

Réserve Naturelle de Nohèdes

**Université de Mons-Hainaut
Service de Zoologie**

Rapport de recherche

**Structure de la population de
Bombus monticola rondoui Vogt
(Hymenoptera, Apidae) dans la vallée de
Nohèdes (France, Pyrénées-Orientales)**

Par Manuel Podrecca, Nikolaj Bogatyrev & Pierre Rasmont

Septembre 2004

M. Podrecca, N. Bogatyrev & P. Rasmont, 2004. *Structure de la population de Bombus monticola rondoui (Hymenoptera, Apidae) dans la vallée de Nohèdes (France, Pyrénées-Orientales)*. Rapport de recherche, Mémoire de Licence en Biologie, Réserve Naturelle de Nohèdes, Université de Mons-Hainaut, Nohèdes, Mons, 83pp.

Résumé: *Bombus monticola* est l'une des principales espèces de bourdons de l'étage subalpin de la vallée de Nohèdes. La structure de la population de cette espèce est abordée principalement par l'étude de l'effectif, de la densité, de la biomasse et de la mobilité.

L'effectif de *B. monticola* est estimé par des techniques de capture-marquage-recapture. De cette estimation, les densités de butineurs sont extrapolées pour les 5 sites d'étude. Les densités d'ouvrières, de mâles, et de femelles varient respectivement de 42 à 2354, de 60 à 292 et de 5 à 273 individus par hectare.

La biomasse est extrapolée des données concernant les densités de butineurs. Elle met en évidence la place énergétique remarquable de ce bourdon dans les landes subalpines de la vallée de Nohèdes. Sa biomasse égale ou dépasse celles estimées pour le groupe des mammifères carnivores (en Europe et en Amérique du Nord) ou d'oiseaux (dans les forêts de chêne vert).

La mobilité est évaluée en analysant le flux d'individus entre les sites et les taux de recapture. Elle indique que *Bombus monticola* est très fidèle à ses sites de butinage.

Enfin, l'étude des choix floraux permet de confirmer le rôle essentiel des Ericaceae pour ce bourdon. Le rosage (*Rhodendron ferrugineum*) est en effet sa ressource principale.

Mots clés : *Bombus monticola rondoui*, abondance, mobilité, choix floraux, étage subalpin.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier le Professeur P. Rasmont pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et permis de réaliser un mémoire qui allie travail de terrain et recherche. Je le remercie également pour ses conseils avisés.

J'exprime aussi toute ma gratitude aux Professeurs N. Bogatyrev et P. Grosjean pour leur aide précieuse, leurs conseils et m'avoir consacré du temps.

Je remercie vivement le Dr M. Terzo, Mme S. Iserbyt, M. D. Michez et Mlle O. Ponchau pour leur constante disponibilité et leur collaboration.

Enfin, je remercie M. F. Delmarquette et tous les membres de ma promotion pour leur soutien et leur bonne humeur indispensable à la réalisation de ce mémoire.

1. Introduction

1.1 Généralités

Le département des Pyrénées-Orientales est caractérisé par une faune de bourdons très riche et diversifiée (Kruseman, 1958; Delmas, 1976; Rasmont, 1988, 1998, 2000; Iserbyt, 2000; Iserbyt *et al.*, 2001 et 2002, Gosselin, 2003). 46 espèces de bourdons sont répertoriées en France (Rasmont, 1988; Rasmont *et al.*, 1996) tandis que 30 espèces de bourdons sont dénombrées dans la seule vallée de Nohèdes (Gosselin, 2003). On comprend ainsi l'intérêt faunistique de celle-ci. La vallée de Nohèdes présente aussi une flore particulièrement riche et diversifiée, près du quart de la flore vasculaire française est répertoriée dans cette vallée (Mangeot, 2000).

Bombus monticola est une des espèces les plus abondantes de l'étage subalpin dans les Pyrénées-Orientales (Ornosa Gallego, 1984; Rasmont, 1988; Rasmont *et al.* en préparation; Iserbyt, 2000), notamment à Nohèdes (Gosselin, 2003). De manière générale, *B. monticola* semble être en expansion, au moins dans les îles Britanniques (Alford, 1975).

L'étude de la structure de la population est une des premières étapes pour comprendre les relations liant un organisme vivant à son biotope. Cette étude constitue une première approche pour quantifier l'abondance locale de *B. monticola*. Dans ce sens, la structure de la population de *B. monticola* est ici abordée par l'étude de l'effectif, de la densité de butineurs, de la biomasse, de la mobilité et des choix floraux.

Bien que la littérature consacrée à l'étude des effectifs et des densités de populations de bourdons soit riche (Teräs, 1983; Banaszak & Manole, 1987; Bowers, 1985, 1986a; Duhayon, 1992; Banaszak & Cierzniak, 1994, 1997; Banaszak, 1996a, 1996b; Banaszak & Kryzstofiak, 1996; Ponchau, 2002; Delattre, 2003), très peu d'auteurs se sont consacrés à l'étude de ces variables dans les milieux montagnards (Bowers, 1985, 1986a et 1986b; Ponchau, 2002; Delattre, 2003). Il n'existe que trop peu de données concernant les espèces abondantes dans ces milieux (Bowers, 1985, 1986a).

Les données concernant la biomasse sont encore plus parcellaires (Duhayon, 1992; Delattre, 2003) et ne concernent pas les milieux subalpins.

La mobilité des bourdons est étudiée depuis longtemps et de manière très approfondie (Bringer, 1973; Alford, 1975; Svensson, 1979a; Osborn *et al.*, 1999; Hellwig & Frankl, 2000a, 2000b; Ponchau, 2002; Goulson, 2003). Ici encore, très peu d'études se sont intéressées aux milieux montagnards. Les seules données concernant la mobilité et la connectivité des bourdons dans ces milieux sont fournies par Ponchau (2002) et Delattre (comm. pers.).

Enfin, l'aspect des choix floraux est abordé dans cette étude à titre de confrontation avec les données existantes concernant la France (Rasmont, 1988; Durieux, 2000; Gosselin, 2003).

1.2. Histoire naturelle de *Bombus monticola* Smith

1.2.1. Distribution de *Bombus monticola*

Bombus monticola est une espèce répandue dans la majorité des massifs montagneux d'Europe (fig.1). Aucun spécimen n'est observé en dehors de ce continent. Il existe cinq sous-espèces, chacune endémique d'un massif montagneux (Svensson, 1979b; Rasmont et al., en préparation):

- les populations des îles Britanniques appartiennent à la sous-espèce nominale *monticola* Smith, 1849. Cette sous espèce s'observe surtout dans les collines de Cornouaille, du Pays de Galle, du Lake District, de la chaîne Pennine et d'Ecosse (Alford, 1975);
- la sous-espèce *scandinavicus* Friese, 1912 s'observe dans le nord du continent, des montagnes de Scandinavie jusqu'au niveau de la mer de Barents. On la retrouve dans le nord de la Norvège, la péninsule de Kola et les régions frontalières de la Finlande avec la Norvège (Rasmont et al., en préparation);
- la sous-espèce *alpestris* Vogt, 1909 est endémique du massif alpin et des Balkans (Reinig, 1965, 1966; Rasmont et al., 1996);
- la sous-espèce *konradini* Reinig, 1965 est endémique des Apennins (Reinig, 1965; Rasmont et al., en préparation);
- la sous-espèce *rondoui* Vogt, 1909, objet de cette étude, est endémique des Monts Cantabriques (Pittioni, 1942) et des Pyrénées (Ornosa Gallego, 1984 ; Rasmont,1988).



Figure 1. Carte de distribution de *Bombus monticola* (d'après Svensson, 1979b).

1.2.2. Phénologie

Les espèces de bourdon inféodées au milieu montagnard sont caractérisées par une phénologie assez courte (Rasmont *et al.*, en préparation).

Le cycle de *B. monticola* est bouclé en un peu plus de deux mois, de fin juin à début septembre (Rasmont *et al.*, en préparation; fig. 2).

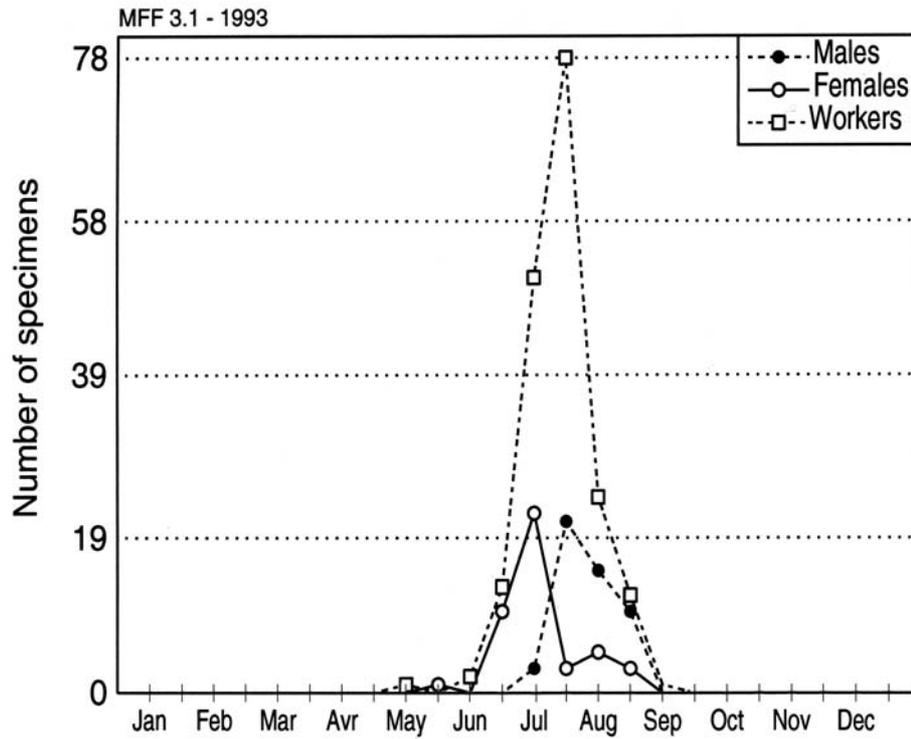


Figure 2. Phénologie de *Bombus monticola* (d'après Rasmont *et al.*, en préparation).

1.2.3. Etagement altitudinal

Bombus monticola rondoui est un bourdon de l'étage subalpin. Ceci est admis quand on analyse les gammes d'altitude auxquelles on observe les récoltes de *B. monticola rondoui* (tab. 1).

Tableau 1. Distribution en altitude de *Bombus monticola rondoui* selon divers auteurs

	Ecart inter décile (m)	Minima et maxima (m)
Ornosa Gallego 1984, Espagne	-	1400-2500
Rasmont 1988, Languedoc -Roussillon	1990-2420	1400-2650
Iserbyt 2000, Eyne	1975-2740	1580-2790
Gosselin 2003, Nohèdes	1995-2320	1490-2410*

- : absence de données

1.2.4. Habitat

Selon différents auteurs, *B. monticola* appartient aux classes écologiques suivantes:

- subalpine (Svensson,1979b; Rasmont,1988; Rasmont et *al.*, en préparation), notamment dans le sud de l'Europe;
- toundra en Fennoscandinavie (Rasmont et *al.*, en préparation);
- steppe alpine en Espagne (Ornosa Gallego, 1984);
- alpine à Eyne (France, Pyrénées-Orientales; Iserbyt, 2000).

1.2.5. Espèces écologiquement similaires

Dans les Pyrénées, *B. monticola rondoui* coexiste avec *B. mendax*, *B. pyrenaicus*, *B. sicheli*, *B. mucidus*, *B. flavidus*, *B. mesomelas* et *B. gerstaeckeri* (Rasmont, 1988; Iserbyt, 2000). Ces bourdons sont caractérisés par une écologie similaire (distribution en altitude, biotopes et plantes butinées).

1.2.6. Nidification

Friese (1895; cité par Rasmont *et al.*, en préparation) décrit un nid de *B. monticola*. Celui-ci est souterrain et de petite taille. Il contient la fondatrice, 2 jeunes reines, 41 mâles, 42 ouvrières et 11 pupes (6 de reines, 3 de mâles et 2 d'ouvrières).

1.2.7. Choix floraux

Les choix floraux (tab. 23) de *B. monticola* en France ont été étudiés par Rasmont (1988), Durieux (2000) et Gosselin (2003). Ces études se sont respectivement déroulées dans l'ensemble de la France, la vallée d'Eyne (Pyrénées-Orientales) et la vallée de Nohèdes (Pyrénées-Orientales).

De manière générale, on peut dégager l'importance des Ericaceae (*Calluna vulgaris* et *Rhododendron ferrugineum*) pour les ouvrières (Gosselin, 2003). Les genres *Epilobium* (Rasmont, 1988), *Potentilla* et *Minuartia* (Durieux, 2000) sont importants pour les mâles.

Du fait de la multitude des taxons visités par *B. monticola*, cette espèce est qualifiée de mésolectique par Rasmont (1988). Selon cet auteur, ce qualificatif caractérise les espèces de pollinisateurs que l'on retrouve sur 10 à 20 familles de plantes différentes et sur plus de 20 taxons visités.

1.3. Choix de l'espèce

B. monticola est une espèce principale de l'étage subalpin dans les Pyrénées. Il est donc particulièrement intéressant d'étudier cette espèce.

C'est une espèce très facilement identifiable à première vue. Sa robe est caractéristique des Pyrénées. Elle se caractérise par un collare et un scutellare de couleur grise, et les derniers segments abdominaux sont de couleur rouge (Delmas, 1976; Rasmont, 1998). En outre, *B. monticola rondoui* se distingue facilement des autres espèces de bourdons à robe pyrénéenne par la coloration rouge-sang qui s'étend du tergite 2 au tergite 5 (fig. 3). Cette coloration n'est jamais aussi étendue chez les autres espèces à robe pyrénéenne (du tergite 3 au tergite 5; Delmas, 1976).

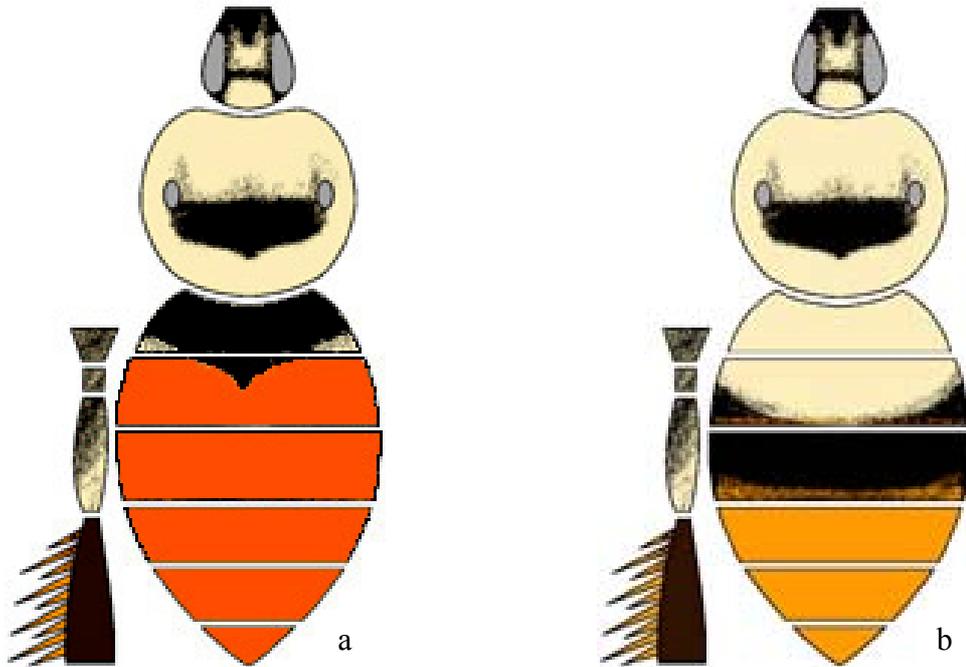


Figure 3. Comparaison de la robe pyrénéenne chez *Bombus monticola rondoui* (a) et les autres espèces qui possèdent ce type de robe (b). Schémas originaux.

2. Cadre géographique de l'étude

2.1. Situation générale

Nohèdes se situe dans le département français des Pyrénées-Orientales (fig. 4). Cette vallée se trouve à l'extrémité nord-est du massif des Pyrénées. Elle se situe à cheval entre la région méditerranéenne et les premiers contreforts pyrénéens (fig. 5).

D'orientation sud-est - nord-ouest, la vallée de Nohèdes s'ouvre vers la mer Méditerranée située à 65 km vers l'est. Elle est fermée par le massif du Madres au nord-ouest.

L'ombrée de la vallée (au sud) est constituée principalement du Mont Coronat qui est fortement boisé. La soulane (au nord) est constituée d'un petit chaînon montagneux couvert de lande rase à *Calluna vulgaris* et *Genista purgans*.

La commune de Nohèdes couvre une surface de 2893 ha. Celle-ci s'étend de +/- 700m d'altitude dans la partie la plus méridionale de la vallée à 2459m au niveau du Roc Nègre. 78% de la réserve est compris entre 1000 et 2000m d'altitude (fig.6).

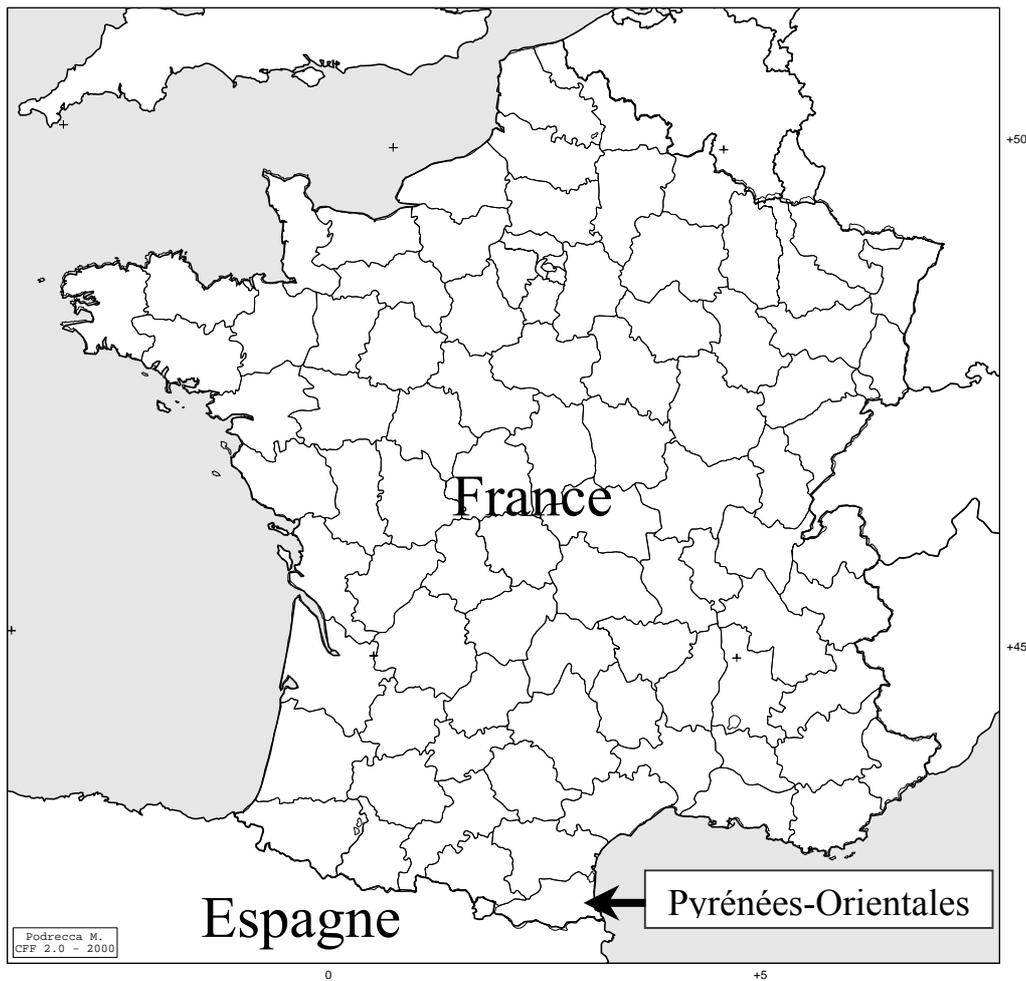


Figure 4. Localisation du département des Pyrénées-Orientales (carte originale).

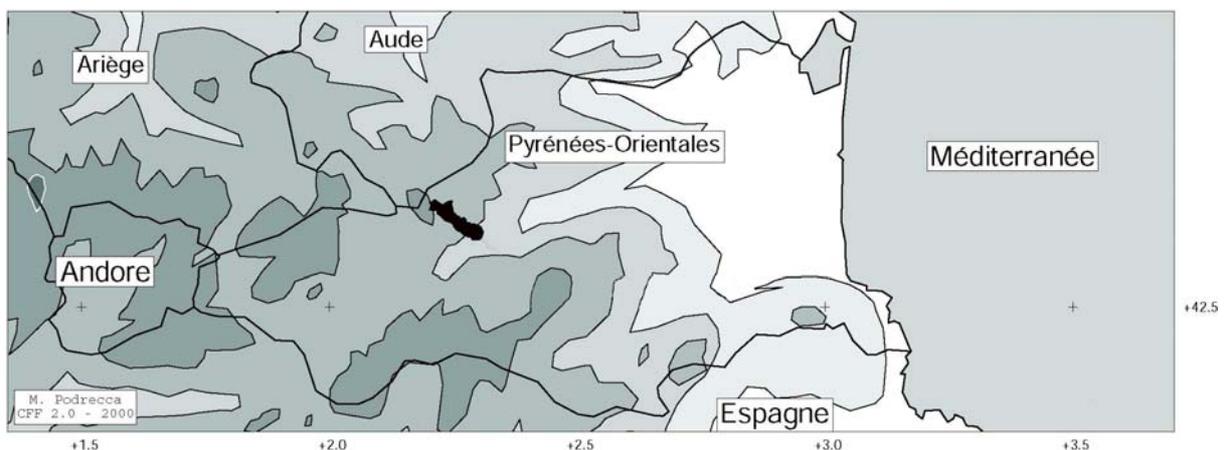


Figure 5. Localisation de la réserve naturelle de Nohèdes (en noir). Le relief est représenté par des nuances de gris. Du plus clair au plus foncé, on distingue les zones de 0 à 250m, de 250 à 500m, de 500 à 1000m, de 1000 à 2000m, de 2000 à 3000m et les zones > à 3000m d'altitude (carte originale).

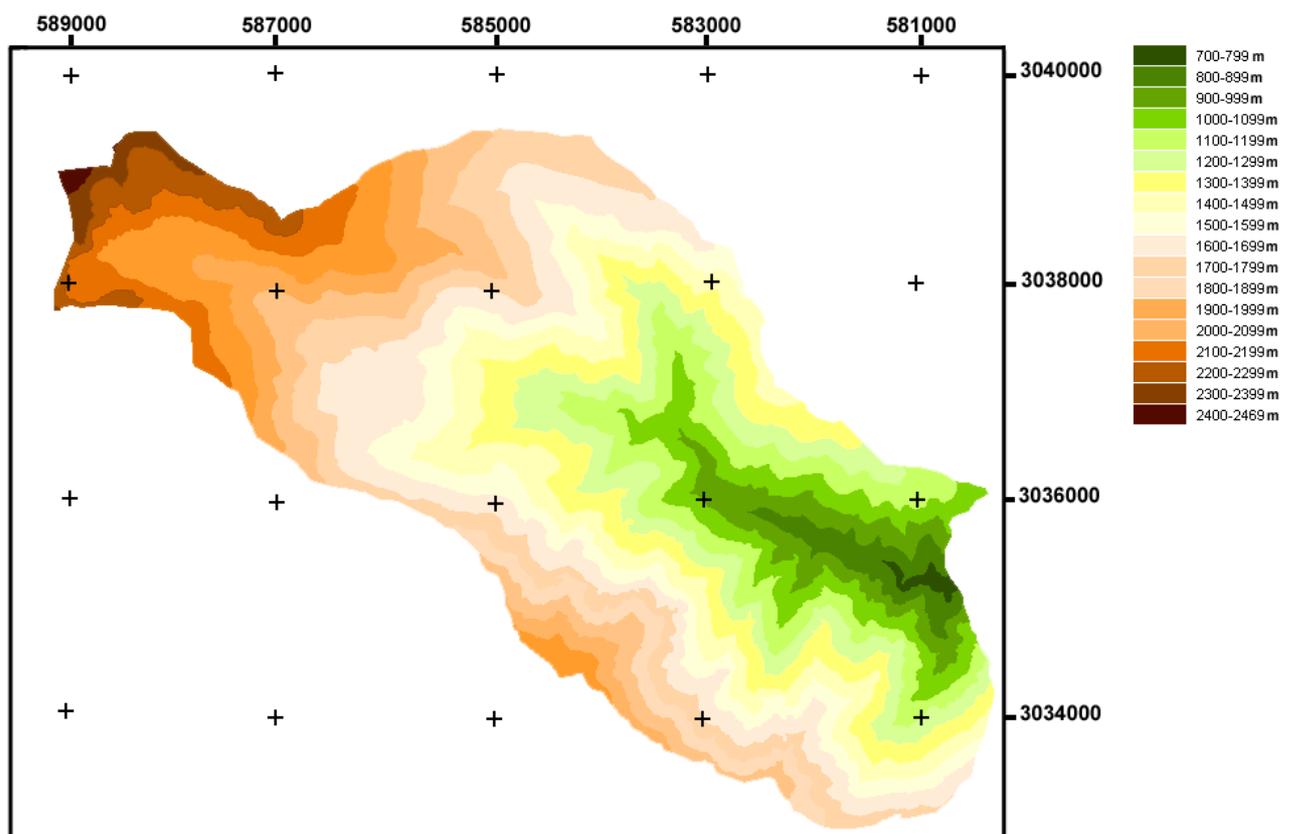


Figure 6. Carte du relief de la réserve naturelle de Nohèdes (d'après Gosselin, 2003).
Carte géoréférencée en Lambert 3 Sud.

2.2. Géologie

La vallée de Nohèdes est séparée en deux parties par une faille hercynienne suivant l'axe du massif des Pyrénées, la faille de Merens (Mangeot, 2000).

