dernier point sera développé dans la partie discussion.

3.4.4. *Bombus (Thoracobombus) pascuorum melleofacies* et *Bombus (Thoracobombus) pereziellus*

Les *B. pascuorum melleofacies* forment un groupe monophylétique avec les *B. pascuorum intermedius* et rien ne distingue les deux taxons au niveau de leur séquence en COI. Bien qu'il semblerait que *B. pascuorum melleofacies* soit une sous-espèce de *B. pascuorum*, très proche de *B. pascuorum intermedius*, l'absence de données phéromonales empêche de trancher sur son statut.

Tout comme dans le cas précédent, le statut de *B. pereziellus* ne peut pas être résolu par manque de données phéromonales. Il faut cependant noter que même s'ils forment un groupe monophylétique, une seule paire de base change par rapport au taxon le plus proche *B. bannitus* (deux avec *B. muscorum*). Or une variabilité d'une paire de base dans le COI existe au sein d'un même taxon pour d'autres espèces (*B. maxillosus*, *B. perezi*, *B. vestalis*, *B. xanthopus* ...). Il est cependant impossible de dire ici si cette différenciation minimale est indicatrice d'une conspécificité des trois taxons.

4. Discussion

4.1. Généralités

Avant de plonger dans les aboutissants générés par les résultats, il est important de confronter ces derniers à la littérature. Ainsi, les arbres de maximum de vraisemblance (fig. 24) et de maximum de parcimonie (fig. 23) ont été comparés à la phylogénie des bourdons de Cameron *et al.* (2007). Les deux grands groupes des « faces longues » et des « faces courtes » ne se retrouvent pas dans la phylogénie du présent travail. De même, les affinités phylogénétiques entre sous-genres ne sont pas conformes à la littérature (Hines *et al.*, 2006 ; Cameron *et al.*, 2007 ; Hines 2008). Cela est sans aucun doute dû à l'utilisation d'un gène mitochondrial. En effet, comme déjà mentionné dans le matériel et méthode, ce gène est trop variable pour refléter la phylogénie. Cette constatation a déjà été formulée par Cameron *et al.* (2007), qui remarquaient que les gènes mitochondriaux sont spécialement utiles pour résoudre les « pointes » du phylogramme (c'est-à-dire du sous-genre à l'espèce) mais pas pour les relations intersubgénériques. Cependant, ce travail s'intéresse au niveau taxonomique des bourdons corses et donc au niveau spécifique et subspécifique. Les relations subgénériques importent donc peu ici. Les informations obtenues sur la génétique des bourdons de la Corse sont donc bien pertinentes pour répondre aux questions de ce travail. Les résultats des analyses des sécrétions labiales céphaliques des mâles ont également été comparés à la littérature. Cette comparaison sera détaillée pour les quelques espèces déjà abordées.

Les résultats phéromonaux et génétiques de ce travail utilisent presque le même jeu de données. Il est donc normal de se demander si un groupe basé sur les sécrétions labiales céphaliques des mâles reflète la phylogénie. La comparaison des arbres phylogénétiques (maximum de vraisemblance (fig. 24) et de maximum de parcimonie (fig. 23) et la phylogénie de Cameron *et al.* (2007) avec le dendrogramme des données phéromonales a donc été effectuée. Au final, la réponse à la question est simple : les groupements basés sur les sécrétions labiales céphaliques ne concordent pas avec la phylogénie. En effet, ni les relations intergénériques ou interspécifiques définies par la génétique (sur base des résultats présents ou de Cameron *et al.*, 2007) ne se trouvent dans le dendrogramme basé sur les sécrétions des mâles. Ainsi, dans le dendrogramme, les *B. terrestris* sont plus proches de *B. perezi* que du taxon qui lui est le plus proche phylogénétiquement (*B. lucorum*). Les seuls liens phylogénétiques qui se retrouvent dans le dendrogramme sont les affinités entre les sous-espèces. Par exemple, *B. lucorum renardi* est bien groupé avec les *B. lucorum lucorum*. Ce n'est guère étonnant puisque des taxons conspécifiques devraient avoir les mêmes sécrétions labiales céphaliques. Au final, il apparaît clairement que la composition des sécrétions labiales céphaliques ne reflète pas la phylogénie. Cependant, il n'est pas facile de définir pourquoi les phéromones ne coïncident pas avec la phylogénie.

Avant d'aborder le statut spécifique revisité par les analyses génétiques et phéromonales, quelques points méritent d'être soulignés.

Le premier est une mise en garde compte tenu du statut souvent préliminaire et incomplet des résultats. En effet, pour beaucoup de taxons, le nombre de spécimens est souvent insuffisant pour apporter une réponse définitive au statut taxonomique. De même, pour certains taxons, seuls des résultats génétiques sont disponibles, ce qui empêche de conclure sur le statut taxonomique à l'aide du SMRC de Paterson (1993). Ajoutons que d'autre part, seuls deux gènes ont été utilisés dans l'analyse, par manque de temps, ce qui est peu au regard d'autre travaux (Hines *et al.*, 2006 ; Cameron *et al.*, 2007 ; Hines, 2008). Les indications récoltées ici ne sont donc que fragmentaires. Les statuts taxonomiques proposés ici ne sont donc qu'hypothétiques même si le niveau de certitude est plus grand pour certains taxons. Le degré de certitude sera précisé pour chaque taxon par la suite.

D'autre part, la faiblesse de l'échantillonnage peut rendre incompréhensible les affinités génétiques entre taxons. Ainsi, par exemple, chez le dauphin à gros nez (*Tursiops truncatus*) deux sous-espèces existent (*truncatus* et *aduncus*). Or, dans certaines régions du globe, celles-ci semblent être des espèces distinctes (avec des allèles propres) alors que dans d'autres endroits, les allèles des deux sous-espèces sont largement mélangés dans les populations (Wang *et al.*, 1999 ; Natoli *et al.*, 2004). Devant tel cas de figure, sans un échantillonnage global, il serait facile de se fourvoyer dans la taxonomie de l'espèce.

De même, le manque d'échantillonnage peut rendre inintelligible les relations entre les taxons à la lumière de la biogéographie. Un autre exemple peut parfaitement illustrer ce point, il s'agit de celui de la tortue *Emys orbicularis* dont la distribution actuelle présente une complexité phylogénétique inouïe (Fritz *et al.*, 2005). Cette distribution s'explique par les phénomènes de recolonisation après les glaciations. En effet lors des glaciations successives, les *Emys orbicularis* ont trouvé refuge dans les péninsules du sud de l'Europe. Dans ces isolats, des processus de différenciation ont eu lieu. Après les glaciations, l'espèce a recolonisé le continent européen (fig. 25). Certaines populations d'une péninsule se sont répandues plus vite et plus loin que les populations originaires d'une autre péninsule. Il en résulte lorsque l'on se penche sur la génétique de ce taxon une complexité de distribution extrême. Ce scénario se retrouve pour de nombreuses espèces comme *Ursus arctos* (ours), *Quercus* spp. (Chêne), *Alnus glutinosa* (Aulne), *Chorthippus parallelus* (criquet), *Erinaceus* spp. (hérisson) (Hewitt, 2001) et également chez les *Bombus* spp. (Reinig, 1937). Les conséquences du manque d'échantillonnage dans l'interprétation biogéographique des résultats s'illustrent très bien dans la génétique du groupe *B maxillosus italicus*, *B. maxillosus maxillosus* et *Bombus barbutellus* qui sera détaillé par la suite.



Figure 25. Expansion d'*Emys orbicularis* en Europe de l'ouest après la fin de la dernière glaciation basé sur des études mitochondriales. 3 lignées issues chacune d'une péninsule différente sont présentes en Europe (Fritz *et al.*, 2005).

