

FACULTÉ DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE L'ÉTAT
GEMBLoux
(Belgique)

**Contribution à l'étude des bourdons
du genre *Bombus* Latreille, 1802
sensu stricto
(*Hymenoptera, Apidae, Bombinae*)**

Travail de fin d'études
présenté par

Pierre RASMONT

en vue de l'obtention du diplôme
d'Ingénieur agronome

Orientation : Défense des Végétaux

Année académique 1980-1981

This page left blank

TABLE DES MATIERES

<u>Avant-propos</u>	p.I
<u>Remerciements</u>	p.V
I. <u>Introduction</u>	p.1
II. <u>Systématique des bourdons du genre <i>Bombus</i> Latreille s.str. de Belgique</u>	p.5
II.1. Matériel et méthodes	p.7
II.1.1. Choix du matériel	p.7
II.1.2. La technique du microscope électronique à balayage	p.9
II.2. Les espèces du genre <i>Bombus</i> Latreille s.str.	p.16
II.2.1. Le genre <i>Bombus</i> s.str. dans le monde	p.16
II.2.2. Le genre <i>Bombus</i> s.str. dans la région ouest-paléarctique	p.16
II.2.3. Le genre <i>Bombus</i> s.str. en Belgique	p.19
II.3. La détermination des bourdons du genre <i>Bombus</i> Latreille s.str., de Belgique	p.19
II.3.1. Caractères morphologiques	p.20
II.3.2. Caractères de coloration du pelage	p.21
II.3.3. Remarques	p.21
III. <u>Ecologie et zoogéographie des bourdons du genre <i>Bombus</i> Latreille s.str. de Belgique</u>	p.24
III.1. Phénologie	p.24
III.1.1. Date d'hibernation des reines au printemps	p.24
III.1.2. Apparition des jeunes individus sexués en été	p.25
III.2. Zoogéographie	p.27
III.2.1. Distribution des <i>Bombus</i> s.str. de Belgique dans la région paléarctique	p.27
III.2.2. Répartition géographique des <i>Bombus</i> s.str. en Belgique	p.30
III.3. Ecologie des <i>Bombus</i> s.str. en Belgique	p.32
III.3.1. <i>B. terrestris</i> auct. et <i>B. lucorum</i> (L.), 1761	p.32

III.3.2. <i>B. magnus</i> Vogt, 1911 et <i>B. lucocryptarum</i> Ball, 1914	p.35
III.4. Discussion	p.37
III.4.1. Cas de <i>Bombus terrestris</i> auct.	p.37
III.4.2. Cas de <i>Bombus lucorum</i> (L.), 1761	p.39
III.4.3. Cas de <i>Bombus magnus</i> Vogt, 1911 et de <i>B. lucocryptarum</i> Ball, 1914	p.39
III.5. Perspectives	p.45
IV. <u>Relations morphométriques entre les espèces du genre <i>Bombus</i> Latreille s.str. en Belgique</u>	p.47
IV.1. Choix des individus étudiés, structure de l'échantillonnage	p.48
IV.2. Récolte des données	p.50
IV.2.1. Mesure des caractères du basitarsus et du nombre de microponctuations du champ ocellaire	p.50
IV.2.2. Mesure des caractères alaires à l'analyseur d'images	p.50
IV.2.3. La préparation des données préalablement à leur analyse	p.53
IV.3. Recherche d'un critère de taille par analyse factorielle	p.56
IV.3.1. Choix de la méthode d'analyse	p.56
IV.3.2. Réalisation de l'analyse factorielle	p.58
IV.3.3. Résultats	p.60
IV.3.4. Interprétation	p.60
IV.4. Recherche de caractères spécifiques	p.63
IV.4.1. Estimation des facteurs	p.63
IV.4.2. Etude de quelques variables particulières	p.66
IV.5. Bilan et conclusions de l'étude morphométrique des <i>Bombuss.str.</i> de Belgique	p.68
IV.5.1. Récolte des données	p.68
IV.5.2. Techniques d'analyses employées	p.69
IV.5.3. Recherche d'un critère de taille	p.70
IV.5.4. Recherche d'allométries	p.70

IV.5.5. Recherche de caractères spécifiques p.70

V. Résumé et conclusions p.72

VI. Bibliographie p.75

Cartes 1 à 4

Planches I à VI

Annexes 1 à 5 en dépôt à la bibliothèque du Service de Zoologie générale et Faunistique de la Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat à Gembloux.

This page left blank

AVANT - PROPOS

Qui ne connaît pas les bourdons, ces "grosses bêtes poilues et bruyantes" qui attirent souvent la sympathie du public ? Certains vont même jusqu'à oublier que les femelles peuvent piquer, comme d'ailleurs tous les hyménoptères aculéates.

De fait, les bourdons sont des insectes fort importants pour l'homme. Par leur activité pollinisatrice, ils constituent, avec l'abeille (*Apis mellifera* L.), un précieux allié de la production végétale.

Les problèmes de pollinisation sont cruciaux en agronomie et Borror & White (1970)*, par exemple, évaluent l'importance économique de la pollinisation entomophile aux Etats-Unis à 4,5 milliards de Dollars. Environ un tiers de la production végétale mondiale serait dépendante plus ou moins directement des insectes pollinisateurs. Or, dans nos pays de climat tempéré, les butineurs les plus assidus, et même les seuls par mauvais temps, sont les bourdons.

Parmi les nombreuses plantes dont la reproduction est liée fortement à l'activité de ces insectes, citons : la féverole et les fèves (*Vicia faba* L.), les trèfles (*Trifolium pratense* L., *T. incarnatum* L., *T. hybridum* L., etc...), le tournesol (*Helianthus annuus* L.) et en Belgique plus particulièrement les pruniers (*Prunus domestica* L.) ainsi que les autres arbres fruitiers lorsque le temps est mauvais au moment de la floraison (ce qui est fréquent).

* Borror D.J. & White R.E., 1970 -A field Guide to the insects of America North of Mexico - Houghton Mifflin, Boston, 404 pp., 16 pls.

C'est en raison de cette importance agronomique que je me suis intéressé à ces insectes et ce sont précisément ces problèmes de pollinisation que je m'étais tout d'abord décidé à étudier. Malheureusement, la détermination des bourdons pose de très gros problèmes qui mobilisent une part importante du temps dont bénéficie l'observateur. Ces problèmes sont encore aggravés par une littérature extrêmement abondante et disparate, où manquent les ouvrages synthétiques. Quant au genre *Bombus* Latreille s.str. étudié ici, sa systématique était peu satisfaisante et une grande partie du matériel belge restait indéterminable. Or, les bourdons de ce genre sont très abondants, constituant jusqu'à moitié des captures de *Bombinae*, il était donc indispensable de débrouiller leur systématique préalablement à l'étude de leur rôle pollinisateur. Cela est d'autant plus vrai que chaque espèce de ce genre a, nous le verrons plus loin, des exigences écologiques bien particulières.

Je me suis donc résolu à travailler dans deux directions l'une plutôt synthétique et l'autre plutôt analytique. D'une part, j'ai voulu faciliter le travail des scientifiques européens désirant étudier de groupe en publiant un "*Catalogue des Bombinae de la région ouest-paléarctique et leur codage dans le cadre de la Cartographie des Invertébrés Européens*" dans lequel toutes les espèces et sous-espèces européennes sont citées ainsi que leur répartition et les références de publications utiles à leur détermination ou pour connaître dans le détail leur distribution et leur synonymie. D'autre part, j'ai entamé, dans la mesure de mes possibilités, une révision du groupe de bourdons qui pose le plus de problèmes systématiques : le genre *Bombus* Latreille, 1802 sensu stricto. C'est cette dernière partie qui est présentée ici et j'espère que cette contribution intéressera le lecteur et éclairera, au moins partiellement les problèmes aigus de la systématique de ce groupe.

On peut regretter que ce travail n'aborde que très peu les problèmes de pollinisation, si importants en agronomie.

En fait, de très nombreuses observations ont été faites à l'occasion des diverses récoltes de bourdons en Belgique, en France et au Nord de l'Espagne. Ces observations sont malheureusement disparates du fait de leur hétérogénéité géographique et elles concernent des biotopes très différents tels que bords de route en Hesbaye, jardins urbains ou sub-urbains, forêts, prés fauchés de la zone montagnarde, alpages, garrigues et maquis méditerranéens, etc... e ce fait, l'interprétation et la synthèse de ces observations sont encore impossibles et la simple énumération des plantes butinées, bien qu'utile, n'aurait guère ajouté à ce qui est déjà connu et que l'on peut trouver dans la littérature. De plus, l'étude du comportement butineur des bourdons dans un endroit donné interdit le prélèvement de matériel à déterminer en raison des risques de biais que cela introduirait. Il faut donc pouvoir identifier les insectes *sur le vif* ce qui réclame une grande expérience à laquelle je n'aurais pas pu prétendre, les bourdons manifestant souvent un mimétisme poussé et très déconcertant. Ce n'est qu'à la fin de ces tous derniers mois que j'espère être arrivé à pouvoir faire de telles observations avec une fiabilité suffisante.

Chez les bourdons, animaux sociaux à thermorégulation très élaborée, il est très difficile de dégager des règles concernant le butinage. En effet, le comportement butineur des individus est non seulement dépendant des plantes disponibles et des paramètres climatiques qui restent observables, mais aussi de l'état des réserves et des besoins de la colonie ce qui est quasiment impossible à évaluer chez des populations sauvages. La très récente et très belle publication de Heinrich (1979) "Bumblebee economics" éclaire ce sujet d'un jour nouveau.

Des techniques d'élevages sûres et très élaborées ont été mises au point par le Dr. vét. De Jonghe. Celles-ci permettront à l'avenir de compléter utilement les observations

en autorisant un "suivi" bien meilleur des colonies. Elles permettront peut-être aussi d'envisager la domestication de certaines espèces pour des usages agronomiques tels que la pollinisation en serres (que les bourdons supportent beaucoup mieux que les abeilles), la multiplication de semences, l'amélioration de plantes allogames à pollinisation entomophile, etc... Les meilleurs candidats à une telle domestication sont les espèces des genres *Pyrobombus* Dalla Torre, 1880 et *Bombus* Latreille, 1802 s.str. Dans de telles perspectives, la présente contribution apparaît sous son angle agronomique car, nous le verrons plus loin, les différences de comportement social ou pollinisateur des espèces du genre *Bombus* s.str. ainsi que leurs tolérances climatiques ne sont pas du tout indifférentes à leur éventuelle domestication.

Ces dernières semaines, de nouvelles raisons d'approfondir l'étude de ces insectes me sont apparues. D'après une communication personnelle du Professeur R. Maréchal, les bourdons apparaissent comme le moyen le plus économique d'assurer la pollinisation du *Phaseolus coccineus* L. (Vanderborght, 1981)*. Enfin, lors d'un récent voyage dans les Alpes, sous la conduite du Dr. vét. De Jonghe, un exemplaire de bourdon (*Confusibombus confusus* Schenck, 1959) qui semblait résistant au *Dichlorvos* a été observé. On imagine l'intérêt agronomique d'une telle découverte.

L'étude fondamentale des bourdons semble donc maintenant arrivée à un stade où l'étude d'un grand nombre d'applications agronomiques devient possible et souhaitable. J'espère que ce travail de fin d'études y contribuera quelque peu.

* Vanderborght, T., 1981 - Seed increase methods of *Phaseolus coccineus* L. - CIAT- Gembloux Project, 44 pp.

R E M E R C I E M E N T S

Me voici enfin arrivé devant la tâche bien agréable de pouvoir remercier toutes les personnes qui ont collaboré à ce travail.

Ma gratitude va, tout d'abord, au regretté Dr.W.F. Reinig de Nürtingen-Hardt (Deutschland) et au Professeur J. Leclercq du Service de Zoologie générale et Faunistique de la Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat à Gembloux, Belgique (F.S.A.Gx) qui ont été tous deux les initiateurs de ce travail.

Je remercie de même Madame L. Reinig qui m'a si aimablement accueilli lors de mes visites à Hardt et m'a permis d'étudier la collection de feu son mari.

Le Dr.vét. R. De Jonghe de Westerlo (Belgique) a été un précieux (et enthousiaste) collaborateur grâce à sa très grande connaissance du mode de vie des bourdons et de leur élevage ; qu'il en soit remercié.

Monsieur l'Ir. A. Rassel et M. B. Taminiaux de la Station de Chimie et de Physique agricole, Centre de Recherches agronomiques de Gembloux ont collaboré activement à la réalisation des photographies au microscope électronique à balayage, qu'ils en soient aussi remerciés, de même que Mme le Dr. S. Gaspar et Mr. l'Ir. P. Hecq du Service de l'Analyseur d'Images (F.S.A.Gx) qui m'ont permis la récolte des données destinées à l'étude morphométrique ainsi que M. le Professeur P. Dagnelie et M. le Dr. C. Debouche du Centre de Calcul de la F.S.A.Gx qui ont collaboré à leur analyse.

Je me dois aussi de remercier Madame et le Professeur

R. Delmas de Montpellier (France) qui m'ont accueilli chez eux, le professeur m'ayant aimablement invité à consulter sa collection.

Je remercie messieurs le Dr. G. Demoulin, le Dr. P. Dessart, R. Delvigne et Degreeve du Service d'Entomologie de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique pour m'avoir permis l'accès aux collections de cet institution et pour m'avoir facilité mes nombreuses recherches bibliographiques.

Je remercie de même M.C. Wonville du Service de Zoologie générale et Faunistique de la F.S.A.Gx. qui a collaboré à la constitution des cartes géographiques ainsi que M.A. Pauly du même service, Mesdemoiselles C. et J. Panier, M.S. Wery et M.P. Lefébure pour leur collaboration à l'illustration de ce travail.

Messieurs les Professeurs C. Gaspar, R. Maréchal, (F.S.A.Gx.) et J.M. Pasteels (Université Libre de Bruxelles) m'ont donné de nombreux conseils très utiles et je les en remercie vivement.

Enfin , je dois remercier M. le Dr. A. Pouvreau de la Station de Recherche sur l'Abeille et sur les Insectes Sociaux de l'I.N.R.A. à Bures-S/Yvette (France), M.P. Ramlot, informaticien au Centre de Calcul de la F.S.A.Gx., M. l'Ir. C. Verstraeten, M.l'Ir. J.L. Marchal, Mlle C. Thirion et M. R. Depireux du Service de Zoologie générale et Faunistique (F.S.A.Gx.) ainsi que Messieurs A.Dryon, B.Gouin, P.Paulissen et A.Servais, étudiants à la F.S.A.Gx.

Durant toute la réalisation de ce travail, j'ai pu bénéficier du soutien moral de ma famille et de mes amis, ke ne saurais l'oublier et je les en remercie.

J'ose souhaiter que la qualité de ce travail est à la mesure de l'espérance qu'y ont mise tous ceux qui m'ont apporté leur aide et à qui, encore une fois, j'offre toute ma gratitude.

This page left blank

I. INTRODUCTION

Lorsqu'en 1978, je commençais l'étude des bourdons, le professeur Leclercq m'interpella un jour par ces mots : "Eh bien, monsieur Rasmont ! Arrivez-vous déjà à distinguer *Bombus terrestris* de *Bombus lucorum* ? Moi, j'ai longtemps essayé et je n'y suis jamais parvenu tout à fait !"

Ma fierté aiguillonnée par cette petite phrase, je me suis décidé à examiner les problèmes aigus posés par la systématique de ce groupe de bourdons. Problèmes d'ailleurs d'autant plus importants que les *Bombus* s.str. sont des insectes très abondants dans la plupart des biotopes, dans toute l'Europe.