Des schistes du cambrien constituent la région pétrographique qui se trouve au Nord de la faille de Merens.

Au sud de cette faille s'observe le Mont Coronat, un important massif calcaire du dévonien.

Au nord-ouest de cette faille, se trouve l'imposant massif granitique du Madres (fig. 7).

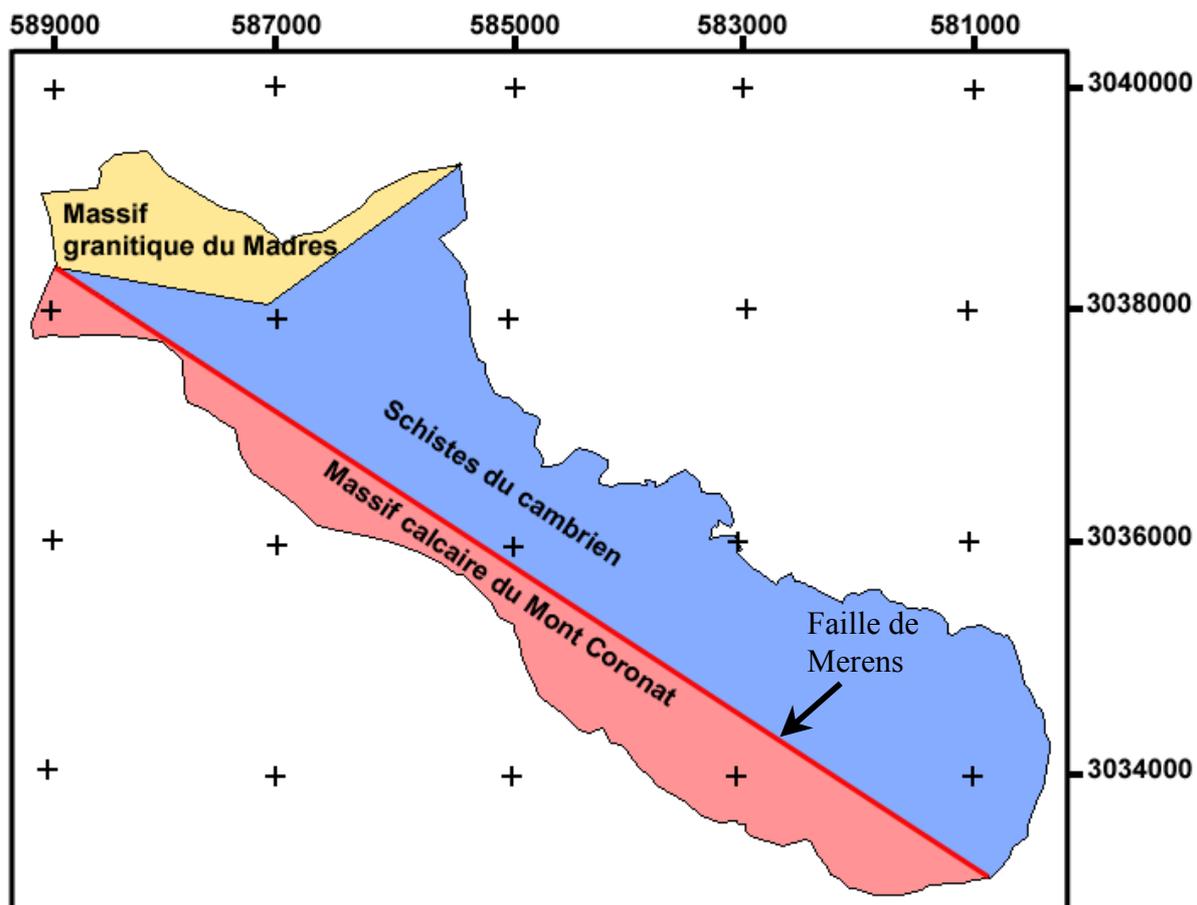


Figure 7. Géologie de la commune de Nohèdes (schéma original). Le dessin de la faille de Merens est approximatif. Schéma géoréférencé en Lambert 3 Sud.

2.3. Climat

Pour la réserve naturelle de Nohèdes, les seules données météorologiques proviennent de la station météorologique du village Nohèdes située à 970m d'altitude. De ce fait, il est difficile de préciser le climat de la zone d'étude. Il est donc impossible de quantifier avec précision les effets de l'altitude et de versant.

Le climat de la vallée de Nohèdes est un climat montagnard méditerranéen (Mangeot, 2000; fig. 8). Celui-ci se manifeste par :

- une température moyenne douce de 11,5°C. Les températures moyennes du mois le plus chaud et du mois le plus froid sont respectivement de 5,2°C et de 19,2°C;
- des précipitations régulières avec cependant un déficit en hiver et une sécheresse accrue en été en soulane. Il y a en moyenne 92 jours de pluie et 18 jours de neige par an.

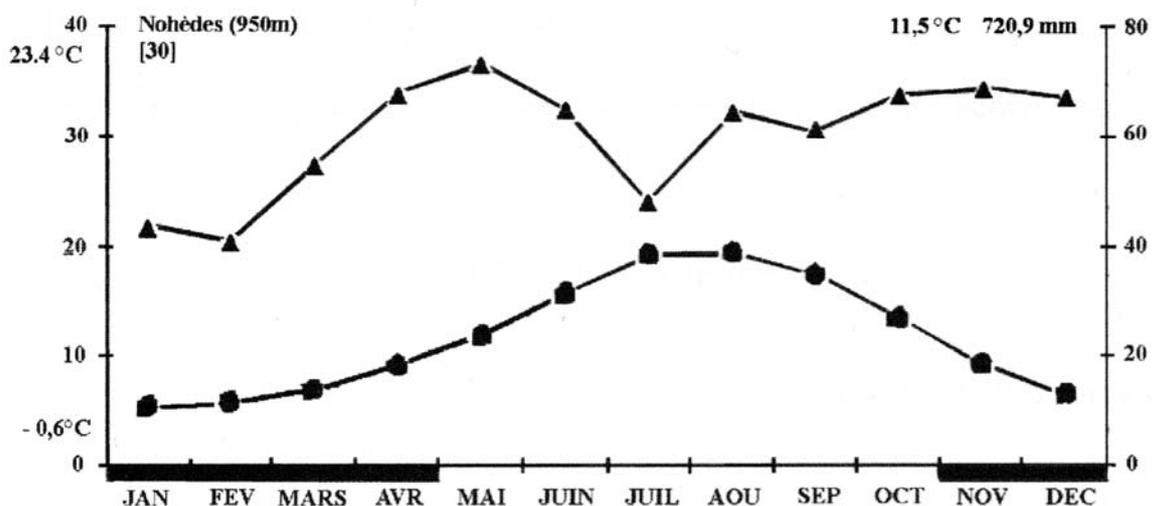


Figure 8. Diagramme ombrothermique du village de Nohèdes (d'après Mangeot, 2000). Pluviosité (mm, axe vertical droit) représentée par des triangles, température (°c, axe vertical gauche) représentée par des ronds.

2.4. Floristique et habitats

2.4.1. Diversité floristique

La vallée de Nohèdes présente une flore très riche et diversifiée. On dénombre pas moins de 1050 espèces de plantes vasculaires différentes, soit près du tiers de la flore vasculaire de France (Mangeot, 2000). Parmi ces taxons, 51 ont un statut de conservation particulier (plantes menacées, endémiques ou en limite de distribution).

2.4.2. Végétation

On distingue cinq grandes séries végétales au sein de la réserve naturelle de Nohèdes (Mangeot, 2000):

- la série méditerranéenne de basse altitude (au maximum jusque 1300m) caractérisée principalement par la présence de *Quercus ilex*;
- la série atlantique à tendance humide (jusque 1700m) caractérisée principalement par la présence de *Fagus sylvatica*;
- la série montagnarde à tendance sèche (jusque 1800m) caractérisée par la présence de *Pinus sylvestris*, *Genista purgans* et *Cytisus scoparius*;
- la série subalpine (au delà de 1800m) caractérisée soit par la forêt à *Pinus uncinata*, soit par des landes subalpines. C'est dans ce type de série végétale que cette étude s'est effectuée;
- la série alpine (au delà de 2300m) caractérisée par la présence de névés durant tout l'été. La végétation y manifeste un faciès caractéristique de pelouse alpine sans arbres (ou alors très petits et rabougris).

3. Objectifs

La présente étude a trait à la structure de la population de *B. monticola rondoui* dans la vallée de Nohèdes. Elle a pour buts:

- d'estimer l'effectif de chacune des castes;
- d'estimer la densité de population et la biomasse sèche;
- de quantifier la mobilité et la dispersion des individus;
- de spécifier les choix floraux.

4. Matériel et méthodes

4.1. Origine des données

Les données utilisées dans cette étude proviennent de captures, de marquages et de recaptures (CMR) effectués par le professeur Nickolaï Bogatyrev et moi-même pendant le mois de juillet 2003. J'ai également bénéficié de l'aide de Mme Stéphanie Iserbyt.

La technique de « capture-marquage-recapture » peut se résumer aux étapes suivantes:

- capture des bourdons au moyen d'un filet fauchoir;
- marquage individuel avec un disque coloré et numéroté en immobilisant le bourdon dans un tube de contention. Ce disque est collé sur le mésothorax, entre les tegulae, avec de la colle cyano-acrylique en gel;
- remise en liberté du bourdon sur le lieu de capture.

Lors du marquage ou de la recapture d'individus préalablement marqués, on prend note des informations suivantes :

- la date;
- l'heure d'observation;
- la plante butinée par le bourdon;
- le numéro et la couleur du disque;
- la température et l'humidité relative de l'air ambiant.

L'utilisation de disques colorés et numérotés pour l'étude des populations de bourdons n'est pas une première (Teräs, 1983; Bowers, 1985; Prys-Jones et Corbet, 1987; Duhayon, 1992; Hellwig et Frankl, 2000a, 2000b; Ponchau, 2002; Delattre, 2003). Cette technique semble bien adaptée à l'étude de ces insectes. Celle-ci ne semble pas modifier le comportement des bourdons de manière notable. La perte potentielle du marquage entre deux échantillonnages constitue le problème majeur de cette technique. Ceci s'observe surtout chez les *Anthophoridae* solitaires qui arrachent leur marquage en pénétrant dans leur nid (Duhayon, 1992). Cela n'a jamais été observé chez les bourdons.

Cette technique de marquage permet une identification individuelle. Outre les estimations d'effectifs et de densités, cela permet de s'intéresser à la mobilité des individus et à leurs choix floraux.

Le calendrier des observations figure dans le tableau 2. Pour des raisons logistiques, il a été impossible d'effectuer des observations les 13 et 14 juillet 2003.

Tableau 2 . Calendrier des observations

Juillet	07	08	09	10	11	12	13
2003	14	15	16	17	18	19	20

En grisé, la période d'étude.

La durée des observations dans les sites étudiés est fonction de :

- la surface du site;
- l'état de floraison de la couverture végétale.

Les durées d'observation figurent dans le descriptif de chacun des sites (point 4.2.3.).

4.2. Sites d'étude

4.2.1. Choix des sites d'étude

Bombus monticola est une espèce de l'étage subalpin, les différents sites d'étude appartiennent donc à cet étage et plus particulièrement à la série climacique du pin à crochets (*Pinus uncinata*).

Le nombre de stations d'étude (5) peut paraître faible. Cet été 2003, la floraison des plantes a été anormalement avancée (2 à 3 semaines d'avance). De ce fait, seulement 5 sites propices à l'étude des effectifs de *B. monticola* ont été trouvés.

On distingue 2 types de sites: d'une part des landes à *Rhododendron ferrugineum* (pour les sites 1, 2, 3 et 5) et d'autre part un milieu plus humide en bordure de tourbière, entouré d'éboulis riches en landes à *Rhododendron ferrugineum* (site 4).

4.2.2. Localisation des sites d'étude

Les sites étudiés se trouvent tous dans la partie la plus occidentale de la réserve (fig. 9), aux plus hautes gammes d'altitude (fig. 6).

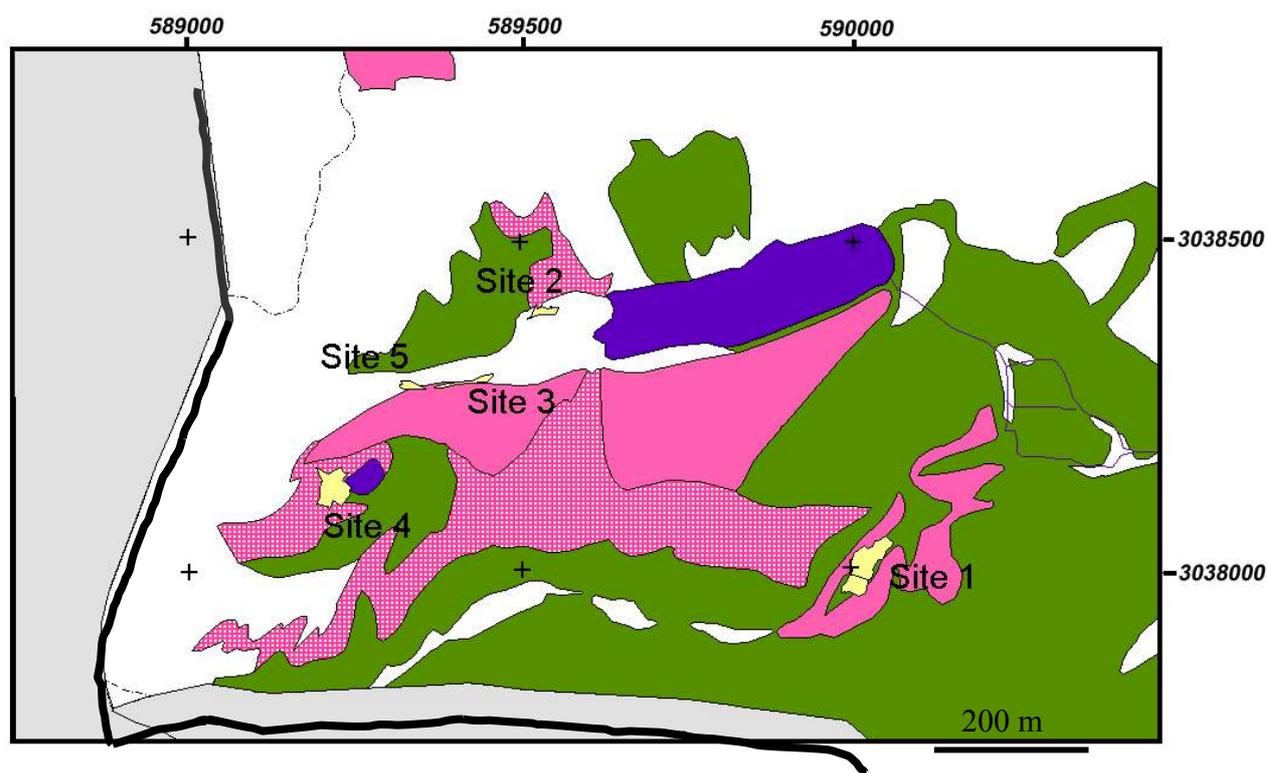


Figure 9. Localisation des différents sites étudiés (carte originale). Carte géoréférencée en Lambert 3 Sud. Le trait gras figure les limites communales, les traits discontinus figurent la courbe de niveau de 2300m, les zones roses figurent la lande à *Rhododendron ferrugineum*, les zones quadrillées roses figurent les zones d'éboulis présentant du *Rhododendron ferrugineum*; les zones vertes figurent les forêts de *Pinus uncinata* à sous bois de *Rhododendron ferrugineum*, les zones jaunes figurent les sites étudiés

4.2.3. Descriptif des sites d'étude

4.2.3.1. Site 1

- Localisation : France, Pyrénées-Orientales, Nohèdes, Gorg Estelat, WGS 42°38'34,9"N 02°12'58,2"E, altitude 2070m.
- Superficie : 2158m². Superficie étendue à 3063,4m² à partir du 15/07/2003 pour conserver une couverture végétale en fleur relativement constante.
- Descriptif général : lande à *Rhododendron ferrugineum* piquetée de jeunes *Pinus uncinata* et *Juniperus communis nana* ; avec une pelouse éparses riche en *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Alchemilla alpina*, *Trifolium alpinum*, *Festuca duriuscula*, *Lotus alpinus*, *Thymus serpyllum* et *Ranunculus sp.*.

- Relevé végétal : voir tableau 3.

Tableau 3. Relevé végétal du site 1

Espèces présentes	Abondance**	Espèces présentes	Abondance**
<i>Festuca duriuscula</i>	4	<i>Ranunculus sp.</i>	1
<i>Rhododendron ferrugineum*</i>	3	<i>Ranunculus cf. nivalis</i>	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3	<i>Meum athamanticum</i>	1
<i>Alchemilla alpina*</i>	3	<i>Anthennaria alpina*</i>	+
<i>Juniperus communis nana</i>	2	<i>Lotus alpinus*</i>	+
<i>Pinus uncinata</i>	2	<i>Gentiana acaulis*</i>	+
<i>Calluna vulgaris</i>	1	<i>Potentilla cf. pyrenaica*</i>	+
<i>Trifolium alpinum*</i>	1	<i>Leontopodium sp.*</i>	+
<i>Thymus serpyllum*</i>	1	<i>Cerastium sp.*</i>	+
<i>Gentiana sp.</i>	1	<i>Viola canina*</i>	+

* plantes en fleur durant l'étude

** Coefficient d'abondance de Braun-Blanquet (tab. 13).

- Durée des observations : voir tableau 4.

Tableau 4. Durée des observations dans le site 1

Périodes d'étude	Durée des observations	Couverture de plante en fleur
Du 07 au 12/07/2003	60 minutes	30-40%
Du 15 au 20/07/2003	30 minutes	15%

4.2.3.2. Site 2

- Localisation : France, Pyrénées-Orientales, Nohèdes, Gorg Estelat, WGS 42°38'46,8"N 02°12'36,7"E, altitude 2040m.
- Superficie : 380,8m²
- Descriptif général : lande éparses à *Rhododendron ferrugineum* en bordure d'éboulis avec une pelouse riche en *Veratrum album* (broutés), *Pteridium aquilinum* (broutés), *Calluna vulgaris* et *Vaccinium myrtillus*
- Relevé végétal : voir tableau 5.

Tableau 5. Relevé végétal du site 2

Espèces présentes	Abondance**	Espèces présentes	Abondance**
<i>Rhododendron ferrugineum*</i>	2	<i>Veronica sp.*</i>	+
<i>Festuca eskia</i>	2	<i>Lotus alpinus*</i>	+
<i>Veratrum album</i>	2	<i>Trifolium alpinum*</i>	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	<i>Gentiana acaulis*</i>	+
<i>Calluna vulgaris</i>	1	<i>Potentilla nivalis*</i>	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	<i>Thymus serpyllum*</i>	+
		<i>Aconitum napellus</i>	+

* plantes en fleur durant l'étude

** Coefficient d'abondance de Braun-Blanquet (tab. 13).

- Durée des observations : voir tableau 6.

Tableau 6. Durée des observations dans le site 2

Périodes d'étude	Durée des observations	Couverture de plante en fleur
Du 07 au 12/07/2003	30 minutes	30-40%
Du 15 au 20/07/2003	15 minutes	< 20%

4.2.3.3. Site 3

- Localisation : France, Pyrénées-Orientales, Nohèdes, Gorg Estelat, WGS 42°38'43,4"N 02°12'32,0"E, altitude 2080m.
- Superficie : 419,9m²
- Descriptif général : lande à rosage sur éboulis avec pelouse riche *Festuca sp.* et *Calluna vulgaris*.
- Relevé végétal : voir tableau 7.

Tableau 7. Relevé végétal du site 3

Espèces présentes	Abondance**
<i>Rhododendron ferrugineum*</i>	3
<i>Festuca sp.</i>	3
<i>Calluna vulgaris</i>	2
<i>Alchemilla alpina*</i>	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1
<i>Pteridium aquilinum</i>	1

* plantes en fleur durant l'étude

** Coefficient d'abondance de Braun-Blanquet (tab. 13).

- Durée des observations : voir tableau 8.

Tableau 8. Durée des observations dans le site 3

Périodes d'étude	Durée des observations	Couverture de plante en fleur
Du 07 au 12/07/2003	45 minutes	30-40%

L'étude de ce site ne s'est pas poursuivie au delà du 12/07/2003, la couverture végétale en fleur étant trop faible au delà de cette date.

4.2.3.4. Site 4

- Localisation : France, Pyrénées-Orientales, Nohèdes, Gorg Blau, WGS 42°38'38,1"N 02°12'22,6"E, altitude 2120m.
- Superficie : 2122m²
- Descriptif général : pelouse humide en bordure de tourbière, délimitée par des éboulis, riche en *Dactylorhiza maculata*, *Vaccinum myrtillus*, *Calluna vulgaris* *Pedicularis pyrenaica* et *Gentiana acaulis* ; avec, en bordure, quelques *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus uncinata* (rabougris), *Rosa cf. canina* et *Juniperus communis nana* sur éboulis.
- Relevé végétal : voir tableau 9.

Tableau 9. Relevé végétal du site 4

Espèces présentes	Abondance**	Espèces présentes	Abondance**
<i>Rhododendron ferrugineum*</i>	2	<i>Ajuga pyramidalis*</i>	+
<i>Pinus uncinata</i>	1	<i>Salix cf. retusa</i>	+
<i>Rosa cf. canina*</i>	1	<i>Asteraceae</i>	+
<i>Dactylorhiza maculata*</i>	1	<i>Gentiana burseri*</i>	+
<i>Vaccinum myrtillus</i>	1	<i>Trifolium alpinum*</i>	+
<i>Calluna vulgaris</i>	1	<i>Adenostyles alliariae*</i>	+
<i>Pedicularis pyrenaica*</i>	1	<i>Gallium sp.*</i>	+
<i>Gentiana acaulis*</i>	1	<i>Aconitum lycoctonum*</i>	+
<i>Juniperus communis nana</i>	+	<i>Festuca rubra</i>	+

* plantes en fleur durant l'étude

** Coefficient d'abondance de Braun-Blanquet (tab. 13).

- Durée des observations : voir tableau 10.

Tableau 10. Durée des observations dans le site 4

Périodes d'étude	Durée des observations	Couverture de plante en fleur
Du 08 au 12/07/2003	60 minutes	30-40%
Du 15 au 20/07/2003	45 minutes	20-30%

Pour des raisons logistiques, le site 4 n'a pu être étudié le 07/07/2003.

4.2.3.5. Site 5

- Localisation : France, Pyrénées-Orientales, Nohèdes, Gorg Estelat, WGS 42°38'43,4"N 02°12'27,9"E, altitude 2090m.
- Superficie : 335,6m²
- Descriptif général : lande à rosage sur éboulis piquetée de *Pinus uncinata* (rabougris), *Vaccinum myrtillus* et *Juniperus communis nana* ; avec une pelouse riche en *Festuca sp.*, *Calluna vulgaris*, *Genista purgans*, *Lotus alpinus*, *Geranium sylvaticum*, *Veratrum album* et *Dactylorhiza maculata*.
- Relevé végétal : voir tableau 11.

Tableau 11. Relevé végétal du site 5

Espèces présentes	Abondance**	Espèces présentes	Abondance**
<i>Rhododendron ferrugineum*</i>	3	<i>Dactylorhiza maculata*</i>	1
<i>Festuca sp.</i>	2	<i>Vaccinum myrtillus</i>	1
<i>Calluna vulgaris</i>	2	<i>Pinus uncinata</i>	+
<i>Genista purgans*</i>	1	<i>Juniperus communis nana</i>	+
<i>Lotus alpinus*</i>	1	<i>Ranunculus sp.*</i>	+
<i>Geranium sylvaticum*</i>	1	<i>Cerastium sp.*</i>	+
<i>Veratrum alpinum*</i>	1	<i>Aconitum napellus*</i>	+

* plantes en fleur durant l'étude

** Coefficient d'abondance de Braun-Blanquet (tab. 13).

- Durée des observations : voir tableau 12.

Tableau 12. Durée des observations dans le site 2

Périodes d'étude	Durée des observations	Couverture de plante en fleur
Du 09 au 12/07/2003	45 minutes	40%
Du 16 au 20/07/2003	30 minutes	20%

Pour des raisons logistiques et météorologiques, le site 5 n'a pu être étudié les 07,08 et 15/07/2003.

Tableau 13. Relation entre le coefficient d'abondance de Braun-Blanquet et la couverture végétale.

Coefficient d'abondance	Recouvrement végétal
+	Très peu d'individus (maximum 3), recouvrement quasi nul
1	Recouvrement inférieur à 5% de la surface
2	Recouvrement de 5% de la surface
3	Recouvrement de 25 à 50% de la surface
4	Recouvrement de 50 à 75% de la surface
5	Recouvrement supérieur à 75% de la surface

4.3. Traitement des données

4.3.1. Gestion des données

Les coordonnées géographiques des sites sont obtenues grâce à un positionneur GPS de type Garmin GPS III qui donne une précision de 3 à 10m. Ces données géographiques sont cartographiées à l'aide des logiciels Carto-Fauna-Flora 2.0 (Barbier & Rasmont, 2002) et Mapinfo professional 5.5 (1999).

Les données relatives aux captures-marquages-recaptures sont encodées et gérées au moyen le logiciel Data-Fauna-Flora 2.0 (Barbier *et al.*, 2002).

4.3.2. Analyse des données

L'analyse des données est réalisée à l'aide du logiciel SciViews Insider (version 0.3.3) et du tableur Microsoft Excel (2000).

4.3.2.1. Méthodes d'estimation de l'effectif d'une population

Il existe trois approches différentes pour estimer l'effectif d'une population: le comptage des nids, les techniques de "line-transects" et les techniques basées sur la CMR (capture-marquage-recapture).