Autre point important, le travail présent n'étudie le SMRS des bourdons que par la fenêtre des sécrétions labiales céphaliques. S'il est bien établi que celles-ci sont spécifiques à l'espèce, dans des cas de taxons très proches légèrement différenciés au niveau phéromonal, l'incertitude sur le statut taxonomique ne peut être levée. En effet, le fait de n'étudier que les sécrétions labiales céphaliques des mâles constitue une simplification du SMRS. Pour avoir une vue complète du SMRS, il faudrait étudier le comportement nuptial des mâles et des femelles, déterminer les molécules actives dans les sécrétions labiales céphaliques (c'est-à-dire perçues par la femelle) et les phéromones sexuelles émises par les femelles. Or ces données ne sont pas disponibles pour l'écrasante majorité des bourdons du monde entier et donc les bourdons de la Corse. L'indisponibilité de ces données s'explique par l'investissement temporel dans les manipulations, et l'effort d'échantillonnage important que demanderait une telle étude.

Ces précisions ayant été apportées, le statut taxonomique des bourdons de la Corse peut maintenant être abordé. Les 8 taxons corses sont passés en revue par ordre de certitude décroissante dans la partie suivante.

4.2. Discussion sur le statut taxonomique des bourdons de la Corse

4.2.1. *Bombus xanthopus*

Dans le cas de *B. xanthopus*, le nombre de spécimens élevés, les résultats du SMRS et de génétique bien définis et nombreux permettent de définir avec assez bien de certitude le statut taxonomique de ce bourdon.

Des deux, le cas de *B. xanthopus* est le plus documenté dans la littérature. Dans nos résultats la différenciation phéromonale et génétique par rapport à ces homologues continentaux donne *B. xanthopus* comme une bonne espèce.

Les résultats génétiques correspondent à ceux obtenus par Estoup *et al.* (1996) et Widmer *et al.* (1998) qui notent déjà la différenciation de *B. xanthopus*. Toutefois, une différence notoire apparaît entre les analyses. Estoup *et al.* (1996) donnent *B. terrestris sassaricus* pour groupe frère de *B. xanthopus*, ce qui n'est pas le cas dans la présente analyse génétique. Les différences entre les deux études peuvent s'expliquer par l'utilisation chez Estoup *et al.* (1996) du COII et de 10 loci microsatellites en plus du COI.

Du cotés des analyses phéromonales, si la différenciation de *B. xanthopus* est bien établie, deux groupes au sein du taxon *B. xanthopus* apparaissent. L'existence de ces deux groupes semble s'expliquer par le degré de parenté des individus de l'un des groupes. En effet, celui-ci contient des mâles issus d'un élevage élaboré de la manière suivante : des reines ont été collectées sur une seule station en Corse et ensuite mises en élevage pour produire des mâles. La probabilité que des individus issus d'une même station aient un niveau de parenté élevé est plus forte que dans le cas d'individus distants de plusieurs kilomètres. Le lien de parenté entre ces mâles obtenus par cet élevage est donc très élevé. Ceci explique pourquoi ces individus sont plus proches entre eux que des autres *B. xanthopus* et qu'ils forment un groupe individualisé dans les analyses statistiques.

D'autres données de la littérature apportent des éléments de discussion. Ainsi, De Jonghe (1986) constate des différences physiologiques et phénologiques (levée de diapause) non négligeables entre les deux taxons. Une étude de Mathy *et al.* (soumis) a montré lors de tests de préférence des reines vierges envers les sécrétions des glandes labiales céphaliques de deux sous-espèces de *B. terrestris s.l.* (*dalmatinus* et *xanthopus*), que les reines de *B. xanthopus* sont préférentiellement attirées par les mâles conspécifiques. Cela signifie donc que les femelles sont bien sensibles à la différence de composition des sécrétions des mâles.

D'autres études s'opposent cependant aux résultats du présent travail. La première est celle de Rasmont & Adamski (1996) qui se base sur les expériences de croisement de De Jonghe (1986). Dans celles-ci, l'auteur conclue à l'interfertilité des *B. xanthopus* et *B. terrestris terrestris*. Cependant, la pertinence de considérer de tels hybrides obtenus *ex situ* a déjà été remise en doute par Rasmont *et al.* (2008). En effet, il faut remarquer qu'en conditions expérimentales, l'étroitesse du dispositif et le grand nombre de mâles présents empêchent la reine de choisir son partenaire. Ainsi dans un tel cas de figure, la différence de SMRS ne peut plus être perçue et l'isolement pré-copulatoire n'existe plus. Par contre l'existence d'individus considérés comme « hybrides à coup sûr » par Rasmont & Adamski (1996) sur l'île d'Elbe, *in natura*, ne s'explique bien sûr pas de la même manière. L'existence de ces hybrides probables ne peut pourtant pas disqualifier la séparation spécifique. En effet, d'autres cas existent par exemple chez les poissons récifaux (*Hexagrammidae*). Chez ceux-ci, des hybridations entre espèces avérées ont lieu. Normalement dans de telles situations, une sélection contre l'hybride maintient la barrière des espèces, or ici ce n'est pas le cas. Ainsi, Crow *et al.* (2007) montrent que la sélection contre l'hybride n'est pas suffisante au maintien de limite d'espèce et que de manière anecdotique des espèces proches peuvent s'hybrider. C'est aussi le cas chez les mammifères entre espèces proches comme l'hybridation de la baleine bleu (*Balaenoptera musculus*) et le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*) (Bérubé & Aguilar, 1998). Autre situation encore plus surprenante, beaucoup d'espèces de tortue aquatiques pourtant bien distinctes phylogénétiquement et morphologiquement s'hybrident librement (Karl *et al.*, 1995 ; Michael *et al.*, 2004 ; Stuart & Parham, 2006).

Au final, la meilleure des solutions est de considérer *B. xanthopus* comme une bonne espèce, malgré l'existence de situations résiduelles dans lesquelles *B. xanthopus* peut s'hybrider avec les taxons parents *terrestris*, *dalmatinus* et *sassaricus*.

4.2.2. *Bombus corsicola*

Les analyses phéromonales montrent que *B. corsicola* serait une espèce différente de *B. ruderatus* (*B. ruderatus autumnalis* et *B. ruderatus ruderatus*). Néanmoins, la différenciation dans le COI est quasi nulle. Ce genre de cas se rencontre, par exemple dans le cas célèbre des pinsons des Galápagos où la différenciation génétique (nucléaire et mitochondriale) entre les espèces est quasi nulle, ce qui suggère une spéciation très récente (Price, 2008). Dans le cas présent, il semble donc que la différenciation phéromonale et donc la spéciation se mettent en place plus rapidement que la différenciation génétique. Cependant, même si la vitesse d'évolution d'un gène dépend du taxon considéré, il n'est pas possible ici de déterminer pourquoi *B. corsicola* est si peu différencié de ses homologues continentaux alors que *B. xanthopus* l'est beaucoup plus. Quoiqu'il en soit en se basant sur ce que l'on sait du SMRS, *B. corsicola* serait une espèce à part entière. Ces résultats sont en désaccord avec Rasmont & Adamski (1996) qui considèrent le taxon *corsicola* comme une simple sous-espèce de *B. ruderatus*. Ces auteurs se basent sur Obercht & Scholl (non publié) qui observent une forte ressemblance dans l'enzymogramme de *B. ruderatus corsicola* et *B. ruderatus autumnalis*, ce qui est cohérent avec la faible différenciation génétique observée ici. Toutefois, les présents résultats ne laissent que peu de doute sur la spécificité de *B. corsicola*.