L'étude des bourdons du genre *Bombus* s.str. est particulièrement difficile pour plusieurs raisons : d'une part, les espèces qui constituent ce genre ont toutes une morphologie et une coloration très semblables, même si leurs moeurs les séparent fortement ; d'autre part, peu d'auteurs se sont penchés sur l'étude de ce groupe malgré tout l'intérêt qu'il présente. Pour ces raisons, les caractères utilisés jusqu'ici pour leur détermination étaient assez vagues, mal définis et ne permettaient pas de déterminer la totalité du matériel. De plus, généralement basés sur d'infimes variations de la coloration du pelage, ces caractères n'autorisaient pas l'identification d'individus en mauvais état, mal préparés ou mal conservés et donc, la majorité du matériel récolté lors de piégeages ce qui complique encore les études

écologiques à leur sujet. Certains chercheurs en éthologie ou en physiologie ont même carrément négligé d'identifier leurs spécimens jusqu'à l'espèce lorsqu'il s'agissait de ce groupe de bourdons, rendant parfois caduque l'interprétation de leurs résultats. Le regretté Dr. W.F. Reinig, lui-même, avouait son impuissance à déterminer certains individus!

En fait, le premier auteur ayant tenté de clarifier la systématique de ce groupe est Krüger (1951, 1954, 1956, 1958). Malheureusement, si cet auteur a poussé l'analyse des variations de coloration d'ordre intra-spécifique jusqu'à la limite du possible, il semble avoir délibérément omis de préciser les différences interspécifiques. Sur ce dernier point, l'étude des 182 pages de son "*Phaenoanalytische Studien an einigen Arten des Untergattung Terrestribombus O. Vogt*" laisse le bombinologue sur sa faim.

Plus récemment, Løken (1973) en Scandinavie et Alford (1975) dans les Iles Britanniques ont étudié les caractéristiques des populations de leur pays et donné des critères permettant de déterminer avec plus ou moins de bonheur trois des quatre espèces présentes en Belgique : *Bombus terrestris* auct. nec L. , *Bombus lucorum* (L., 1761) et *Bombus magnus* Vogt, 1911. Ces auteurs n'ont donc pas remarqué l'existence du *Bombus lucocryptarum* Ball, 1914, espèce jusqu'ici méconnue que Ball considérait comme une simple variété de *terrestris*.

L'existence de cette quatrième espèce avait été pressentie par plusieurs auteurs, en particulier par Delmas (1976) qui, dans son excellente "*Contribution à l'étude de la faune française des Bombinae*" écrit : "*dans le haut Vivarais (Forêt de Mazan) on peut récolter des insectes ressemblant assez à magnus, mais de taille plutôt petite, paraissant plus ou moins intermédiaires.*" (entre *magnus* et *lucorum*) .

Le Dr. Reinig aussi, alors qu'il m'avait invité chez lui, m'avait montré une boîte contenant une soixantaine de "magnus" qu'il qualifiait de "particuliers" et qui pour lui, devaient appartenir à "une nouvelle sous-espèce". Par ailleurs, Haas (1966) relève un fait troublant : alors qu'on ne reconnaissait que deux espèces de *Bombus* s.str. en Bavière, il observe dans cette région trois types bien différents de parades nuptiales, laissant ainsi soupçonner l'existence d'une troisième espèce jusque là passée inaperçue.

L'existence de cette espèce supplémentaire m'apparut personnellement évidente à la faveur de l'évènement suivant :

Le Dr. Reinig m'avait confié une boîte d'une centaine de reines de "*Bombus lucorum*" d'Anatolie en me disant à peu près ceci : "*Puisque vous étudiez les Terrestribombus, essayez de déterminer ceux de cette boîte. Je suis persuadé qu'elle contient en fait deux bonnes espèces mais je ne puis les distinguer.*".

Pour cela je fis d'abord quelques mesures sur chaque spécimens et, surprise, la distribution de la *Longueur Radiale* ainsi obtenue (v. fig. et) était très nettement bimodale. Il y avait donc bien deux groupes d'individus et j'avais trouvé un critère morphométrique pour les séparer. De retour en Belgique, j'ai répété cette mesure sur des exemplaires que j'avais récoltés dans les Hautes-Fagnes et, là aussi, la distribution de la L.R. prenait un aspect bimodal quasi-semblable au précédent. Dans les Hautes-Fagnes toutefois cette différence statistique correspond à une différence de coloration : les individus à L.R. grandes sont en majorité clairs, ceux à L.R. petite sont en majorité sombres. Une recherche bibliographique suivie d'une étude des collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique permirent alors de m'assurer que ces "*B. lucorum*" sombres avaient déjà été décrits comme *B. terrestris* var. *lucocryptarum* Ball, 1914. Les individus clairs, eux, correspondant bien

au *B. lucorum* (L., 1761). Ces conclusions préliminaires sont exposées dans une publication récente (Rasmont, 1981).

Dès lors, mes recherches s'orientèrent dans les directions suivantes :

- Recherches de caractères morphologiques permettant une détermination sûre des quatre espèces de *Bombus* s.str. présentes en Belgique. Le microscope électronique à balayage m'a paru tout indiqué pour illustrer ces caractères, non pas en raison de ses grandes possibilités de grossissement, mais surtout parce que sa profondeur de champ très étendue permet de réaliser de très belles photographies d'une grande netteté. (Voir chapitre "Systématique des bourdons du genre *Bombus* Latreille s.str. en Belgique").

- Recherches sur l'écologie et sur la répartition géographique des *Bombus* s.str. en Europe et plus particulièrement en Belgique. (Voir chapitre "Écologie et zoogéographie des bourdons du genre Latreille s.str. de Belgique").

- Recherches de relations statistiques morphologiques entre les quatre espèces par l'utilisation de quelques techniques de *taxonomie numérique*. Pour ces dernières, le recours à l'informatique a été nécessaire. (Voir chapitre "Relations morphométriques entre les espèces du genre *Bombus* Latreille s.str. de Belgique").

II. SYSTEMATIQUE DES BOURDONS DU GENRE *BOMBUS* LATREILLE

S.STR. DE BELGIQUE

L'étude d'un groupe réclame toujours une étude systématique morphologique ou morphométrique, au moins à titre préliminaire. La classification ainsi obtenue sert de base pour de nouvelles études, qui peuvent la confirmer ou l'infirmier mais, elle a toujours le mérite de pouvoir être établie sans réclamer de puissante infrastructure. "*When, as a result of really thorough study, a classification based on a wide variety of characters is built up, then general with many morphological characters in common must be regarded as phylogenetically closely allied ; otherwise no subject of theoretical taxonomy is possible at all.*" (O.W. & M.J. Richards, 1951 in Leclercq, 1954).

Actuellement de nombreux auteurs étudient d'autres modes de classification chez les bourdons basés, par exemple, sur des caractères biochimiques (Structure des allo-enzymes : Pekkarinen, 1979 ; Pekkarinen et al., 1979. Structure des phéromones attractives des mâles : Bergström et al., 1968, Kullenberg et al., 1970, Bergström & Svensson, 1973, Svensson & Bergström, 1977, 1979), des caractères éthologiques (Haas, 1949, 1962, 1964, 1966a, 1966b ; Krüger, 1951b ; Bringer, 1973 ; Sakagami, 1976 ; Svensson, 1980 *in press.*) ou encore des caractères morphométriques (Plowright & Stephen, 1973 ; Løken, 1973 ; Svensson, 1973). Il est toutefois utile de préciser que les études éthologiques demandent souvent des observations étalées sur de longues années et que les études biochimiques nécessitent un matériel important, pas toujours disponible, et de nombreux travaux préliminaires.

L'unité fondamentale de la systématique étant l'espèce (du moins chez les êtres vivants à reproduction sexuée),

vivants à reproduction sexuée), la question de base que se pose régulièrement le systématicien est : " Les populations A et B sont-elles conspécifiques ?" qui pourrait aussi prendre la forme "Existe-t-il un courant génique entre les populations A et B ?". Pour que ce courant n'existe pas , sans entrer dans les détails microscopiques et biochimiques, il suffit qu'une seule réponse aux questions suivantes soit négative :

- Dans les conditions naturelles, A et B acceptent-ils de s'accoupler entre eux quel que soit le sens de cet accouplement (♀ A x ♂ B ou ♀ B x ♂ A) ?

- Si l'accouplement a lieu normalement, la fécondation a-t-elle lieu ?

- S'il y a fécondation, l'embryon se développe-t-il normalement ?

- Les hybrides F1 éventuellement obtenus sont-ils viables, fertiles et peuvent-ils s'accoupler entre eux ou en rétrocroisement dans des conditions naturelles ?

- Les hybrides F2 éventuellement obtenus sont-ils viables, fertiles et peuvent-ils s'accoupler entre eux ou en rétrocroisement dans des conditions naturelles ?

On conçoit qu'une étude permettant de répondre à ces questions soit longue et difficile. D'autant plus que les mécanismes d'isolement spécifique sont souvent délicats et que les conditions d'expérimentation suffisent dans de nombreux cas à les perturber fortement, ce qui peut fausser totalement les résultats.

Dans la famille des *Bombinae* , très peu d'auteurs ont travaillé dans cette direction (Svensson, 1979, 1980). Moi-même, je n'ai pu entamer une telle étude à l'occasion de ce présent travail, toutefois, un nouveau programme de recherches récemment débuté avec la précieuse collaboration du Dr. R. de Jonghe devrait permettre d'obtenir des réponses précises dans un proche avenir concernant les bourdons du genre *Bombus* s.str. de la Belgique (voir chapitre 5. *Perspectives*).

En lieu et place des véritables *preuves* de spéciation qu'auraient constitués les résultats de ces recherches, j'ai dû me contenter ici de réunir un faisceau suffisant de *présomptions* visant à reconnaître le statut spécifique des quatre espèces du genre *Bombus* s.str. présentes en Belgique (*B. terrestris*(L., 1758), *B. lucorum* (L., 1761), *B. magnus* Vogt, 1911 et *B. lucocryptarum* Ball, 1914). Parmi ces quatre espèces, j'ai approfondi plus particulièrement les cas de *B. magnus* et de *B. lucocryptarum* dont les statuts spécifiques sont encore quelque peu contestés à l'heure actuelle. Pour réunir ces présomptions, trois directions de recherches ont été suivies représentées par ce chapitre et les deux suivants (3. *Autoécologie et zoogéographie des bourdons du genre Bombus Latreille s.str. de Belgique* et 4. *Relations morphométriques entre les espèces du genre Bombus Latreille s.str. de Belgique*).

Dans ce chapitre , nous exposerons les résultats d'une étude minutieuse de la morphologie des quatre espèces qui a permis de trouver des caractères autorisant une détermination fiable dans la quasi-totalité des cas.

II. 1. Matériel et méthodes

II. 1.1. Choix du matériel

En dehors des caractères de coloration facilement

observables mais souvent très variables et peu discriminants, il a été nécessaire de rechercher et d'illustrer des caractères morphologiques de l'exosquelette chitineux.

La technique d'illustration qui m'a paru la plus appropriée pour figurer les reliefs délicats est la photographie. Malheureusement, à des grossissements de 50 à 100 fois, la très faible profondeur de champ des microscopes optiques rend très difficile la réalisation de bonnes images si le sujet est en relief. Ces photographies présentent alors le plus souvent un "flou artistique" bien gênant pour le travail scientifique et un contraste très élevé décourageant les meilleurs tireurs d'épreuves. Il est théoriquement possible d'augmenter la profondeur de champs en "diaphragmant" davantage à la prise de vue, hélas, à des diaphragmes d'un diamètre inférieur à $f : 32$ ou $f : 45$ (f = longueur focale de l'objectif), les phénomènes de diffraction deviennent très importants. On peut augmenter légèrement la qualité de l'image grâce à un usinage soigné du diaphragme mais l'amélioration est faible, l'importance du phénomène étant avant tout lié à la longueur d'onde de la lumière utilisée comme source d'éclairage. De plus, à des diaphragmes très étroits, seule une très faible plage du centre des lentilles sert à la transmission du faisceau lumineux. La présence sur cette plage de la moindre poussière, même microscopique, ou du moindre défaut de finition altèrent très fortement le pouvoir de définition du bloc optique. Pour toutes ces raisons, l'usage du *microscope électronique à balayage* (en abrégé, SEM de *Scanning Electronic Microscope*) m'a paru le plus approprié.

Depuis quelques temps, les entomologistes et autres scientifiques sont familiarisés avec les illustrations du SEM au relief accentué, donnant une saisissante impression de perspective. Comment ne pas être moi-même séduit par ces photos qui "crèvent" le papier ?

De plus, tous les problèmes exposés plus haut et qui sont le lot de la microscopie optique, tous ces problèmes disparaissent. La très faible longueur d'onde du faisceau d'électrons permet de diaphragmer beaucoup plus fortement sans risquer de diffraction et donc, d'obtenir une très grande profondeur de champ. La propreté et la finition des lentilles ne sont plus préoccupantes, celles du SEM étant magnétiques, elles sont parfaites à ces points de vue. Une visite au Laboratoire de Microscopie électronique de M. l'Ir. A. Rassel, Station de Chimie et Physique agricole du Centre de Recherches Agronomiques de Gembloux à Ernage, a suffi pour achever de me convaincre.

Après un court moment d'euphorie, il me fallut quelque peu déchanter, la microscopie électronique est une technique complexe et environ un mois d'écolage intensif me fut nécessaire pour apprendre à utiliser le SEM. Ecolage dont je n'ai pu bénéficier que grâce à la bonne volonté et à la patience de M. Rassel et grâce aussi à l'assistance technique de M. B. Taminiaux, photographe. Je les en remercie vivement ainsi que le Prof. J.M. Pasteels de l'Université libre de Bruxelles pour ses conseils relatifs à la prise de vue d'insectes.

II. 1.2. La technique du microscope électronique à balayage

a) La préparation des échantillons

La préparation des objets à photographier pose de nombreux problèmes qui n'étaient pas tous prévisibles mais qui sont tous fonction de propriétés fondamentales dont doit bénéficier l'échantillon :

- Pour faire des photos de détails de la cuticule, cette dernière doit être entièrement débarrassée de toute pilosité. En effet, sous le faisceau d'électrons, les poils apparaissent très lumineux,

la cuticule restant uniformément sombre et sans relief. C'est peut-être une manifestation de l'effet Corona (n'oublions pas que nous travaillons au SEM avec des différences de potentiel de 5000 à 30 000 V). Cet effet interdit les prises de vue de la surface d'un organe si celui-ci n'est pas soigneusement rasé.

- *L'échantillon doit être de petite taille et collé sur un support dans une position proche de la position de prise de vue.* Les supports sont d'un diamètre de 9 mm ce qui interdit d'y placer des bourdons entiers. Outre les possibilités de déplacement latéral, la mobilité de ce support dans la colonne du SEM est limitée aux possibilités de rotation de $\pm 360^\circ$ et d'inclinaison sur un axe de $- 3^\circ$ à $+ 60^\circ$. C'est assez peu et oblige de prévoir à l'avance l'angle sous lequel l'objet doit être placé pour obtenir la meilleure illustration.

- *L'échantillon doit être propre.* Essentiellement pour des raisons esthétiques.

- *L'échantillon doit être conducteur d'électricité.* Cette condition est essentielle à la photographie au SEM à partir d'un certain voltage. Cela ne pose pas de difficulté lorsque le sujet est intrinsèquement conducteur comme des cristaux métalliques par exemple, mais cela interdit l'étude d'échantillons fortement isolants comme des cuticules d'insectes. Il faut recourir à un artifice pour y parvenir.