Le comptage des nids présents dans une zone d'étude semble être la meilleure technique d'estimation de l'effectif d'une population (Svensson & Lundberg, 1977; Teräs, 1983; Duhayon, 1992). La taille de la population semble proportionnelle au nombre de nids présents sur un site d'étude. Cette technique n'est malheureusement pas applicable sur le terrain. Comme les nids de bourdons sont souterrains, il est très difficile de les localiser. Ceci est encore plus vrai dans des milieux accidentés et peu accessibles comme c'est le cas dans la présente étude. De plus, des études récentes (Osborn *et al.*, 1999; Hellwig & Frankl, 2000a, 2000b) montrent que les nids sont souvent éloignés de plus ou moins 1km des sites de butinage. Il semble donc que le comptage des nids dans un périmètre déterminé ne reflète pas exactement l'effectif de butineurs dans ce même périmètre.

La technique de « line-transects » est la plus utilisée pour estimer l'effectif des populations d'Apoïdes (Teräs, 1983; Banaszak & Manole, 1987; Banaszak & Cierzniak, 1994 et 1997; Banaszak, 1996a et 1996b; Banaszak & Krzysztofiak, 1996). Cette technique consiste à parcourir de manière plus ou moins rectiligne une zone déterminée et à dénombrer le nombre d'individus présents sur ce parcours. Le nombre d'individus observés est considéré comme un estimateur de l'effectif. Cette technique permet donc d'estimer rapidement l'effectif instantané d'une population. La technique des « line-transects » n'a pas été utilisée dans la présente étude car il est peu aisé d'effectuer des trajets plus ou moins rectilignes dans un milieu subalpin.

Afin d'estimer l'effectif de *B. monticola rondoui* dans la vallée de Nohèdes, des techniques basées sur la CMR sont utilisées. Bien que peu usitées afin d'estimer l'effectif d'Apoïdes (Teräs, 1983; Duhayon, 1992; Ponchau, 2002; Delattre, 2003), ces techniques présentent l'avantage de pouvoir s'intéresser à d'autres problématiques comme la mobilité et les choix floraux.

4.3.2.1.1. Techniques d'estimation basées sur 2 jours d'étude

4.3.2.1.1.1. Indice de Petersen & Lincoln

Cet indice (1) permet de calculer l'effectif instantané d'une population en se basant sur 2 jours d'étude successifs (Krebs, 1989).

$$N = C \cdot M / R \quad (1)$$

où :

N = effectif instantané estimé

C = nombre d'individus capturés le deuxième jour d'étude

M = nombre d'individus marqués le premier jour d'étude

R = nombre d'individus capturés le second jour et qui ont été marqués le premier jour de l'étude

Conditions d'application :

- la population est fermée. Ce qui signifie que l'effectif est constant durant la période d'échantillonnage;
- la probabilité de capture est identique pour tous les individus;
- le marquage ne modifie pas le comportement des individus;
- les individus ne perdent pas leur marquage entre les différents échantillonnages;
- les individus marqués lors du premier échantillonnage sont susceptibles d'être recapturés lors du second échantillonnage.

Avantages: facilité à mettre en œuvre et à interpréter.

Inconvénient: surestimation de la taille de l'effectif, surtout pour les échantillons de petite taille. A taux de recapture identique, le nombre total d'individus recapturés est faible si la population est petite (comparativement à des populations plus grandes), la taille de l'effectif est ainsi surestimée.

Intervalle de confiance :

- Si $R/C < 0,1$: lire les valeurs de R qui correspondent aux limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95% issu de la distribution de Poisson. Introduire ces valeurs dans la formule (1) pour obtenir les limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance;
- Si $R/C > 0,1$ et $R < 50$: lire les limites inférieures et supérieures de R/C (ou $1 - R/C$, si $R/C > 0,5$) sur un graphique des limites de confiance binomiales. Introduire ces valeurs dans la formule (1) pour obtenir les limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95%.

4.3.2.1.1.2. Indice de Petersen & Lincoln corrigé par Seber

$$N = [(C+1)*(M+1)/(R+1)]-1 \quad (2)$$

où :

N = effectif instantané estimé

C = nombre d'individus capturés le deuxième jour d'étude

M = nombre d'individus marqués le premier jour d'étude

R = nombre d'individus capturés le second jour et qui ont été marqués le premier jour de l'étude

Les conditions d'applications sont identiques à celles de l'indice de Petersen & Lincoln.

Avantage: Diminution du biais de l'indice de Petersen & Lincoln (surestimation de l'effectif plus faible, d'après Krebs, 1989) et facile à mettre en œuvre.

Intervalle de confiance : Identique à l'intervalle de confiance de l'indice de Petersen & Lincoln (Krebs, 1989).

4.3.2.1.2. Techniques d'estimation généralisées

Les techniques suivantes sont utilisées lorsque l'on étudie une population pendant plus de trois jours d'étude successifs.

4.3.2.1.2.1. Méthode de Jolly-Seber généralisée

Cette méthode (3) est utilisée pour estimer la taille d'une population ouverte. Une population ouverte est une population dont la taille varie au cours du temps pour diverses raisons (mortalité, natalité, immigration, émigration, individus cachés). Cette méthode estime l'effectif instantané d'une population.

$$P_i = n_i * M_i / m_i \quad (3)$$

$$\text{Avec } M_i = (Z_i * n_i / R_i) + m_i \quad (4)$$

où :

P_i = l'effectif estimé au jour i

n_i = nombre d'individus capturés le jour i

m_i = nombre d'individus capturés le jour i et marqués précédemment

R_i = nombre total d'individus marqués le jour i qui sont recapturés ultérieurement, excepté le jour $i+1$

Z_i = nombre total d'individus marqués le jour $i-1$ qui ne sont pas recapturés le jour i mais ultérieurement

4.3.2.1.2.2. Méthode de Schnabel

Cette méthode (5) permet d'estimer l'effectif moyen d'une population fermée sur base de plusieurs jours d'étude successifs (Krebs, 1989).

$$N = [\sum_{i=1}^j (C_i * M_i)] / [\sum_{i=1}^j (R_i)] \quad (5)$$

Où :

N = effectif estimé

C_i = nombre d'individus capturés le jour i

M_i = nombre d'individus marqués le jour i-1

R_i = nombre d'individus capturés le jour i qui avait été marqués précédemment

J = nombre de jours d'étude

$$\text{Erreur standard de } 1/N = \sqrt{\frac{\sum R_t}{\left(\sum C_t M_t\right)^2}} \quad (6)$$

Conditions d'application :

- la population est fermée;
- la probabilité de capture est identique pour tous les individus;
- le marquage ne modifie pas le comportement des individus;
- les individus ne perdent pas leur marquage entre les différents échantillonnages;
- les individus marqués lors du premier échantillonnage sont susceptibles d'être recapturés lors du second échantillonnage.

Intervalle de confiance :

- si $\sum_{i=1}^j(R_i) < 50$: lire les limites supérieures et inférieures de $\sum_{i=1}^j(R_i)$ de l'intervalle de confiance à 95% issu de la distribution de Poisson. Introduire ces valeurs dans la formule (5) pour obtenir les limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95%.
- si $\sum_{i=1}^j(R_i) > 50$: utiliser l'intervalle de confiance issu de la distribution normale. Lire la valeur de t_α dans une table de Student (avec $\alpha = 0.05$ et $s-1$ = degré de liberté, où s = nombre d'échantillonnage). Les limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance sont données par la formule (7).

$$1/N \pm t_\alpha * \text{erreur standard} \quad (7)$$

4.3.2.1.2.3. Méthode de Schumacher-Eschmeyer

Cette méthode (8) est dérivée de la précédente. Elle s'en distingue en estimant l'effectif moyen d'une population fermée dont l'effectif n'est pas constamment disponible. On se rapproche ainsi plus de conditions réelles et on minimise alors le biais potentiel de Schnabel (Krebs, 1989).

$$N = [\sum_{i=1}^j(C_i * M_i^2)] / [\sum_{i=1}^j(R_i * M_i)] \quad (8)$$

Où :

N = effectif estimé

C_i = nombre d'individus capturés le jour i

M_i = nombre d'individus marqués le jour $i-1$

R_i = nombre d'individus capturés le jour i qui avait été marqués précédemment

J = nombre de jours d'étude

$$\text{Erreur standard de } 1/N = \sqrt{\frac{\sum (R_i^2/C_i) - (\sum R_i M_i)^2 / \sum (C_i M_i^2)}{s-2}} \quad (9)$$

Où s = nombre d'échantillonnage

Conditions d'application :

- la population est fermée mais pas constamment disponible;
- la probabilité d'être capturé est identique pour tous les individus;
- le marquage ne modifie pas le comportement de l'individu;
- les individus ne perdent pas leur marquage entre les différents échantillonnages;
- les individus marqués lors du premier échantillonnage ne sont pas susceptibles d'être recapturés lors du second échantillonnage.

Intervalle de confiance :

- si $\sum_{i=1}^j (R_i * M_i) < 50$: lire les limites supérieures et inférieures de $\sum_{i=1}^j (R_i * M_i)$ de l'intervalle de confiance à 95% issu de la distribution de Poisson. Introduire ces valeurs dans la formule (8) pour obtenir les limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance à 95%.
- si $\sum_{i=1}^j (R_i * M_i) > 50$: utiliser l'intervalle de confiance issu de la distribution normale. Lire la valeur de t_α dans une table de Student (avec $\alpha = 0.05$ et $s-2 =$ degré de liberté, où $s =$ nombre d'échantillonnage). Les limites supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance sont données par la formule (7).

4.3.2.1.2.4. Indice pour petites populations

Cette technique originale (mise au point avec l'aide du Prof. P. Grosjean) consiste à utiliser l'indice de Petersen & Lincoln (technique facile à mettre en œuvre) en utilisant des valeurs moyennes d'individus marqués, capturés et recapturés. De cette manière, il est possible d'estimer l'effectif moyen sur une période d'étude de plus de 2 jours (10).

Ces valeurs moyennes ne sont pas obtenues en calculant des moyennes arithmétiques mais en utilisant l'estimateur de la moyenne de Pennington. Cet estimateur permet d'évaluer la moyenne d'une variable aléatoire ayant une probabilité non-nulle de présenter des zéros et dont la distribution des valeurs non nulles suit une distribution normale ou lognormale (et de Poisson dans la pratique). Cette technique permet donc d'estimer une moyenne qui n'est pas trop influencée par les valeurs nulles.

Cette technique est mise au point pour estimer la taille de populations relativement petites ; ce qui est le cas des populations de mâles et de reines. Le problème rencontré dans l'étude de telles populations est la signification des valeurs égales à zéro. On ne peut pas statuer de manière sûre sur l'absence réelle d'individus (recapturés, par exemple) lors d'échantillonnages ponctuels pour ce type de populations.

$$N = C_{pen} * M_{pen} / R_{pen} \quad (10)$$

Où :

N = effectif moyen estimé

C_{pen} = nombre moyen d'individus (selon Pennington) capturés

M_{pen} = nombre moyen d'individus (selon Pennington) marqués

R_{pen} = nombre moyen d'individus (selon Pennington) recapturés

Chacune de ces moyennes est calculée grâce à l'équation suivante (11) :

$$\hat{P} = \left\{ \begin{array}{ll} \frac{m}{n} e^{\bar{y}} G_m \left(\frac{1}{2} \sigma^2 \right) & \text{pour } m > 1 \\ \frac{x_m}{n} & \text{pour } m = 1 \\ 0 & \text{pour } m = 0 \end{array} \right\} \quad (11)$$

$$\text{Avec : } G_m(t) = 1 + \frac{m-1}{m} t + \sum_{j=2}^{\infty} \frac{(m-1)^{2j-1} t^j}{m^j (m+1)(m+3) \dots (m+2j-3) j!} \quad (12)$$

Où :

\hat{P} = estimateur de la moyenne de Pennington

m = le nombre de valeurs non-nulles prises par la variable étudiée

n = le nombre de valeurs prises par la variable étudiée

\bar{y} = la moyenne du logarithme des valeurs non-nulles

σ^2 = la variance de \bar{y} »

Intervalle de confiance :

Comme il est impossible de faire une hypothèse sur le type de distribution suivie par chaque effectif estimé par cet indice, les intervalles de confiance sont calculés grâce au bootstrap.

Le bootstrap est une technique de rééchantillonnage (Krebs, 1989; Jun Shao & Dongsheng Tu, 1995). Sur base de la structure d'un échantillon (de 20 observations par exemple), cette technique non-paramétrique permet de générer un nouvel échantillon plus grand (1000 observations dans cette étude). Cette technique crée donc de nouvelles données sur base d'un échantillon observé. Comme la taille de ce rééchantillonnage est conséquente, on peut considérer que la distribution de celui-ci (Annexe IV) tend très fort vers la distribution réelle de la variable étudiée (l'effectif estimé par l'indice pour petites populations).

Les limites de l'intervalle de confiance sont déterminées sur base de la distribution du rééchantillonnage.

Sur base du rééchantillonnage effectué par bootstrap, la normalité de la variable « effectif estimé par l'indice pour petites populations » est évaluée graphiquement (Annexe V).

Vu la relative complexité de cet estimateur, il est utile de se demander si les estimations obtenues par cet indice sont significativement différentes des résultats obtenus par un indice similaire qui utilise des moyennes arithmétiques. Ce point est abordé dans la partie 6.1. (Validité et pertinence des estimations d'effectifs) et les annexes IV et V.

4.3.2.2. Estimation de la densité

Une densité de population est un nombre d'individus par unité de surface. Celle-ci est exprimée en nombre d'individus par hectare. Pour chaque site et caste, on donne une valeur minimale et maximale de la densité.

Dans cette étude, la densité est extrapolée à partir des valeurs minimales et maximales d'effectifs moyens estimés.

4.3.2.3. Estimation de la biomasse sèche

La biomasse est exprimée en unité de masse par unité de surface. Afin d'approcher au plus près la notion de biomasse de carbone et pour faciliter les comparaisons avec les seules données disponibles (Duhayon, 1992) concernant les Apoïdes, la notion de biomasse sèche est ici utilisée.

Pour ce faire, il faut tout d'abord estimer la masse sèche moyenne d'un bourdon. Afin d'avoir des données homogènes et éviter tout biais de mesure, seuls des *B. monticola rondoui* qui proviennent des collectes effectuées en 1999 dans des localités proches d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales; tab. 14) sont pesés.

Tableau 14. Nombre d'individus pesés

	Nombre d'individus pesés
Ouvrières	33
Mâles	21
Reines	2

Le degré de dessiccation de tous ces individus est supposé homogène avant le traitement suivant. Tous les individus sont placés dans une étuve à 40°C pendant 45 minutes. Après cette opération, on les considère comme totalement secs. Chaque individu est ensuite pesé sur une balance analytique (Metler AJ100, précise au 10000^{ème} de gramme). On peut dès lors calculer un poids moyen et un écart type pour chaque caste. La biomasse sèche est extrapolée sur base des différentes valeurs de densité estimée.

4.3.2.4. Estimation de la mobilité et de la dispersion

Comme la végétation n'est pas continue entre les différents sites d'étude, la dispersion et la mobilité de *B. monticola* est estimée en analysant les flux d'individus entre les différents sites. Cela permet d'estimer la distance maximale et la distance moyenne parcourue par individu.

5. Résultats

5.1. Résultats du marquage

Au total, 504 individus sont marqués dans cette étude. Les résultats des différents marquages figurent dans le tableau 15

Tableau 15. Nombre de marquages et recaptures par site et par caste

	Marquages			Recaptures*		
	W	F	M	W	F	M
Site 1	102	4	30	77	3	13
Site 2	50	2	2	54	0	0
Site 3	67	3	0	71	4	0
Site 4	67	17	43	44	2	9
Site 5	101	4	12	78	2	12
Total	387	30	87	324	11	34

* recaptures = nombre total d'individus capturés et préalablement marqués
W = ouvrières, F = reines, M = mâles.

Le taux de recapture total est de 73,2%. Ce qui laisse penser que l'entièreté de la population de *B. monticola rondoui* est marquée lors de cette étude. Les taux de recapture des ouvrières, des reines et des mâles sont respectivement de 83,7%, 36,6% et 39,1%.

L'analyse des différents taux de recapture est d'un intérêt certain. Ceci permet de discuter ultérieurement de la mobilité et de la mortalité.

5.2. Estimations de l'effectif

5.2.1. Variation du nombre d'observations au cours du temps

La variation du nombre d'observations au cours du temps est très facilement visualisée graphiquement (fig. 10, 11, 12, 13, 14 et 15).

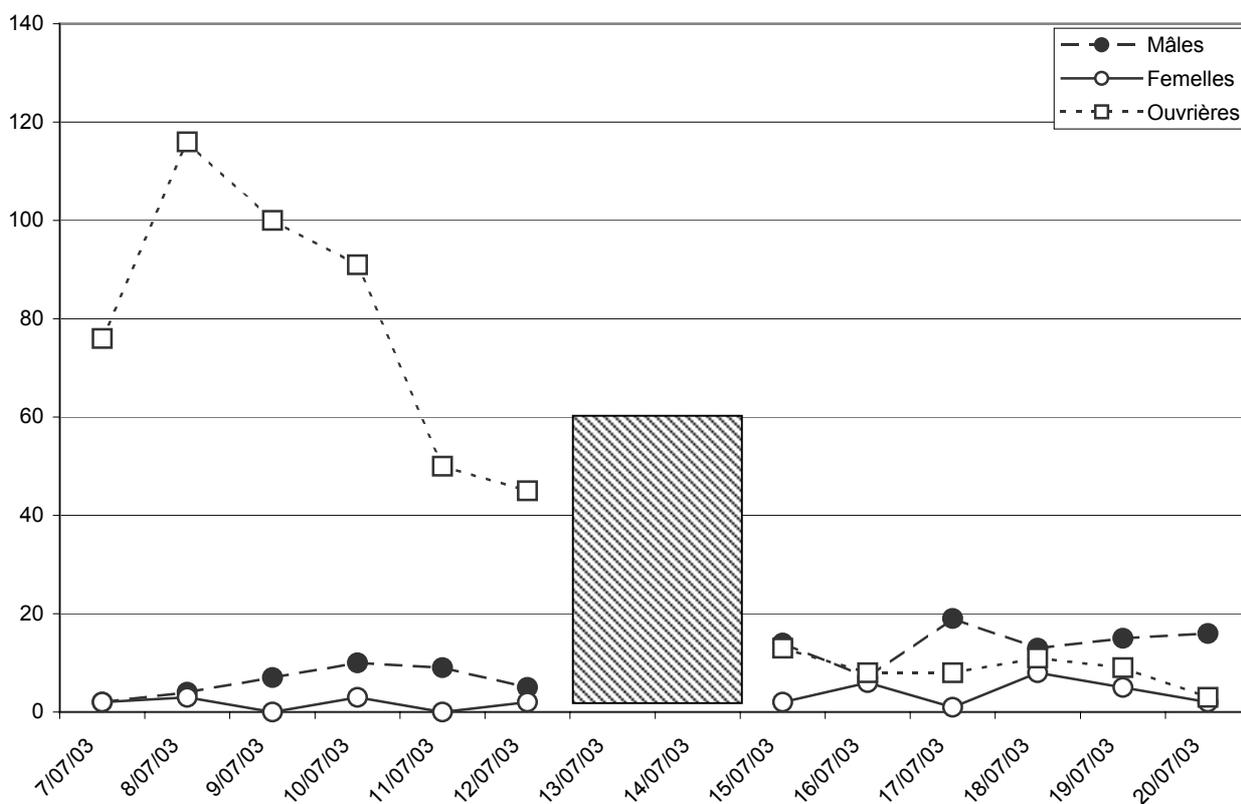


Figure 10. Variation du nombre total de captures en fonction du temps. La zone hachurée représente une absence de données.

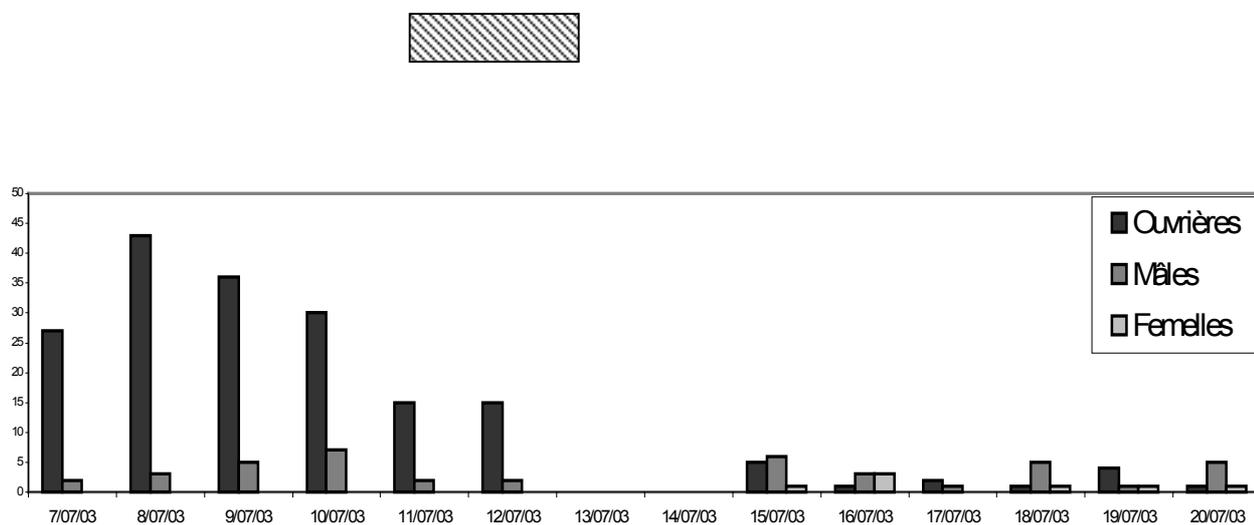


Figure 11. Variation du nombre de captures dans le site 1 au cours du temps. Histogramme. La zone hachurée représente une absence de données.

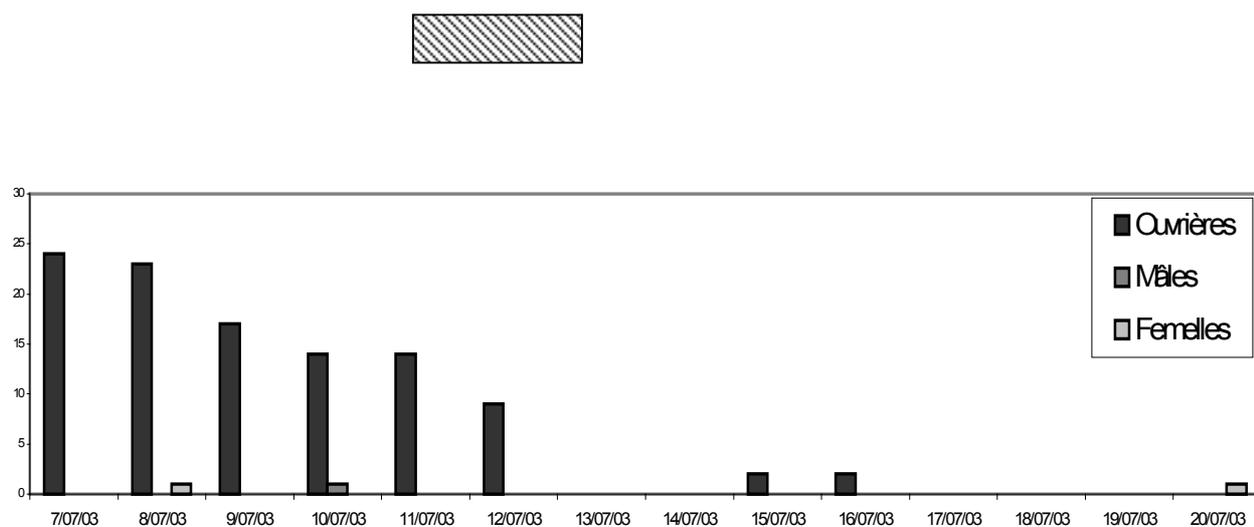


Figure 12. Variation du nombre de captures dans le site 2 au cours du temps. Histogramme. La zone hachurée représente une absence de données.

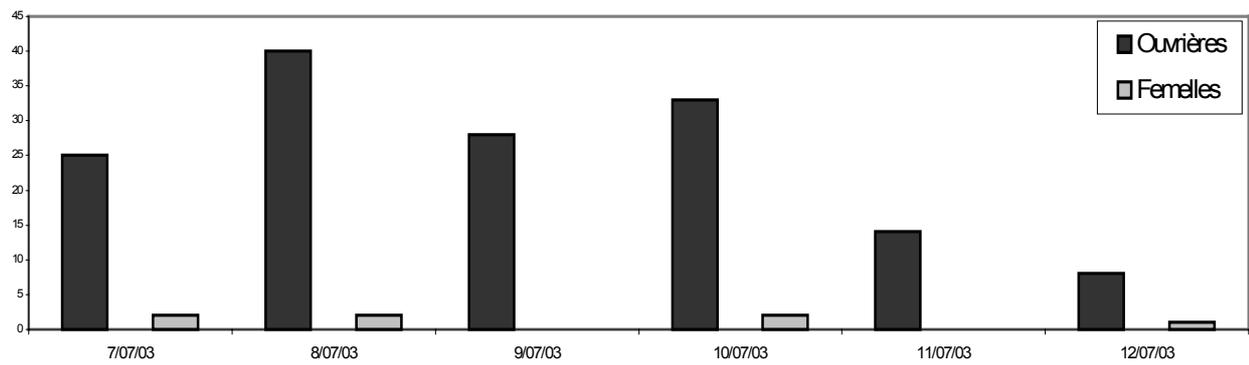


Figure 13. Variation du nombre de captures dans le site 3 au cours du temps. Histogramme.