L'incertitude principale vient ici de la structure phylogénétique de l'autre espèce sœur de *B. ruderatus* : *B. argillaceus*. Ce taxon est, actuellement, considéré comme une bonne espèce (Delmas, 1976 ; Rasmont, 1988 ; Séché, 2005). Or, dans ce travail sur base des phéromones, *B. argillaceus* et *B. ruderatus* semblent conspécifiques. Pourtant, les spécimens de Séché (2005) ont été ici réutilisés mais l'impression de clivage que cette auteur observe, est caduque dans nos analyses. De plus ces spécimens de *B. argillaceus* viennent seulement de Turquie, la variabilité de l'espèce est donc mal représentée. Ainsi, un doute est soulevé sur le statut de *B. argillaceus*. Certes, la littérature montre que là où les deux taxons sont sympatriques, ils s'excluent (Delmas, 1976 ; Rasmont, 1988) et pourtant un hybride a déjà été trouvé *in natura* dans le sud-est de la France (Scholl *et al.*, 1992). Au final, seule une étude complète des deux taxons avec un échantillonnage important pourrait élucider le statut de ces deux espèces.

4.2.3. *Bombus perezii*

Le cas de *B. perezii* est l'opposé de celui de *B. xanthopus*. En effet, *perezii* est actuellement considéré comme une espèce à part entière (Rasmont & Adamski, 1996). Or, dans le présent travail, un soupçon apparaît en faveur d'une éventuelle conspécificité de *B. perezii* et *B. vestalis* à la vue de la très faible différenciation entre les deux taxons. Cette légère différenciation pourrait rentrer dans la variabilité de l'espèce. En effet, on sait que la variabilité de la composition des sécrétions labiales céphaliques peut s'avérer être assez large comme par exemple chez *B. ruderarius* (Terzo *et al.*, 2005). Face à cet exemple, la différenciation de *B. perezii* semble minime.

Le doute sur le statut de *B. perezii* est depuis bien longtemps présent dans la littérature. Ainsi, ses descripteurs, Schulthess-Rechberg (1886) donnent au taxon le statut d'espèce. A l'inverse, Friese & Wagner (1904), ainsi que Vogt (1909) le citent comme une sous-espèce de *B. vestalis*. Par la suite, Popov (1931) et Rasmont & Adamski (1996) considèrent *B. perezii* comme une bonne espèce proche de *B. vestalis*. Toutefois ces auteurs soulignent qu'ils lui accordent ce statut avec un certain doute. Le dernier élément présent dans la littérature est donné par Obercht & Scholl qui remarquent une très forte ressemblance enzymatique entre *B. perezii* et *B. vestalis* (Rasmont & Adamski, 1996).

A la lumière des nouveaux éléments de ce travail, *B. perezii* et *B. vestalis* apparaissent plutôt comme conspécifiques. Au final, ici encore, c'est l'échantillonnage du taxon continental de *B. vestalis* qui est insuffisant pour préciser une fois pour toutes le statut des deux taxons.

4.2.4. *Bombus lucorum renardi*

Le cas de *B. lucorum renardi* est aussi délicat. Les analyses semblent bel et bien donner *renardi* comme une simple sous-espèce de *B. lucorum*. Pourtant, les *renardi* se distinguent de tous les *B. lucorum lucorum* sauf un spécimen. Or, la particularité de ce spécimen est d'être le seul *B. lucorum* sauvage. En effet, tous les autres sont issus d'un même élevage. Ceci montre à quel point le manque d'un large échantillonnage du taxon continental se fait cruellement sentir car sans ce spécimen sauvage, un doute aurait pu apparaître sur la conspécificité des deux sous-espèces de *B. lucorum*. Ainsi, sans un large échantillonnage de spécimens originaires de toute l'Europe, il est impossible d'appréhender la variabilité globale de l'espèce. Au bout du compte, il n'est pas possible de conclure sur le statut du taxon corse pour l'instant. Le plus simple, provisoirement, est de conserver son statut actuel de simple sous-espèce de *B. lucorum* (Rasmont & Adamski, 1996).

4.2.5. *Bombus maxillosus italicus*, *B. maxillosus maxillosus* et *Bombus barbutellus*

Les analyses de ces trois taxons ont révélé deux faits pour le moins surprenant.

Le premier concerne la grande variabilité des phéromones sexuelles des trois mâles de *B. maxillosus italicus*, pourtant très proches génétiquement et géographiquement. L'hypothèse d'une pollution écartée, l'explication la plus pertinente semble être une différenciation due à une différence d'âge. En effet, comme l'ont montré Ågren *et al* (1979) et Coppée (2005), lorsqu'ils vieillissent, les mâles voient la composition de leurs sécrétions céphaliques se modifier fortement. Malgré cette variabilité, la conspécificité de *B. maxillosus italicus* et *B. maxillosus maxillosus* ne fait pas de doute. Ceci confirme en tous points le statut de *B. maxillosus italicus* de Corse décrit dans la littérature (Rasmont & Adamski, 1996).

Le second fait surprenant des analyses est la très faible différenciation de *B. barbutellus* de *B. maxillosus*. En effet, au niveau de leurs sécrétions labiales céphaliques et au niveau génétique, il n'est tout simplement pas possible de distinguer les deux taxons. Cela pourrait montrer que les *B. barbutellus* et *B. maxillosus* sont en fait conspécifiques. Un tel doute est déjà présent depuis longtemps dans la littérature. Ainsi Rasmont (1988) souligne que les deux taxons sont très proches dans leurs habitats et leur morphologie, à tel point que de nombreux spécimens ne peuvent être classés dans l'une ou l'autre espèce. Sur base de ces observations, Williams (1998) considère d'ailleurs ces deux taxons comme conspécifiques.

Cependant, il n'est pas possible ici d'apporter plus. En effet, l'échantillonnage insuffisant des trois taxons ne peut permettre d'appréhender leur variabilité globale.

Ce manque d'échantillons se fait également sentir pour expliquer les 4 groupes monophylétiques en génétique. Ces groupes s'expliquent géographiquement pour la plupart. Néanmoins quelques incohérences apparaissent. Il est cependant impossible de l'expliquer sans avoir un large échantillonnage de spécimens d'origines variées.

4.2.6. *Bombus hortorum jonghei*, *Bombus pascuorum melleofacies* et *Bombus pereziellus*

Pour ces trois taxons aucune information sur le SMRS n'est disponible, or ce présent travail se base sur le concept de reconnaissance spécifique de Paterson (1993). Rien ne pourra donc être dit sur leur statut taxonomique. On reste dans l'incertitude. Seuls peuvent être avancés quelques indices génétiques.

Ainsi, *B. hortorum jonghei*, ne semble pas être différencié génétiquement des *B. hortorum hortorum*. Si la littérature livre que les deux taxons sont bien interfertiles (Rasmont & Adamski, 1996) aucune autre information n'est disponible. Au final, seul la non-différenciation du COI du taxon corse a pu être ici prouvée.

Le même cas se retrouve chez *B. pascuorum melleofacies* qui ne diffère en rien de *B. pascuorum intermedius* dans sa séquence en COI. Ce résultat n'est pas surprenant par rapport aux données de la littérature qui considèrent les deux taxons comme de la même espèce (Rasmont, 1988 ; Rasmont & Adamski, 1996) et qui, de plus appartiennent à la même exerge (Rasmont, 1983). Pour rappel, une exerge est « un groupe monophylétique de sous-espèces conspécifiques, plus proche entre elles que des autres sous-espèces de la même espèce, et taxonomiquement nettement isolées des autres sous-espèces » (Bernardi, 1980).

Pour *B. pereziellus*, il est clair que le taxon forme un groupe monophylétique, avec pour groupe frère *B. bannitus*. Cela va à l'encontre de Rasmont & Adamski (1996), pour qui, *B. muscorum* constitue l'homologue continental de *B. pereziellus* et donc le taxon le plus proche phylogénétiquement. Cependant, la différenciation très faible entre les trois taxons (maximum 2 pb) est ridicule au regard de l'énorme potentiel de variabilité du COI. Si quelques données du SMRS sont disponibles pour *B. muscorum* et *B. bannitus* qui semblent identiques au niveau des sécrétions des mâles (Rasmont, com. pers.), sans le SMRS de *B. pereziellus* rien d'autre ne pourra être discuté.