Une méthode de préparation originale a été mise au point pour que les échantillons remplissent ces conditions, en voici les différents stades :

1° - Choix des exemplaires

Il est nécessaire de choisir des exemplaires capturés il y a moins de 10 ans car la cuticule des vieux insectes résiste mal à la préparation et bien souvent, se pulvérise. Ils doivent aussi avoir été tués à un assez jeune âge car sinon leur cuticule est littéralement rabotée et pleine de griffes. Enfin, ils doivent être les plus propres possible.

2° - Rasage

Cette opération très importante et la plus délicate a été réalisée avec une brosse à poils de plastique souple (livrée avec les rasoirs *Philips*). Une brosse-à-dents à poils souples devrait aussi convenir. Les organes à préparer sont très délicatement frottés au moyen de la brosse pendant le temps nécessaire pour arracher tous les poils, les insectes ayant été préalablement démantelés. Attention ! Il ne faut pas essayer de raser ces insectes avec un scalpel ou une lame de rasoir-rabot (type *Gillette*) car on grifferait inmanquablement la cuticule. Une lame *Gillette* a quand même été utilisée très délicatement à quelques reprises pour éliminer des poils récalcitrants du *labrum*, organe très résistant à la cuticule très épaissie.

Les *basitarsus* des pattes postérieures, couverts de courtes soies, n'ont pas été rasés pour pouvoir examiner la disposition de ces soies.

3° - Ramollissement et découpage des organes

Les organes à préparer sont trempés durant environ 5 minutes dans un détergent de type "Teepol" puis rincés abondamment avec de l'eau distillée bouillante.

Après ce traitement et jusqu'au séchage, la cuticule a la consistance du cuir, ce qui permet un découpage soigneux au moyen d'un scalpel. De plus, ce traitement assure un dégraissage complet des échantillons.

4° - Nettoyage

Les organes sont nettoyés grâce à un passage dans un disperseur à ultrasons de marque *Schoeller* (Frankfurt) à une fréquence de 1 méga-Hertz durant 1 mm (cette opération n'est pas indispensable).

5° - Séchage

Les organes sont mis à sécher séparément dans des boîtes de Pétri durant 24 h. L'usage de l'étuve est à proscrire car cela rend la cuticule cassante et occasionne des déformations irrémédiables.

6° - Collage sur le support

Les organes sont collés chacun sur un support métallique numéroté dans une position aussi proche que possible de la position de prise de vue grâce à de la bandelette d'aluminium autocollante conductrice. Le bon contact électrique entre l'organe et le support est assuré par quelques points de colle conductrice à l'argent judicieusement placés entre l'échantillon et le support. La colle est laissée à sécher pendant 2-3 heures.

7° - Recouvrement de la préparation par une fine pellicule d'or

Ce processus, destiné à rendre conductrice la surface de l'échantillon, est exécuté grâce à l'appareil à cathode crachante (*sputtering*) *Microcoater* (*Commonwealth Scientific Corporation*) en respectant la procédure donnée

par le constructeur. Le traitement est renouvelé une fois en raison du caractère spécialement isolant des organes photographiés. L'épaisseur de la couche d'or ainsi déposée peut être estimée à $40 \text{ mÅ} (= 4 \text{ pm})$.

Mais cette couche d'or s'altère parfois rapidement (2-3 jours) ce qui nécessite une redorure succincte avant chaque séance de prise de vues. Les opérations 1, 2 et 3 pour lesquelles aucune littérature n'a été trouvée ont nécessité de nombreux essais et occasioné beaucoup de déboires avant que des solutions rapides et simples aient été trouvées. Les opérations 4, 5, 6 et 7 sont classiques en microscopie électronique.

b) La prise de vue

La prise de vue est effectuée grâce à un microscope électronique à balayage de marque *Jeol* type *JSM 35* muni d'un système ACB de mesure de l'exposition.

Le réglage du voltage d'accélération conditionne fortement la qualité des prises de vue. Celui-ci doit être choisi en fonction des paramètres suivants :

- L'ampleur du relief de l'objet, le voltage choisi influençant fortement le rendu des surfaces.
- Le caractère plus ou moins isolant de l'échantillon. Plus le voltage est élevé et l'objet isolant et plus les phénomènes électrostatiques perturbateurs sont importants.
- Le pouvoir de définition désiré, celui-ci étant directement fonction du voltage d'accélération.

En fonction de ces paramètres, j'ai choisi de travailler à très bas voltages. En effet,

- Le relief et la profondeur des objets à photographier sont importants.

- Les objets chitineux sont très isolants et sujets aux phénomènes électrostatiques.
- Aux faibles grossissements utilisés (au maximum 100 x), le pouvoir de séparation est loin d'être le facteur limitant et est encore bien supérieur aux possibilités du matériel photographique.

Voltages utilisés pour les photos :

- du champ ocellaire : 5 kV
- du labrum : 5 kV
- du basitarsus : 7 kV
- du tergite 2 : 7 kV

Ces faibles voltages rendent malheureusement les réglages fort délicats.

Les phénomènes électrostatiques sont très gênants : apparition de franges et de figures étoilées sur l'objet, déformations multiples et incontrôlables de l'image, irrégularité de l'exposition et même, dans certains cas, déformation et altération de l'échantillon. Ces phénomènes provoqués par le bombardement d'électrons sont inévitables en raison du caractère isolant des cuticules d'insectes.

Quelques remèdes pour les minimiser :

- travailler à de faibles voltages.
- augmenter l'épaisseur de la couche d'or.
- améliorer le collage pour améliorer le contact électrique entre l'échantillon et le support métallique.
- faire les prises de vue en un minimum de temps de façon à exposer l'échantillon le moins de temps possible au faisceau d'électrons. Il n'y aura que peu de problèmes si la prise de vue es effectuée en moins d'une demi-heure ce qui n'est pas toujours facile étant donné la multiplicité des réglages.

c) La photographie

Elle est réalisée au moyen d'un appareil photographique Mamiya RB 6 x 7 sur de la pellicule roll-film 120 de marque *Kodak Verichrome -Pan 125 asa* à un diaphragme de $f : 11$.

Le développement, assuré ici par les bons soins de M. B. Taminiaux est effectué au moyen du révélateur *Kodak D 76* à 20°C. Le tirage est fait sur papier plastifié *Kodak Veribrom WSG 3* ou *4*.

II.2. Les espèces du genre *Bombus* Latreille s.str.

II.2.2. Le genre *Bombus* s.str. dans le monde

Dans son catalogue mondial des bourdons, Skorikov (1922b) cite 19 espèces du genre *Bombus* s.str. (= *Terrestris-bombus* Vogt, 1911) dont 4 espèces de la région néarctique, et 7 exclusivement asiatiques, 8 espèces étant citées de la région ouest-paléarctique.

Ce catalogue est toutefois fort ancien et de toute façon, ne donnait que des renseignements très succincts. Le statut de nombreux taxons a été modifié depuis et d'autres doivent encore être révisés. De nouvelles espèces ont aussi été décrites. Le genre *Bombus* s.str. a donc grandement besoin d'une révision mondiale.

II.2.2. Le genre *Bombus* s.str. dans la région ouest-paléarctique

Les espèces et sous-espèces suivantes doivent être considérées comme appartenant à la faune ouest-paléarctique :

Groupe de *Bombus terrestris*.

1 - *Bombus terrestris* auct. (nec Linnaeus, 1758)

ssp. *terrestris*

ssp. *africanus* Krüger, 1956

ssp. *audax* (Harris), 1780

ssp. *calabricus* Krüger, 1958

ssp. *dalmatinus* Dalla Torre, 1882

ssp. *ferrugineus* Schmiedeknecht, 1878

ssp. *sassaricus* Tournier, 1890

ssp. *uralicola* Krüger, 1956

ssp. *xanthopus* Kriechbaumer, 1870

- 2 - *Bombus canariensis* Pérez, 1895
3 - *Bombus maderensis* Erlandsson, 1979

Groupe de *Bombus sporadicus*

- 4 - *Bombus sporadicus* Nylander, 1848

ssp. *sporadicus* Nylander

D'après Tkalčú (1967), deux autres sous-espèces de cette espèce existent en Asie :

ssp. *czerskianus* Vogt, 1911 du nord de l'Asie

ssp. *malaisei* Bischoff, 1930 du Kamtschatka.

Groupe de *Bombus lucorum*

- 5 - *Bombus lucorum* (Linnaeus), 1761

ssp. *lucorum* (Linnaeus)

ssp. *latofasciatus* Vogt, 1909

ssp. *renardi* (Radoszkowski), 1884

ssp. *aritzoensis* Krüger, 1951

ssp. *terrestriformis* Vogt, 1911

Krüger (1951, 1958) reconnaissait encore d'autres sous-espèces mais leur statut nécessiterait une complète révision.

Groupe de *Bombus patagiatus*

- 6 - *Bombus patagiatus* Nylander, 1848

ssp. *patagiatus* Nylander

Tkalčú (1967) reconnaît une autre sous-espèce en Asie :

ssp. *lantschouensis* Vogt, 1908 du nord de la Chine et de la Mongolie.

7 - *Bombus magnus* Vogt, 1911

- ssp. *magnus* Vogt
- ssp. *flavoscutellaris* G. & W. Trautmann, 1915
- ssp. *luteostriatus* Krüger, 1954

Krüger (1951, 1954, 1958) reconnaissait d'autres sous-espèces mais leur statut nécessiterait une complète révision, en raison, notamment, du risque de confusion avec *B. lucocryptarum*.

8 - *Bombus lucocryptarum* Ball, 1914

- ssp. *lucocryptarum* Ball
- ssp. *iranicus* Krüger, 1954
- ssp. *reinigianus* Rasmont, 1981b
- ssp. *caucasiensis* Rasmont, 1981b
- ssp. *armeniensis* Rasmont, 1981b

D'autres sous-espèces existent certainement en Asie mais la méconnaissance de cette espèce jusqu'il y a peu de temps en a probablement masqué l'existence.

Concernant cette faune ouest-paléarctique, quelques remarques taxonomiques sont à faire :

- Les huit espèces présentées ici et dans Rasmont (1981b) ne correspondent que dans un seul cas à celles citées par Skorikov (1922).

- Dans le groupe de *Bombus terrestris*, Erlandsson (1979) a élevé deux taxons allopatriques (*canariensis* Pérez et *maderensis* Erlandsson) au rang d'espèces en raison de légères différences morphologiques. Dans la logique de cet auteur, nous devrions faire de même pour au moins deux autres taxons : *xanthopus* Kriechbaumer de la Corse et *sassaricus* Tournier de la Sardaigne. Toutefois la notion d'espèce est difficile à cerner dans le cas de taxons

allopatriques insulaires et l'élévation de tels taxons au rang d'espèces tend à masquer les relations étroites existant entre eux. Nous pourrions parler dans le cas du groupe de *Bombus terrestris* de *superspecies* au sens de Mayr (1931, 1942) (Vuilleumier, 1976).

S'il existe certaines différences morphologiques entre *magnus* Vogt et *lucocryptarum* Ball en plus des différences éthologiques et géonémiques, il n'en est pas de même entre *patagiatus* Nylander et *lucocryptarum* Ball qui sont impossibles à distinguer sur la seule base de leurs caractères morphologiques. Néanmoins, leur coloration est suffisamment divergente pour empêcher toute confusion. D'autre part, la méconnaissance actuelle de leur géonémie en Asie et le manque de renseignements sur le genre de vie de *patagiatus* Nylander interdisent la moindre conclusion quant à leur éventuelle conspécificité. La notion d'*interspecies* (Ripley, 1945 ; Vuilleumier, 1976) me paraît parfaitement s'appliquer au cas du groupe de *Bombus patagiatus*.

II.2.3. Le genre *Bombus* s.str. en Belgique

Parmi les 8 espèces et 27 sous-espèces existant en Europe, 4 espèces existent en Belgique, représentée chacune par une seule sous-espèce : *Bombus terrestris terrestris* auct., *Bombus lucorum lucorum* (Linnaeus) 1761, *Bombus lucocryptarum lucocryptarum* Ball, 1914 et *Bombus magnus flavoscutellaris* G. & W. Trautmann, 1915.

II.3. La détermination des bourdons du genre *Bombus* Latreille s.str. de Belgique

La détermination des bourdons du genre *Bombus* s.str. se base sur deux grands types de caractères : les

TABLEAU I : CARACTERES MORPHOLOGIQUES DE DETERMINATION DES ♀♀ DE *BOMBUS LATREILLE* S.STR. DE BELGIQUE

	<i>terrestris</i>	<i>Jucorum</i>	<i>magnus</i>	<i>Jucocryptarum</i>
<u>Joues :</u>				
Plus longues que chez les 3 autres espèces. MS/DW (m+s)=0,74±0,044 (n=20)		Plus courtes que chez les 3 autres espèces. MS/DW (m+s)=0,70±0,029 (n=21)	De longueur intermédiaire entre <i>terrestris</i> et <i>Jucorum</i> . MS/DW (m+s)=0,72±0,029 (n=16)	Comme chez <i>magnus</i> . MS/DW (m+s)=0,72±0,047 (n=20)
<u>Labrum :</u>				
Voir pl.I, fig.1a, 1b; pl.II fig.1a, 1b.	Voir pl.I, fig.2a, 2b; pl.II fig.2a, 2b.	Voir pl.I, fig.3a, 3b; pl.II fig.3a, 3b.	Voir pl.I, fig.4a, 4b; pl.II fig.4a, 4b.	
Lamella de largeur moyenne, LLM/LLb=0,51. Son bord est arqué, assez aigu, rarement recourbé vers le bas.	Lamella de grande largeur, LLM/LLb=0,57. Son bord est peu arqué, émoussé, souvent recourbé vers le bas.	Lamella de largeur moyenne, LLM/LLb=0,46. Son bord est arqué, bien aigu, rarement recourbé vers le bas.	Lamella de largeur faible, LLM/LLb=0,43. Son bord est arqué, bien aigu, rarement recourbé vers le bas.	
Tubercules bien marqués, arrondis à assez aigus.	Tubercules peu marqués.	Tubercules bien marqués, très aigus chez la ssp. <i>magnus</i> , plutôt arrondis chez la ssp. <i>flavoscutellaris</i> .	Tubercules bien marqués, aigus.	
Fossé labral assez étroit : LFL/LLb=0,36; avec des punctuations moyennes; profil en "v" (pl.II, fig.1a, 1b).	Fossé labral large : LFL/LLb=0,38; avec des punctuations larges et peu nombreuses; profil en "u" (pl.II, fig.2a, 2b).	Fossé labral large : LFL/LLb=0,41; avec des punctuations fines et nombreuses; profil en "u" (pl. II, fig. 3a, 3b).	Fossé labral étroit : LFL/LLb=0,29; avec des punctuations moyennes à fines assez nombreuses; profil en "v" (pl.II, fig. 4a, 4b).	
<u>Ponctuation du clypeus :</u>				
Fines et grosses punctuations mêlées sur toute la surface du clypeus. Les grosses punctuations sont moins nombreuses au milieu, à l'inverse des fines qui sont plutôt groupées le long d'une ligne centrale longitudinale.	Ponctuations comme chez <i>terrestris</i> .	Disque central du cypeus légèrement moins ponctué que chez <i>terrestris</i> et <i>Jucorum</i> .	Ponctuations en moyenne plus larges et plus serrées que chez les autres espèces, particulièrement chez la ssp. <i>reinigianus</i> et plus encore chez les esp. <i>armeniensis caucasiensis</i> et <i>iranicus</i> .	
<u>Champ ocellaire :</u>				
Voir pl.III, fig. 1.	Voir pl.III, fig. 2.	Voir pl. IV, fig. 1.	Voir pl. IV, fig. 2.	
Micropunctuations très nombreuses, MP (m+s)=32,0±6,1 (n=20).	Micropunctuations assez peu nombreuses, MP (m+s)=11,7 ± 5,2 (n=21)	Micropunctuations assez peu nombreuses mais en général plus nombreuse que chez <i>Jucorum</i> MP (m+s)=13,6 ± 5,8 (n=20)	Micropunctuations très peu nombreuses, MP (m+s)=5,0±2,2 (n=21).	
Entre la partie lisse du champ ocellaire et le bord intérieur de l'oeil composé, les grosses punctuations sont peu nombreuses et peu serrées.	Entre la partie lisse du champ ocellaire et le bord intérieur de l'oeil composé, les grosses punctuations sont larges, peu profondes, peu serrées et peu nombreuses, laissant apparaître la cuticule particulièrement brillante et lisse.	Entre la partie lisse du champ ocellaire et le bord intérieur de l'oeil composé, les grosses punctuations sont comme chez <i>Jucocryptarum</i> mais légèrement moins serrées (ce caractère n'apparaît pas clairement sur l'illustration).	Entre la partie lisse du champ ocellaire et le bord intérieur de l'oeil composé, les grosses punctuations sont particulièrement larges, serrées et nombreuses.	

caractères de coloration du pelage, qui sont plutôt d'ordre subsppécifique et peu utilisables en dehors du territoire belge et des régions limitrophes, et les caractères morphologiques externes de l'exosquelette, qui sont eux spécifiques, assez stables géographiquement et utilisables sur l'ensemble de la région ouest-paléarctique. J'ai réuni ici, dans deux tableaux de détermination, les caractères morphologiques et de pigmentation qui permettent de distinguer les espèces de la faune belge. La grande majorité des caractères morphologiques cités sont nouveaux et permettent de séparer les quatre espèces dans la très grande majorité des cas. J'y ai ajouté quelques caractères morphométriques choisis parmi les plus discriminants et relativement faciles à mesurer au moyen d'un bon binoculaire équipé d'un *micromètre*.