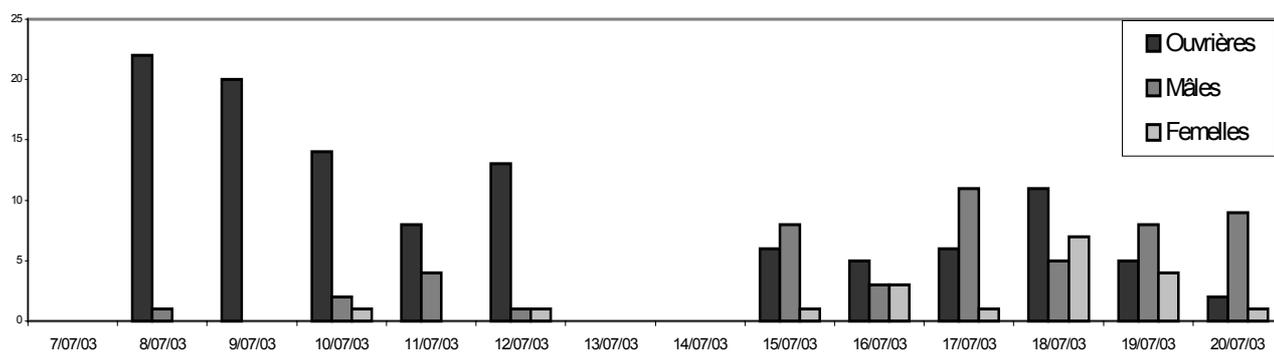


Figure 14. Variation du nombre de captures dans le site 4 au cours du temps. Histogramme. Les zones hachurées représentent une absence de données.

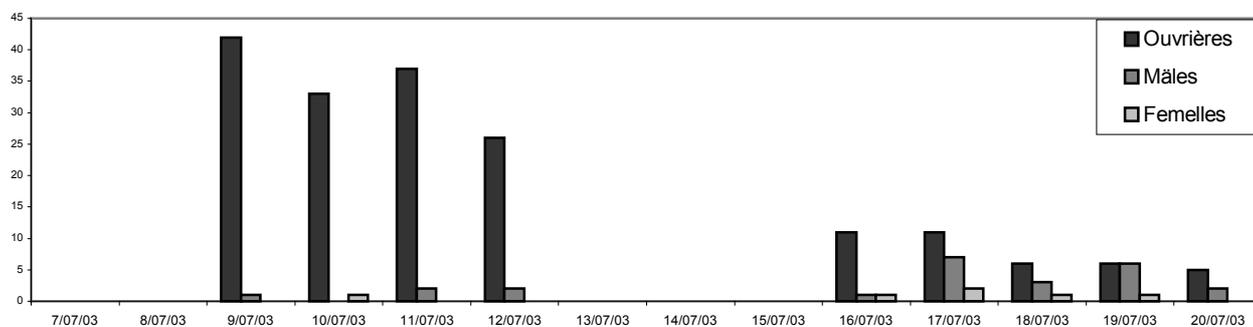


Figure 15. Variation du nombre de captures dans le site 5 au cours du temps. Histogramme. Les zones hachurées représentent une absence de données.

En analysant la variation du nombre de captures au cours du temps, on peut retirer des informations sur la phénologie. Par rapport à la phénologie type de *B. monticola* (fig. 2), on note que, durant l'été 2003, le cycle de ce bourdon est en avance de +/- deux semaines. On n'observe pas réellement de pic d'ouvrières (au mieux la fin du pic). Celui-ci s'observe normalement au milieu du mois de juillet (Rasmont et *al.*, en préparation).

5.2.2. Comparaison des différentes méthodes d'estimation de l'effectif

Dans un but de clarté, les effectifs minimums et maximums obtenus par les différentes techniques d'estimation sont comparés dans le tableau 16. Dans ce tableau, les cellules grisées représentent les effectifs moyens calculés sur la durée totale de l'étude. Il n'est en effet pas toujours possible d'estimer des effectifs moyens sur une seule période d'échantillonnage. Les résultats des estimations d'effectifs instantanés et moyens se trouvent respectivement en Annexes I et II.

En ce qui concerne les intervalles de confiance à 95%, les comparaisons (tab. 17) concernent les limites inférieures des effectifs minimums et les limites supérieures des effectifs maximums en fonction de la technique d'estimation utilisée. Tous les intervalles de confiance à 95% calculés se trouvent en Annexe III.

Tableau 16. Comparaison des différents effectifs estimés

	SITE 1					
	MÂLES		REINES		OUVRIÈRES	
	Max	Min	Max	Min	Max	Min
Indice de Petersen & Lincoln	18	11	3	1	95	4
Indice de Petersen & Lincoln corr. Seber	27	7	3	0	92	4
Méthode généralisée de Jolly-Seber	30	6	1	1	58	22
Méthode de Schnabel	14		2		73	17
Méthode de Schumacher-Eschmeyer	13		2		78	13
Indice pour petite population	22	14	2	1	70	23
	SITE 2					
	MÂLES		REINES		OUVRIÈRES	
	Max	Min	Max	Min	Max	Min
Indice de Petersen & Lincoln	-	-	-	-	46	4
Indice de Petersen & Lincoln corr. Seber	3	0	0	0	45	0
Méthode généralisée de Jolly-Seber	-	-	-	-	27	16
Méthode de Schnabel	-		-		34	4
Méthode de Schumacher-Eschmeyer	-		-		36	4
Indice pour petite population	-		-		31	2

	SITE 3					
	MÂLES		REINES		OUVRIÈRES	
	Max	Min	Max	Min	Max	Min
Indice de Petersen & Lincoln	-	-	2	2	68	19
Indice de Petersen & Lincoln corr. Seber	0	0	2	1	66	18
Méthode généralisée de Jolly-Seber	-	-	2	2	47	17
Méthode de Schnabel	-	-	2	-	51	-
Méthode de Schumacher-Eschmeyer	-	-	2	-	52	-
Indice pour petite population	-	-	3	-	49	-
	SITE 4					
	MÂLES		REINES		OUVRIÈRES	
	Max	Min	Max	Min	Max	Min
Indice de Petersen & Lincoln	72	33	4	4	210	5
Indice de Petersen & Lincoln corr. Seber	44	1	39	0	153	5
Méthode généralisée de Jolly-Seber	80	8	-	-	56	5
Méthode de Schnabel	-	56	-	45	71	20
Méthode de Schumacher-Eschmeyer	-	62	-	58	74	21
Indice pour petite population	54	52	52	33	69	20
	SITE 5					
	MÂLES		REINES		OUVRIÈRES	
	Max	Min	Max	Min	Max	Min
Indice de Petersen & Lincoln	7	2	2	2	105	10
Indice de Petersen & Lincoln corr. Seber	15	1	5	0	101	10
Méthode généralisée de Jolly-Seber	6	3	2	2	51	10
Méthode de Schnabel	6	2	-	5	79	20
Méthode de Schumacher-Eschmeyer	6	2	-	7	78	21
Indice pour petite population	7	2	5	4	79	18

- : absence de données.

Les cellules grisées contiennent des valeurs d'effectif moyen calculées sur la durée totale de l'étude

De manière générale, l'utilisation de toutes les méthodes d'estimation n'est pas applicable pour chaque site (notamment les sites 2 et 3).

Tableau 17. Comparaison des intervalles de confiance à 95% des différents effectifs estimés

		Petersen & Lincoln		Petersen & Lincoln corr. Seber		Jolly-Seber généralisé		Schnabel		Schumacher-Eschmeyer		Petite population	
		Lim. inf.	Lim. sup.	Lim. inf.	Lim. sup.	Lim. inf.	Lim. sup.	Lim. inf.	Lim. sup.	Lim. inf.	Lim. sup.	Lim. inf.	Lim. sup.
Site 1	Mâles	7	300	1	180000	-	-	7	32	9,	18	0	59
	Reines	1	50	-	50	-	-	1	6	1	3	-	5
	Ouvrières	4	180	4	180	-	-	3	125	5	124	14	95
Site 2	Mâles	-	-	-	10000	-	-	-	-	-	-	-	-
	Reines	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ouvrières	2	80	-	80	-	-	1	47	1	52	-	40
Site 3	Mâles	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Reines	2	100	-	100	-	-	1	11	1	6	-	-
	Ouvrières	14	125	14	125	-	-	36	85	38	79	34	65
Site 4	Mâles	6	800	-	800	-	-	23	164	44	95	40	78
	Reines	4	400	-	280000	-	-	8	882	24	169	0	111
	Ouvrières	7	1400	7	1400	-	-	11	137	12	598	11	124
Site 5	Mâles	2	233	-	70000	-	-	1	15	1	9	-	13
	Reines	1	50	-	20000	-	-	1	98	1	137	-	-
	Ouvrières	7	206	7	206	-	-	12	107	15	112	12	98

Lim. inf. signifie limite inférieure de l'intervalle de confiance à 95% de l'effectif minimum.

Lim. sup. signifie limite supérieure de l'intervalle de confiance à 95% de l'effectif maximum.

- : absence de données.

5.3. Estimation de la densité de population

Les effectifs utilisés lors du calcul de la densité de population sont les effectifs moyens. Ceci permet d'obtenir une estimation globale de la densité de bourdons. On minimise ainsi les variations dues à des facteurs autres que la variation de la taille de l'effectif au cours de l'étude (comme les variations dues à des facteurs climatiques ou dues aux différentes périodes d'observation).

Chaque site peut-être caractérisé par un effectif moyen maximal et minimal (tab.18).

Tableau 18. Minima et maxima des estimations d'effectifs moyens par site

	Période d'étude	Effectif moyen	Mâles	Reines	Ouvrières
Site 1	du 07 au 20/07/2003	minimum	13	1	13*
		maximum	22	2*	78
Site 2	du 07 au 20/07/2003	minimum	-	-	2
		maximum	-	-	36
Site 3	du 07 au 12/07/2003	minimum	-	2	49
		maximum	-	3	52
Site 4	du 08 au 20/07/2003	minimum	52	33	20
		maximum	62	58	74
Site 5	du 09 au 20/07/2003	minimum	2	4	18
		maximum	7	7	79

- : absence de données.

* valeurs calculées pour le site 1 dont la surface a été étendue.

Connaissant les surfaces respectives de chaque site de butinage, on peut calculer les densités de butineurs (tab. 19).

Tableau 19. Densités maximales et minimales de *Bombus monticola rondoui* par caste et par site

		Mâles	Reines	Ouvrières
Site 1	minimum	64	5	42
	maximum	102	7	361
Site2	minimum	-	-	53
	maximum	-	-	945
Site 3	minimum	-	48	1167
	maximum	-	71	1238
Site 4	minimum	245	156	94
	maximum	292	273	349
Site 5	minimum	60	119	536
	maximum	209	209	2354

Densités exprimées en nombre d'individus par hectare.

- : une absence de données.

5.4. Estimation de la biomasse sèche

On peut extrapoler les valeurs de biomasse sèche pour chaque site (tab. 21) en utilisant les valeurs de densité de population (tab. 19) et de masse moyenne sèche d'un individu (tab. 20). Le nombre de reines en collection (tab. 14) est insuffisant pour estimer leur masse moyenne sèche.

Tableau 20. Masses moyennes sèches par caste

	Masse moyenne sèche	Ecart-type
Ouvrières	55 mg	+/- 13 mg
Mâles	57 mg	+/- 10 mg

Tableau 21. Biomasses de *Bombus monticola rondoui* dans chaque site d'étude

		Biomasse sèche de mâles	Biomasse sèche d'ouvrières
Site 1	Minimum	0,0036	0,0023
	Maximum	0,0058	0,0199
Site 2	Minimum	-	0,0029
	Maximum	-	0,0520
Site 3	Minimum	-	0,0642
	Maximum	-	0,0681
Site 4	Minimum	0,0140	0,0052
	Maximum	0,0166	0,0192
Site 5	Minimum	0,0034	0,0295
	Maximum	0,0119	0,1295

La biomasse sèche est exprimée en kilogrammes par hectare.

- : absence de données.

5.5. Quantification de la mobilité

La mobilité de *B. monticola* est étudiée en s'intéressant aux flux d'individus entre les sites. Sur les 504 individus marqués, seuls 10 bourdons effectuent des déplacements entre sites (fig. 16), soit 2% des individus marqués. La distance médiane parcourue est nulle. Ceci laisse penser que ces insectes sont fortement casaniers.

La distance maximale parcourue par un individu est de 807m, ce qui correspond à la distance qui sépare les deux sites d'étude les plus éloignés (le site 4 et le site 1).

5.6. Choix floraux

L'analyse des choix floraux de *B. monticola* met en évidence l'importance primordiale de *Rhododendron ferrugineum* pour toutes les castes (fig. 17, tab. 23).

De manière plus nuancée, on remarque aussi l'importance de *Gentiana burseri* pour les mâles et de *Pedicularis pyrenaica* pour les reines.

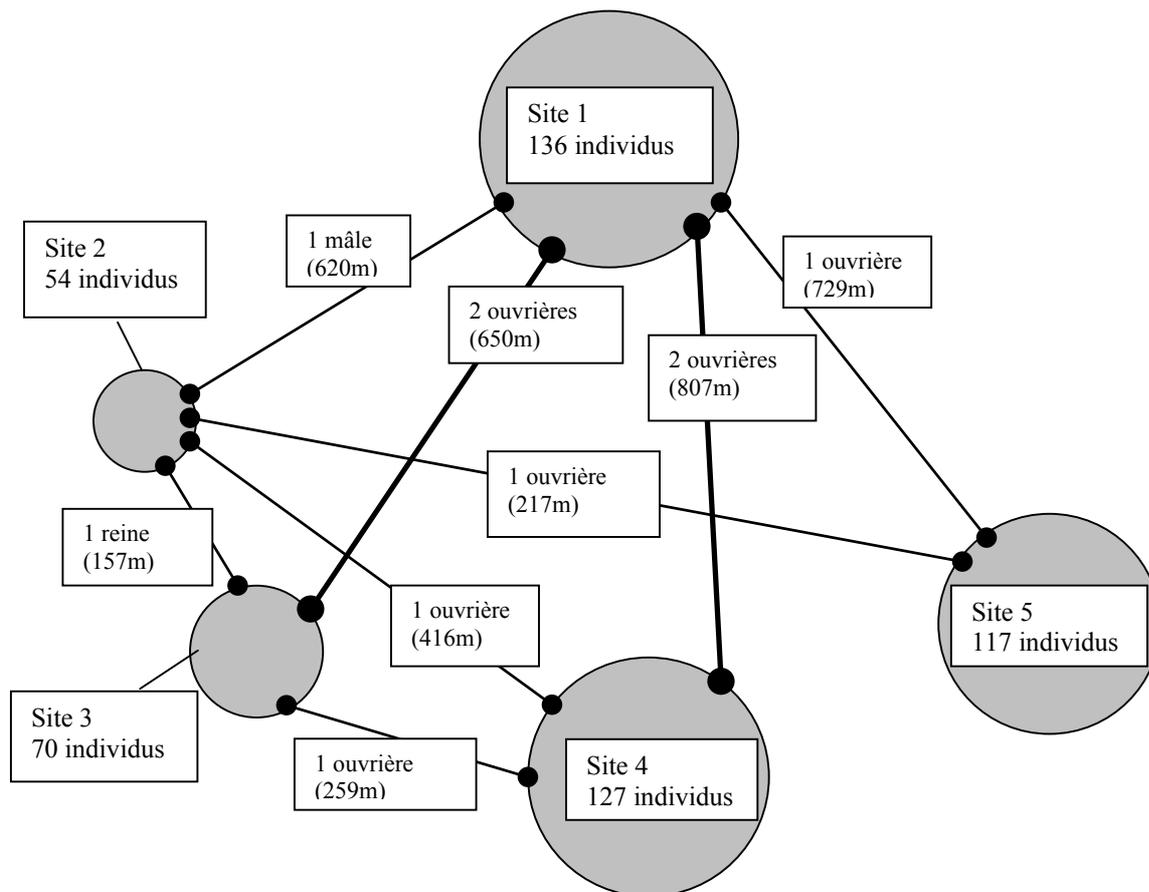


Figure 16. Diagramme de flux d'individus entre sites. Chaque disque représente un site, sa taille est proportionnelle au nombre d'individus marqués dans ce site. Les lignes symbolisent les échanges entre sites. Leur épaisseur est proportionnelle au nombre d'individus qui participent à ces échanges. Chaque ligne est annotée du nombre d'individus participant au flux et de la distance séparant les sites concernés.

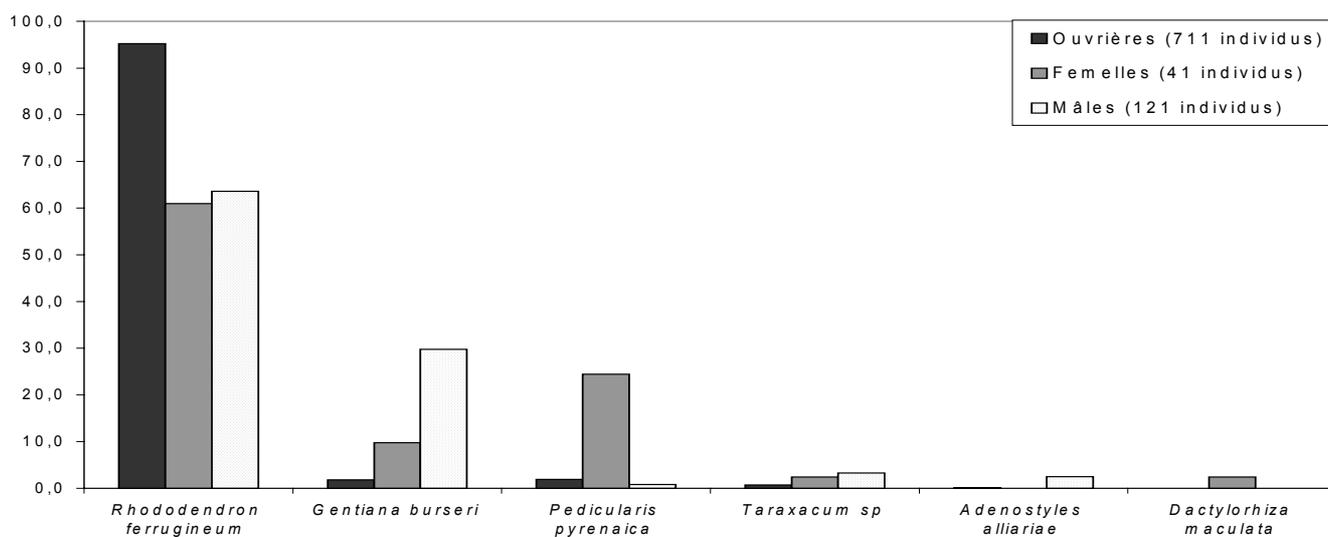


Figure 17. Choix floraux de *Bombus monticola rondoui* par caste. Histogramme. En abscisse, les taxons visités; en ordonnée, le pourcentage d'individus observés. Les taxons visités par moins de 1% des individus ne sont pas représentés.

6. Discussion

6.1. Validité et pertinence des estimations d'effectifs

Six techniques différentes d'estimation d'effectif basées sur la CMR (capture-marquage-recapture) sont utilisées dans la présente étude. On distingue deux types d'estimation d'effectifs: les estimations d'effectifs instantanés et les estimations d'effectifs moyens.

Les estimateurs d'effectifs instantanés s'intéressent soit à des populations fermées (l'indice de Petersen & Lincoln et l'indice de Petersen & Lincoln corrigé par Seber) soit à des populations ouvertes (méthode généralisée de Jolly-Seber). Cette différence ne permet pas de préférer un type d'estimateur d'effectifs instantanés. De prime abord, on peut considérer que la population est fermée sur un intervalle de deux jours d'étude successifs car :

- la durée de vie moyenne d'une ouvrière est de 13 à 30 jours (Garofalo, 1977; Rodd *et al.*, 1980; Goldblatt & Fell, 1986; Silva-Matos et Garofalo, 2000). L'effet de la mortalité sur l'entièreté de la population peut donc être considéré comme faible sur un intervalle de deux jours d'étude successifs;
- les variations de l'effectif dues aux immigrations et émigrations semblent négligeables dans le cas présent. *B. monticola rondoui* est une espèce extrêmement sédentaire. La mobilité de ce bourdon est abordée plus loin dans la discussion;
- le taux de natalité est très faible car on se trouve en fin de cycle de vie de *B. monticola rondoui*. Ceci est visible en analysant l'évolution du nombre de captures au cours du temps (fig. 10, 11, 12, 13, 14, 15).

Le fait que l'on considère que la population est fermée quand on utilise l'indice de Petersen & Lincoln ainsi que l'indice de Petersen & Lincoln corrigé par Seber ne pose à priori pas de problèmes.

Il est cependant erroné de considérer que la population étudiée est fermée sur un intervalle de plus de trois jours d'étude (fig. 10, 11, 12, 13, 14, 15). L'utilisation de la méthode généralisée de Jolly-Seber comme estimateur d'effectifs instantanés sur base de plus de trois jours d'étude s'avère donc judicieuse.

Les méthodes de Schnabel et de Schumacher-Eschmeyer, ainsi que l'indice pour petites populations permettent d'estimer l'effectif moyen d'une population sur base de plusieurs jours d'étude successifs. Ces différentes techniques requièrent toutes que la population soit fermée pendant la période d'étude. La méthode de Schumacher-Eschmeyer permet cependant que tous les individus ne soient pas constamment disponibles.

En réalité, les différentes populations étudiées ne sont pas fermées durant des périodes d'études d'au moins trois jours. L'utilisation de ces techniques d'estimation d'effectifs moyens est quand même préférée pour différentes raisons. Ces techniques donnent une estimation plus fiable de l'effectif d'une population que les techniques d'estimation d'effectifs instantanés. Les intervalles de confiance à 95% des estimations d'effectifs moyens sont en effet moins larges que ceux des estimations d'effectifs instantanés (tab.17 et Annexe III). Ensuite, ces techniques minimisent l'effet de certains biais. Afin d'avoir des données homogènes et ainsi permettre la comparaison entre les différents sites étudiés, chaque site est prospecté à différentes heures de la journée. Il existe cependant une variation de la densité de bourdons en fonction de l'heure d'observation (Teräs, 1983). De plus, la météo peut changer de manière très importante et rapide au cours d'une journée dans les milieux montagnards. Les bourdons sortent plus rarement par grand vent ou lors de pluies. En comparant les variations des effectifs instantanés, on ne peut statuer de manière sûre si ces variations sont dues à de réelles variations d'effectifs ou à des variations dues à d'autres facteurs (météo, heure d'observation). De plus, le choix du type de population (strictement fermée ou fermée mais pas constamment disponible) engendre des différences négligeables entre les effectifs moyens estimés (tab.16 et Annexe II). C'est d'autant plus vrai en analysant les intervalles de confiance (tab.17 et Annexe III).

Actuellement, il n'existe malheureusement pas de modèles pour estimer l'effectif moyen d'une population ouverte. Comme on l'a vu précédemment le choix entre une population strictement fermée (méthode de Schnabel et indice pour petites populations) et une population fermée dont l'effectif n'est pas constamment disponible (méthode de Schumacher-Eschmeyer) n'implique pas de différences notables. Considérer une population ouverte comme fermée afin d'estimer son effectif moyen ne pose à priori pas de problèmes. Bien que les méthodes d'estimation d'effectifs moyens ne reflètent pas exactement la réalité (approximation d'une population fermée), l'utilisation de ces méthodes est ici utile et sensée.

Les techniques d'estimation basées sur la CMR ne représentent cependant pas la panacée. Lors de cette étude, un problème loin d'être négligeable s'est posé. Quand on s'intéresse à des populations potentiellement petites (comme les populations de mâles ou de reines), le taux de recapture tend souvent vers zéro. Le problème lié à la signification de la valeur zéro prend ici toute son ampleur. On ne peut statuer de manière sûre sur l'absence d'individus (recapturés par exemple) quand on étudie des petites populations. Afin de minimiser l'effet des zéros, un nouvel indice est créé, l'indice pour petites populations. Cet indice, basé sur l'indice de Petersen & Lincoln, utilise des taux de capture, marquage et recapture moyens. Ces taux moyens sont obtenus grâce à l'estimateur de la moyenne de Pennington. Cet estimateur donne la valeur d'une moyenne qui n'est pas trop « tirée » par les valeurs nulles. L'utilisation de cet estimateur requiert que les variables traitées suivent une distribution lognormale ou, dans la pratique, de Poisson (Pennington, 1983).

De plus, cet indice augmente artificiellement le taux de recapture. L'utilisation de cet estimateur permet ainsi de minimiser la surestimation des effectifs moyens due au fait que l'on considère que les populations étudiées sont fermées (pour des populations de petite taille).

Comme évoqué dans le matériel et méthode, sur base de nos données, l'indice pour petites populations est comparé à un indice similaire (Annexe IV) qui utilise des moyennes arithmétiques. Pour ce faire, un test non paramétrique est requis comme la normalité de la variable étudiée n'est pas confirmée (Annexe IV). Le test de Wilcoxon (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test, Annexe V) est ici utilisé. Il permet d'affirmer qu'il existe une différence significative entre les effectifs estimés par ces deux indices. La complexité sous-jacente au calcul de l'indice pour petites populations est donc justifiée. Il faut cependant noter qu'une analyse plus poussée du comportement de cet indice (notamment par l'intermédiaire de simulations) est intéressante. Le travail requis pour ce type d'analyse est assez consistant que pour être réalisé dans une étude à part entière. Cette analyse n'est pas réalisée dans la présente étude car ce n'est pas son but, bien que cela soit fort intéressant.

6.2. Effectifs estimés

Il est impossible de comparer nos résultats avec des études précédentes ou même de comparer nos résultats entre sites. En effet, il est plus judicieux de comparer des mesures relatives comme la densité et la biomasse. Les différents effectifs estimés sont donc comparés en fonction de la technique d'estimation utilisée.

En ce qui concerne les effectifs instantanés (Annexe I), les résultats concordent avec la théorie. En effet, les méthodes où la population est fermée (indices de Petersen & Lincoln et de Petersen & Lincoln corr. Seber) surestiment l'effectif par rapport à la méthode de Jolly-Seber généralisée. Cette dernière méthode, qui représente mieux la réalité, n'est que trop peu souvent applicable dans notre étude. La raison majeure de ceci est que nos différents taux de recapture sont trop faibles. De ce point de vue, on remarque que l'indice de Petersen & Lincoln corrigé par Seber est très tolérant. En contre partie, l'intervalle de confiance de cette méthode (identique à l'intervalle de confiance de l'indice de Petersen & Lincoln) est extrêmement large (Annexe III). L'indice de Petersen & Lincoln ne permet pas d'estimer un effectif instantané tous les jours de l'étude et présente un intervalle de confiance lui aussi énorme. Il serait intéressant de comparer ces intervalles de confiance avec les intervalles de confiance de la méthode généralisée de Jolly-Seber, il n'existe malheureusement pas de formule permettant de les calculer.