4.3. Rapidité de spéciation des bourdons de la Corse

Le dernier point de cette discussion concerne la rapidité de spéciation des bourdons.

Sur les huit taxons étudiés, deux (*B. maxillosus italicus* et *B. pascuorum melleofacies*) sont morphologiquement identiques à leurs homologues continentaux. Rasmont & Adamski (1996) les considèrent comme des immigrants très récents. La très faible différenciation génétique et phéromonale (pour *B. maxillosus italicus*) confirment cette forte similitude et donc le caractère récent probable de leur venue en Corse.

Sur les six taxons corses fortement différenciés, même si les données apportées sont insuffisantes pour *jonghei*, *pereziellus*, *perezi* et *renardi*, *B. xanthopus* et *B. corsicola* semble être de bonnes espèces. Or, l'isolement de la Corse vis-à-vis du continent et de la Sardaigne ne remonte qu'à 10 000 ou 13 000 ans. La spéciation s'est donc produite depuis lors. Ce qui peut paraître court pour une spéciation.

Cependant, comme le souligne Mallet (2008) la spéciation est un phénomène d'une grande facilité qui peut se produire fréquemment. Ainsi, de nombreux processus de spéciation rapide sont connus. On peut citer par exemple les *Culex pipiens* du métro de Londres (une nouvelle espèce en 100ans) (Byrne & Nichols, 1999) ou les Cyprinodons de la Vallée de la mort (spéciation par isolement depuis la fin de Würm) (Turner, 1974 ; Echelle & Dowling, 1992).

Pour d'autre cas de spéciation rapide le mécanisme génétique est même connu : la spéciation par modification du caryotype (fusion robertsonienne) chez les souris du genre *Mus* (Bardhan & Sharma 2000 ; Smadja *et al.*, 2004 ; Britton-Davidian *et al.*, 2005 ; Cucchi *et al.*, 2006) ou encore chez les poissons du genre des *Amphyosenion* (Blondel, 1986 ; Daget, 1988).

Pour les bourdons de la Corse, il est possible d'exposer quelques pistes qui pourraient expliquer la rapidité de spéciation. La première est la dérive génique si forte en milieu insulaire avec le monomorphisme qui en résulte. Ce phénomène de dérive génique est connu pour accélérer les phénomènes de spéciation (Powell, 1978). De plus cette dérive est particulièrement importante chez les hyménoptères sociaux. En effet, une faible partie seulement de la population constitue l'effectif reproducteur et l'*inbreeding* s'avère important, ce qui augmente la dérive. A cette dérive, s'ajoute le caractère haploïde des mâles qui conduit à une situation de sélection contre l'allèle dominant. En effet, ce caractère haploïde interdit qu'un gène récessif puisse s'abriter de la sélection sous forme hétérozygote.

En tout cas, il semble clair que la seule ancienneté d'un isolat n'est pas synonyme de phénomènes de spéciation. Par ailleurs, des sous-espèces peuvent être isolées, tout du moins avec des contacts limités, depuis bien longtemps sans que cela donne lieu à une spéciation allopatrique. C'est le cas, par exemple, chez les sous-espèces de tigre (Luo *et al.*, 2008), chez les deux sous-espèces de *Mus musculus* du lac Casitas (Californie) (Orth *et al.*, 1998), chez les *Drosophila pseudoobscura* de Colombie et des USA (Orr & Irving, 2005), chez les sous-espèces de la Rosaceae *Rosa carolina* (Lewis, 2008), ...

5. Conclusions

La composition des sécrétions labiales céphaliques de 5 taxons de bourdons de la Corse, jusqu'alors inconnue, a été établie. De même, les séquences du COI et d'EF-1 α des huit taxons de Corse sont à présent connues. Ces données, par comparaison avec celles des homologues continentaux ont permis de statuer sur la taxonomie des bourdons corses.

Néanmoins, sur les huit taxons de Corse, il n'a été possible de se prononcer avec certitude que sur deux d'entre eux. *B. xanthopus* se révèle être une espèce à part entière bien distincte de ses homologues continentaux (*B. terrestris* spp). De même, *B. corsicola* est présenté ici comme une espèce séparée de *B. ruderatus*.

Deux taxons apparaissent très peu différenciés de leurs homologues continentaux : *B. maxillosus italicus* et *B. pascuorum melleofacies*. Pour les autres taxons étudiés (*B. hortorum jonghei*, *B. lucorum renardi*, *B. perezi* et *B. pereziellus*), on manque encore de données pour préciser leur statut spécifique ou subspécifique.

D'une manière générale, ce travail montre qu'il est tout à fait possible qu'une isolation récente ait conduit à une spéciation chez les bourdons.

6. Bibliographies

- Ågren, L., Cederberg, B. & Svensson, Bo G., 1979. Changes with age in ultrastructure and pheromone content of male labial glands in some bumble bee species (Hymenoptera Apidae). *Zoon*, 7: 1-14.
- Barbier, Y. & Rasmont, P., 2002. *Carto-Fauna-Flora*, logiciel de cartographie de données biogéographiques. Version 2.0. Université de Mons-Hainaut, 59pp, 1 CD-rom.
- Barbier, Y., Rasmont, P., Dufrêne, M. & Sibert, J.-M., 2002. *Data-Fauna-Flora*. Version 2.0. Université de Mons-Hainaut, 106pp, 1 CD-rom.
- Bardhan, A. & Sharma, T., 2000 Meiosis and speciation: a study in a speciating *Mus terricolor* complex. *Journal of Genetic* 79, 105-111.
- Baum, D., 1992. Phylogenetic species concepts. *Trends in Ecology and Evolution*. 7: 1-3.
- Berezin, M.V. 1990. Ekologiya i gnezdovanie shmelej na ostrove Wrangelya, p. 19-28 in: Kipyatkov V.E. (Ed.). *Materialy kollokviyumov Seksii Obshchestvennykh Nasekomoykh Vsesoyunogo Entomologicheskogo Obshchestva*, Leningrad, 2-8 oktyabrya 1990.
- Berezin, M.V. 1994. Social organization of the bumblebees (Hymenoptera, Apidea, Bombus) in the Arctic (Wrangel island), p. 320 in: Lenoir A., Arnold G., Lepage M.(Ed.), *Les insectes sociaux*, 12th Congress of the IUSSI-UIEIS, Paris, 21-27 August 1994.
- Berezin, M.V. 1995. Geographical Diversity, Species Correlation, Population Structure and Cenotic Interactions of Arctic Bumble Bees (Apidae, Bombus), p. 205-215 in: Gronlund E., Melander O., *Swedish-Russian Tundra Ecology*. Expedition-94, Swedish Polar Research Secretariat, Stockholm.
- Bergman, P., 1997. *Chemical communication in bumblebee premating behaviour*. Ph-D Thesis, Department of Chemical Ecology. Göteborg University, Göteborg.
- Bergström, G., Svensson, Bo G., Appelgren, M. & Groth, L., 1981. Complexity of bumble bees marking pheromones : biochemical, ecological and systematical interpretations. *Systematics Association* special volume 19: 856-857.
- Bernardi, G., 1980. *Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive*. pp. 372-425, in: Bocquet Ch., Génarmont J. & Lamotte M., *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Tome III. Mémoire n°40 de la Société zoologique de France, Paris, 452pp.
- Bérubé, M. & Aguilar, A., 1998. A new hybrid between a blue whale, *Balaenoptera musculus*, and a fin whale, *B. physalus*: frequency and empirical evidence. *Marine Mammal Science*. 14: 82-98.
- Blondel, J., 1982. Caractérisation et mise en place de l'avifaune dans le bassin méditerranéen. *Ecologia Mediterranea*, 8 : 253-272.
- Blondel, J., 1985. *Habitat selection in island versus mainland birds*. in : Cody M.L. (ed.), *Habitat Selection in birds*, 477-516. Academic Press, New York.