Sauf dans le cas du *B.lucocryptarum* Ball, méconnu jusqu'il y a peu (Rasmont, 1981a, 1981b), les caractères de coloration sont assez bien connus. En dehors de la Belgique, la variabilité de *B.terrestris* auct., *B.lucorum* (L.) et *B.magnus* Vogt a été abondamment étudiée par Krüger (1951, 1954, 1956, 1958). Quant à la variabilité de *B.lucocryptarum* Ball, ce qu'on en connaît est développé par Rasmont (1981b).

II.3.1. Caractères morphologiques

Voir tableau I

Abréviations employées :

- MS : Longueur de la joue gauche (*malar space* Løken, 1973:8)
DW : Largeur distale de la joue gauche mesurée entre les condyles mandibulaires (*distal width of malar area* Løken, 1973:8)
n : effectif étudié pour la mesure citée
m : moyenne de la mesure citée

TABLEAU I (suite)

<p>A la partie frontale du champ ocellaire, les punctuations sont peu profondes et relativement peu serrées.</p>	<p>A la partie frontale du champ ocellaire, les punctuations sont peu profondes mais légèrement plus serrées que chez <i>terrestris</i>.</p>	<p>A la partie frontale du champ ocellaire, les punctuations sont profondes et serrées.</p>	<p>A la partie frontale du champ ocellaire, les punctuations sont profondes et très serrées.</p>
<p>Ocelles latérales de grand diamètre; Oc/L00=0,41; Oc/L10=1,54 (mesures sur l'individu illustré).</p>	<p>Ocelles latérales de diamètre plutôt faible; Oc/L00=0,43; Oc/L10=1,00 (mesures sur l'individu illustré).</p>	<p>Ocelles latérales de diamètre intermédiaire entre <i>lucorum</i> et <i>terrestris</i>; Oc/L00=0,43; Oc/L10=1,19 (mesures sur l'individu illustré).</p>	<p>Ocelles latérales comme chez <i>magnus</i>; Oc/L00=0,43; Oc/L10=1,22 (mesures sur l'individu illustré).</p>
<p><u>Metabasitarsus</u> : Voir pl. V, fig.1 Metabasitarsus peu élargi dans sa partie proximale. Bord postérieur(dorsal) peu arqué.</p>	<p>Voir pl. V, fig. 2 Metabasitarsus élargi dans sa partie proximale. Bord postérieur (dorsal) arqué.</p>	<p>Voir pl. V, fig. 3 Metabasitarsus comme chez <i>lucorum</i>. Bord postérieur (dorsal) comme chez <i>lucorum</i>.</p>	<p>Voir pl. V, fig.4 Metabasitarsus comme chez <i>lucorum</i>. Bord postérieur (dorsal) comme chez <i>lucorum</i>, sauf chez les ssp. <i>armeniensis</i>, <i>iranicus</i> et <i>caucasiensis</i> où il est fort arqué.</p>
<p>Epine dorso-proximale de l'auricule plutôt courte. A la partie extérieure proximale du metabasitarsus, l'aire couverte de poils peu branchus est étendue, ces poils n'y sont pas implantés jusqu'au bord postérieur, laissant une bande dénudée le long du bord.</p>	<p>Epine dorso-proximale de l'auricule moyenne à longue. A la partie extérieure proximale du metabasitarsus, l'aire couverte de poils peu branchus est peu étendue, ces poils y sont implantés jusqu'au bord postérieur, ne laissant pas de bande dénudée le long du bord.</p>	<p>Epine dorso-proximale de l'auricule moyenne à courte. Comme chez <i>lucorum</i>.</p>	<p>Epine dorso-proximale de l'auricule moyenne à très longue Comme chez <i>lucorum</i>.</p>
<p><u>Sculpture de la partie centro-apicale du tergite 2</u> .</p>	<p>Voir pl. VI, fig. 2 Punctuations (bases des poils) fines, peu profondes et peu serrées. Entre les punctuations, la cuticule est légèrement chagrinée.</p>	<p>Voir pl. VI, fig. 3 Punctuations (bases des poils) larges, profondes, obliques et très serrées. Entre les punctuations, la cuticule est fortement chagrinée(moins fortement chez la ssp. <i>magnus</i>).</p>	<p>Voir pl. VI, fig. 4 Comme chez <i>magnus</i> mais aire non ponctuée triangulaire très peu étendue à nulle; punctuations légèrement plus serrées et, entre les punctuations, cuticule plus fortement chagrinée(surtout si nous comparons à la ssp. <i>magnus</i>.)</p>
<p>La marge apicale est légèrement marquée de quelques cannelures transversales peu profondes.</p>	<p>La marge apicale est bien marquée de cannelures transversales nombreuses et assez profondes.</p>	<p>La marge apicale est fortement marquée de cannelures transversales, nombreuses et profondes.</p>	

- s : erreur standard de la mesure citée
LLm : largeur de la lamella du labrum
LLb : largeur du labrum
LFL : largeur du fossé labral (distance entre les sommets des tubercules labraux)
MP : nombre de microponctuations du champ ocellaire droit
Oc : diamètre de l'ocelle latérale droite
L00 : distance du bord externe de l'ocelle latérale droite au bord supérieur interne de l'oeil composé droit
L10 : distance du bord interne de l'ocelle droite au bord externe de l'ocelle centrale
RL : longueur radiale (distance entre le transector et l'extrémité distale de la cellule radiale, mesurée sur l'aile droite, *radial length* Løken, 1973:8).
OpR : opacité moyenne de la cellule radiale droite.
OpA : opacité moyenne à l'apex de l'aile droite (au-delà des dernières nervures).(voir IV.2.2. et fig.9).

II.3.2. Caractères de coloration du pelage

Voir tableau II

II.3.3. Remarques

Il faut souligner la grande ressemblance entre les caractères morphologiques de *B.lucocryptarum* et ceux cités par Tkalcú^a (1967) pour *B.patagiatus* : "*Lamelle terminale du labre un peu plus étroite que chez B.lucorum (...)* Ponctuation de la partie supérieure du front, le plus souvent remarquablement grossière et serrée, intervalles très étroits, parfois seulement côtelés, le plus souvent entièrement mats et ridés (chez *B.lucorum* toujours plus larges et unis comme une glace, très brillants). La ponctuation du "Parafacettenfeld " ressemble à celle du *B.lucorum* mais est un peu plus grossière et plus régulière." Il est possible que ces deux taxons soient conspécifiques, des

TABLEAU I (suite et fin)

Ailes :	Ailes moyennement enfumées.	Ailes peu enfumées.	Ailes bien enfumées.	Ailes moyennement enfumées.
Opacité moyenne de la cellule radiale intermédiaire entre celles de <i>lucorum</i> et <i>magnus</i> : OpR(m+s)=42,7 % + 4,4 % (n=20).	Opacité moyenne de la cellule radiale faible : OpR(m+s)=39,6 % + 3,9 % (n=21)	Opacité moyenne de la cellule radiale forte : OpR(m+s)=45,2 % + 5,9 % (n=20)	Opacité moyenne de la cellule radiale intermédiaire entre celles de <i>lucorum</i> et <i>magnus</i> : OpR (m+s)=43,7 % + 3,6 % (n = 21).	
Opacité moyenne à l'apex de l'aile assez forte : OpA (m+s)=32,8 % + 3,1 % (n=20)	Opacité moyenne à l'apex de l'aile faible : OpA (m+s)=27,9 % + 2,2 % (n=21)	Opacité moyenne à l'apex de l'aile forte : OpA (m+s)=35,8 % + 4,5 % (n=20)	Opacité moyenne à l'apex de l'aile assez faible : OpA (m+s)=29,1 % + 4,1 % (n=21)	
longueur radiale très grande: RL (m+s)=4,92 mm + 0,24 mm (n=20)	longueur radiale assez courte : RL (m+s)=4,65 mm + 0,11 mm (n=21)	longueur radiale grande : RL (m+s) = 4,80 mm + 0,14 mm (n=20)	longueur radiale courte : RL (m+s)=4,47 mm + 0,13 mm (n=21)	
<u>Peilage</u>	Plutôt long et hirsute.	Plutôt court et régulier mais légèrement plus long et plus serré que chez <i>terrestris</i> .	Plutôt court et régulier mais légèrement plus long et plus serré que chez <i>terrestris</i> et <i>magnus</i> .	
<u>Taille</u>	Moyenne, intermédiaire entre <i>magnus</i> et <i>lucocryptarum</i> .	Grande, intermédiaire entre <i>terrestris</i> et <i>lucorum</i> .	Petite, le plus petit des <i>Bombus</i> s.str. de Belgique.	

études ultérieures nous éclairerons sans doute sur ce point.

Les ouvrières sont déterminables d'après les mêmes indications que les ♀♀ et leur coloration est, *grosso-modo*, semblable mais la plupart des caractères morphologiques sont beaucoup moins nets sauf les formes du labrum et du tergite 2 qui restent très discriminantes. Sur la base de la morphologie, les ouvrières de *magnus* et *lucocryptarum* sont indistinguables mais, la coloration claire très typique des ♀♀ de *magnus* empêche toute confusion.

Les mâles n'ayant pas été étudiés à l'occasion de ce travail, il ne m'est pas possible de les reconnaître. Toutefois, les premiers exemplaires tout récemment obtenus des nids élevés par le Dr. De Jonghe permettent de faire une petite observation préliminaire : les ♂♂ de *terrestris* sont sombres sans poils clairs sur la face et sans poils jaunes au scutellum, les ♂♂ de *lucocryptarum* sont sombres sans poils clairs à la face et avec quelques poils jaunes au scutellum, les ♂♂ de *lucorum* sont très clairs avec de très nombreux poils jaunes à la face et sur le scutellum ainsi qu'une fine pilosité grise dispersée dans l'ensemble du pelage, les ♂♂ de *magnus* sont de coloration intermédiaire entre ceux de *lucorum* et *lucocryptarum*, c'est-à-dire avec des poils jaunes et noirs mélangés sur la face et quelques poils jaunes au scutellum (plus nombreux que chez *lucocryptarum*) mais sans poils gris mélangés au pelage. Les trois types de coloration cités et illustrés par Pekkarinen(1979:12) semblent correspondre à ces trois espèces : "*B.lucorum dark*" serait le ♂ de *lucocryptarum* ; "*B.lucorum light*", le ♂ de *lucorum* et "*B.lucorum medium light*", le ♂ de *magnus*.

Grâce aux nouveaux caractères, j'ai pu déterminer des centaines de ♀♀ et ♀♀ sans une seule hésitation devant un exemplaire de *B.terrestris* ou de *B.lucorum*. S'il

TABEAU 2 : CARACTERES DE COLORATION DU PELAGE DES ♀♀ DE *BOMBUS LATREILLE* S.STR. DE BELGIQUE

ssp. <i>terrestris</i>	ssp. <i>lucorum</i>	ssp. <i>fiavoscutellaris</i>	ssp. <i>lucocryptarum</i>
<u>Tête :</u>			
Poils de la face noirs, chez certains exemplaires, les poils de la face (et du bas du corps) sont plus ou moins ferrugineux.	Poils de la face noirs.	Poils de la face noirs.	Poils de la face noirs avec parfois quelques poils bruns entre les bases des antennes.
Poils du vertex noirs.	Poils du vertex noirs.	Poils du vertex noirs avec souvent quelques poils clairs (très nombreux chez les ♀♀)	Poils du vertex noirs.
<u>Thorax :</u>			
Collare jaune-sombre occupant jusqu'à 1/4 de la longueur du thorax; fréquemment entremêlé de nombreux poils noirs particulièrement au centre et sur les côtés du pronotum.	Collare jaune-citron occupant de 1/4 à 1/3 de la longueur du thorax; souvent mêlé de poils noirs, surtout au centre du pronotum.	Collare jaune-citron, légèrement plus pâle que chez <i>lucorum</i> , occupant au moins 1/3 de la longueur du thorax; très rarement mêlé de quelques poils noirs au centre du pronotum.	Collare jaune-vertâtre, plus pâle que chez <i>lucorum</i> , occupant jusqu'au maximum 1/4 de la longueur du thorax; la plupart du temps mêlé de très nombreux poils noirs.
Le collare s'étend parfois sur les côtés jusque sur le bord supérieur des episterna.	Le collare s'étend souvent sur les côtés jusque sur le bord supérieur des episterna.	Le collare s'étend, sans solution de continuité, sur la moitié supérieure des episterna, jusqu'au dessous du niveau de la base des épimérites 1, parfois jusqu'à la base des épimérites 2. Les épimérites 1 sont fréquemment couvertes de poils jaunes et noirs mêlés. Il n'y a jamais de frange de poils noirs entre le pronotum et les episterna.	Le collare s'étend jusque sur le 1/4 ou le 1/3 supérieur des episterna. Il y a toujours une frange de poils noirs en forme de "S" entre les poils jaunes du pronotum et ceux des episterna (ce caractère, très constant, permet de reconnaître l'espèce sur le vif).
Reste du thorax couvert de poils noirs.	Reste du thorax couvert de poils noirs.	Reste du thorax couvert de poils noirs à l'exception du scutellum où les poils noirs sont souvent mêlés de quelques poils jaunes (très nombreux chez les ♀♀)	Reste du thorax couvert de poils noirs.
<u>Abdomen (gastre) :</u>			
Tergite 1 couvert de poils noirs.	Tergite 1 couvert de poils noirs.	Tergite 1 couvert de poils noirs mêlés la plupart du temps de nombreux poils jaunes au centre (entièrement couvert de poils jaunes mêlés de quelques poils noirs sur les côtés chez les ♀♀)	Tergite 1 couvert de poils noirs mêlés la plupart du temps de quelques poils jaunes au centre.
Tergite 2 couvert d'une bande jaune-soufre à jaune	Tergite 2 couvert d'une bande jaune-pâle à jaune-	Tergite 2 couvert d'une large bande jaune-citron, légèrement	Tergite 2 couvert d'une bande jaune-vertâtre pâle, plutôt

m'arrive encore d'hésiter c'est toujours entre *magnus* et *lucocryptarum* , ce qui laisse supposer qu'il pourrait bien exister de rares hybrides. Mais, ces individus douteux représentent certainement moins de 1 % de l'effectif étudié jusqu'ici et se rencontrent parfois bien loin des zones de recouvrement des aires de dispersion de ces deux espèces. De toute façon, le fait que *magnus* et *lucocryptarum* soient de bonnes espèces n'exclut pas qu'il puisse se produire quelques hybridations sans conséquences, les mécanismes d'isolement sexuel n'ayant pas toujours une efficacité absolue.