Les résultats des estimations d'effectifs moyens confirment les postulats formulés précédemment. En considérant les intervalles de confiance respectifs (Annexe III), les différentes techniques d'estimation d'effectifs moyens fournissent des résultats similaires (Annexe II). Pour des raisons évoquées précédemment, on préfère la méthode de Schumacher-Eschmeyer et l'indice pour petites populations car ces techniques reflètent mieux la réalité.

6.3. Densités de population

Afin de réduire les biais potentiels des techniques d'estimation d'effectifs instantanés (évoqués précédemment), les effectifs moyens (tab. 18) sont utilisés pour estimer la densité dans chaque site (tab. 19).

Les densités maximales et minimales de mâles et de reines s'observent respectivement dans les sites 4 et 1. On observe de 245 à 292 mâles par hectare dans le site 4 et de 64 à 102 mâles par hectare dans le site 1. En ce qui concerne les reines, on en observe de 156 à 273 par hectare dans le site 4 et de 5 à 7 par hectare dans le site 1. Cette abondance de sexués dans le site 4 peut s'expliquer par l'abondance de taxons végétaux recherchés par ces sexués dans ce même site (comme *Gentiana burseri* et *Pedicularis pyrenaica*, fig. 16).

Les densités de reines et de mâles ne peuvent être estimées dans le site 2, tout comme dans le site 3 pour les mâles. Ces sites sont ceux dont la végétation est la plus avancée. L'étude du site 3 ne s'est d'ailleurs pas poursuivie pendant la période du 15 au 20 juillet. De plus, les mâles et les reines émergent apparemment durant cette période (fig. 10). C'est donc à cause de la pauvreté de la couverture végétale en fleur que les effectifs moyens de sexués ne sont pas estimés dans les sites 2 et 3.

Les densités maximales et minimales d'ouvrières s'observent respectivement dans les sites 5 et 1. On observe de 536 à 2354 ouvrières par hectare dans le site 5 et de 42 à 361 ouvrières par hectare dans le site 1. L'extrême abondance d'ouvrières dans le site 5 peut s'expliquer par le fait que ce site est celui dont la végétation est la moins avancée. Ce site est d'ailleurs le seul endroit où le genêt purgatif (*Genista purgans*) est observé en fleur. De plus, les rosages (*Rhododendron ferrugineum*) y présentent un état de fraîcheur supérieur à ceux présents dans d'autres sites. La végétation particulièrement moins avancée dans le site 5 que dans les autres sites peut donc expliquer l'abondance d'ouvrières dans ce site. Le site 1 est caractérisé par sa faible abondance de bourdon (en comparaison avec les autres sites étudiés). La végétation n'y présente pas un degré d'avancement plus important que dans les sites 2 et 3. L'attractivité des sites ne semble donc pas être exclusivement fonction de la couverture végétale en fleur.

Ceci confirme Bowers (1985, 1986b), en montrant que l'attractivité d'un site n'est pas uniquement fonction du couvert végétal. L'effet de versant, la direction des vents dominants et la topographie ont peut-être une influence primordiale. Un facteur explicatif de la relative pauvreté du site 1 peut donc être son éloignement par rapport aux autres sites. Et ce d'autant plus que *B. monticola* semble très peu mobile. Une étude approfondie des facteurs qui influencent la dispersion des bourdons peut donc s'avérer très intéressante. La complexité de ce type d'étude est l'existence de variabilités inhérentes à l'espèce étudiée, comme déjà évoqué par Ponchau (2002).

Comparativement aux études précédentes, on peut sans aucun doute affirmer que les densités de *B. monticola* sont très élevées dans la vallée de Nohèdes (tab.22). Seuls Duhayon (1992) et Delattre (2003) mesurent des densités de bourdons plus importantes que celles estimées dans la présente étude.

Duhayon (1992) estime des densités de bourdons dans des milieux dits « homogènes » et de type îlots attractifs. Dans les îlots attractifs, les sites de butinage constituent les seules zones qui présentent des plantes en fleur. Ceci détermine une très grande attractivité pour les insectes pollinisateurs (Teräs, 1983; Bowers, 1985, 1986b; Yumoto, 1986; Sowig, 1989; Duhayon, 1992; Walters & Stiles, 1996). On observe donc des densités très élevées sur ces milieux. Les densités maximales observées par Duhayon (1992) sont mesurées dans des milieux périurbains. Comme ils sont constamment irrigués et donc fleuris, ces milieux sont caractérisés par une très grande attractivité.

Les estimations de Duhayon (1992) effectuées dans des milieux dits « homogènes » (caractérisés par une végétation continue où il est impossible de distinguer des îlots attractifs) sont également très élevées. Ceci semble logique car l'espèce de bourdon étudiée (*Bombus terrestris*) est l'espèce de bourdon principale dans ces milieux.

L'étude de *Bombus sylvarum* (Delattre, 2003) montre l'exceptionnelle abondance de ce bourdon dans des milieux de type « homogène ». Différentes raisons peuvent expliquer cela. Tout d'abord, les milieux où cette espèce de bourdon se rencontre (près de fauche) sont caractérisés par une grande richesse (aussi bien floristique que faunistique) et une grande abondance. Enfin, les techniques d'estimation d'effectifs utilisées par Delattre (2003) ont tendance à surestimer la population. Il n'existe malheureusement pas d'autres modèles qui s'adressent à des populations très ouvertes comme celles de *B. sylvarum*.

Toutes les autres études sur les densités de bourdons (Banaszak & Manole, 1987; Bilinskin *et al.*, 1990a, 1990b; Banaszak & Cierzniak, 1994; Banaszak, 1996; Banaszak & Krysztofiak, 1996) se sont déroulées dans des milieux dits « homogènes ». Comme évoqué précédemment, ces milieux se caractérisent par une végétation continue où il est impossible de distinguer des îlots attractifs. Voilà pourquoi les insectes pollinisateurs ne se concentrent pas dans des zones précises. Il semble à priori logique que les densités de bourdons mesurées sur ce type de sites soient plus basses (tab.22). Il est également bon de noter que ces mêmes études ne font pas appel à des techniques de CMR. La comparaison entre des densités estimées par des techniques de CMR et par « line-transects » revêt un intérêt tout particulier. Comme expliqué précédemment, il n'est malheureusement pas possible de réaliser ces estimations par « line-transects » dans les milieux où s'observe *B. monticola*.

On peut avancer différentes raisons à la grande abondance de *B. monticola* dans la vallée de Nohèdes durant l'été 2003. C'est l'une des espèces principales de bourdon dans l'étage subalpin de cette vallée (Gosselin, 2003). Il semble donc logique que les densités mesurées ici soient fort élevées. Cependant, dans l'absolu, ces densités sont relativement élevées (tab.22).

Globalement, la saison 2003 est caractérisée par un avancement de deux semaines à un mois et ce, que l'on s'intéresse à la faune ou à la flore. Il en résulte un faciès de végétation tout à fait inhabituel dans l'étage subalpin. Durant la période d'étude, la végétation présente une structure d'îlots attractifs. Les sites d'étude constituent dès lors les seules ressources disponibles. Le caractère « hétérogène » des milieux étudiés pourrait donc en partie expliquer l'abondance élevée de *B. monticola rondoui*. Il est bon de nuancer ces propos. En effet, la plus faible abondance d'ouvrières ne s'observe pas dans le site le moins fleuri. De plus, il ne faut pas exclure le fait qu'un tel avancement de la saison soit préjudiciable aux populations de bourdons. Il est donc peu aisé de statuer si l'abondance élevée de *B. monticola* est « normale » ou particulière à la saison 2003.

Tableau 22. Comparaison des densités d'Apoïdes selon différents auteurs

	Milieux de type "homogène"							Milieux du type "îlots attractifs"				
	Banaszak & Manole 1987	Bilinski <i>et al.</i> 1990a 1990b		Banaszak & Cierznia 1994	Banaszak 1996	Banaszak & Krysztofiak 1996	Duhayon 1992	Delattre 2003	Mâles	Podrecca Reines	Ouvrières	Duhayon 1992
Apoidea	900 - 1285*			2500 - 2900		516*						
<i>Bombus sp.</i>		200 - 9250	23 - 750		1400**							
<i>B. argilaceus</i>	13 - 75											
<i>B. pascuorum</i>	16 - 100											
<i>B. muscorum</i>	50											
<i>B. sylvarum</i>	17 - 100							176 - 3996***				
<i>B. pratorum</i>	25											
<i>B. terrestris</i>	17 - 300			50 - 100			900 - 72600					100 - 745000****
<i>B. lucorum</i>	9 - 117			25 - 50								
<i>B. lapidarius</i>				25 - 167								
<i>B. ruderarius</i>				34								
<i>B. ruderatus</i>												11400 - 22650
<i>B. hortorum</i>												6000 - 17200
<i>B. monticola</i>									64 - 292	5 - 273	42 - 2354	

Les données en grisé concernent les estimations effectuées par « line-transects »

* pelouses xérothermiques

** pelouses alpines

*** effectifs instantanés

**** milieux péri-urbains

6.4. Biomasse

Très peu d'auteurs se sont intéressés à l'étude des biomasses d'Apoïdes. Très peu de données sont donc disponibles sur la place fonctionnelle de ces pollinisateurs par rapport à d'autres groupes d'animaux. Duhayon (1992, fig. 18) estime que la biomasse des Apoïdes est comparable à celle des mammifères (de +/- 0,001 à 30 kg/ha; Saunders, 1971; cité par Ramade, 1991 et Ramade, 1991) et probablement supérieure à celle des oiseaux (de +/- 0,01 à 0,03 kg/ha; Blondel, 1986).

Delattre (2003) confirme les observations de Duhayon par l'étude de la biomasse de *B. sylvarum*. Sa biomasse varie de 0,001 à 0,06 kg/ha.

La biomasse sèche de *B. monticola rondoui* varie de 0,0023 à 0,1295 kg/ha pour les ouvrières et de 0,0034 à 0,0119 kg/ha pour les mâles. La biomasse sèche de reines n'a pas pu être estimée.

Cette étude concorde donc avec les observations effectuées par Duhayon (1992) et Delattre (2003). Il semble donc clair que *B. monticola* occupe une place énergétique remarquable (comparable à celle des oiseaux) dans les landes subalpines de la vallée de Nohèdes.

6.5. Choix floraux

En analysant les taxons visités par *B. monticola* (tab. 23), Rasmont (1988) considère cette espèce comme mésolectique. Ce qualificatif s'adresse à des pollinisateurs qui visitent 10 à 20 familles de plantes différentes et au minimum 20 espèces différentes (Rasmont, 1988). Ceci est confirmé par les études de Durieux (2000) et Gosselin (2003). Durant l'été 2003, les choix floraux de *B. monticola rondoui* se sont avérés bien moins diversifiés que précédemment. Le faible nombre de taxons visités par *B. monticola* à Nohèdes en 2003 reflète parfaitement le caractère singulier de l'année 2003. Les taxons visités dans notre étude constituent en fait les seules plantes disponibles durant la période d'étude.

De manière générale, je rejoins Gosselin (2003) en affirmant l'importance primordiale des éricacées pour toutes les castes. Le rosage (*Rhododendron ferrugineum*) est en effet la ressource principale de *B. monticola*. On note aussi l'importance respective de *Gentiana burseri* et de *Pedicularis pyrenaica* pour les mâles et les reines.

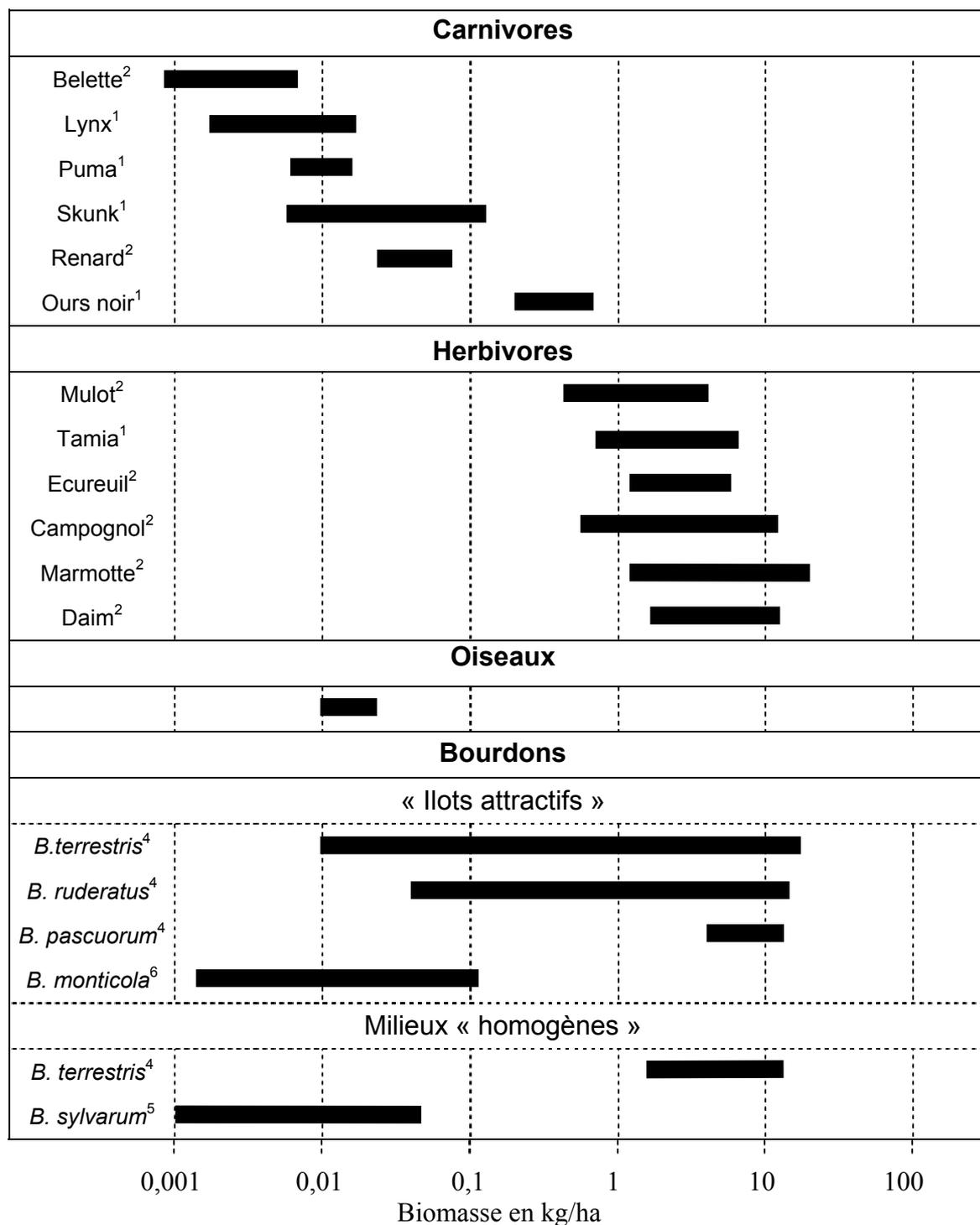


Figure 18. Biomasses de différents groupes d'animaux.

- 1 Données extraites de Saunders (1971; cité par Ramade, 1991), estimations pour l'Amérique du Nord;
- 2 Données extraites de Ramade (1991), estimations pour l'Europe;
- 3 Données extraites de Blondel (1986), estimations pour les forêts de chêne vert;
- 4 Données extraites de Duhayon (1992);
- 5 Données extraites de Delattre (2003);
- 6 Données originales.

Tableau 23. Choix floraux de *Bombus monticola* en France.

	Rasmont, 1988	Durieux, 2000.	Gosselin, 2003	Podrecca
Taxons				
Boraginaceae				
<i>Cerithe glabra</i> Miller	0,67%			
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	0,67%			
<i>Echium</i> sp	0,67%			
Campanulaceae				
<i>Phyteuma hemisphericum</i> L.		0,95%	1,33%	
<i>Phyteuma orbiculare</i> L.		0,24%		
Caryophyllaceae				
<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz & Thell.		5,7%		
<i>Minuartia</i> sp.		5,23%		
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq	0,67%			
<i>Silene ciliata</i> Pourret		0,24%		
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garche	1,34%	0,24%		
Cistaceae				
<i>Helianthemum nummularium</i> L. (Miller)		0,48%		
Compositae				
<i>Adenostyles alliarae</i> (Gouan) Kerner		1,19%	0,27%	0,9%
<i>Carduae</i> sp.	2,68%			
<i>Carduus carlinifolius</i> Lam	0,67%			
<i>Carduus carlinoides</i> Lam	2,68%			
<i>Cirsium eriophorum</i> (L.) Scop			0,27%	
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop			0,80%	
Compositae	0,67%			
<i>Jasione crispa</i> (Pourret) Samp.	2,01%	5,94%	1,60%	
<i>Senecio adonidifolius</i> Loisel.			1,60%	
<i>Senecio leucophyllus</i> DC.		0,71%		
<i>Senecio pyrenaicus</i> Gren & Gorden		0,24%		
<i>Senecio</i> sp.		0,24%		
<i>Taraxacum pyrenaicum</i> Reuter		1,19%		
<i>Taraxacum</i> sp.		1,66%	0,53%	2,1%
Crassulaceae				
<i>Sedum rupestre</i> L.		1,43%		
<i>Sempervivum montanum</i> L.		0,24%		
Cruciferae				
<i>Biscutella laevigata</i> L.		0,24%		
Dipsacaceae				
<i>Knautia</i> sp.	0,67%			
<i>Succisa pratensis</i> Moench			0,27%	
Ericaceae				
<i>Calluna vulgaris</i> L.	2,68%	0,24%	37,60%	

<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	4,03%	11,88%	40,53%	73,3%
<i>Rhododendron</i> sp.	1,34%			
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	1,34%			
<i>Vaccinium</i> sp.	0,67%			
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	2,01%			
Fabaceae				
<i>Chamaespartium sagitale</i> (L.) P. Gibbs			0,27%	
<i>Lotus alpinus</i> L.	15,44%	2,85%	0,27%	
<i>Lotus corniculatus</i> L.	0,67%	1,90%		
<i>Onobrychis</i> sp.	0,67%			
<i>Ononis cristata</i> Miller		0,71%		
<i>Oxytropis halleri</i> Bunge ex Koch	0,67%	0,95%		
<i>Trifolium alpinum</i> L.	0,67%	0,24%	0,27%	< 0,1%
<i>Trifolium hybridum</i> L.		0,24%		
<i>Trifolium montanum</i> L.		1,43%		
<i>Trifolium pratense</i> L.			0,53%	
<i>Trifolium repens</i> L.	0,67%	0,24%	0,27%	
<i>Trifolium</i> sp.	1,34%			
<i>Trifolium thalii</i> Vill.	2,01%			
<i>Vicia incarnata</i> Vill.		0,48%		
Gentianaceae				
<i>Gentiana burseri</i> Lapeyr.		3,33%	1,60%	13,8%
<i>Swertia perennis</i> L.	0,67%			
Geraniaceae				
<i>Geranium pratense</i> L.		0,24%		
Guttiferae				
<i>Hypericum perforatum</i> L.		0,24%		
Lamiaceae				
<i>Galeopsis pyrenaica</i> Bartl.		0,71%		
<i>Prunella grandiflora</i> (L.) Scholler		0,24%		
<i>Thymus nervosus</i> Willk		1,19%		
<i>Thymus serpyllum</i> L.			1,60%	
<i>Thymus</i> sp.		7,60%	0,27%	
<i>Sideritis hyrsopifolia</i> L.		5,23%		
Onagraceae				
<i>Epiobium angustifolium</i> L.	20,13%	2,85%		
<i>Epilobium</i> sp.	2,68%			
Orchidaceae				
<i>Dactylorhiza maculata</i> L.				0,8%
Polygonaceae				
<i>Polygonum bistorta</i> L.	12,08%			
Primulaceae				
<i>Primula</i> sp.	2,01%			
Ranunculaceae				
<i>Aconitum napellus</i> L.		0,24%		

<i>Thollius europaeus</i> L.	1,34%			
Rosaceae				
<i>Alchemilla alpina</i> L.	0,67%			
<i>Potentilla nivalis</i> Lapeyr.		18,05%		
<i>Rubus</i> sp.			0,27%	
Scrophulariaceae				
<i>Euphrasia minima</i> Jacq. ex DC.		0,24%		
<i>Euphrasia picta</i> Wimmer			0,27%	
<i>Linaria repens</i> (L.) Miller	3,36%			
<i>Pedicularis pyrenaica</i> Gay	2,68%	4,75%	2,93%	9,1%
<i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.			0,27%	
Umbelliferae				
<i>Eryngium bourgatii</i> Gouan		1,43%		
Nombre total d'observations	141	421	375	877

Effectif relatif en %. Rasmont, Durieux et Gosselin ont respectivement faits leurs observations dans le Languedoc-Roussillon, La vallée d'Eyne (Pyrénées-Orientales) et la vallée de Nohèdes (Pyrénées-Orientales).

6.6. Mobilité

Il est impossible de quantifier la mobilité en utilisant des gradients de dispersion autour des sites. Le faciès particulier de la végétation durant l'été 2003 rend cette approche impossible.

La mobilité de *B. monticola* est donc abordée en s'intéressant aux déplacements d'individus entre sites (fig. 16). Ceux-ci sont très peu nombreux et seulement 2% des individus sont recapturés en dehors de leur site de marquage. Ceci permet d'affirmer que, de prime abord, *B. monticola* est une espèce très sédentaire. En effet, la distance parcourue maximale est de 807m (distance qui sépare les sites les plus éloignés) et la distance médiane parcourue est nulle. La mobilité de *B. monticola* semble donc similaire à celles de *B. gerstaeckeri*, *B. hortorum* et *B. wurfleni* (Ponchau, 2002). Ponchau (2002) justifie la faible mobilité de *B. gerstaeckeri* par le fait que cette espèce semble nicher à proximité des sites étudiés. Pour des raisons énergétiques, il est plus avantageux pour cette espèce de s'approvisionner en nourriture près de son nid car ce bourdon collecte le nectar de manière très efficace.

On est en présence d'un phénomène tout à fait différent en ce qui concerne *B. monticola*. La faible mobilité mesurée de ce bourdon résulte plus d'une grande fidélité envers les ressources exploitées que de la proximité entre ces mêmes ressources et les nids. Un individu qui quitte un site de butinage peut passer au-dessus des crêtes des montagnes environnantes en s'éloignant fortement de celui-ci

(obs. pers.). Des publications récentes (Osborne *et al.*, 1999; Hellwig & Frankl, 2000a, 2000b; Goulson, 2003) confirment cette observation. Ces études montrent que les ouvrières parcourent de grandes distances pour s'approvisionner en nectar et pollen (jusque 20km; Mikkola, 1984 cité par Osborne *et al.*, 1999). En moyenne un bourdon parcourt 2km avant de s'alimenter (Mikkola, 1984 cité par Osborne *et al.*, 1999). Il est toutefois bon de noter qu'il existe une différence entre les espèces (Hellwig & Frankl, 2000b; Goulson, 2003). Il semble en effet que les espèces qui ont des nids de faible effectif (de 20 à 100 ouvrières) parcourent des distances plus courtes (de l'ordre du km). Le nid de *B. monticola* étant assez petit (Friese, 1895 cité par Rasmont *et al.*, en préparation), ce bourdon semble appartenir à cette catégorie. La grande fidélité apparente de celui-ci pour ses ressources peut se justifier par des raisons énergétiques. Comme le faciès de la végétation est de type « îlots attractifs », il est plus rentable d'exploiter une ressource au maximum que de prospecter pour trouver de nouvelles ressources.

La grande fidélité de *B. monticola* pour ses sites de butinage est aussi mise en évidence en analysant les taux de recapture totaux. Le taux de recapture totale d'ouvrières est de 83,7%. Ceci signifie plusieurs choses: l'entièreté de la population a été marquée; la population ne croit pas de manière notable (pas d'effet de dilution); les ouvrières sont très fidèles à leurs sites de butinage.

Les taux de recapture totaux des mâles et des reines sont bien inférieurs à celui des ouvrières, respectivement 39,1% et 36,6% contre 83,7%. Diverses raisons peuvent expliquer cela. Les populations de mâles et de reines sont, globalement, en croissance pendant l'entièreté de l'étude (fig. 10). Les sexués sont peut-être beaucoup plus mobiles que les ouvrières. En ce qui concerne les mâles, il est clair qu'ils sont très erratiques (Bringer, 1973; Alford, 1975; Svensson, 1979a; Osborne *et al.*, 1999; Goulson, 2003) et peuvent donc sortir de la zone d'étude. De plus, les mâles ne regagnent plus le nid après avoir émergé et passent donc la nuit dehors, à l'intérieur des fleurs (Alford, 1975; Goulson, 2003). De ce fait, les mâles sont beaucoup plus sensibles aux conditions climatiques. Il est donc légitime de penser que le taux de mortalité des mâles est plus important que le taux de mortalité des ouvrières. Les reines aussi sont erratiques. Lorsqu'elles sortent d'hibernation, au printemps, celles-ci cherchent un site pour fonder (Sladen, 1912; Alford, 1975; Goulson, 2003). Lorsqu'elles émergent (pendant la période d'étude), les reines sortent ponctuellement du nid pour s'alimenter et s'accoupler. La majorité du temps, les jeunes reines se trouvent donc dans le nid et peuvent également sortir de la zone d'étude. Ceci peut aussi expliquer le faible taux de recapture mesuré pour les reines. Il est aussi possible que certaines reines n'aient pas réussi à fonder une colonie faute de site propice ou qu'elles soient obligées de butiner pour assurer le maintien de la colonie. Ce type de reine est lui aussi très erratique. Une seule reine de ce type a été observée dans cette étude.

6.7. Phénologie

Rasmont *et al.* (en préparation, fig. 2) observent les pics d'ouvrières, de mâles et de reines respectivement au milieu, au début et à la fin du mois de juillet. Le fait que le pic de mâles s'observe avant le pic d'ouvrières est sans doute dû au fait que la durée de vie des mâles est inférieure à celle des ouvrières. Classiquement, après les ouvrières, la colonie produit des mâles puis des reines (Alford, 1975; Goulson, 2003). Dans la présente étude, le pic d'ouvrières s'observe au début du mois de juillet. Le pic de mâles et de reines s'observe à la fin de l'étude (du 17 au 20 juillet).