- Blondel, J., 1986.** *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- Blondel, J., 1991.** *Birds in biological isolates in: Perrins C.M., Lebreton J.D. & Hiron G. (eds), Bird Population Studies, their Relevance to Conservation and Management*, 45-72. Oxford University Press.
- Blondel, J., 1995.** *Biogéographie : Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M. & Perret, P., 1991.** Feeding ecology and life history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, 88:9-14.
- Bocquet, G., 1980,** La différenciation des taxons méditerranéens et la crise de salinité du Miocène. In: *La mise en place, L'évolution et, la caractérisation de la flore et de la végétation Circum méditerranéennes*. Colloque Fondation Emberger Montpellier, 9-10 avril 1980, 2 :1,-26.
- Bocquet, G., Widler B., and Kiefer H., 1978.** The Messinian model. A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33:269-287.
- Boursot, P. & Bonhomme, F., 1986.** Génétique et évolution du génome mitochondrial des Métazoaires. *Genetic Selection Evolution* 18 (1) 73-78.
- Britton-Davidian, J., Fel-Clair, F., Lopez, J., Alibert & P., Boursot, P., 2005.** Postzygotic isolation between the two European subspecies of the house mouse : estimates from fertility patterns in wild and laboratory-bred hybrids. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 379-393.
- Byrne, K. & Nichols, R. A., 1999.** *Culex pipens* in London Underground tunnels: différenciation between surface and subterranean populations. *Heredity* 82:7-15.
- Calam, D. H., 1969.** Species and Sex-specific Compounds from the Head of Male Bumblebees (*Bombus* spp.). *Nature* vol. 221: 856-857.
- Lewis, W.H., 2008.** *Rosa carolina* (Rosaceae) Subspecies and Hybrids in Eastern and Midwestern United States, Canada, and Mexico. *A Journal for Botanical Nomenclature* 18(2):192-198.
- Cameron, S.A., Hines, H. M. & Williams, P.H., 2007.** A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). *Biological Journal of the Linnean Society*. 91: 161-188. With 4 figures.
- Carapelli, A., Frati, F., Nardi, F., Dallai, R. & Simon, C., 2000.** Molecular phylogeny of the apterygotan insects based on nuclear and mitochondrial genes. *Pedobiologia* 44: 361-373.
- Contrandriopoulos J., 1981.** Endémisme et origine de la flore de la Corse : Mise au point des connaissances actuelles. *Bolletino della società of Sardenga of Scienza naturale* 20 : 187-230.
- Coppée, A. 2008.** Intraspecific Variation of the Céphalic Labial Gland Secretions in *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Chemistry & Biodiversity* Vol. 5 : 2654-2661.
- Coppée, A., 2005.** *Caractérisation des sécrétions des glandes labiales céphaliques des mâles de Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) en fonction de l'âge. Mémoire de fin d'études, Université de Mons-Hainaut, Mons. 50 pp.
- Cucchi, T., Orth, A., Auffray, J.-C., Renaud, S., Fabre, L., Catalan, J., Hadjisterkotis, E., Bonhomme, F. & Vigne, J.-D., 2006.** A new endemic species of the subgenus *Mus* (Rodentia, Mammalia) on the Island of Cyprus. *Zootaxa* 1241: 1-36.

- Danforth, B. N., 1999.** Phylogeny of the bee genus *Lasioglossum* (Hymenoptera: Halictidae) based on mitochondrial COI sequence data. *Systematic Entomology*, 24: 377-393.
- Dapporto, L., Wolf, H. & Strumia, F., 2006.** Recent geography determines the distribution of some flying Hymenoptera in the Tuscan Archipelago. *Journal of Zoology* 272: 37-44.
- Delmas, R., 1976.** Contribution à l'étude de la faune française des Bombidae (Hymenoptera, Apoidea, Bombidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.). 12 : 247-290.
- Dobzhansky, T., 1970.** *Genetics and the Evolutionary Process*. Columbia University press, New York.
- Dufrène, M. & Legendre, P., 1997.** Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Echelle, A.A. & Dowling, T.E., 1992.** Mitochondrial DNA variation and Evolution of the death valley pupfishes (Cyprinodon, Cyprinodontidae). *Society for the study of evolution*. 46 (1): 193-206.
- Estoup, A., Solignac, M., Cornuet, J.-M., Goudet, J. & Scholl, A., 1996.** Genetic differentiation of continental and island populations of *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae) in Europe. *Molecular Ecology*, 5: 19-31.
- Friese, H. & Wagner, F. von, 1904.** Über die hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik*, Suppl. 7: 551-570, 2 pls.
- Fritz, U., Cadi, A., Cheylan M., Coïc, C., Détaint, M., Olivier, A., Rosecchi, E., Guicking, D., Lenk, P., Joger, U. & Wink, M., 2005.** Distribution of mtDNA haplotypes (cyt b) of *Emys orbicularis* in France and implications for postglacial recolonization. *Amphibia-Reptilia* 26: 231-238.
- Fuller, S., Schwarz, M. & Tierney, S., 2005.** Phylogenetics of the allodapine bee genus *Braunsapis*: historical biogeography and long-range dispersal over water. *Journal of Biogeography* 32: 2135-2144.
- Goüy De Bellocq, J., Sara, M., Casanova, J. C., Feliu, C. & Morand, S., 2003.** A comparison of the structure of helminth communities in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus*, on islands of the western Mediterranean and continental Europe *Parasitology research*. 90, no1: 64-70.
- Hewitt, G. M., 2001.** Speciation, hybrid zones and phylogeography or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 537-549.
- Hines, H. M. 2008.** Historical Biogeography, Divergence Times and Diversification Patterns of Bumble Bees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Systematic Biology* 57(1):58-75.
- Hines, H. M., Cameron, S. A. & Williams, P. H., 2006.** Molecular phylogeny of the bumble bee subgenus *Pyrobombus* (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*) with insights into gene utility for lower-level analysis. *Invertebrate Systematics*, 20 : 289-303.
- Jonghe, R. de, 1982.** Copulations interspécifiques en captivité d'espèces du genre *Bombus* Latreille (*sensu stricto*) (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). *Bulletin des annales de la société royale belge d'Entomologie*, 118 : 171-175.
- Jonghe, R. de, 1986.** Crossing experiments with *Bombus terrestris terrestris* (Linnaeus, 1758) and *Bombus terrestris xanthopus* Kriechbaumer, 1870 and some notes on diapause and nosenose (Hymenoptera: Apoidea). *Phegea*, Antwerpen, 14: 19-23.