TABLEAU 2 (suite et fin)

d'oeuf , le plus souvent large; cilié d'une frange de poils noirs à son apex.	citron, plus étroite que chez <i>terrestris</i> ; cilié d'une frange de poils noirs à son apex.	plus pâle que chez <i>lucorum</i> ; cilié d'une fine frange de poils noirs à son apex.	étroite; cilié d'une frange de poils noirs à son apex.
tergite 3 et la partie antérieure du tergite 4 couverts de poils noirs.	Comme chez <i>terrestris</i> .	Comme chez <i>terrestris</i> .	Comme chez <i>terrestris</i> .
De 1/2 à 2/3 de la partie postérieure du tergite 4 et la totalité du tergite 5 couverts de poils blanc-cassé à (rarement brunâtres)	De 1/2 à 2/3 de la partie postérieure du tergite 4 et la totalité du tergite 5 couverts de poils blanc pur.	De 1/2 à 2/3 de la partie postérieure du tergite 4 et la totalité du tergite 5 couverts de poils blanc-cassé.	De 1/2 à 2/3 de la partie postérieure du tergite 4 et la totalité du tergite 5 couverts de poils blanc-pur.
tergite 6 couvert de crins noirs plus ou moins mêlés de nombreuses soies blanc cassé à brunes surtout sur les côtés.	tergite 6 couvert de crins noir -brun plus ou moins mêlés de longues soies blanc-cassé nombreuses surtout à l'avant et sur les côtés.	tergite 6 couvert de crins noir-brun, plus ou moins mêlés sur les côtés de soies blanc-cassé à brunes moins nombreuses que chez <i>lucorum</i> et <i>lucocryptarum</i> .	tergite 6 comme chez <i>lucorum</i> .

This page left blank

III. ECOLOGIE ET ZOOGEOGRAPHIE DES BOURDONS DU GENRE *BOMBUS*

LATREILLE S.STR. DE BELGIQUE

Dans ce chapitre, j'essayerai de montrer que les quatre espèces de *Bombus* s.str. reconnaissables en Belgique d'après les caractères cités précédemment se rencontrent dans des biotopes différents et divergent par leurs caractéristiques phénologiques et zoogéographiques. Si de telles différences existent entre espèces proches, leur spéciation peut être tenue pour irréversible, les hybrides éventuels étant de viabilité réduite en raison de leur moins bonne adaptation à chacun des biotopes parentaux.

III.1. Phénologie

Les toutes premières indications concernant la phénologie de ces espèces en Belgique ont pu être obtenues cette année. Hélas, elles sont encore relativement fragmentaires et doivent être doublées d'observations continues sur des colonies sauvages.

III.1.1. Date de sortie d'hibernation des reines au printemps

En Belgique, le climat très variable du printemps rend difficile les observations phénologiques précises. Certaines années (par exemple 1980) les bourdons sortent très tôt en fin-février, d'autres années (par exemple 1979) les premiers bourdons n'apparaissent qu'à la mi-avril. Il est donc impossible d'établir une règle dans notre pays. Nos observations de 1981 permettent quand même de se faire une bonne idée de l'ordre de sortie des reines de *Bombus* s.str.

La première espèce, sortie cette année vers la

mi-mars, est *Bombus lucocryptarum* Ball (1 ♀, Laeken, 13.III.1981, leg. P. Paulissen ; 1 ♀, Westerlo, 16.III.1981; 2 ♀♀, Westerlo, 22.III.1981 *, sur *Salix aff. caprea*), elle est suivie immédiatement par *B. terrestris* auct. (1 ♀, Gembloux, 20.III.1981 sur *Erica herbacea* L.; 4 ♀♀, Westerlo, 22.III.1981 * , sur *Salix aff. caprea*) et *B. lucorum* (L.) (1 ♀, Westerlo, 22.III.1981 *, sur *Salix aff. caprea*). *B. magnus* Vogt est le dernier à sortir, deux semaines - un mois après *lucocryptarum* Ball (Kalmthout, 29.III.1981, sur *Salix* sp., 1 ♀ très apathique, visiblement sortie à peine d'hibernation, en compagnie de 5 ♀♀ de *lucorum* (L.) et de 9 ♀♀ de *lucocryptarum* Ball, ces dernières récoltant déjà du pollen, indiquant ainsi l'état avancé de la fondation de leur colonie).

III.1.2. Apparition des jeunes individus sexués en été

Les observations qui suivent m'ont été aimablement communiquées par M. R. de Jonghe qui les a faites lors d'élevages en conditions contrôlées et standardisées. La température étant élevée (29°) et constante et la nourriture en excès, le développement des colonies est certainement accéléré. Il faut donc plutôt considérer ces données

* Le 22.III.1981, à Westerlo, le temps était très mauvais (Température 10-15°C, ciel couvert, vent de tempête 100-120 km/h) ce qui n'empêchait pas 4 espèces de bourdons de voler activement *B. lucocryptarum* Ball, *B. terrestris* auct., *B. lucorum* (L.) et *Pyrobombus pratorum* (L.). Voilà qui confirme, si le besoin en est encore, l'extraordinaire capacité de ces insectes à supporter le mauvais temps.

comme des performances potentielles qui divergent certainement de celles observables en conditions naturelles. Dégagées des aléas climatiques, elles n'en expriment que mieux les divergences spécifiques des génotypes.

Chez *B. terrestris* auct., les premières jeunes ♀♀ et les ♂♂ commencent à sortir au début de juillet. Les colonies sont très populeuses et produisent de nombreuses reines *.

Chez *B. lucocryptarum* Ball et *B. lucorum* (L.), les premières jeunes ♀♀ et les ♂♂ apparaissent déjà vers la fin du mois de juin. Les colonies sont moins populeuses que chez *terrestris* et produisent nettement moins de reines.

Chez *B. magnus* Vogt, les premières ♀♀ et les ♂♂ n'apparaissent qu'au début du mois d'août, les colonies particulièrement populeuses produisent un très grand nombre de reines. On peut certainement attribuer à cette espèce une observation de Ball (1920: 40) qui confirme son caractère très tardif même en conditions naturelles : " un nid notamment récolté par Mme De Coen à Helchteren le 20 septembre 1915, avait les ♂ et ♀ de couleur tout à fait normale, mais les 86 ♀ qu'il contenait (naturellement d'éclosion récente vu la date) avaient toutes les derniers arceaux jaunâtres".

* L'existence de colonies hivernales, fondées en automne, dans la région méditerranéenne (Delmas, 1976 et observations personnelles) témoigne d'une grande souplesse dans la phénologie de cette espèce.

III.2. Zoogéographie

III.2.1. Distribution des *Bombus* s.str. de Belgique dans la région ouest-paléarctique

Bombus terrestris auct.. Réparti-
tion mondiale dans Krüger (1956, 1958), en Scandinavie dans Løken (1973), pour les îles Britanniques dans Alford (1975).
Espèce à distribution euroméditerranéenne, le seul bourdon dont la répartition soit réellement circum-méditerranéenne. Quasi-ubiquiste au sud du 55ème parallèle Nord (60ème en Scandinavie), il atteint les confins du Sahara en Afrique du Nord et les steppes d'Asie Centrale jusqu'à la région du Borochocho dans le Sinkiang, à l'est du Tienchan. De nombreuses sous-espèces en sont décrites : ssp. *terrestris* auct., Europe occidentale et centrale; ssp. *africanus* Krüger, 1956, Afrique du Nord; ssp. *audax* (Harris, 1780), îles Britanniques ; ssp. *calabricus* Krüger, 1958, Sude de l'Italie; ssp. *dalmatinus* Dalla Torre, 1882, Balkans, Crête, Anatolie, Transcaucasie, Caucase, Nord de l'Iran ; ssp. *ferrugineus* Schmiedeknecht, 1878, Sud de la France, péninsule ibérique, îles Baléares ; ssp. *sassaricus* Tournier, 1890, Sardaigne; ssp. *uralicola* Krüger, 1956, Sud de l'Oural, Turkestan ; ssp. *xanthopus* Kriechbaumer, 1870, Corse, île d'Elbe. La sous-espèce *audax* (Harris) a été importée avec succès en Nouvelle-Zélande en 1885 pour la pollinisation du trèfle violet (*Trifolium pratense* L.)(Gurr,1957).

Bombus lucorum (L.), 1761. Répartition mondiale dans Krüger (1951, 1958), en Scandinavie dans Løken (1973), pour les îles Britanniques dans Alford (1975). Espèce à distribution eurosibérienne. A peu près ubiquiste au nord du 47ème parallèle Nord, au sud de cette limite, il se confine dans les montagnes (Alpes, Massif Central,

Monts Cantabriques, Pyrénées, Appenins, Balkans, Carpathes, montagnes de l'Anatolie et du Kurdistan, Caucase, montagnes de Sardaigne et de Corse).

Cinq sous-espèces en sont connues dans la région ouest-paléarctique : ssp. *lucorum* (L.), 1761, Europe du Nord et centrale ; ssp. *latofasciatus* Vogt, 1909:42, Pyrénées, Monts Cantabriques ; ssp. *renardi* Radoszkowski, 1884, Corse ; ssp. *aritzoensis* Krüger, 1951, Sardaigne ; ssp. *terrestriformis* Vogt, 1911, Balkans, Anatolie, Transcaucasie. Le statut des sous-espèces asiatiques nécessite une révision en raison des confusions qui ont pu être faites entre cette espèce et les deux suivantes.

Bombus magnus Vogt, 1911. Voir carte 1 établie d'après mes propres déterminations (collection personnelle, coll. Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat à Gembloux, coll. Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, coll. Dr. W.F. Reinig) et d'après les données trouvées dans la littérature : Løken (1973) pour la Scandinavie, Pekkarinen (1979) pour la Finlande et la Carélie soviétique, Krüger (1954) et Reinig (1976) pour l'Allemagne, les Pyrénées et la Pologne, Kruseman (1955, 1969) pour les Pays-Bas et la Belgique, Marion (1977) et Delmas (1976) pour la France, Tkalčú (1974b) pour la Tchécoslovaquie. Les cartes de Løken (1973) pour la Scandinavie et de Alford (1975) pour les îles Britanniques ont été adaptées approximativement au quadrillage U.T.M.

La répartition en Asie donnée par Krüger (1954, 1958) concerne certainement une ou plusieurs autres espèces. Tkalčú (1974c) considère *mongolicus* Vogt, 1909 comme une sous-espèce de *lucorum* (L.) et moi-même, ayant revu les types de *iranicus* Krüger, 1954, j'ai pu en établir la conspécificité avec *B. lucocryptarum* Ball. Il ne fait que peu de doutes que la révision des autres sous-espèces

asiatiques citées par Krüger pour *magnus* Vogt (ssp. *borochorensis* Krüger, 1954 ; ssp. *turkestanicus* Krüger, 1954 ; ssp. *laevis* Vogt, 1909 ; ssp. *lantschouensis* Vogt, 1909) entraînerait un changement de leur statut respectif. Trois sous-espèces sont actuellement connues chez *magnus* Vogt : la ssp. *magnus* Vogt, 1911 (îles Britanniques), la ssp. *luteostriatus* Krüger, 1954 (Monts Cantabriques, Pyrénées, Massif Central) et la ssp. *flavoscutellaris* G.&W. Trautmann, 1915 (Europe Centrale et du Nord), ces deux dernières sous-espèces sont très proches et diffèrent toutes deux de la ssp. nominale par quelques détails morphologiques en plus des caractères de coloration déjà cités par Krüger (1954). En plus de ces trois sous-espèces, il faut signaler la capture en Macédoine (Pelister, 1800 m, 2.VI.1965, leg. W.F. Reinig) d'une ♀ très sombre à collare réduit ne descendant pas sur les episterna, à plusieurs milliers de kilomètres de la station la plus proche connue pour cette espèce. Cet individu, morphologiquement très proche des ssp. *flavoscutellaris* Trautmann et *luteostriatus* Krüger, appartient probablement à une nouvelle sous-espèce. La répartition de *B.magnus* Vogt en fait la seule espèce de bourdon actuellement connue avec *Confusibombus confusus* (Schenck), 1859 qui soit rigoureusement confiné à l'Europe au sens strict.

Bombus lucocryptarum Ball, 1914. Voir carte 2 établie d'après mes propres déterminations (coll. personnelle, coll. F.S.A.Gx, coll. I.R.S.N.B., coll. R. de Jonghe, coll. Dr.W.F. Reinig). Espèce à distribution eurosibérienne. Occupe les mêmes biotopes que *B.magnus* Vogt mais plus à l'Est, les deux espèces ont des répartitions parapatriques. Il en existe cinq sous-espèces dans la région ouest-paléarctique (d'autres espèces existent probablement en Asie) : ssp. *lucocryptarum* Ball, 1914 (Massif Central, Alpes, Belgique, Allemagne, Pologne, Autriche, Italie du Nord,

Tchécoslovaquie, probablement aussi en Russie et en Scandinavie); ssp. *reinigianus* Rasmont, 1981b (Balkans, Ouest de l'Anatolie) ; ssp. *armeniensis* Rasmont, 1981b (Nord et Est de l'Anatolie) ; ssp. *caucasiensis* Rasmont, 1981b (Caucase) ; ssp. *iranicus* Krüger, 1954 (Nord de l'Iran). Bien que, n'ayant pas examiné de matériel de Scandinavie, je ne puis affirmer avec certitude la présence de cette espèce dans cette région, la carte de répartition donnée par Pekkarinen (1979:13) pour les trois formes de *B. lucorum* sensu lato "light ", "medium light " et "dark " montre l'abondance de cette dernière sur l'ensemble de ce territoire or, nous savons déjà qu'elle doit être rapportée au *B. lucocryptarum* Ball. La présence de cette espèce en Russie ne fait non plus aucun doute mais doit encore être confirmée.

III.2.2. Répartition géographique des *Bombus* s.str. en Belgique

Le très grand nombre de bourdons existant dans les collections belges (+ de 80 000 spécimens pour le seul I.R.S.N.B. !) a empêché la confection rapide des cartes de Belgique de ces espèces dans le cadre de la Cartographie des Invertébrés Européens. De telles cartes complètes sont actuellement en projet et devraient être réalisées très prochainement. Pour *B. magnus* Vogt et *B. lucocryptarum* Ball, nous avons quand même repéré sur une carte préliminaire à quadrillage U.T.M. les spécimens des collections F.S.A.Gx., R. de Jonghe, W.F. Reinig et personnelle. Pour *B. lucocryptarum* Ball, j'y ai ajouté les exemplaires déjà déterminés par F. J. Ball lui-même et rangés dans une boîte à part en compagnie des types de cette espèce à l'I.R.S.N.B.. Pour *B. terrestris* auct. et *B. lucorum* (L.), je me suis contenté des renseignements de Ball (1920) qui sont dignes de confiance étant donné la minutie de cet auteur à examiner

l'énorme collection amassée par lui en trente ans.