De manière générale, il existe un décalage de plus ou moins deux semaines entre la phénologie de *B. monticola* observée (fig. 10) et les données mentionnées dans la littérature (Rasmont, 1988). Le degré d'avancement particulier de la végétation en 2003 est sans doute la raison principale de cette différence. Dans ce sens, cette étude confirme Bowers (1985, 1986a). En effet, cet auteur démontre que la phénologie des espèces montagnardes de bourdons calque la phénologie globale de la végétation. Selon lui, la fin de floraison est le facteur qui déclenche la production de sexués. La phénologie de *B. monticola* est peut-être tout simplement liée au degré d'avancement de la végétation.

Rasmont *et al.* (en préparation) indiquent que les espèces de bourdon montagnardes sont caractérisées par une phénologie courte. Le cycle de *B. monticola rondoui* est effectivement très court. En l'espace de seulement deux semaines, on peut observer le pic (ou la fin du pic) d'ouvrières, les pics de sexués et la fin du cycle.

7. Conclusion

Bombus monticola est l'une des principales espèces de bourdons de l'étage subalpin de la vallée de Nohèdes. La structure de la population de cette espèce est abordée principalement par l'étude de l'effectif, de la densité, de la biomasse et de la mobilité.

L'effectif de *B. monticola* est estimé par des techniques de capture-marquage-recapture. De cette estimation, les densités de butineurs sont extrapolées pour les 5 sites d'étude. Les densités d'ouvrières, de mâles, et de reines varient respectivement de 42 à 2354, de 60 à 292 et de 5 à 273 individus par hectare. Bien que le faciès de la végétation particulier à l'été 2003 puisse expliquer cette grande abondance, ceci tend à confirmer le statut d'espèce principale de *B. monticola*.

La biomasse est extrapolée des données concernant les densités de butineurs. Elle met en évidence la place énergétique remarquable de ce bourdon dans les landes subalpines de la vallée de Nohèdes. Sa biomasse égale ou dépasse celles estimées pour les groupes des mammifères carnivores (en Europe, estimées par Ramade, 1991 et en Amérique, estimées par Saunders, 1971; cité par Ramade, 1991) ou d'oiseaux (estimées par Blondel, 1986 dans les forêts de chênes verts).

La mobilité est évaluée en analysant le flux d'individus entre les sites et les taux de recapture. Elle indique que *B. monticola* est très fidèle à ses sites de butinage.

Enfin, l'étude des choix floraux permet de confirmer le rôle essentiel des Ericaceae pour ce bourdon. Le rosage (*Rhodendron ferrugineum*) est en effet sa ressource principale. Elle met également en avant le caractère singulier du faciès de la végétation durant l'été 2003.

L'analyse de la phénologie de *B. monticola* confirme également ce dernier point. Durant la saison 2003, cette phénologie est en effet en avance de plus ou moins deux semaines.

8. Bibliographie

- Alford, D.V., 1975.** *Bumblebees*. Davis-Poynter, London, XII + 352 pp., 16 pls.
- Banaszak, J., 1996a.** Variability in density of bumblebees in Europe. *Polish journal of entomology*, 65:21-31.
- Banaszak, J., 1996b.** Ecological bases of conservation of wild bees. In: Matheson A., Buchmann S.L., O'Toole C., Westrich P., Williams I.H., editors. The conservation of bees [based on Symposium organised jointly by the International Bee Research Association and the Linnean Society of London, held in April, 1995]. London: Academic Press; 1996.
- Banaszak, J. & T. Cierzniak, 1994.** Estimate of density and diversity of Apoidea (Hymenoptera) in steppe reserve « Zbocza Plutowskie » on the lower Vistula river. *Polish journal of entomology*, 63:319-337.
- Banaszak, J. & T. Cierzniak, 1997.** Spatial and temporal changes in diversity and density of bees (Apoidea) in the deciduous forests of Poland. *Proceedings of the International Colloquia on Social Insects*, 3-4:89-99.
- Banaszak, J & A. Krzysztofiak, 1996.** The natural wild bee resources (Hymenoptera: Apoidea) of the Wigry National Park. *Polish journal of entomology*, 65:33-50.
- Banaszak, J. & T. Manole, 1987.** Diversity and density of pollinating insects (Apoidea). *Polish journal of entomology*, 57:747-766.
- Barbier, Y. & P. Rasmont, 2000.** *Carto Fauna-Flora, logiciel de cartographie de données biogéographiques. Version 2.0.* Université Mons-Hainaut, 59 pp. 1 CD-ROM.
- Barbier, Y., P. Rasmont, M. Dufrière & J.-M. Sibert, 2000.** *Data Fauna-Flora. Version 1.0.* Université Mons-Hainaut, 106 pp. 1CD-ROM
- Biliskin, M., A. Ruszkowski & A. Kosior, 1990a,** Bumblebees of Upper Silesia and Opole. *Pszczelnicze Zeszyty Naukowe*, 34:93-100.
- Biliskin, M., A. Ruszkowski & A. Kosior, 1990b,** Bumblebees of the Lubusz district. *Pszczelnicze Zeszyty Naukowe*, 34:57-62.
- Blondel, J., 1986.** *Biogéographie évolutive*. Collection d'écologie 20, Masson, Paris, 221pp.
- Blower, J.G., L.M. Cook & J.A. Bishop, 1981.** *Estimating the size of animal populations*. George Allen & Unwin Limited, London, 128pp.
- Bowers, M.A., 1985.** Bumble Bee colonization, extinction, and reproduction in subalpine meadows in northeastern Utah, *Ecology*, 66(3):914-917.
- Bowers, M.A., 1986a.** Resource availability and timing of reproduction in bumble bee colonies (Hymenoptera: Apidae). *Environmental Ecology*, 15(3):750-755.

- Bowers, M.A., 1986b.** Density dynamics of bumblebees in subalpine meadows: competition and resource limitation. *Holarctic Ecology*, 9:175-184.
- Bringer, B., 1973.** Territorial Flight of Bumble-bee Males in Coniferous Forest on the Northernmost Part of the island of Öland. *ZOON Suppl.*, 1:15-22.
- Coste, H., 1990.** *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*, Librairie scientifique et technique Albert Blanchard, tome I: 416pp, tome II: 627pp, tome III: 807pp.
- Delattre, E., 2003.** *Effectif et choix floraux de Bombus sylvarum (Hymenoptera, Apidae) à Eyne et à Llo (France, Pyrénées-Orientales)*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 46pp.
- Delmas, R., 1976.** Contribution à l'étude de la faune française des Bombidae (Hymenoptera, Apoidea, Bombidae). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 12: 247-290.
- Duhayon, G., 1992.** *Effectifs et densités des populations de grands Apoïdes (Hymenoptera, Apoidea: Bombus, Xylocopa, Habropoda) du sud de la France*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 121pp.
- Durieux, E.-A., 2000.** *Etude des choix floraux des bourdons (Hymenoptera, Apidae) de la vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales)*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 101 pp.
- Garofalo, C.A., 1978.** Bionomics of *Bombus (Fervidobombus) morio* 2. Body size and length of life of workers. *Journal of Apicultural Research*, 17(3):130-136.
- Goldblatt, J. W. & R. D. Fell, 1986.** Adult longevity of workers of the bumble bees *Bombus fervidus* (F.) and *B. pennsylvanicus* (De Geer) (Hymenoptera: Apidae). *Can. J. Zool.*, 65:2349-2353.
- Gosselin, M., 2003.** *Ecologie des bourdons (Hymenoptera, Apidae) de la vallée de Nohèdes (France, Pyrénées-Orientales)*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 110pp.
- Goulson, D., 2003.** *Bumblebees: Their Behaviour and Ecology*. Oxford University press, Oxford, 246 pp.
- Grosjean, Ph., E. Lecoutre & L. Orriboni, 2004.** *Sciviews Insider version 0.3.3*, <http://www.sciviews.org>.
- Hellwig, K. W. & R. Frankl, 2000a.** Foraging Distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius* and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Insect Behaviour*, 13(2):239-246.
- Hellwig, K. W. & R. Frankl, 2000b.** Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in an agricultural landscape. *J. Appl. Ent.*, 124:299-306.
- Iserbyt, S., 2000.** *Ecologie des bourdons, (Hymenoptera, Apidae) de la commune d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales)*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 97pp.
- Iserbyt, S., P. Rasmont & M. Terzo, 2001.** *Faunistique et écologie des Hyménoptères Bombinae de la commune de Nohèdes et zones adjacentes*. Rapport annuel de recherche, Université de Mons-Hainaut, 21pp.
- Iserbyt, S., S. Viart, E. Delattre, O. Ponchau, P. Coppens, M. Terzo et P. Rasmont, 2002.** *Faunistique et écologie des Bombinae (Hymenoptera, Apoidea) de la vallée de Nohèdes et zones adjacentes*. Rapport annuel de recherche, Université de Mons-Hainaut, 19pp
- Jun Shao & Dongsheng Tu, 1995.** *The Jackknife and Bootstrap*, Springer-Verlag, New York, 516pp.

- Krebs, C. J., 1989.** *Ecological methodology*, Harper and Row, New York, 653pp.
- Kruseman, G., 1958.** Notes sur les bourdons pyrénéens du genre *Bombus* dans les collections néerlandaises. *Beaufortia*, 3(72):161-170, 1pl.
- Mangeot, A. & R. Letscher, 2000.** *Analyse écologique et ornithologique*. Documents d'objectifs pour le site de Madres-Coronat, Réserve naturelle de Nohèdes, 1:56pp.
- Ornosa Gallego, C., 1984.** *La subfamilia Bombinae (Hym., Apidae) de la fauna espanola*. Thèse, Universidad Complutense de Madrid, 333 pp.
- Osborne, J. L., I. H. Williams, N. L. Carreck, G. M. Poppy, J. R. Riley, A. D. Smith, D. R. Reynolds & A. S. Edwards, 1997.** Harmonic radar: a new technique for investigating bumblebee and honey bee foraging flight. Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination, Lethbridge, Alberta, Canada, 23-28 June 1996 [edited by Richards, K. W.]. *Leiden, Netherlands, International Society for Horticultural Science*, 159-163.
- Pennington, M., 1983.** Efficient estimations of abundance for fish and plankton surveys. *Biometrics*, 39:281-286.
- Pittioni, B. & R. Schmidt, 1942.** Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. I: Apidae, Podaliriidae, Xylocopidae und Ceratinidae. *Niederdonau, Natur und Kultur*, 19:1-69.
- Ponchau, O., 2002.** *Structure de la population de Bombus gerstaeckeri Morawitz (Hymenoptera, Apidae) de la vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales)*. Mémoire de licence, Université de Mons-Hainaut, 57pp.
- Prys-Jones, O. E. & S. A. Corbet, 1987.** *Bumblebees*, Cambridge University Press, Cambridge
- Ramade, F., 1991.** *Eléments d'écologie, écologie fondamentale*. Mac Graw Hill, 403 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, 309 + LXII pp.
- Rasmont, P., 1998.** *Rapport préliminaire sur la faune des bourdons (Hymenoptera, Bombinae) des Pyrénées-Orientales; réserves de la Massane et du Vallon d'Eyne*. Université de Mons-Hainaut, Mons, 18 pp.
- Rasmont, P. & M. Terzo, 1996.** Apoidea of France (Hymenoptera). Inventaire et cartographie des invertébrés comme contribution à la gestion des milieux naturels français. *Paris, France, Museum National d'Histoire Naturelle*, 219-222.
- Rasmont, P., E.-A. Durieux, S. Iserbijt & M. Baracetti, 2000.** Why are there so many bumblebees species in Eyne (France, Pyrénées-Orientales, Cerdagne) ? p. 83-92 in Sommeijer M.J. & de Ruijter A. (ed.). *Insect pollination in greenhouses: proceedings of the specialists' meeting held in Soesterberg, The Netherlands, 30 September to 2 October 1999*. Utrecht, Universiteit Utrecht, 220 pp.
- Rasmont, P., J.-C. Verhaeghe, R. Rasmont & M. Terzo, en préparation.** *West-Palaearctic Bumblebees*. Apollo, Stenstrup, 400 + 40 pp.

- Reinig, W. F., 1965.** Die Verbreitungsgeschichte zweier für die Apenninen neuer boreoalpiner Hummelarten mit einem Versuch der Gliederung boreoalpiner Verbreitungsformen. *Jahrbücher, Abteilung für Systematik*, 92:103-142.
- Reinig, W. F., 1966.** *Bombus lapponicus* (Fabricius 1793) ein für den Olymp neues Eiszeitrelikt (Hym. Apidae). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*, 16(9/10/):81-85.
- Rodd, F. H., R. C. Plowright & R. E. Owen, 1980.** Mortality rates of adult bumble bee workers (Hymenoptera: Apidae). *1980 National Research Council of Canada*, 1718-1721.
- Silva-Matos, E. V. & C. A. Garofalo, 2000.** Worker life tables, survivorship, and longevity in colonies of *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Tropical Biology*, 48(2/3), 7pp.
- Sladen, F. W. L., 1912.** *The Humble Bee, its life-history and how to domestigate it, with description of all the british species of Bombus and Psithyrus*. MacMillian, London, XIII + 283pp., 6pls.
- Sowig, P., 1989.** Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia*, 78:550-558.
- Svensson, B. G., 1979a.** Patrolling behaviour of bumble bee males in a subalpine / alpine area, Swedish Lapland. *Zoon*, 7:67-94.
- Svensson, B. G., 1979b.** *Pyrobombus lapponicus* auct., in Europe recognized as two species: *P. lapponicus* (Fabricius, 1793) and *P. monticola* (Smith, 1849) (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae). *Entomologia Scandinavica*, 10:275-296.
- Teräs, I., 1983.** Estimation of bumblebee densities (Bombus: Hymenoptera, Apidae). *Acta Entomologica Fennica*, 42:103-113.
- Walters, B. B. & E. W. Stiles, 1996.** Effect of canopy gaps and dflower patch size on pollinator visitation of *Impatiens capensis*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 123(3):184-188.
- Yumoto, T., 1986.** The ecological pollination syndromes of insect-pollinated plants in a alpine meadow. *Ecological Research*, 1:83-95.

Annexe I. Estimations des effectifs instantanés

Estimation des effectifs instantanés par les indices de Petersen & Lincoln, de Petersen & Lincoln corrigé par Seber et la méthode généralisée de Jolly-Seber.

Site	Sexe	Jour d'étude	Petersen & Lincoln	Petersen & Lincoln corr. Seber	Jolly-Seber généralisé
1	M	08/07/2003	-	11	-
		09/07/2003	18	13	6
		10/07/2003	11	10	7
		11/07/2003	14	11	-
		12/07/2003	-	8	-
		16/07/2003	-	27	-
		17/07/2003	-	7	-
		18/07/2003	-	11	30
		19/07/2003	-	11	-
		20/07/2003	-	11	-
		F	08/07/2003	-	0
	09/07/2003		-	0	-
	10/07/2003		-	0	-
	11/07/2003		-	0	-
	12/07/2003		-	0	-
	16/07/2003		3	3	-
	17/07/2003		-	3	-
	18/07/2003		-	1	-
	19/07/2003		1	1	1
	20/07/2003		1	1	-
	O		08/07/2003	95	92
		09/07/2003	92	90	43
		10/07/2003	75	73	44
		11/07/2003	50	49	22
		12/07/2003	28	27	-
		16/07/2003	-	11	-
		17/07/2003	-	5	-
		18/07/2003	-	5	-
		19/07/2003	-	9	-
		20/07/2003	4	4	-

2	M	08/07/2003	-	0	-
		09/07/2003	-	0	-
		10/07/2003	-	1	-
		11/07/2003	-	3	-
		12/07/2003	-	1	-
		16/07/2003	-	0	-
		17/07/2003	-	0	-
		18/07/2003	-	0	-
		19/07/2003	-	0	-
		20/07/2003	-	0	-
	F	08/07/2003	-	1	-
		09/07/2003	-	0	-
		10/07/2003	-	0	-
		11/07/2003	-	0	-
		12/07/2003	-	0	-
		16/07/2003	-	0	-
		17/07/2003	-	0	-
		18/07/2003	-	0	-
		19/07/2003	-	0	-
		20/07/2003	-	0	-
	O	08/07/2003	46	45	27
		09/07/2003	39	38	25
		10/07/2003	26	26	18
		11/07/2003	23	22	16
		12/07/2003	23	22	-
		16/07/2003	4	4	-
		17/07/2003	-	2	-
		18/07/2003	-	0	-
		19/07/2003	-	0	-
		20/07/2003	-	0	-
3	M	08/07/2003	-	0	-
		09/07/2003	-	0	-
		10/07/2003	-	0	-
		11/07/2003	-	0	-
		12/07/2003	-	0	-
	F	08/07/2003	2	2	2
		09/07/2003	-	2	-
		10/07/2003	-	2	2
		11/07/2003	-	2	-
		12/07/2003	-	1	-
	O	08/07/2003	68	66	39
		09/07/2003	65	63	47
		10/07/2003	49	48	37
		11/07/2003	39	38	17
		12/07/2003	19	18	-

4	M	09/07/2003	-	1	-	
		10/07/2003	-	2	-	
		11/07/2003	-	14	-	
		12/07/2003	-	9	-	
		16/07/2003	-	35	-	
		17/07/2003	33	23	11	
		18/07/2003	55	35	80	
		19/07/2003	40	26	8	
		20/07/2003	72	44	-	
	F	09/07/2003	-	0	-	
		10/07/2003	-	1	-	
		11/07/2003	-	1	-	
		12/07/2003	-	1	-	
		16/07/2003	-	7	-	
		17/07/2003	-	7	-	
		18/07/2003	-	15	-	
		19/07/2003	-	39	-	
		20/07/2003	4	4	-	
	O	09/07/2003	210	153	20	
		10/07/2003	40	38	26	
		11/07/2003	56	44	56	
		12/07/2003	52	41	-	
		16/07/2003	30	20	30	
		17/07/2003	30	20	15	
		18/07/2003	20	18	18	
		19/07/2003	25	21	5	
		20/07/2003	5	5	-	
	5	M	10/07/2003	-	1	-
			11/07/2003	-	2	-
12/07/2003			2	2	-	
17/07/2003			-	15	-	
18/07/2003			7	7	3	
19/07/2003			6	6	6	
20/07/2003			2	2	-	
F		10/07/2003	-	1	-	
		11/07/2003	-	1	-	
		12/07/2003	-	0	-	
		17/07/2003	2	2	2	
		18/07/2003	-	5	-	
		19/07/2003	-	3	-	
		20/07/2003	-	1	-	
O		10/07/2003	77	76	42	
		11/07/2003	105	101	51	
		12/07/2003	62	61	-	
		17/07/2003	24	23	17	
		18/07/2003	22	20	15	
		19/07/2003	18	15	10	
		20/07/2003	10	10	-	

- : une absence de données
M, F et O signifient respectivement mâles, reines et ouvrières.

Annexe II. Estimation des effectifs moyens

Estimation des effectifs moyens par les méthodes de Schnabel et de Schumacher-Eschmeyer.

		Période d'étude	Schnabel	Schumacher-Eschmeyer
Site 1	Mâles	du 07 au 12/07/2003	14	13
		du 15 au 20/07/2003	-	-
	Reines	du 07 au 12/07/2003	-	-
		du 15 au 20/07/2003	2	2
	Ouvrières	du 07 au 12/07/2003	73	78
		du 15 au 20/07/2003	17	13
Site 2	Mâles	du 07 au 12/07/2003	-	-
		du 15 au 20/07/2003	-	-
	Reines	du 07 au 12/07/2003	-	-
		du 15 au 20/07/2003	-	-
	Ouvrières	du 07 au 12/07/2003	34	36
		du 15 au 20/07/2003	4	4
Site 3	Mâles	du 07 au 12/07/2003	-	-
	Reines	du 07 au 12/07/2003	2	2
	Ouvrières	du 07 au 12/07/2003	51	52
Site 4	Mâles	du 08 au 12/07/2003	-	-
		du 15 au 20/07/2003	56	62
	Reines	du 08 au 12/07/2003	-	-
		du 15 au 20/07/2003	45	58
	Ouvrières	du 08 au 12/07/2003	71	74
		du 15 au 20/07/2003	20	21
Site 5	Mâles	du 09 au 12/07/2003	2	2
		du 16 au 20/07/2003	6	6
	Reines	du 09 au 12/07/2003	-	-
		du 16 au 20/07/2003	5	7
	Ouvrières	du 09 au 12/07/2003	79	78
		du 16 au 20/07/2003	20	21

- : une absence de données.

Estimation des effectifs moyens par l'indice pour petites populations

	Période d'étude	Mâles	Reines	Ouvrières
Site 1	du 07 au 20/07/2003	22	1	47
	du 07 au 12/07/2003	14	-	70
	du 15 au 20/07/2003	-	2	23
Site 2	du 07 au 20/07/2003	-	-	18
	du 07 au 12/07/2003	-	-	31
	du 15 au 20/07/2003	-	-	2
Site 3	du 07 au 12/07/2003	-	3	49
Site 4	du 08 au 20/07/2003	54	33	41
	du 08 au 12/07/2003	-	-	69
	du 15 au 20/07/2003	52	52	20
Site 5	du 09 au 20/07/2003	5	4	45
	du 09 au 12/07/2003	2	-	79
	du 16 au 20/07/2003	7	5	18

- : absence de données.

Annexe III. Intervalles de confiance à 95%

Limites supérieures et inférieures des intervalles de confiance à 95% calculés pour les estimations d'effectif par les indices de Petersen & Lincoln et de Petersen & Lincoln corr. Seber

	Jour d'étude	Mâles		Reines		Ouvrières	
		Lim+ IC 95%	Lim- IC 95%	Lim+ IC 95%	Lim- IC 95%	Lim+ IC 95%	Lim- IC 95%
Site 1	08/07/2003	60000,00	1,83	-	-	180,00	58,70
	09/07/2003	300,00	4,69	-	-	150,00	65,63
	10/07/2003	33,33	6,59	-	-	125,00	52,24
	11/07/2003	350,00	8,14	-	-	93,75	35,71
	12/07/2003	40000,00	1,22	-	-	78,95	20,27
	16/07/2003	180000,00	5,48	50,00	1,22	50000,00	1,52
	17/07/2003	30000,00	0,91	-	-	20000,00	0,61
	18/07/2003	50000,00	1,52	-	-	20000,00	0,61
	19/07/2003	50000,00	1,52	100,00	0,99	40000,00	1,22
	20/07/2003	50000,00	1,52	100,00	0,99	400,00	3,96
Site 2	08/07/2003	-	-	-	-	80,00	32,43
	09/07/2003	-	-	-	-	69,70	28,05
	10/07/2003	-	-	-	-	48,57	19,54
	11/07/2003	10000,00	0,30	-	-	43,75	15,91
	12/07/2003	-	-	-	-	46,43	14,94
	16/07/2003	-	-	-	-	66,67	2,22
	17/07/2003	-	-	-	-	-	-
	18/07/2003	-	-	-	-	-	-
	19/07/2003	-	-	-	-	-	-
	20/07/2003	-	-	-	-	-	-
Site 3	08/07/2003	-	-	100,00	1,96	125,00	43,10
	09/07/2003	-	-	-	-	120,00	43,48
	10/07/2003	-	-	-	-	73,68	36,84
	11/07/2003	-	-	-	-	57,89	33,33
	12/07/2003	-	-	-	-	41,18	14,43
Site 4	09/07/2003	-	-	-	-	1400,00	65,63
	10/07/2003	-	-	-	-	86,96	26,32
	11/07/2003	80000,00	2,44	-	-	466,67	21,21
	12/07/2003	40000,00	1,22	-	-	800,00	17,39
	16/07/2003	240000,00	7,31	30000,00	0,91	600,00	8,57
	17/07/2003	647,06	6,20	30000,00	0,91	1000,00	7,69
	18/07/2003	1100,00	15,71	70000,00	2,13	100,00	9,09
	19/07/2003	500,00	9,62	280000,00	8,52	166,67	11,90
	20/07/2003	800,00	15,38	400,00	3,96	250,00	4,90

Site 5	10/07/2003	-	-	-	-	120,00	56,76
	11/07/2003	-	-	-	-	206,25	64,71
	12/07/2003	100,00	1,96	-	-	46,91	95,00
	17/07/2003	70000,00	2,13	50,00	1,04	68,75	14,29
	18/07/2003	233,33	6,80	20000,00	0,61	100,00	12,50
	19/07/2003	54,55	3,37	10000,00	0,30	150,00	7,69
	20/07/2003	100,00	1,96	-	-	100,00	7,14

- : absence de données

Limites supérieures et inférieures des intervalles de confiance à 95% calculés pour les estimations d'effectif par la méthode de Schnabel

	Période d'étude	Mâles		Reines		Ouvrières	
		lim- IC 95%	lim+ IC 95%	lim- IC 95%	lim+ IC 95%	lim- IC 95%	lim+ IC 95%
Site 1	du 07 au 12/07/2003	6,55	32,15	-	-	54,97	110,28
	du 15 au 20/07/2003	-	-	0,62	6,11	3,19	333,33
Site 2	du 07 au 12/07/2003	-	-	-	-	25,20	46,73
	du 15 au 20/07/2003	-	-	-	-	0,75	78,43
Site 3	du 07 au 12/07/2003	-	-	0,60	11,27	38,09	75,46
Site 4	du 08 au 12/07/2003	-	-	-	-	42,88	137,00
	du 15 au 20/07/2003	23,34	163,98	8,45	882,35	10,74	40,36
Site 5	du 09 au 12/07/2003	0,60	11,27	-	-	60,23	106,55
	du 16 au 20/07/2003	3,35	15,22	0,94	98,04	11,84	37,84

- : absence de données

Limites supérieures et inférieures des intervalles de confiance à 95% calculés pour les estimations d'effectif par la méthode de Schnabel