- Jordal, B. H., 2002.** Elongation Factor 1 α resolves the monophyly of haplodiploid ambrosia beetles Xyleborini (Coleoptera: Curculionidae). *Insect Molecular Biology* 11(5): 453-465.
- Karl, S. A., Bowen, B. W. & Avise, J. C., 1995.** Hybridization Among the Ancient Mariners: Characterization of Marine Turtle Hybrids With Molecular Genetic Assays *The Journal of Heredity* 86 (4):262-268
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. & Miyata, T., 2002.** MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research* Vol.30, No. 14.
- Kjer, K. M., Blahnik, R.J. & Holzenthal, R. W., 2001.** Phylogeny of caddisflies (Insecta, Trichoptera). *Zoologica Scripta*, 31: 83-91.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J. & Wilson, D.S., 1999.** Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400: 652-655.
- Kullenberg, B., Bergström, G., Bringer, B., Calberg, B. & Cedreberg, B., 1973.** Observations on scent marking by *Bombus* Latr. and *Psithyrus* Lep. Males (Hym., Apidae) and localization of sites of production of the secretion. *Zoon, Suppl.* 1:23-29.
- Legendre, L. & Legendre, P., 1984.** *Ecologie numérique 1. Le traitement multiple des données écologiques.* Mason, Paris et Presses de l'Université du Québec, Canada.
- Lomolino, M.V. & Weiser, M.D., 2001.** Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography*, 28 : 431-445.
- Luo, S., Johnson W., Martenson, J., Antunes, A., Martelli, P., Uphyrkina, O., Traylor-Holzer, K., Smith, J. & O'Brien, S., 2008.** Subspecies Genetic Assignments of Worldwide Captive Tigers Increase Conservation Value of Captive Populations. *Current Biology* 18; 8: 592-596.
- Mac Arthur, R., Wilson, E., 1967.** *The theory of island biogeography.* Princeton University Press. 203 pages.
- Maddison, W. & Maddison, D., 2007.** *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.* Version 2.6 (buid 486). <http://mesquiteproject.org>.
- Mallet J., 2008.** Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363, 2971-2986
- Mathy, T. 2007.** *Préférences des reines vierges de Bombus terrestris L. envers les sécrétions des mâles de différents âges et sous-espèces (Hymenoptera, Apidae).* Mémoire de fin d'études, Université de Mons-Hainaut, Mons, 73 pp.
- Mayr, E., 1979.** *Evolution and the diversity of life.* The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts and London, England. 721pp.
- Mayr, E., 1963.** *Animal Species and Evolution.* Belknap Press of Harvard University, Cambridge & London, 797 pp.
- Michael, J. C., Martin, K., & Dutton, P. H., 2004.** Hybridization between a Green Turtle, *Chelonia mydas*, and Loggerhead Turtle, *Caretta caretta*, and the first record of a Green Turtle in Atlantic Canada. *Canadian Field-Naturalist* 118 (4): 579-582.

- Mikkola, K., 1978.** Spring migrations of wasps and bumble bees on the southern coast of Finland (Hymenoptera, Vespidae and Apidae). *Suomen Hyönteistietellinen Aikakauskirja, Helsinki*, 44: 10-26.
- Nieberding, C., Morand, S., Libois, R. & Michaux, J.R., 2006.** Parasites and the island syndrome: the colonization of the western Mediterranean islands by *Heligmosomoides ploygyrus* (Dujardin, 1845). *Journal of Biogeography*, 33: 1212-1222.
- Orr, H. A. & Irving, S.** Segregation Distortion in Hybrids Between the Bogota and USA Subspecies of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, Vol. 169, 671-682
- Orth, A., Adama, T., Din, W. & Bonhomme, F., 1998.** Natural hybridization between two subspecies of the house mouse, *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus castaneus*, near Lake Casitas, California. *Genome / National Research Council Canada* 41(1):104-110.
- Palkovacs, P., 2003.** Explaining adaptative shifts in body size on islands: a life history approach. *OIKOS*, 103: 37-44.
- Palomba, M R., 2004,** Les éléphants nains des îles de la Méditerranée. *Les Dossiers d'archéologie* 291 : 32-37.
- Paterson, H. E. H., 1993.** *Evolution and the recognition concept of species*, The Johns Hopkins University Press, 234 pp.
- Ponchau, O., Iserbyt, S., Verharghe, J-C. & Rasmont, P., 2006.** Is the caste-ratio of oligolectic bumblebee *Bombus gerstaeckeri* Morawitz (Hymenoptera: Apidae) biased to queens? *Annales de la société entomologique de France (n.s.)*, 42 (2):207-214.
- Posada, D., 2006.** ModelTest Server: a web-based tool for the statistical selection of models of nucleotide substitution. *Bioinformatics* 14 (9): 817-818.
- Powell, J.R., 1978.** The Founder-Flush speciation theory: an experimental approach. *The society for the study of evolution* vol 32 (3): 465-474.
- Price, T., 2008.** *Speciation in birds*. Greenwood Village, CO: Roberts & Co.
- Rasmont, P. & Adamski, A., 1996.** Les Bourdons de la Corse (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae). *Notes Fauniques de Gembloux*, 31:3-87.
- Rasmont, P. & Quaranta, M., 1997.** I Bombi dell'Arcipelago Toscano (Hymenoptera Apidae). *Bolletino della società entomologica italiana*, 129(1): 31-38.
- Rasmont, P. 1983.** La notion d'exergue appliquée à *Megabombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli) (Hymenoptera: Apidae). *Bulletin des Annales de la Société Royal belge d'Entomologie*, 119: 185-195.
- Rasmont, P. 1989.** Centres de richesse et centres de pauvreté de la faune des Bourdons de France (Hymenoptera, Apidae). Théorie d'Inouye contre théorie de Ranta & Vespäläinen. in: **J. de Beaufort & H. Maurin** "L'Utilisation des Inventaires informatisés d'Invertébrés pour l'Identification et la Surveillance d'Espaces de grand Intérêt faunistique", Paris, novembre 1987. ca 12 pp.
- Rasmont, P., 1988.** Monographie écologique et zoogéographique des Bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). Thèse de doctorat, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, 310 + LXII pp.

- Rasmont, P., Coppée, A., Michez, D. & De Meulemeester, T., 2008.** An overview of the *Bombus terrestris* (L., 1758) subspecies (Hymenoptera: Apidae). *Annales de la société entomologique de France* (ns) 44 (1): 243-250.
- Rasmont, P., Terzo, M., Aytekin, M.A., Hines, H., Urbanova, K., Cahlikova, L. & Valterova, I. 2005.** Pheromone analysis of the bumble bee subgenus *Sibiricobombus* Vogt suggests *Bombus niveatus* Kriechbaumer and *Bombus vorticosus* Gerstaecker are conspecific (Hymenoptera, Apidae, Bombus). *Apidologie*, 36: 571-584.
- Reinig, W.F. & Rasmont, P., 1983.** Über den anatolischen *Megabombus* (*Thoracobombus*) *pascuorum* (Scopoli, 1763), *Spixiana*, 62 : 153-16.
- Reinig, W.F., 1937.** *Die Holarktis*. Fischer, Jena, 124pp.
- Richards, K.W 1973.** Biology of *Bombus polaris* Curtis and *B. hyperboreus* Schonherr at Lake Hazen, Northwest Territories (Hymenoptera: Bombini). *Quaestiones. Entomologicae* 9: 115-157.
- Scholl, A., Obrecht, E. & Zimmerman, M., 1992.** Evidence of hybridation of *Bombus argillaceus* and *Bombus ruderatus* (Hymenoptera: Apidae) in a zone of contact in France: enzyme electrophoretic data. *Proceeding of the XIX international Congress of Entomology, Beijing*, p.53.
- Seché, A., 2005.** *Sécrétions labiales céphaliques des Megabombus*. Mémoire de fin d'études, Université de Mons-Hainaut, Mons, 33pp.
- Sibley, C.G. & Ahlquist, J.E., 1990.** *Phylogeny and classification of birds*. New Haven, Connecticut.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A. Crespi, B., Liu, H. & Flook, P., 1994.** Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation conserved polymerase chain reaction primers. *Annals Entomological Society of America* 87 651-701.
- Smadja, C., Catalan, J., Ganem, G., 2004.** Strong premating divergence in a unimodal hybrid zone between two subspecies of the house mouse. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 165-176.
- Stamatakis, A., 2006.** RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, Vol. 22 no. 21: 2688-2690.
- Stamatakis, A., Hoover, P. & Rougemont, J., 2008.** A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web Servers. *Systematic Biology* 57 (5): 758-771.
- Stuart, B. L. & Parham, J.F., 2006.** Recent hybrid origin of three rare Chinese turtles *Conservation genetic*. 8: 169-175.
- Svensson, B. G., 1979.** *Pyrobombus lapponicus* auct. In Europe recognized as two species: *P. lapponicus* (Fabricius, 1793) and *P. monticola* (Smith, 1849) (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae). *Entomological Scandinavia*, 10:275-296.
- Swofford, D.L., 2002.** *PAUP* 4 phylogenetic analysis using parsimony (and other methods)*, 4.0d100 bêta Sinauer Associates, Sunderland, MA p55.
- Terzo, M., Urbanova, K., Valterova, I. & Rasmont, P. 2005.** Intra and interspecific variability of the cephalic labial glands' secretions in male bumblebees: the case of *Bombus* (*Thoracobombus*) *runderarius* (Müller) and *B. (Thoracobombus) sylvarum* (L.) [Hymenoptera, Apidae]. *Apidologie*, 36: 85-96.