Répartition de *B. terrestris* auct. et de *B. lucorum* (L.), 1761 :

Mes captures personnelles en Belgique confirment les observations de Ball (1920: 38-39): "Si l'on ne considère plus *lucorum* comme variété de cette espèce, on ne peut plus dire que *terrestris* soit l'espèce la plus commune en Belgique, car il y a des districts entiers où l'on ne la trouve presque pas, *lucorum* étant le seul représentant de ce groupe si commun. C'est le cas à Francorchamps et Hockai et encore d'une façon plus marquée dans divers endroits de la Campine, Hoogstraeten et Helchteren, par exemple, d'où nous n'avons reçu que quelques rares exemplaires malgré le grand nombre de *lucorum* récolté. Au littoral, par contre, c'est *terrestris* qui prédomine presque à l'exclusion de *lucorum* et dans d'autres localités ils sont à peu près également communs."

Répartition de *B. magnus flavoscutellaris* G.&W. Trautmann, 1915 :

Comme la carte 3 le montre, *B. magnus* est surtout abondant en Campine occidentale et plus particulièrement aux environs de Kalmthout et de Putte. Les données d'autres régions proviennent de la littérature (Kruseman, 1969 et Ball, 1920, le nid décrit par ce dernier de Helchteren étant de toute évidence de *B. magnus*), et de captures d'étudiants (à Gembloux et Godinne) sujettes à une certaine méfiance quant à la correction de l'étiquetage. Le milieu dans lequel j'ai toujours capturé *B. magnus* est caractérisé par la lande à *Ericaceae*, biotope auquel il semble inféodé.

Répartition de *B. lucocryptarum* Ball, 1914 :

Voir carte 4. L'espèce est visiblement surtout abondante en Campine et dans les Hautes-Fagnes, régions de

landes à *Ericaceae* auxquelles elle semble aussi inféodée. A Kalmthout et à Putte, où *magnus* est abondant, il semble moins fréquent. Les autres captures en Belgique concernent surtout des individus isolés.

III.3. Écologie des *Bombus* s.str. en Belgique

Rappel : D'après Dylewska (1957: 268) "*B. Pittioni* (1942) discerned six types of distribution of the bumblebees considering known facts on their specific range :

- (1) typically-steppe (stenotypical-eremophilous), chiefly comprising representants of the xero- and thermophilous fauna ;
- (2) steppe-forestal (eurytopical-eremophilous); the bumblebees belonging to this type of distribution inhabit wooded steppe areas and dry mountain meadows ;
- (3) steppe and forestal (hyper eurytopical-intermediate), comprising forms distributed on fields, meadows, in gardens, and forests, in lowlands and in mountains, except high mountain regions ;
- (4) forestal-steppe (eurytopical-hylophilous); here are forms appearing in forests and on their borders, in shruberies, on fields and meadows neighbouring with forest areas in lowlands and in the mountains ;
- (5) typically forestal (stenotypical-hylophilous), comprises species exclusively inhabiting forests ;
- (6) typically mountainous (stenotypical-orophilous) with representants appearing on sunny mountain slopes."

III.3.1. *B. terrestris* auct. et *B. lucorum*(L.), 1761

Comme l'indique Ball (1920), la répartition géographique de ces espèces en Belgique semble plus ou moins complémentaire : *terrestris* occupe la Basse-Belgique et les régions cultivées (milieu ouvert), *lucorum*, lui

semble nettement préférer les milieux plus sauvages et surtout plus boisés (milieu fermé) et de climat plus froid (Campine, Ardenne, Hautes-Fagnes). Les préférences de ces deux espèces semblent toutefois assez souples et ne peuvent être appelées "exigences".

Suivant les auteurs, elles ont été placées dans des catégories différentes, ainsi, *terrestris* est qualifié de "*eurýök eremophil*" par Pittioni & Schmidt (1942) et Moczar (1953) et de "*hypereurytopical intermédiaire*" par Dylewska (1957); *lucorum* est lui qualifié d'"*eurýök hylophil*" par Pittioni & Schmidt et Moczar, et d'"*eurýtopical eremophilous*" par Dylewska. Suite aux hésitations de ces auteurs et à la lumière de ses propres observations, Reinig (1972:22) préfère considérer *terrestris* comme ubiquiste : "*Hier treten zum ersten Male unterschiedliche Auffassungen auf, die nur durch weitere Biotop-Analysen geklärt werden können, es sei denn terrestris wird als Ubiquist ganz aus diesem Zusammenhang herausgenommen*". Il confirme cependant les vues de Pittioni & Schmidt et de Moczar concernant *lucorum* : "*lucorum und hortorum, die zwar noch relativ enge Bindungen zu Baumbeständen haben, aber sich von diesen weit entfernen können, was vor allem in der Alpen vorkommt (hortorum bis 2 300m, lucorum bis 2 500m ; de Beaumont, 1958), dagegen in eine Gruppe, die in Angleichung an Pittionis Terminologie als hypereuryök-hylophil bezeichnet werden könnte.*"

Néanmoins, Reinig, dans d'autres publications (1967, 1968, 1971b, 1973, 1974b, 1976) préfère utiliser une classification simplifiée des tendances écologiques en "*Waldarten*", "*Waldrandarten*" et "*Arten des offenen Geländes*", classant *lucorum* dans la première catégorie et *terrestris* dans la seconde.

La distribution de ces deux espèces en Belgique confirme les vues de Pittioni & Schmidt (1942), de Moczar (1953) et de Reinig dans la plupart de ses publications récentes mais nous ne pouvons pas considérer *terrestris*

comme ubiquiste comme l'a fait ce dernier auteur (Reinig, 1972) étant donné la rareté de cette espèce dans les landes de Campine et des Hautes-Fagnes.

Plantes butinées par *lucorum* et *terrestris* :

Il serait intéressant d'exposer ici une liste extensive des observations bien qu'il faille rappeler que les bourdons sont essentiellement polyphages* et qu'ils choisissent leur source de nourriture plutôt en fonction des espèces disponibles (Teräs, 1976), des réserves de la colonie, du rendement en nectar des fleurs (qui est une fonction de la température de l'air, Heinrich, 1980) et de l'énergie dépensée à le récolter (qui est une fonction de la longueur de la langue de l'individu, Heinrich, 1980). Malheureusement une telle liste m'aurait demandé beaucoup de temps pour ces deux espèces relativement bien connues et pour lesquelles la littérature abonde (entre autres : Pittioni 1939b, Moczar 1953, Leclercq 1961).

* Il existe pourtant certaines espèces de bourdons nettement oligolectiques (*Megabombus consobrinus* (Dahlbom), 1832 et *Megabombus gerstaeckeri* (Morawitz), 1881 associés à diverses espèces d'*Aconitum* et *Pyrobombus brodmannicus* (Vogt), 1909 associé à *Cerintho glabra* (Mill) mais celles-ci sont des exceptions et sont des espèces montagnardes assez rares.

Voici donc un petit tableau, établi d'après mes observations de 1978 et 1979 qui présente succinctement les familles de plantes dont les fleurs sont visitées par *lucorum* et *terrestris* :

	<i>B. terrestris</i>	<i>B. lucorum</i>
<i>Alliaceae</i>	X	
<i>Apiaceae</i>		X
<i>Asteraceae</i>	X	X
<i>Borraginaceae</i>	X	
<i>Campanulaceae</i>		X
<i>Dipsacaceae</i>	X	X
<i>Ericaceae</i>	X	X
<i>Fabaceae</i>	X	X
<i>Globulariaceae</i>		X
<i>Hypericaceae</i>		X
<i>Lamiaceae</i>	X	
<i>Oenotheraceae</i>		X
<i>Oleaceae</i>		X
<i>Papaveraceae</i>	X	X
<i>Ranunculaceae</i>	X	X
<i>Rosaceae</i>	X	X
<i>Salicaceae</i>		X
<i>Valerianaceae</i>		X

Il est à souligner que lorsqu'ils butinent des fleurs à corolle longue, *terrestris* et *lucorum* percent souvent cette dernière pour accéder plus directement aux nectaires, ils font alors des visites non pollinisantes.

III.3.2. *B. magnus* Vogt, 1911 et *B. lucocryptarum* Ball, 1914

La répartition en Belgique de ces deux espèces est très nettement centrée sur les zones de landes à *Ericaceae lucocryptarum* occupant ce milieu au centre et à l'est de la Campine ainsi que dans les Hautes-Fagnes, *magnus* lui ne

s'y trouvant habituellement qu'à l'ouest de la Campine. Les autres stations de ces deux espèces en Belgique ne semblent concerner que des individus isolés. Nous pourrions les appeler "éricophile-sténotopique". Il se rapprochent en cela du *Pyrobombus jonellus* (Kirby), 1802 qui se rencontre dans les mêmes biotopes (Reinig, 1976).

Leurs plantes butinées reflètent cette préférence écologique comme le montre ce tableau, établi d'après mes propres observations :

	<i>B. lucocryptarum</i>	<i>B. magnus</i>
<i>Ericaceae</i>		
<i>Rhododendron ponticum</i> L.		21
<i>Erica tetralix</i> L.		12
<i>Calluna vulgaris</i> L.	11	
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	68	
<i>Salicaceae</i>		
<i>Salix</i> sp.	13	1
<i>Fabaceae</i>		
<i>Lotus uliginosus</i>	1	
<i>Scrophulariaceae</i>		
<i>Digitalis purpurea</i> L.	3	
<i>Oenotheraceae</i>		
<i>Chamaenerion angustifolium</i> L.	18	
<i>Rosaceae</i>		
<i>Rubus fruticosus</i> L. s. l.	2	

Elles semblent apprécier particulièrement les fleurs d'*Ericaceae*, plantes qui sont souvent dominantes dans leur

milieu. Il est malheureusement difficile de savoir si c'est le régime alimentaire qui a motivé la préférence de *magnus* et *lucocryptarum* pour les landes à *Ericaceae* ou bien si tout simplement, inféodés à ces biotopes, ils y choisissent la source de nourriture la plus importante. Je pencherais plutôt pour cette dernière hypothèse étant donné le polyphagisme habituel des bourdons, mais cela reste à vérifier.

Les deux espèces ne semblent pas souvent percer les corolles de fleurs pour accéder à leurs nectaires, il est vrai que leurs plantes habituelles n'ont pas de long tube corollaire ce qui rend ce comportement superflu.

Très abondants dans les biotopes qu'ils occupent, *B. magnus* Vogt et *B. lucocryptarum* Ball sont probablement les principaux pollinisateurs des myrtilliers (*Vaccinium myrtillus* L.), et sans doute aussi des airelles (*Vaccinium vitis-idaea* L.) et des canneberges (*Vaccinium oxycoccos* L.). Il faut donc les considérer comme étroitement associés à la production en fruit de ces plantes et, en tant que tels, ils méritent l'attention des agronomes.

III.4. Discussion

Les caractéristiques de la répartition géographique des *Bombus* s.str., de leur phénologie et de leur écologie permettent de se faire une idée de l'histoire des différentes espèces dans la région ouest-paléarctique.

III.4.1. Cas de *Bombus terrestris* auct.

Le cas de cette espèce est le plus facile à cerner. Sa dispersion est centrée sur la région méditerranéenne où un grand nombre de sous-espèces se sont différenciées.

Figure 1. Principaux refuges de faune tertiaire durant les glaciations (d'après Reinig, 1937 : 50)

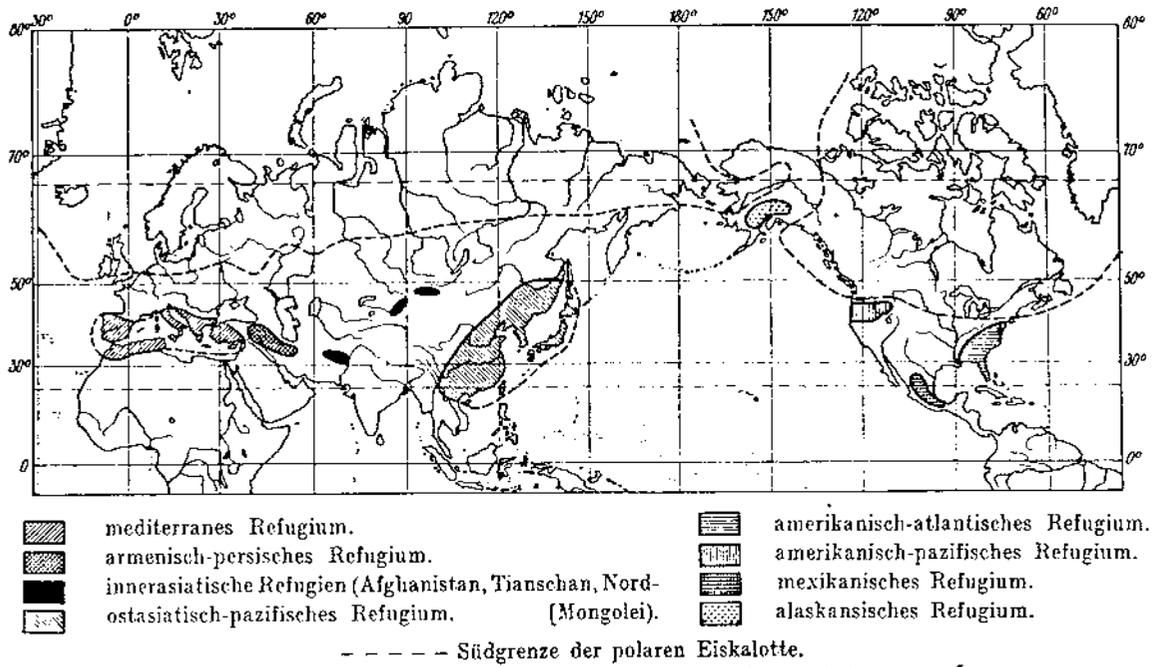


Fig. 13. Eiszeitliche Refugien der diluvialen Waldflora und -fauna.

Figure 2. Principales directions d'expansion de la faune et de la flore postglaciaire dans la région holarctique (d'après Reinig, 1937 : 109)

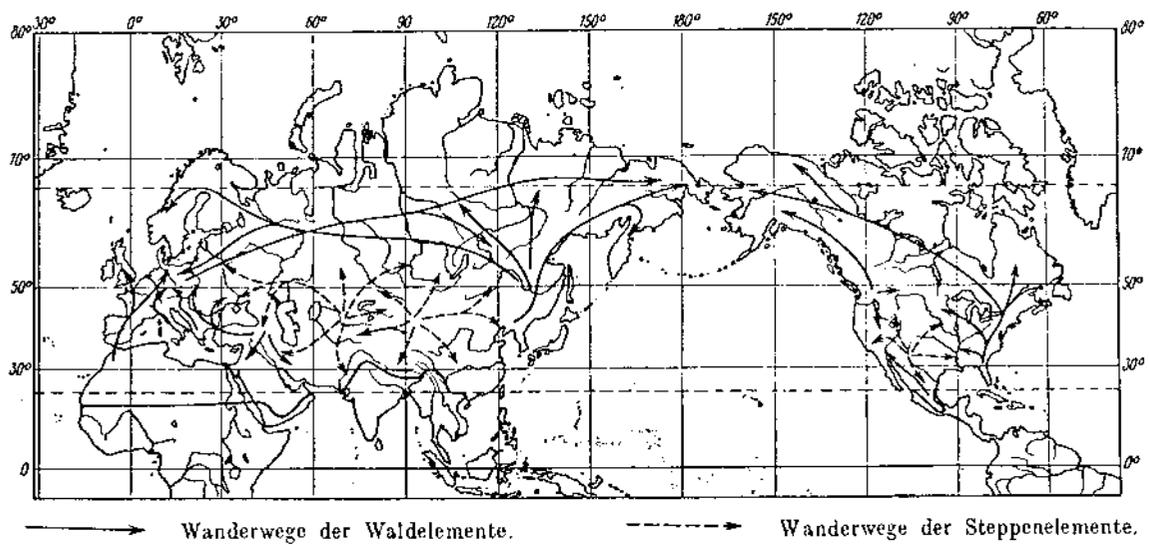


Fig. 19. Postglaziale Faunen- und Florenausbretung in der Holarktiks.