	Période d'étude	Mâles		Reines		Ouvrières	
		lim- IC 95%	lim+ IC 95%	lim- IC 95%	lim+ IC 95%	lim- IC 95%	lim+ IC 95%
Site 1	du 07 au 12/07/2003	9,02	17,85	-	-	52,72	148,49
	du 15 au 20/07/2003	-	-	0,62	3,67	5,31	37,34
Site 2	du 07 au 12/07/2003	-	-	-	-	25,62	59,39
	du 15 au 20/07/2003	-	-	-	-	1,20	22,53
Site 3	du 07 au 12/07/2003	-	-	0,83	5,86	35,76	93,04
Site 4	du 08 au 12/07/2003	-	-	-	-	35,18	267,07
	du 15 au 20/07/2003	43,82	94,84	24,07	169,11	10,89	298,86
Site 5	du 09 au 12/07/2003	0,83	5,86	-	-	48,82	192,82
	du 16 au 20/07/2003	4,59	9,09	1,32	137,26	13,17	49,33

- : absence de données

Limites supérieures et inférieures des intervalles de confiance à 95% calculés pour les estimations d'effectif par l'indice pour petites populations

	Période d'étude	Mâles		Reines		Ouvrières	
		lim- IC 95%	lim+ IC 95%	lim- IC 95%	lim+ IC 95%	lim- IC 95%	lim+ IC 95%
Site 1	du 07 au 20/07/2003	0	58,75	-	-	0	90,38
	du 07 au 12/07/2003	0	23,45	-	-	46,70	94,51
	du 15 au 20/07/2003	-	-	0	4,562	14,42	42,50
Site 2	du 07 au 20/07/2003	-	-	-	-	6,77	29,87
	du 07 au 12/07/2003	-	-	-	-	23,20	39,75
	du 15 au 20/07/2003	-	-	-	-	-	-
Site 3	du 07 au 12/07/2003	-	-	-	-	33,81	65,32
Site 4	du 08 au 20/07/2003	27,17	78,07	0	76,77	10,55	68,02
	du 08 au 12/07/2003	-	-	-	-	2,32	123,81
	du 15 au 20/07/2003	39,55	88,86	20,40	110,85	11,02	28,86
Site 5	du 09 au 20/07/2003	0,701	8,566	-	-	19,05	71,27
	du 09 au 12/07/2003	-	-	-	-	58,76	98,01
	du 16 au 20/07/2003	1,289	12,757	-	-	12,49	23,94

- : absence de données

Annexe IV. Distributions suivies par les effectifs estimés par l'indice pour petites populations et par un indice similaire utilisant des moyennes arithmétiques

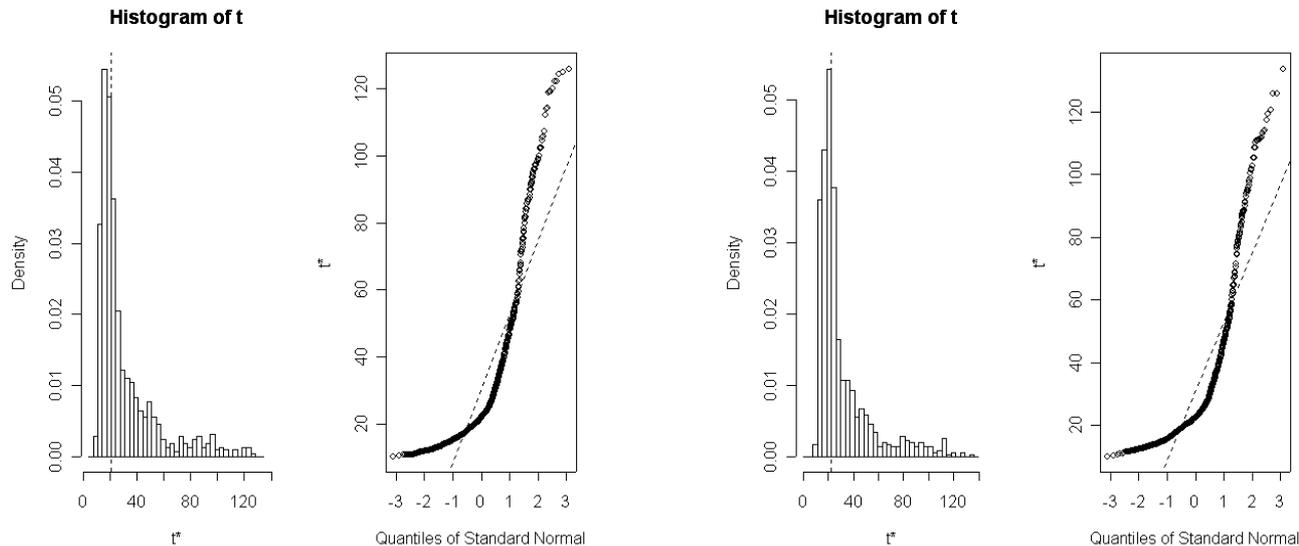
Pour chaque effectif estimé par l'indice pour petites populations (Penmean), un histogramme représente la distribution suivie par cette variable et un graphique de type qq plot permet de juger de la normalité de cette variable. Ces graphiques sont mis en parallèles avec les mêmes graphiques calculés sur base d'un indice similaire à l'indice pour petites populations mais utilisant des moyennes arithmétiques (Mean). Les effectifs estimés par ces 2 techniques sont représentés par des pointillés sur les histogrammes.

Site 1

Mâles

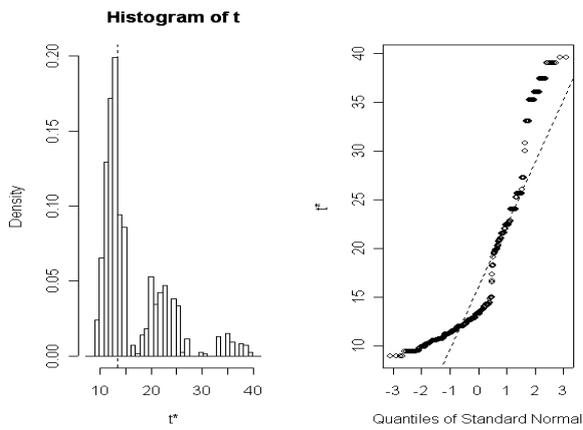
Mean

Penmean

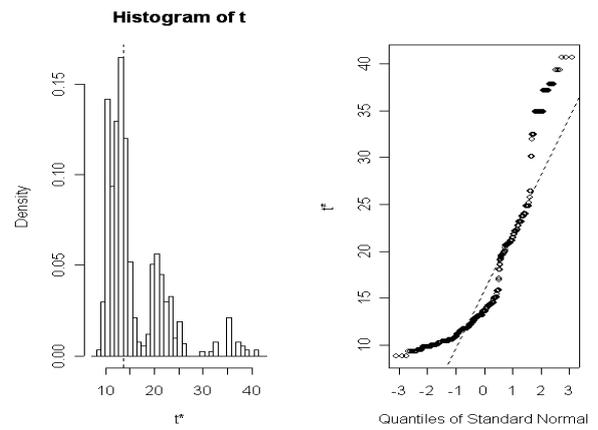


Mâles 1

Mean

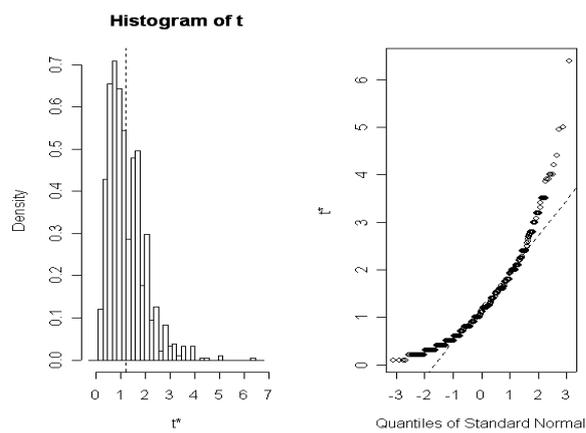


Penmean

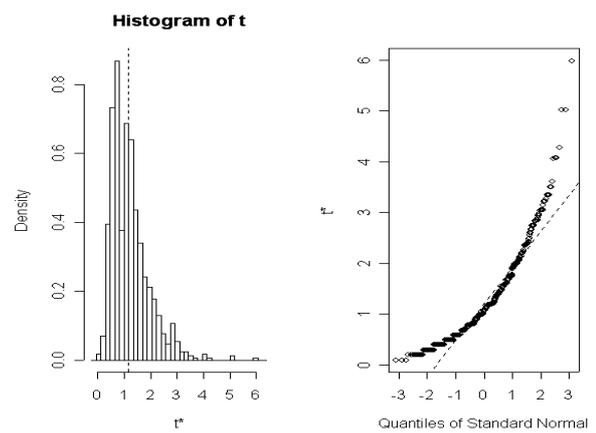


Reines

Mean

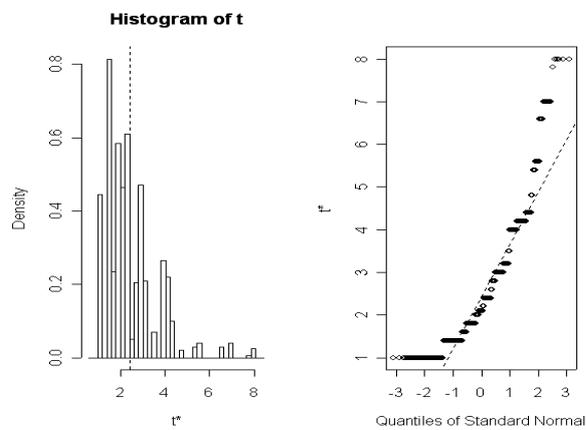


Penmean

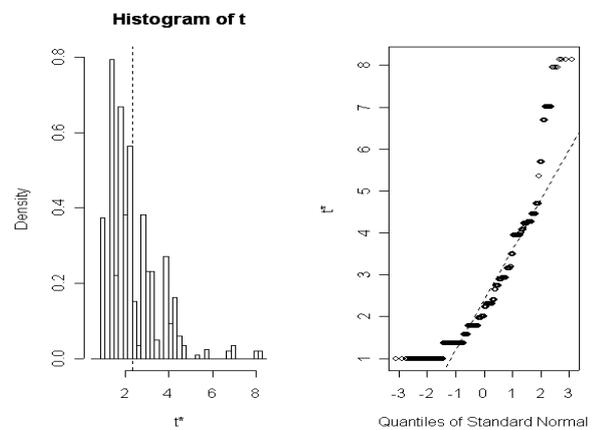


Reines2

Mean

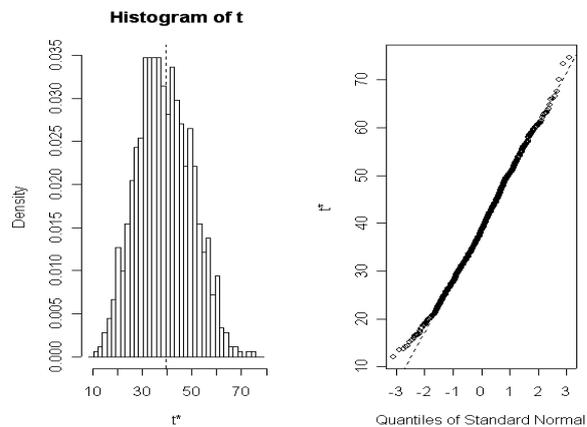


Penmean

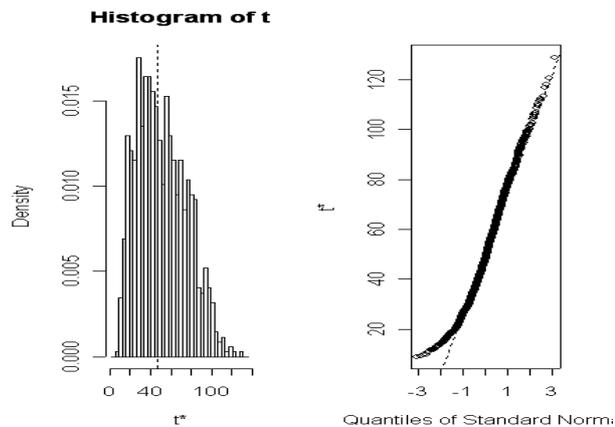


Ouvrières

Mean

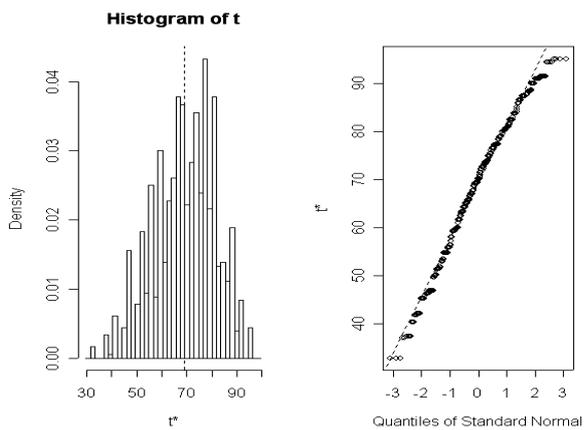


Penmean

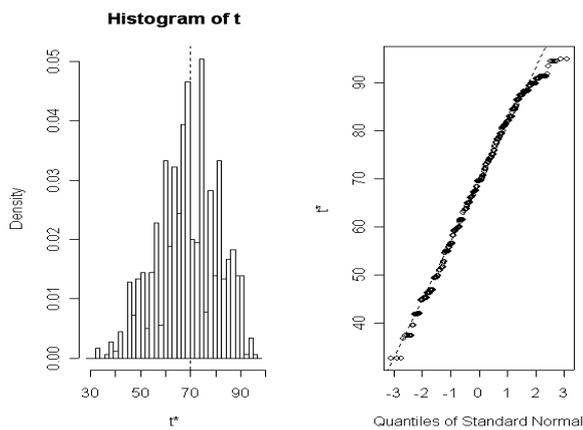


Ouvrières1

Mean

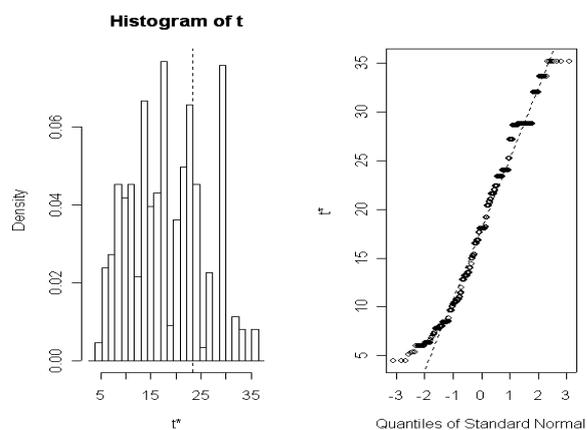


Penmean

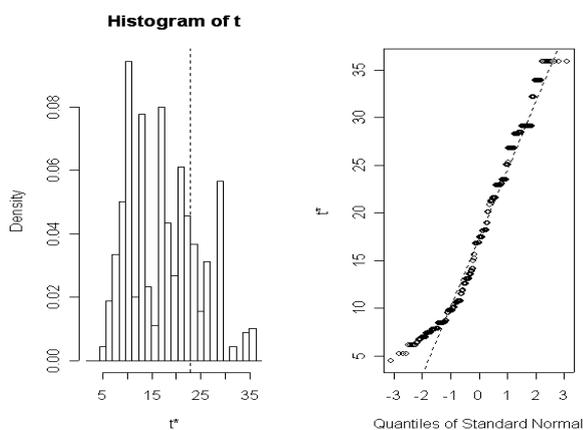


Ouvrières2

Mean



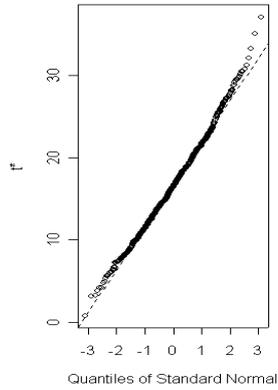
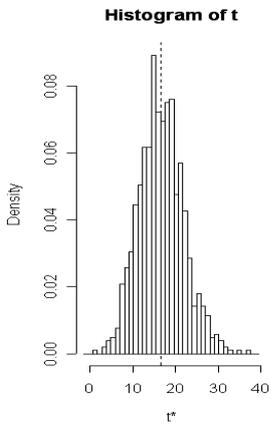
Penmean



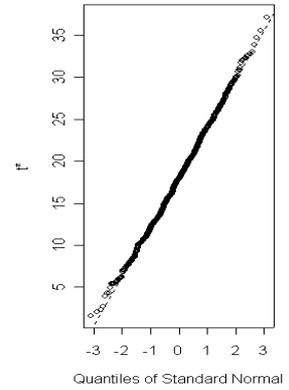
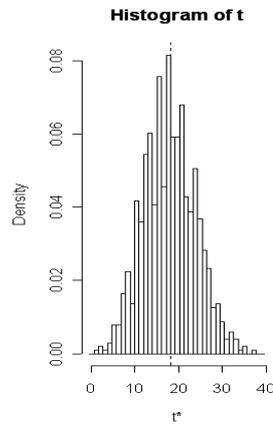
SITE 2

Ouvrières

Mean

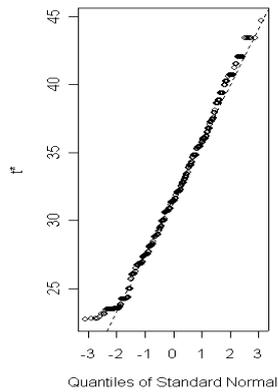
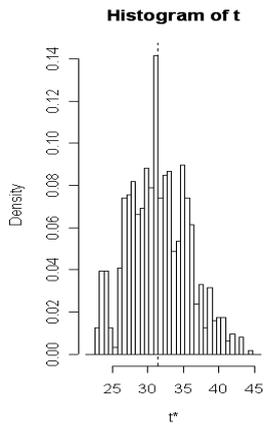


Penmean

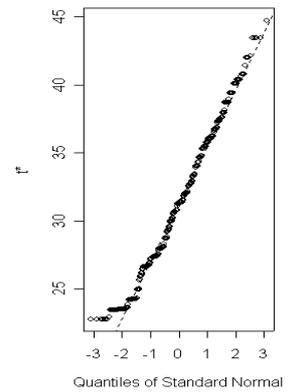
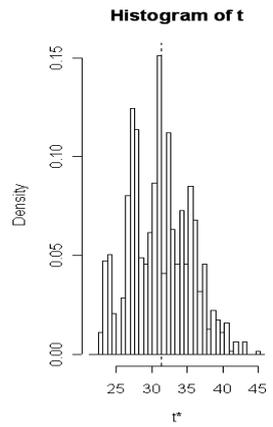


Ouvrières1

Mean

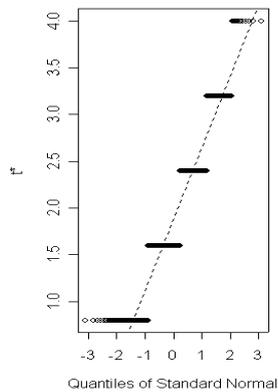
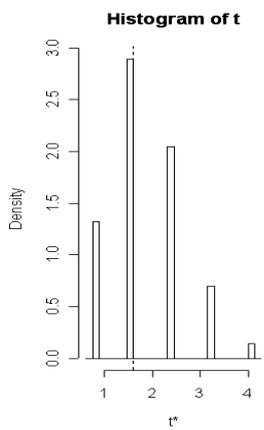


Penmean

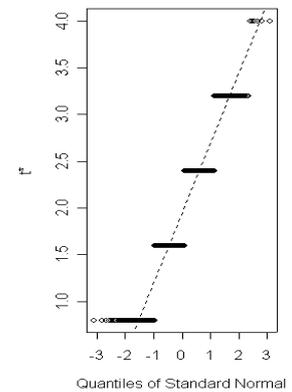
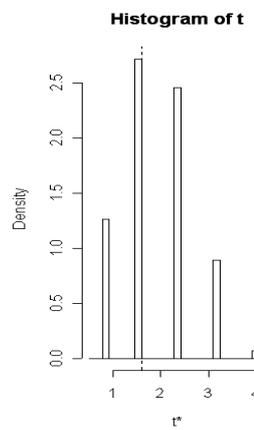


Ouvrières2

Mean



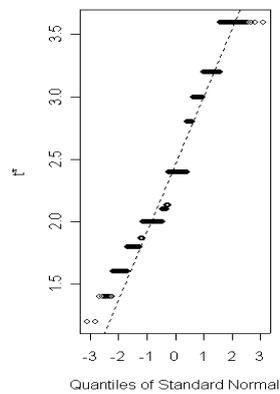
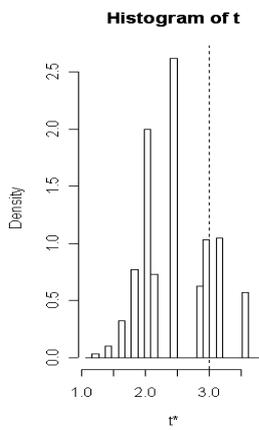
Penmean



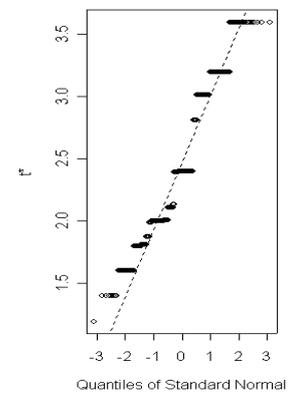
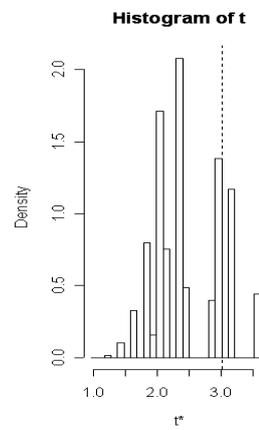
SITE 3

Reines

Mean

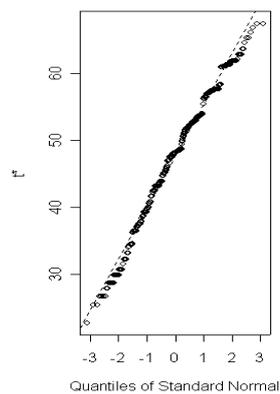
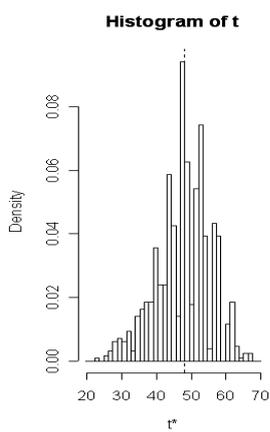


Penmean

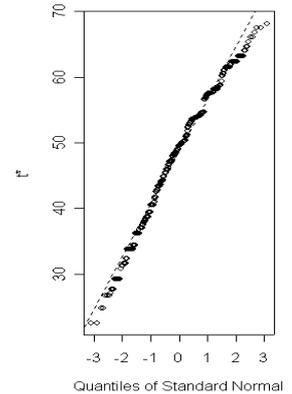
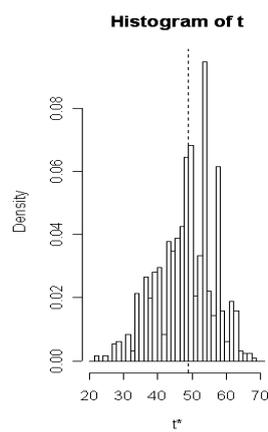


Ouvrières

Mean



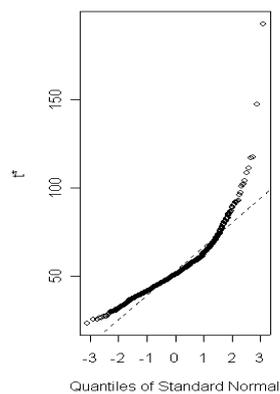
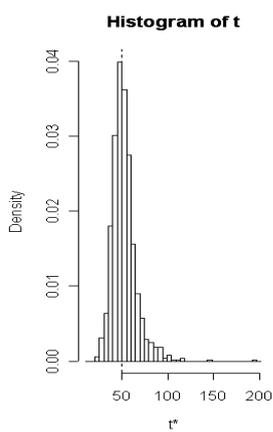
Penmean



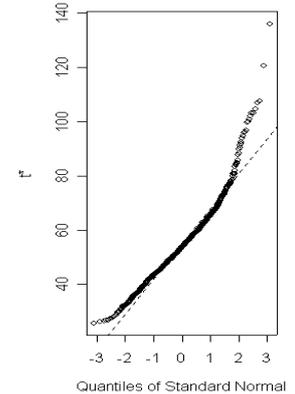
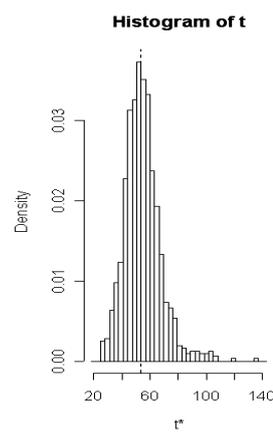
SITE 4

Mâles

Mean

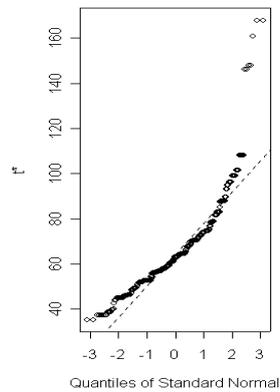
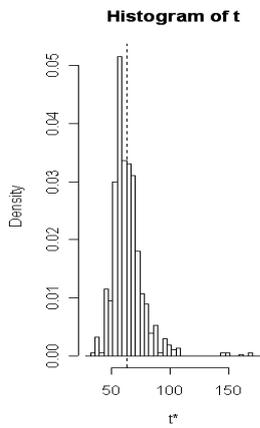


Penmean

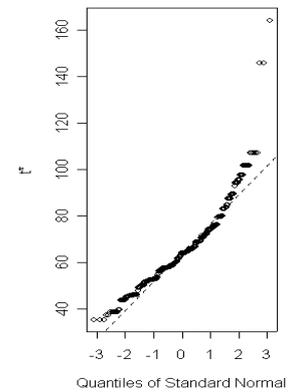
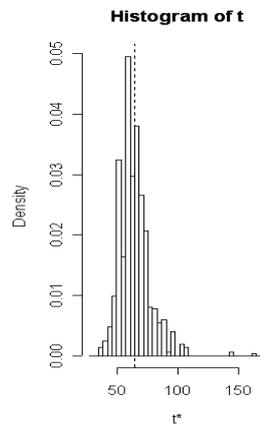