- Thiollay, J.-M., 1998.** Distribution patterns and insular biogeography of South Asian raptor communities. *Journal of Biogeography* 25: 57-72.
- Thorpe, R.S., 1980.** A comparative study of ordination techniques in numerical taxonomy in relation to racial variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 13: 7-40 14pl.
- Triantis, K.A., Vardinoyannis, K., Tsolaki, E.P., Botsaris, I., Lika, K. & Mylonas, M., 2006.** Re-approaching the small island effect. *Journal of Biogeography* 33: 914-923.
- Tuner, B.J., 1974.** Genetic Divergence of the death valley pupfish species : Biochemical versus morphological evidence. *Society for the study of evolution*. 28: 287-294.
- Vogt, O., 1909.** Studien über das Artproblem 1. Mitteilung. Über das Variieren der Hummeln. 1. Teil. *Schriften der berlinischen Gesellschaft Naturforschender, Freunde, Berlin*, 1909: 28-84, 1pl.
- Widmer, A. & Schmid-Hempel, P., 1999.** The population genetic structure of a large temperate pollinator species, *Bombus pascuorum* (Scopoli) (Hymenoptera: Apidae). *Molecular ecology* 8: 387-398.
- Widmer, A., Schmid-Hempel, P., Estoup, A. & Scholl, A. 1998.** Population genetic structure and colonization history of *Bombus terrestris* s.l. (Hymenoptera: Apidae) from the Canary Islands and Madeira. *Heredity* 81: 563-572.
- Williams, P. H., 1998.** An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera : Apidae, Bombini) *Bulletin of Natural History Museum of London (Entomology)* 67 (1): 79-152.
- Zhang, Z., Schwartz, S., Wagner, L. & Miller, W., 2000.** A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *Journal of Computational Biology* 7(1-2): 203-14.

7. Annexes

7.1. Annexe 1 : Tableau des stations corses

Remarque : Code pays : F (France)

Code	Localité	Lieux dits	Coordonnées	Altitude	Date
COR01	F, Morosaglia	San Petru d'Accia	42.2521N 09.1938E	1022m	4/07/2007
COR02	F, Morosaglia	San Petru d'Accia	42.2519N 09.1929E	1050m	4/07/2007
COR03	F, Morosaglia	San Petru d'Accia	42.2440N 09.1847E	1170m	4/07/2007
COR04	F, Morosaglia	Seritta	42.2636N 09.1651E	734m	4/07/2007
COR05	F, San Giovanni di Moreani	Serrlé, entrée du sentier botanique	42.2238N 09.2835E	469m	5/07/2007
COR06	F, San Giovanni di Moreani	Serra	42.2243N 09.2839E	469m	5/07/2007
COR07	F, Velone	Orneto	42.2359 N 09.2845E	475m	5/07/2007
COR08	F, Pero-Casavechie	Bassin de Noccatte di Segala	42.2436N 09.2806E	493m	5/07/2007
COR09	F, San Lorenzo	Casanova	42.2320N 09.1730E	769m	7/07/2007
COR10	F, Salicato	Bocca di San Antonio	42.2344N 09.1729E	907m	7/07/2007
COR11	F, Salicato	Bocca di San Antonio	42.2333N 09.1807E	1055m	7/07/2007
COR12	F, Salicato	Punta Castillare	42.2335N 09.1804E	58m	7/07/2007
COR13	F, Evisa	Col du Vergio	42.1725N 08.5240E	1474m	8/07/2007
COR14	F, Venaco	Forêt de Cervalu	42.1146N 09.0722E	816m	9/07/2007
COR15	F, Zicavo	Ossalangu	41.5216N 09.0715E	1210m	10/07/2007
COR16	F, Zicavo	Chapelle San Petru	41.5242N 09.0853E	1331m	10/07/2007
COR17	F, Corte	Citadelle	42.1817N 09.0850E	425m	10/07/2007
COR18	F, Venaco	Forêt de Cervalu	42.1146N 09.0722E	816m	10/07/2007
COR19	F, Muraccio	Village	42.1013N 09.1102E	621m	11/07/2007
COR20	F, Venaco	Forêt de Cervalu	42.1156N 09.0651E	816m	11/07/2007
COR21	F, Ghisoni	sortie du village	42.0556N 09.1243E	656m	24/06/2008
COR22	F, Ghisoni	Orie di Ginda	42.0504N 09.1149E	680m	24/06/2008
COR23	F, Ghisoni	Orie di Ginda	42.0505N 09.1152E	706m	24/06/2008
COR24	F, Ghisoni	Fontanone	42.0356N 09.1025E	922m	24/06/2008
COR25	F, Ghisoni	Fontanone	42.0341N 09.1026E	993m	24/06/2008
COR26	F, Zicavo	Fontaine de Celdine	42.5828N 09.1103E	929m	24/06/2008
COR27	F, Ghisoni	forêt communale de Ghisoni	42.0851N 09.1131E	1280m	24/06/2008
COR28	F, Altiani	-	42.1336N 09.1644E	325m	24/06/2008