L'espèce n'existant pas au-delà des steppes de l'Asie centrale, où elle semble très peu variable, il est très net que toutes les populations ouest-paléarctique se sont redistribuées après les glaciations en provenance du *refuge méditerranéen de faune tertiaire* (voir figs. 1 et 2) constituant une illustration parfaite de la *théorie de l'élimination* (Reinig, 1937, 1938), parfois appelée *Règle de Reinig* " hypothèse selon laquelle il y aurait eu concentration de populations dans de petits refuges lors des périodes glaciaires. Il en serait résulté une concentration d'allèles, lesquels se seraient perdus au fur et à mesure de l'éloignement du centre de dispersion lors de la redistribution ultérieure" (Misonne, 1959).

Comme le montre la fig. 1 , le refuge méditerranéen était lui-même subdivisé en refuges plus petits. Les différentes sous-espèces de *terrestris* témoignent de l'existence des refuges suivants : le *refuge ibérique* (centre de dispersion de la ssp. *ferrugineus* Schmiedeknecht et sans doute aussi des ssp. *terrestris* auct. souvent ferrugineuse elle aussi, et *audax* (Harris) qui en est proche), le *refuge italique* (centre de dispersion de la ssp. *calabrus* Krüger), le *refuge maghrébin* (ssp. *africanus* Krüger) probablement lié au refuge italique, les ssp. *calabrus* et *africanus* étant très proches. Les *refuges corse* et *sarde* , isolés depuis très longtemps sont marqués respectivement par les ssp. *xanthopus* Kriechbaumer et *sassaricus* Tournier, très particulières qui ont gardé leur distribution insulaire. Je ne connais pas le centre de dispersion de la ssp. *uralicola* Krüger (peut-être le *refuge arménio-perse*) mais les populations de cette région doivent encore bénéficier d'études plus détaillées.

De ce caractère méditerranéen, *B. terrestris* a gardé une préférence pour les terrains découverts et une

phénologie très souple et étalée dans le temps sur une longue saison de végétation. Sa grande plasticité écologique lui a permis de s'étendre loin vers le Nord et vers l'Est à partir de son centre de distribution.

III.4.2. Cas de *Bombus lucorum* (L.), 1761

Le cas de cette espèce est déjà plus complexe, sa reconquête de l'Europe après les glaciations s'étant faite très certainement à partir de deux grands centres de dispersion :

- Le refuge méditerranéen, d'où proviennent les ssp. *latofasciatus* Vogt (à partir du refuge ibérique), la ssp. *terrestriformis* Vogt (à partir des refuges balkano-anatolien et arménio-perse), les ssp. *renardi* Radoszkowski et *aritzoensis* Krüger de la Corse et de la Sardaigne sont restées confinées à leur refuge comme *B. terrestris xanthopus* et *B. terrestris sassaricus*.
- Le refuge Est-asiatique où les glaciations furent beaucoup moins importantes qu'en Europe, il a servi de centre de dispersion à la ssp. *lucorum* (L.) qui a envahi toute l'Europe Centrale et du Nord peut-être à la faveur d'une meilleure adaptation au climat continental que les ssp. *latofasciatus* et *terrestriformis* dont l'extension vers le Nord a été réduite.

III.4.3. Cas de *Bombus magnus* Vogt, 1911 et de *B. lucocryptarum* Ball, 1914

Il est difficile de considérer séparément le cas de ces deux espèces, en effet, elles sont taxonomiquement très proches, leur distribution semble complémentaire et elles occupent des biotopes semblables. Elles forment un couple d'espèce à distribution parapatrique, c'est-à-dire dont les distributions largement distinctes se chevauchent partiel-

Figure 3. Distribution et variabilité de *Pyrobombus hypnorum* (L.), 1758 (d'après Reinig, 1939 : 183)

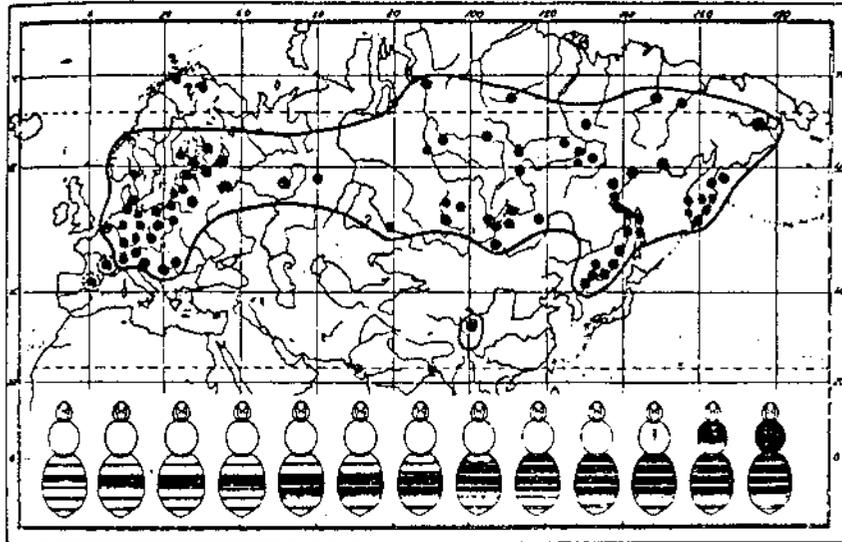


Abb. 8. Verbreitungsgebiet und Variabilität von *Bombus (Pterobombus) hypnorum* L.

Figure 4. Distribution de *Megabombus ruderatus* (Fabricius), 1775 et de *Megabombus argillaceus* (Scopoli), 1763 dans la région ouest-paléarctique (d'après Reinig, 1939 : 192 et Skorikov, 1931 : 183)



Abb. 14. Areale von *Bombus ruderatus ruderatus* Fabr. und *B. r. argillaceus* Scop.¹⁰

¹⁰ Gezeichnet unter Zugrundelegung einer Karte von SKORIKOV (1931).

lement le long de leur zone de contact.

Bombus magnus Vogt n'est réellement abondant que dans les Monts Cantabriques, le Sud du Massif Central, le Finistère, les îles Britanniques, le Nord-Ouest de la Belgique, les Pays-Bas, et les côtes de l'Ouest de la Norvège. Les stations les plus à l'Est de cette espèce concernent le plus souvent des populations très isolées et pauvres en effectifs (Carélie soviétique : 2 ♀♀ , Biawieczka : 6 ♀♀, Bohême : 3 ♀♀, Savoie : 2 ♀♀, Macédoine : 1 ♀). Ajoutons que la population des îles Britanniques manifeste déjà suffisamment de différences taxonomiques pour être rangée dans une sous-espèce distincte (ssp. *magnus* Vogt) de la sous-espèce continentale (ssp. *flavo-scutellaris* Trautmann), de même que les populations des Monts Cantabriques, des Pyrénées et du Massif Central (ssp. *luteostriatus* Krüger).

Bombus lucocryptarum Ball, lui, n'existe pas dans les îles Britanniques, les Monts Cantabriques et les Pyrénées. En Belgique, il est plus rare au Nord-Ouest, là où *magnus* est fréquent. Sa sous-espèce nominale est par contre abondante dans les biotopes à *Ericaceae* au Nord et à l'Est de la Belgique, en Allemagne, dans le Massif Central, les Alpes et en Pologne, suivant une répartition en gros analogue à celle de *Pyrobombus hypnorum* (L.), 1758 (fig. 3) mais moins étendue vers le Sud, n'atteignant pas les Pyrénées et les Balkans. Comme cette dernière espèce, la ssp. *lucocryptarum* Ball s'est sans doute dispersée à partir du refuge Est-asiatique. Une sous-espèce distincte *reinigianus* Rasmont, également abondante, occupe les Balkans et l'Ouest de l'Anatolie, elle s'est donc probablement dispersée à partir du refuge balkano-anatolien. Les ssp. *lucocryptarum* Ball et *reinigianus* Rasmont ont une vaste "Bastardierungzone" qui va du Sud de l'Autriche au Sud du Massif Central en passant par le flanc italien des Alpes.

Les populations claires *reinigianus* ont donc suivi vers l'Ouest un chemin analogue à celui de *Megabombus argillaceus* (Scopoli), 1763 lors de la déglaciation (fig.4). Dans la région transcaucasienne, un groupe de trois sous-espèces, *armeniensis* Rasmont, *caucasiensis* Rasmont et *iranicus* Krüger, étroitement apparentées et aussi assez proches de *reinigianus*, s'est dispersé à partir du refuge armenio-perse. La souche unique existant sans doute à l'origine dans ce refuge s'est rapidement subspéciée en raison des exigences écologiques plutôt montagnardes de *lucocryptarum* qui ont entraîné le refoulement de l'espèce en altitude dans les trois grands massifs du Caucase, de l'Arménie et de l'Elburz, isolés entre eux par de vastes zones à climat chaud, infranchissables pour cet insecte. Cette subspéciation a été plus marquée que chez *lucorum* dans la même situation, du fait sans doute du caractère nettement plus sténotopique de *lucocryptarum* menant plus rapidement à un fractionnement géographique des zones écologiquement favorables à cette espèce.

Les cas de couples d'espèces tels que celui de *magnus* et *lucocryptarum* ont déjà été décrits chez plusieurs groupes d'animaux. La répartition de *magnus* peut être appelée *armoricaine* et celle de *lucocryptarum* *hercynienne* (Jeannel, 1942), bien que le terme de "répartition hercynienne " me paraisse moins parlant que celui de "répartition euro-sibérienne". "(...) des couples d'espèces, l'une hercynienne, l'autre armoricaine ont été ainsi définis dans le genre *Choleva*. *Ch.glauca* Britt. s'oppose au *Ch. bicolor* Jeann., *Ch.Fagniezi* Jeann. au *Ch. Sturmi* *Ch. Bris.*, *Ch. paskoviensis* Reitt. au *Ch. spadicea* St. Dans chaque couple, la première espèce est armoricaine, la seconde hercynienne.

Le fait que ces espèces armoricaines occupent régulièrement le sud de la Grande-Bretagne, mais non l'Irlande

Figure 5. Distribution de type armoricain à large dispersion dans le Nord de *Nebria salina* Fairm. (Coleoptera, Nebriidae) (d'après Sainte-Claire Deville in Jeannel, 1942 : 452)

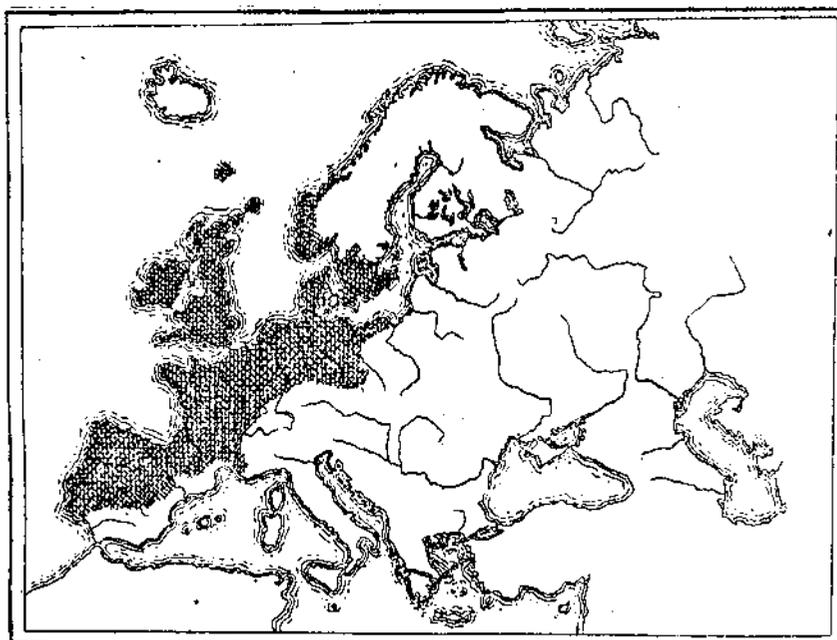
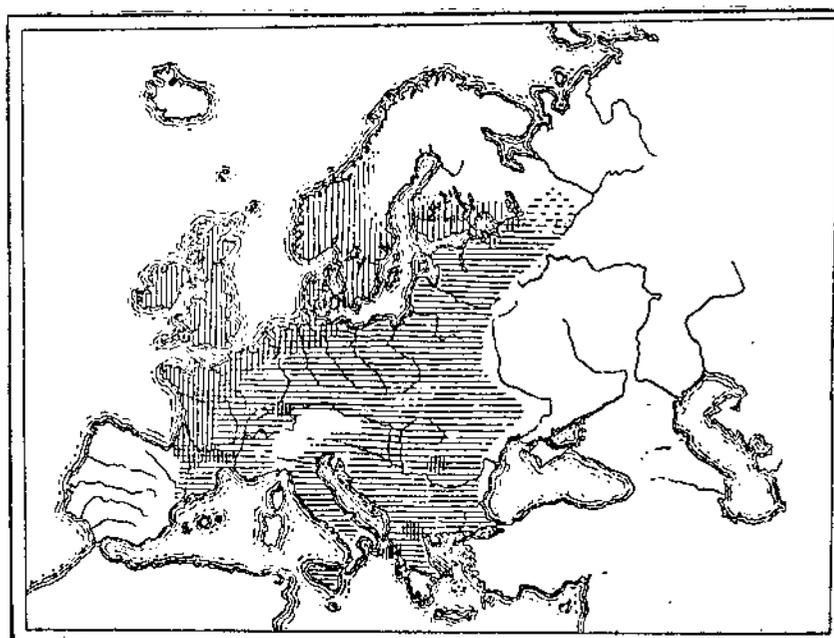


Figure 6. Distribution de deux *Choleva* (Coleoptera, Leptodiridae), formant un couple d'espèces : *Ch. angustata* F., type armoricain (traits verticaux) et *Ch. cisteloides* Fröl., type hercynien (traits horizontaux) (d'après Jeannel, 1942 :451)



que, d'autre part, elles sont représentées par des colonies reliques dans l'Europe centrale, indique bien qu'elles sont les restes d'espèces anciennes que les hercyniennes ont refoulées vers l'ouest" (Jeannel, 1942:452). *B. magnus*, lui existe aussi en Irlande et en Ecosse ce que Jeannel appelle une distribution de "type armoricain à large dispersion dans le nord" (voir figs. 5 et 6) La description de la distribution armoricaine correspond donc bien à celle de *B. magnus*.

Pour *lucocryptarum*, le cas est plus complexe car cette espèce s'est très nettement redistribuée à partir de trois centres de dispersion (refuges est-asiatique, balkano-anatolien et armenio-perse) ce qui la fait diverger du modèle de distribution hercynienne de Jeannel. Toutefois, si nous oublions les autres sous-espèces, la distribution de la ssp. *lucocryptarum* correspond parfaitement à ce modèle.

Bombus magnus Vogt et *B. lucocryptarum* Ball sont d'introduction plus récente que *B. terrestris* auct. et *B. lucorum* (L.) comme le montre leur absence des îles de Corse et de Sardaigne, isolées du continent depuis longtemps (dès avant le pleistocène d'après Jeannel, 1942).