Mâles2

Mean

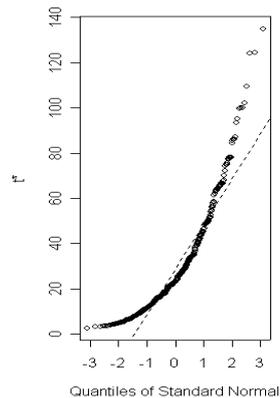
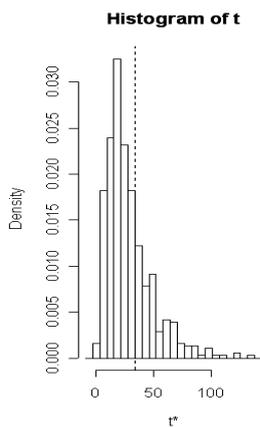


Penmean

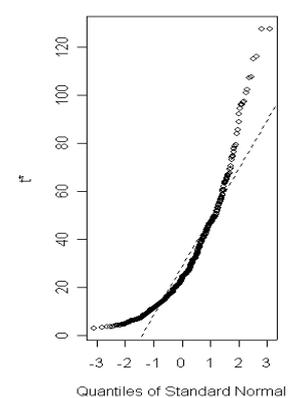
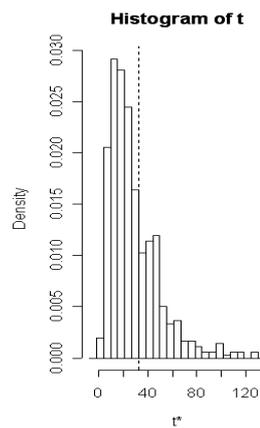


Reines

Mean

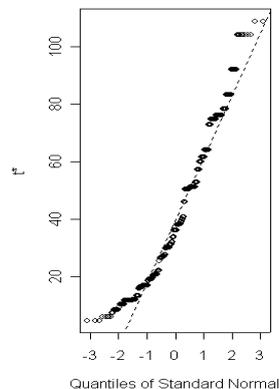
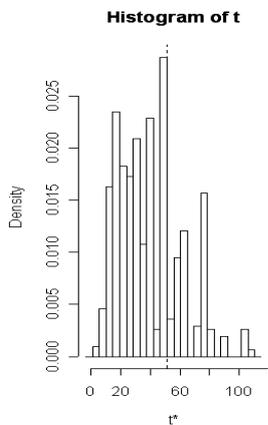


Penmean

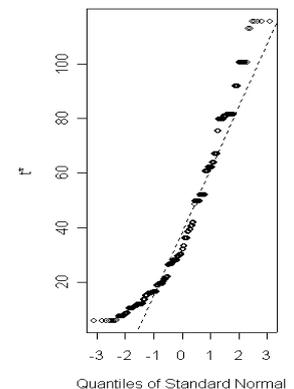
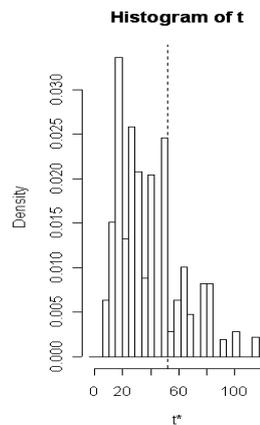


Reines2

Mean

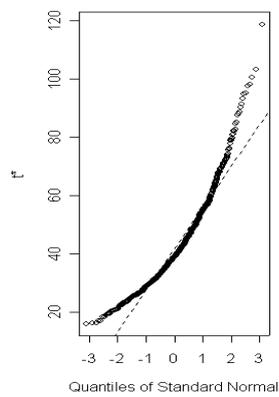
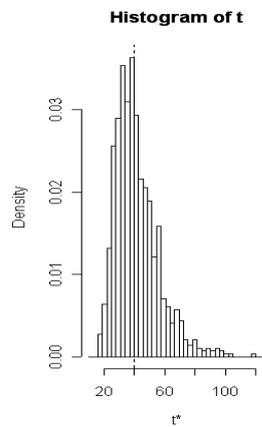


Penmean

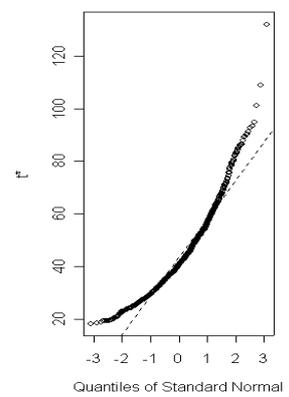
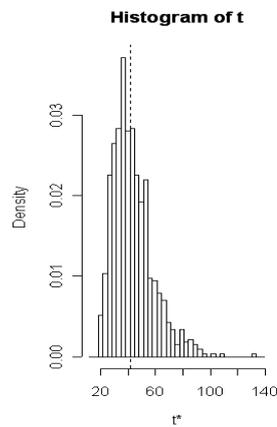


Ouvrières

Mean

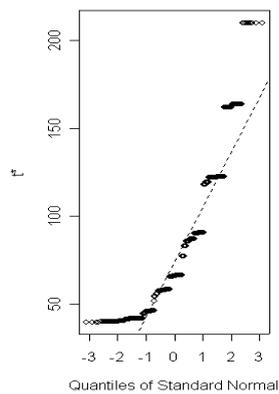
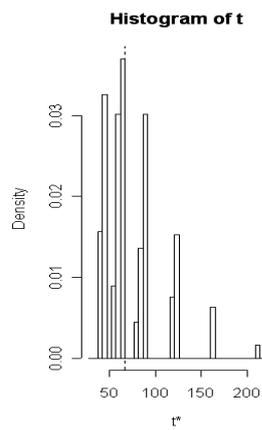


Penmean

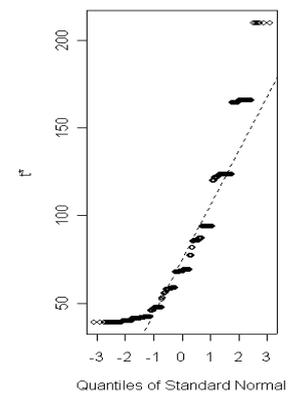
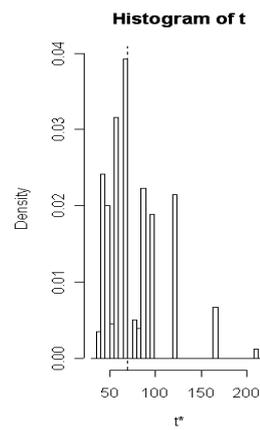


Ouvrières1

Mean

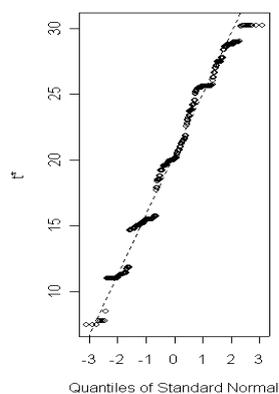
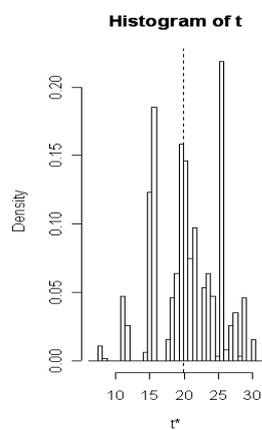


Penmean

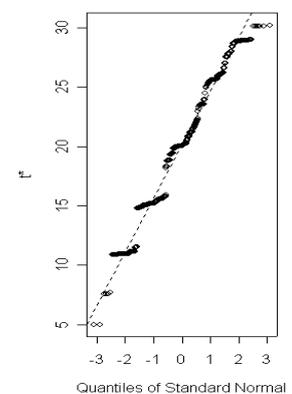
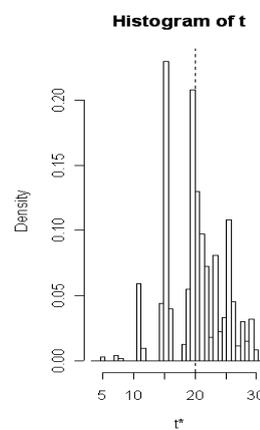


Ouvrières2

Mean



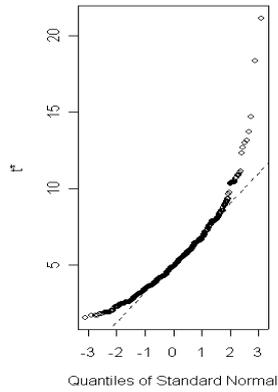
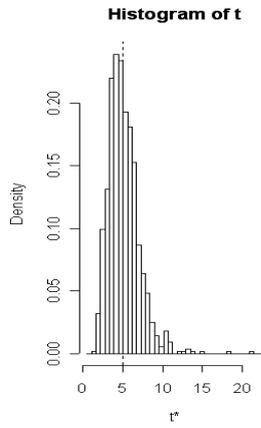
Penmean



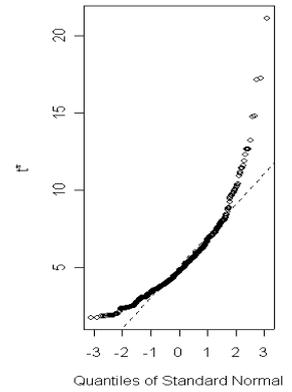
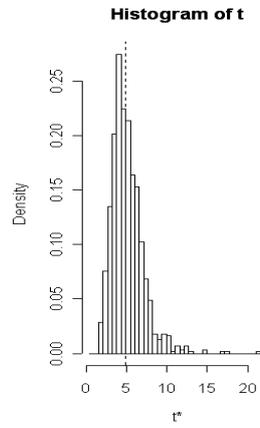
SITE 5

Mâles

Mean

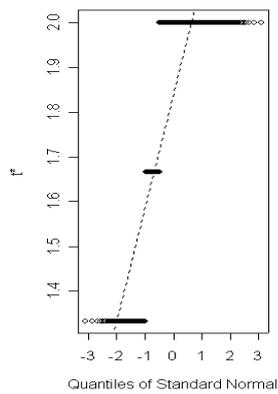
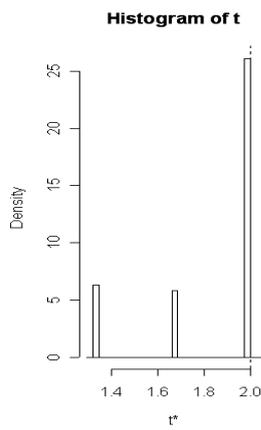


Penmean

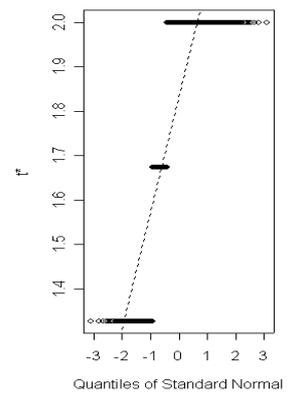
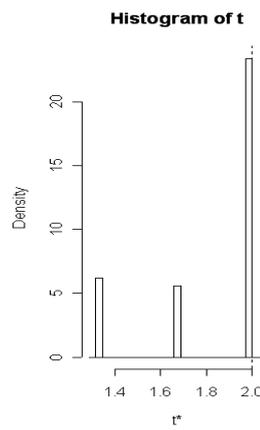


Mâles1

Mean

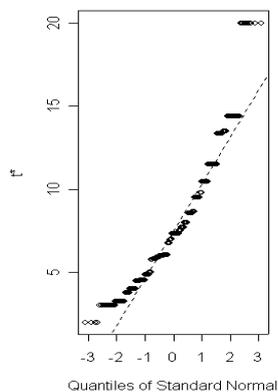
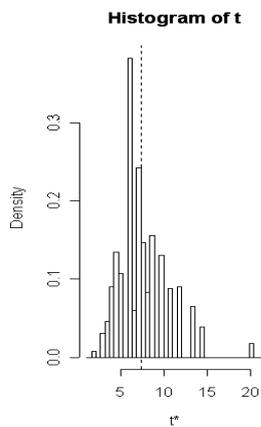


Penmean

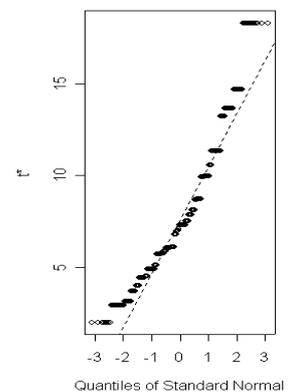
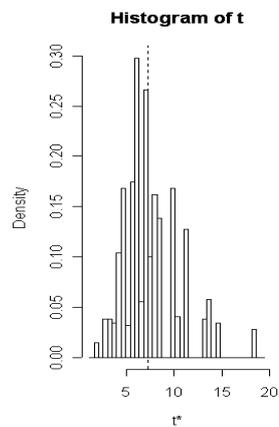


Mâles2

Mean

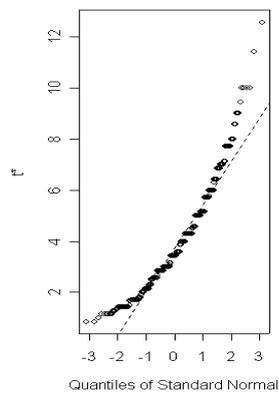
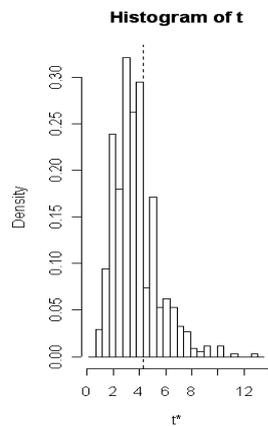


Penmean

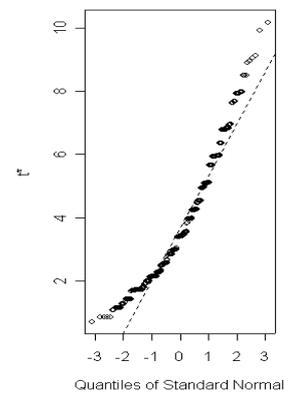
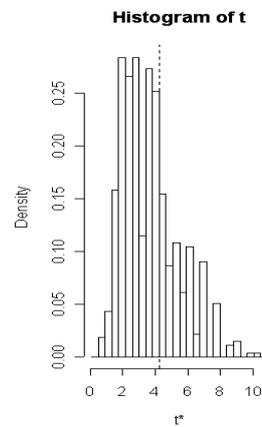


FeMâles

Mean

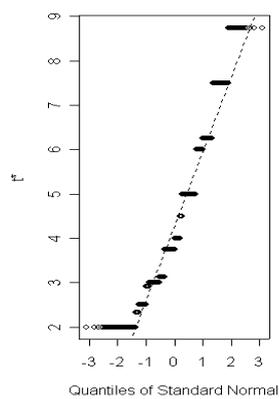
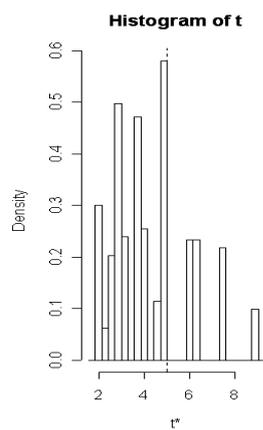


Penmean

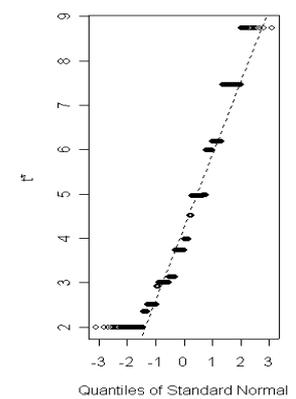
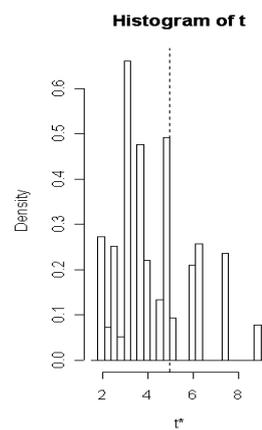


Reines2

Mean

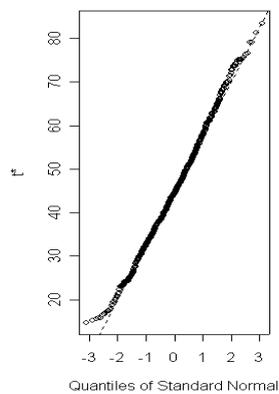
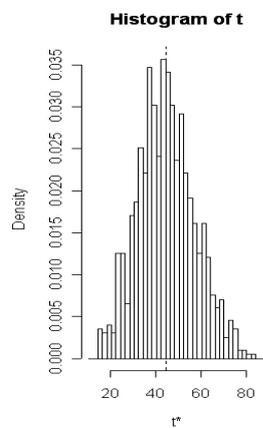


Penmean

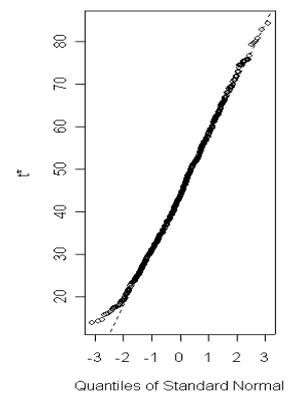
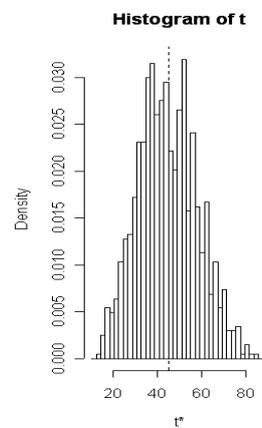


Ouvrières

Mean

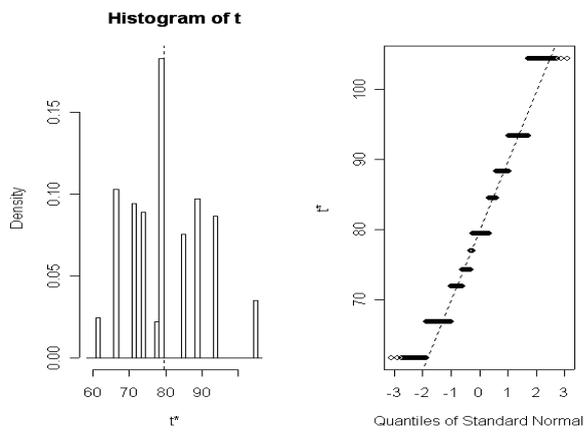


Penmean

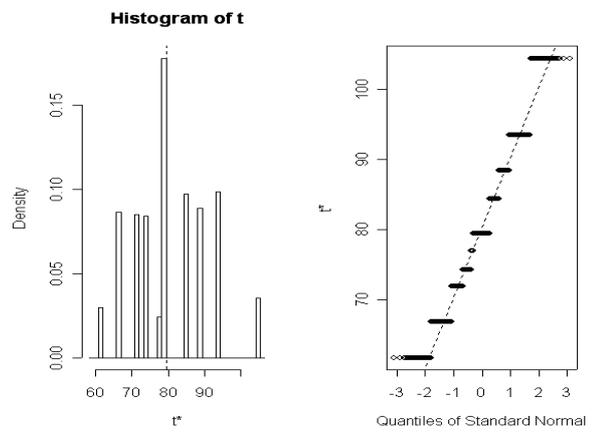


Ouvrières1

Mean

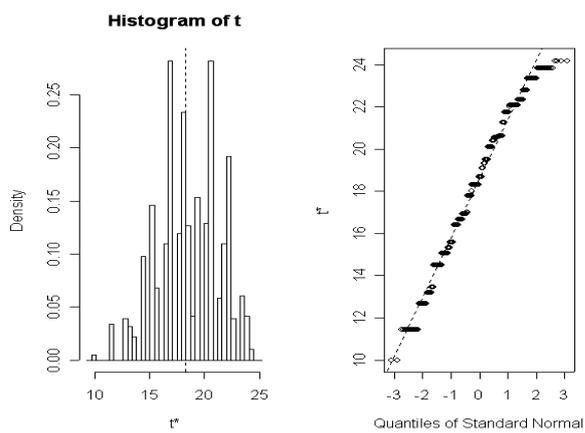


Penmean

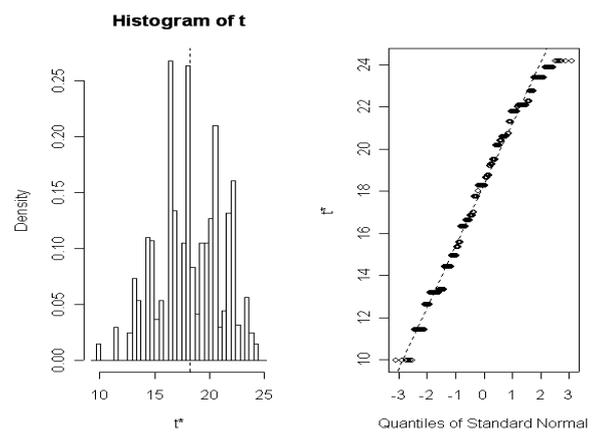


Ouvrières2

Mean



Penmean



Annexe V. Comparaison entre l'indice pour petites populations et un indice similaire utilisant des moyennes arithmétiques par le test de Wilcoxon

Wilcoxon Signed Ranks Test

Ranks

	N	Mean Rank	Sum of Ranks
mean - penmean Negative Ranks	14 ^a	16.93	237.00
Positive Ranks	11 ^b	8.00	88.00
Ties	2 ^c		
Total	27		

a. mean < penmean

b. mean > penmean

c. mean = penmean

Test Statistics^b

	mean - penmean
Z	-2.005 ^a
Asymp. Sig. (2-tailed)	.045

a. Based on positive ranks.

b. Wilcoxon Signed Ranks Test

Table des Matières

1. INTRODUCTION.....	1
1.1 GÉNÉRALITÉS.....	1
1.2. HISTOIRE NATURELLE DE <i>BOMBUS MONTICOLA</i> SMITH	3
1.2.1. <i>Distribution de Bombus monticola</i>	3
1.2.2. <i>Phénologie</i>	5
1.2.3. <i>Etagement altitudinal</i>	6
1.2.4. <i>Habitat</i>	6
1.2.5. <i>Espèces écologiquement similaires</i>	6
1.2.6. <i>Nidification</i>	7
1.2.7. <i>Choix floraux</i>	7
1.3. CHOIX DE L'ESPÈCE.....	7
2. CADRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ÉTUDE.....	8
2.1. SITUATION GÉNÉRALE.....	8
2.2. GÉOLOGIE	11
2.3. CLIMAT	12
2.4. FLORISTIQUE ET HABITATS.....	13
2.4.1. <i>Diversité floristique</i>	14
2.4.2. <i>Végétation</i>	15
3. OBJECTIFS	16
4. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	16
4.1. ORIGINE DES DONNÉES.....	16
4.2. SITES D'ÉTUDE	18
4.2.1. <i>Choix des sites d'étude</i>	18
4.2.2. <i>Localisation des sites d'étude</i>	18
4.2.3. <i>Descriptif des sites d'étude</i>	20
4.2.3.1. Site 1.....	20
4.2.3.2. Site 2.....	21
4.2.3.3. Site 3.....	22
4.2.3.4. Site 4.....	23
4.2.3.5. Site 5.....	24
4.3. TRAITEMENT DES DONNÉES.....	25
4.3.1. <i>Gestion des données</i>	25
4.3.2. <i>Analyse des données</i>	25
4.3.2.1. Méthodes d'estimation de l'effectif d'une population	26
4.3.2.1.1. Techniques d'estimation basées sur 2 jours d'étude	27
4.3.2.1.1.1. Indice de Petersen & Lincoln	27
4.3.2.1.1.2. Indice de Petersen & Lincoln corrigé par Seber.....	28
4.3.2.1.2. Techniques d'estimation généralisées	29
4.3.2.1.2.1. Méthode de Jolly-Seber généralisée	29
4.3.2.1.2.2. Méthode de Schnabel	30
4.3.2.1.2.3. Méthode de Schumacher-Eschmeyer	31
4.3.2.1.2.4. Indice pour petites populations.....	33
4.3.2.2. Estimation de la densité.....	35
4.3.2.3. Estimation de la biomasse sèche.....	35
4.3.2.4. Estimation de la mobilité et de la dispersion	36
5. RÉSULTATS.....	37
5.1. RÉSULTATS DU MARQUAGE.....	37
5.2. ESTIMATIONS DE L'EFFECTIF	38
5.2.1. <i>Variation du nombre d'observations au cours du temps</i>	38
5.2.2. <i>Comparaison des différentes méthodes d'estimation de l'effectif</i>	43

5.3. ESTIMATION DE LA DENSITÉ DE POPULATION	46
5.4. ESTIMATION DE LA BIOMASSE SÈCHE	47
5.5. QUANTIFICATION DE LA MOBILITÉ	48
5.6. CHOIX FLORAUX	48
6. DISCUSSION	50
6.1. VALIDITÉ ET PERTINENCE DES ESTIMATIONS D'EFFECTIFS	50
6.2. EFFECTIFS ESTIMÉS	53
6.3. DENSITÉS DE POPULATION	54
6.4. BIOMASSE	58
6.5. CHOIX FLORAUX	58
6.6. MOBILITÉ.....	62
6.7. PHÉNOLOGIE	64
7. CONCLUSION	65
8. BIBLIOGRAPHIE.....	66
ANNEXE I. ESTIMATIONS DES EFFECTIFS INSTANTANÉS	70
ANNEXE II. ESTIMATION DES EFFECTIFS MOYENS.....	73
ANNEXE III. INTERVALLES DE CONFIANCE À 95%	75
ANNEXE IV. DISTRIBUTIONS SUIVIES PAR LES EFFECTIFS ESTIMÉS PAR L'INDICE POUR PETITES POPULATIONS ET PAR UN INDICE SIMILAIRE UTILISANT DES MOYENNES ARITHMÉTIQUES.....	78
ANNEXE V. COMPARAISON ENTRE L'INDICE POUR PETITES POPULATIONS ET UN INDICE SIMILAIRE UTILISANT DES MOYENNES ARITHMÉTIQUES PAR LE TEST DE WILCOXON.....	88
TABLE DES MATIÈRES	89