Code	Localité	Lieux dits	Coordonnées	Altitude	Date
COR29	F,Altiani	sortie du village	42.1416N 09.1741E	634m	25/06/2008
COR30	F,Pietraserena	Travonate	42.1341N 09.2135E	671m	25/06/2008
COR31	F,Pietraserena	La Madeine chapelle	42.1255N 09.2224E	585m	25/06/2008
COR32	F,Aitone	Pont du Renaghu	42.1650N 08.5401E	1034m	25/06/2008
COR33	F,Evisa	Col du Vergio	42.1726N 08.5243E	1467m	25/06/2008
COR34	F,Morosaglia	forêt de San Petru d'Accia	42.2529N 09.1948E	1011m	26/06/2008
COR35	F,Morosaglia	forêt de San Petru d'Accia	42.2515N 09.1925E	1091m	26/06/2008
COR36	F,Ocagnano	La Croix	42.2819N 09.2657E	381m	26/06/2008
COR37	F,San Michel	Village	42.4859N 09.2548E	313m	27/06/2008
COR38	F,Sisco	Nord de San Michel	42.4947N 09.2604E	383m	27/06/2008
COR39	F,Guaitella	Entrée du village	42.4242N 09.2544E	332m	27/06/2008
COR40	F,Corte	GR vers Casanova	42.1801N 09.0905E	443m	28/06/2008
COR41	F,Corte	Prés de l'hôpital	42.1802N 09.0909E	415m	28/06/2008
COR42	F,Serragio	cimetière	42.1336N 09.1038E	530m	28/06/2008
COR43	F,Araggio	village	41.3849N 09.1608E	91m	29/06/2008
COR44	F,L'Ospedale	Forêt de l'Ospedale	41.4021N 09.1228E	953m	29/06/2008
COR45	F,L'Ospedale	Village	41.0903N 09.1141E	903m	29/06/2008
COR46	F,Poggio	près de l'ancien couvent Saint François	41.4149N 09.0336E	356m	29/06/2008
COR47	F,Zicavo	Col de la Vaccia	41.4926N 09.0507E	1198m	29/06/2008
COR48	F,San Nicolao	Village	42.2149N 09.3008E	916m	30/06/2008
COR49	F,San Giovanni di Moriani	entrée du sentier botanique	42.2238N 09.2835E	477m	30/06/2008
COR50	F,Santa Lucia di Moriani	Serrale	42.2234N 09.3017E	66m	30/06/2008
COR51	F,La Porta	forêt de San Petru d'Accia	42.2449N 09.2018E	883m	30/06/2008
COR52	F,Castineta	sur D15	42.2515N 09.1755E	776m	30/06/2008
COR53		Capannacé	42.2837N 09.0853E	268m	1/07/2008
COR54	F,Asco	vallée de l'Asco	42.2713N 09.0304E	449m	1/07/2008
COR55	F,Haut Asco	Valentinuu	42.2417N 08.5557E	1257m	2/07/2008
COR56	F,Monte-Rotondo	bergerie Puzzatellu	42.1154N 09.0649E	1068m	2/07/2008
COR57	F,Vizzazavona	Col de Vizzazavona	42.0650N 09.0707E	1148m	2/07/2008
COR58	F,Piedicroce	Fontanone	42.2220N 09.2137E	640m	2/07/2008
COR59	F,Cervione	Poggio	42.1657N 09.2618E	619m	2/07/2008
COR60	F,Zolena	Punzzerali	42.1436N 09.2355E	552m	2/07/2008
COR61	F,Sant Andrea Di Bozio	-	42.1530N 09.2400E	432m	2/07/2008
COR62	F,Corte	Nord de l'aérodrome	42.1735N 09.1133E	349m	2/07/2008
COR63	F,Guaitella	Entrée du village	42.4242N 09.2544E	332m	3/07/2008

7.2. Annexe 2 : Tableau des stations des homologues

Remarque : Code des Pays : F00 (France + département), SE (Suède), N (Norvège), Tr (Turquie), B (Belgique).

Code	Localité	Lieux dits	Coordonnées WGS84	Altitude	Date
PR005	F83, Gonfaron,	Près de Notre-Dame du Figuier	43°18'28"N 6°18'33"E	240m	25/08/08
PR023	F83, Gonfaron,	Notre-Dame-du-Figuier	43°18'28"N 06°18'33"E	240 m	3/08/08
PR050	F83, Gonfaron,	Près de Notre-Dame-du-Figuier	43°18'28"N 06°18'33"E	240 m	23/07/08
PR051	F83, Bargemon,	Col du Bel Homme	43°38'22"N 06°34'07"E	919 m	25/08/08
PR054	F75, Paris,	Jardin des Plantes	48°50'37"N 02°21'35"E	34 m	29/08/08
PR070	SE, Skaane,	Dybäck	55°24'14"N 13°31'27"E	6 m	5/08/08
PR074	SE, Uppsala,	Linnéträd-gaarden	59°51'44"N 17°38'01"E	26 m	8/08/08
PR075	SE, Uppsala,	Botaniska trädgaarden	59°51'05"N 17°37'40"E	23 m	8/08/08
PR094	SE, Jämtland l.,	Fjällnäs	62°35'43"N 12°10'55"E	790 m	13/08/08
PR126	N, N.Trondelag,	Flatanger, Kvaløyseteren	64°28'11"N 10°43'16"E	9 m	18/08/08
SA01	F66, Ile-sur-Têt	-	42°40'40"N 02°38'01"E	136m	17/07/04
SA02	F66, Corbère	-	42°39'35"N 02°40'10"E	150m	17/07/04
SA03	F66, Corbère	Les Cabanes	42°39'39"N 02°40'40"E	147m	17/07/04
SA04	F66, Ile-sur-Têt	-	42°40'40"N 02°38'01"E	136m	23/07/04
SA05	F66, Ile-sur-Têt	-	42°39'39"N 02°40'40"E	146m	23/07/04
SA06	F83, Gonfaron	Notre Dame du Figuier	43°18'27"N 06°18'33"E	240m	20/07/04
SA07	F83, Gonfaron	Notre Dame du Figuier	43°18'28"N 06°18'33"E	240m	20/07/04
SA08	F66, Corbère	Les Cabanes	42°39'39"N 02°40'39"E	150m	18/07/04
SA09	F66, Millas	-	42°42'47"N 02°42'39"E	102m	23/07/04
SA10	Tr, Aksaray	Ağzıkarahan	38°27'26"N 34°09'26"E	1200m	2/08/02
SA11	Tr, Aksaray	à l'est de Nevşehir: entre Ürgüp et Aksalur	38°38'24"N 34°58'15"E	1400m	2/08/02
SA12	Tr, Kayseri	Erciyes dağı	38°28'36"N 35°30'06"E	2000m	3/08/02
SA13	Tr, Kayseri	Tepes, à l'ouest de Çardýk	38°33'43"N 35°38'27"E	1900m	4/08/02
SA14	Tr, Makistmor		39°57'04"N 38°37'52"E	1510m	5/08/02
SA15	Tr, Kars	5km au sud de Çamlıçtak,	41°04'31"N 42°49'37"E	1960m	9/08/02

Code	Localité	Lieux dits	Coordonnées WGS84	Altitude	Date
SA16	Tr, Kars	Bogazkoy	40°42'36"N 43°08'30"E	1690m	9/08/02
SA17	Tr, Rize	Aydu, Kaçkar dağı Milliparkı	40°56'01"N 41°08'26"E	1600m	6/08/02
SA18	Tr, Rize	Aydu, Kaçkar dağı Milliparkı	40°55'07"N 41°08'42"E	1790m	6/08/02
SA19					
DT107	Tr, Erzincan	Sipikör geçidi	39°52'06"N 39°33'55"E	2433m	8/08/07
DT119	Tr, Artvin	Çam geçidi	41°12'21"N 42°30'05"E	2462m	14.VIII.2007
DT065	F66, Eyne	Cirque d'Eyne	42°25'27"N 02°09'07"E	2555m	7/08/06
DT060	F66, Eyne	Cirque d'Eyne	42°25'30"N 02°08'57"E	2492m	4/08/06
N73	F66, Nyer	Col de Bernat	42°30'18"N 02°18'10"E	1598m	18/07/07
N78	F66, Nyer	La Taillade	42°31'28"N 02°17'26"E	1206m	18/07/07
N91	F66, Nyer	Sud du Pic des Tres Esteles	42°30'09"N 02°19'12"E	2073m	27/07/07
N92	F66, Nyer	Jasse au Sud du Pic des Tres Esteles	42°30'06"N 02°19'00"E	2057m	27/07/07
S101Q40	F66, Nohèdes	Bac Crissal	42°37'53"N 02°13'46"E	1820m	17/07/01
MT31	F66, Eyne	La font del Sastre	42°29'18"N 02°05'05"E	1609m	24/07/01
CA01	F66, Corbère	-	42°39'34"N 02°40'07"E	164m	11/07/04
CA02	F66, Ille-sur-Têt	-	42°40'40"N 02°38'01"E	136m	7/07/04
CA03	F66, Millas	-	42°42'47"N 02°42'41"E	102m	7/07/04
CA04	F66, Millas	-	42°42'44"N 02°42'36"E	81m	7/07/04
CA05	F66, Corbère	-	42°39'35"N 02°40'10"E	150m	7/07/04
CA06	F66, Corbère	Les Cabanes	42°39'39"N 02°40'40"E	146m	7/07/04
LT01	B, Fraiture	La baraque Fraiture	50°14'59"N 05°44'23"E	632m	13/08/08