Il est maintenant nécessaire de se demander quel est l'avantage écologique qui a permis à *lucocryptarum* de sortir vainqueur de sa compétition avec *magnus* et de repousser cette dernière de l'Est de l'Europe jusqu'à son aire actuelle. Je pense qu'il faut chercher cet avantage dans la phénologie très précoce de *lucocryptarum*. La sortie très hâtive de cette espèce au printemps lui permet d'occuper tous les sites de nidification bien avant la sortie des premières reines de *magnus*, celles-ci devant alors se contenter des sites restants, de moindre qualité. S'il y en a encore ! car dans certaines stations, la quantité de sites de nidification disponibles constitue un facteur limitant des populations de bourdons. La précocité est donc un avantage déter-

minant qui peut expliquer la régression de *magnus* devant la concurrence drastique de *lucocryptarum*.

Dans certains cas pourtant, la précocité est un facteur de risque, notamment dans les régions où le climat printannier est changeant et connaît de nombreuses gelées tardives. Dans ce type de station, une sortie précoce, au premier beau temps, expose au danger grave, pour des individus affaiblis par un long sommeil hivernal, de subir un retour du mauvais temps ou du gel durant de longues périodes. Nous reconnaissons bien là le printemps timide des climats instables de type atlantique. Ce type de climat est aussi caractérisé par la faiblesse de la couche de neige hivernale ce qui expose au gel les reines en hibernation dans le sol à faible profondeur, et rend leur survie beaucoup plus aléatoire.

Dans ces régions, le fait d'être tardif et de produire un grand nombre de reines qui compense la forte mortalité hivernale, procurent un avantage sélectif au *Bombus magnus* Vogt qui lui permettent de s'y maintenir en populations importantes. Dès que nous nous éloignons des côtes atlantiques, l'influence continentale se fait sentir, la couche de neige hivernale protectrice augmente assurant un fort taux de survie des reines en hibernation et le printemps devient plus tranché, ce qui permet au *Bombus lucocryptarum* Ball, de sortir aux premiers beaux jours sans risquer de coup de froid tardif.

Le caractère complémentaire des aires de répartition de *B.magnus* et de *B.lucocryptarum* reflèterait donc leur adaptation respective aux climats atlantiques et continentaux.

Résumé et conclusions

Bombus magnus Vogt existait probablement jadis dans une grande partie de l'Europe, il a été repoussé vers l'Ouest sous l'influence de la concurrence drastique de *B. lucocryptarum lucocryptarum* Ball qui occupe les mêmes biotopes mais est mieux adapté aux climats continentaux. Il n'a pu se maintenir en effectifs importants que dans les régions à climat à forte influence atlantique. L'isolement des populations britanniques a été suffisamment long pour qu'elles aient divergé morphologiquement et constitué une sous-espèce *magnus* Vogt distincte de la ssp. continentale *flavoscutellaris* Trautmann. Il en est sans doute de même avec les populations des Monts Cantabriques, des Pyrénées et du Massif Central d'origine ibérique (ssp. *luteostriatus* Krüger).

Bombus lucocryptarum Ball s'est redispersé en Europe après les glaciations à partir de trois grands refuges. La ssp. *lucocryptarum* Ball, provenant du refuge est-asiatique, bien adaptée au climat continental, a envahi toute l'Europe Centrale et du Nord sans atteindre les Pyrénées, repoussant *B. magnus* vers l'Ouest et s'hybridant avec la ssp. balkanique *reinigianus* Rasmont le long d'une ligne allant du Massif Central au Sud de l'Autriche.

La ssp. *reinigianus* Rasmont, isolée par les glaciations dans les Balkans et l'Ouest de l'Anatolie, s'est redispersée à la fin de celles-ci, son extension vers le Nord a été rapidement limitée par la concurrence de la ssp. *lucocryptarum* Ball. Vers l'Ouest, elle s'est étendue jusqu'au Massif Central le long d'une bande passant par le Sud de l'Autriche et le Nord de l'Italie, s'hybridant avec la ssp. *lucocryptarum* Ball.

Les sous-espèces *armeniensis* Rasmont, *caucasiensis* Rasmont

et *iranicus* Krüger se sont dispersées à partir du refuge armeno-perse et se sont individualisées suite à leur refoulement dans les zones d'altitude de l'Arménie, du Caucase et du Nord de l'Iran.

Dans leurs zones de contact, chacune de ces deux espèces a le plus grand avantage à acquérir des exigences écologiques de plus en plus divergentes et ainsi maximaliser leur effectif dans une même station. Les hybrides éventuels ont des exigences écologiques intermédiaires et donc, une moins bonne adaptation à chacun des modes de vie parentaux ; en raison de leur phénologie décalée, ils ont aussi moins de chance de rencontrer un partenaire et de s'accoupler ; ils sont donc désadaptés et constituent de ce fait un groupe d'individus sans avenir et concurrençant inutilement chacune des populations-parent . L'apparition chez ces dernières de mécanismes d'isolement sexuel interspécifiques est donc un avantage sélectif. Elles sont de ce fait engagées irrémédiablement dans la voie de la différenciation. Nous ne savons pas encore si de tels mécanismes existent déjà entre *Bombus magnus* Vogt et *Bombus lucocryptarum* Ball mais les données écologiques et zoogéographiques réunies ici abondent dans ce sens et tendent à confirmer le statut spécifique de chacune de ces deux espèces.

III. 5. Perspectives

Dès ce printemps 1981, le Dr. R. de Jonghe s'est attaché, avec ma modeste contribution à l'étude de la biologie des *Bombus* s.str. de Belgique. Grâce au fait qu'il habite Westerlo en Campine, où l'on trouve donc ensemble les quatre espèces et grâce surtout à la mise au point de techniques d'élevage sûr et en conditions contrôlées,

l'établissement et le développement des colonies de ces espèces ont pu être soigneusement observés. Des femelles des trois espèces critiques *lucorum* (L.), *magnus* Vogt et *lucocryptarum* Ball, obtenues en grand nombre ont été fécondées en croisement par les mâles de chacune des espèces. Outre que ces expériences constituent la première tentative d'étude de l'hybridation interspécifique chez les *Bombinae*, elles devraient permettre de connaître avec précision le degré de spéciation atteint par chacune des espèces par rapport aux autres et ainsi, d'aborder l'étude des mécanismes d'isolation interspécifique chez les *Bombus* s.str. Elles amélioreront aussi la connaissance des techniques d'élevage en masse de ces espèces si importantes pour la pollinisation des plantes cultivées et qui sont très intéressantes par leur précocité, leur tolérance vis-à-vis des mauvaises conditions climatiques et le fort effectif de leurs colonies.

La fécondation des arbres fruitiers étant souvent déficiente dans nos régions du fait du printemps maussade gênant le travail des abeilles, le développement d'élevage massif de bourdons bien adaptés à nos conditions climatiques défavorables ne peut manquer d'intéresser l'agronome. Peut-être un jour, grâce à de telles recherches, l'une ou l'autre espèce de *Bombus* s.str. sera domestiquée et deviendra ainsi familière aux horticulteurs et fructiculteurs de notre pays.

IV. RELATIONS MORPHOMETRIQUES ENTRE LES ESPECES DU GENRE
BOMBUS LATREILLE S.STR. EN BELGIQUE

Après avoir fait mes premières observations sur la R.L. (voir I. et IV.2.) des *Bombus lucorum* sensu lato qui m'avaient conduit à la conviction de l'existence de *B. lucocryptarum* Ball en plus des *Bombus lucorum* sensu stricto et *B. magnus* Vogt déjà connus, je reçus une publication de Pekkarinen (1979) contestant le statut de cette dernière espèce. Pekkarinen (1979) estime que les relations morphométriques qui lient *B. magnus* Vogt à *B. lucorum* (L.) peuvent s'expliquer par l'allométrie entre les caractères étudiés et la taille et donc, que la base génétique de variation est la même. Pour toutes ces raisons, il n'hésite pas à considérer ces deux taxons comme conspécifiques.

Impressionné par cette affirmation, je me suis résolu à étudier les relations morphométriques entre les quatre espèces que je croyais reconnaître en Belgique.

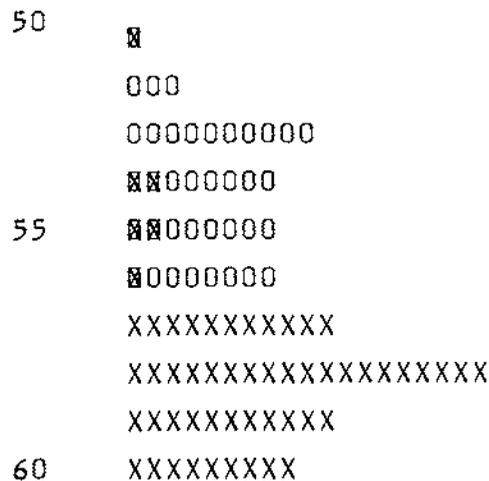
J'ai tout d'abord cherché un critère simple, corrélé fortement avec la taille des individus, de façon à pouvoir détecter les allométries existant entre celle-ci et chacune des mesures étudiées (voir IV.4.3.). En effet, les critères de taille habituellement utilisés chez les vertébrés sont inutilisables chez les bourdons et chez les insectes en général. La longueur totale, par exemple, est conditionnée chez les insectes par la position de l'abdomen "télescopique" au moment de la mesure. Dans le cas particulier des bourdons, le poids est aussi difficilement mesurable du fait de leurs chargements en nectar (jusqu'à 100 % du poids propre de l'insecte) et en pollen (jusqu'à 50 % de son poids). Certains auteurs ont utilisés comme critère de taille la R.L. (distance entre l'extrémité de la cellule radiale et la base du

Figure 7. Histogrammes de la R.L. de *Bombus lucocryptarum reinigianus* Rasmont, 1981b et *Bombus lucorum terrestriformis* Vogt, 1911, récoltés par le Dr. W.F. Reinig en Anatolie.

La R.L. est ici exprimée dans l'unité du micromètre utilisé lors de la mesure (1 unité = 0,082 mm).

O = 1 ♀ de *Bombus lucocryptarum reinigianus* Rasmont, 1981b

X = 1 ♀ *Bombus lucorum terrestriformis* Vogt, 1911



Chez *reinigianus*, R.L. moyenne \pm erreur standard = 53,69 \pm 1,13 unités, ce qui nous donne en mm : 4,40 \pm 0,093 (effectif : 32 individus).

Chez *terrestriformis*, R.L. moyenne \pm erreur standard = 57,70 \pm 1,71 ce qui nous donne en mm : 4,73 \pm 0,140 (effectif : 63 individus).

transector, Løken, 1973) ou la Ra (longueur de la cellule radiale, Pekkarinen, 1979) qui est presque semblable. Malheureusement, ce caractère est spécifique chez les s.str., sa distribution étant différente chez chaque espèce (fig.7). C'est donc introduire un risque de biais dès le départ que d'utiliser cette mesure comme critère de taille.

Aussi, j'ai préféré étudier l'ensemble de la nervation alaire en plus de quelques autres caractères de mensuration du metabasitarsus et du nombre de ponctuations du champ ocellaire. J'ai de plus examiné un type de caractère jamais examiné jusqu'ici chez ces insectes : l'opacité de l'aile. Au moyen de l'analyse factorielle, j'ai essayé de dégager un critère de taille unique, le moins spécifique possible et qui soit une combinaison linéaire de l'ensemble des mesures (voir IV.3.).

J'ai ensuite examiné la variation de quelques-unes des variables étudiées en fonction du critère de taille trouvé ou en fonction des variables qui lui sont étroitement corrélées (IV.4.). J'ai ainsi pu détecter les relations simples entre la taille et les variables et de ce fait les allométries.

IV. 1. Choix des individus étudiés, structure de l'échantillonnage

Les mesures ont été faites sur 85 spécimens :

21 ♀♀ de *Bombus lucocryptarum lucocryptarum* Ball (numéros 1001 à 1021) de 3 localités différentes, 20 ♀♀ proviennent des Hautes-Fagnes et 1 ♀ de la Campine (lectotype de l'espèce).

20 ♀♀ de *Bombus magnus flavoscutellaris* G.&W. Trautmann (numéros 2004 à 2023) de 5 localités différentes, 19 ♀♀ proviennent de Campine (dont 9 du même nid) et 1 ♀ du Brabant.

21 ♀♀ de *Bombus lucorum* (L.) (numéros 3001 à 3021) de 7 localités différentes, 2 ♀♀ des Hautes-Fagnes, 15 ♀♀ de

Campine, 2 ♀♀ du Brabant et 2 ♀♀ de Flandre occidentale.

20 ♀♀ de *Bombus terrestris* auct. (numéros 4001 à 4020) de 13 localités différentes réparties dans l'ensemble du pays.

3 ♀♀ de *Bombus magnus magnus* Vogt (numéros 5001 à 5003) d'Imverness, (Scotland (leg. Dr. W.F. Reinig)).

En raison du grand nombre de mesures exécutées sur chaque spécimen, il n'a pas été possible d'en étudier un plus grand nombre dans le cadre du présent travail.

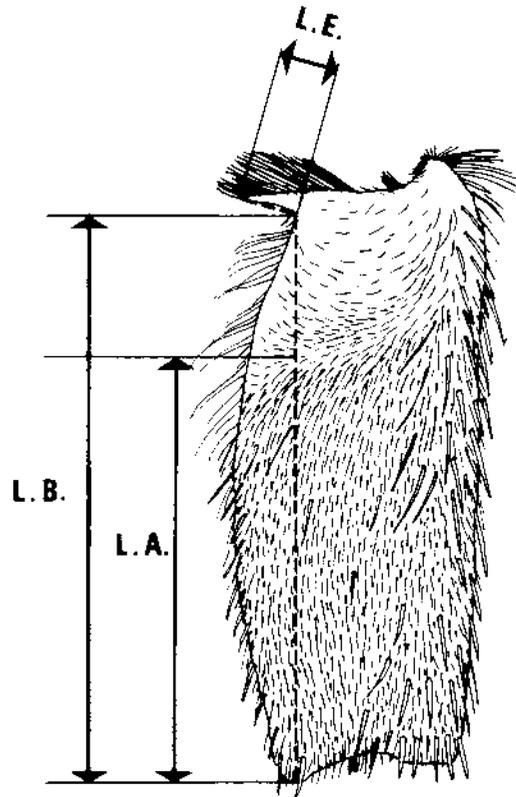
Il est naturellement impossible de donner des conclusions à propos de trois spécimens d'Ecosse, les conditions de milieu étant trop différentes et le nombre d'individus beaucoup trop faible pour pouvoir les comparer avec les autres taxons.

Chez les quatre autres groupes, on remarque l'hétérogénéité géographique de l'échantillonnage. Du fait de la répartition différente de chaque espèce, il était difficile de réunir un nombre suffisant d'exemplaires provenant de localités communes aux quatre espèces. Il va de soi que cela serait bien préférable car si des hybridations étaient possibles, elles ne pourraient naturellement se produire que dans de telles zones de recouvrement des aires de répartition, c'est donc dans ces régions qu'il faudrait porter toute l'attention.

Hélas, au moment de commencer cette étude morphométrique, les distributions respectives des quatre espèces m'étaient encore largement inconnues.

Lorsque l'ensemble de l'énorme effectif de *Bombus* s.str. contenu dans les collections belges aura été déterminé et cartographié, cet échantillonnage pourra être plus

Figure 8. Mesures effectuées sur le metabasitarsus droit.



soigneusement complété afin d'améliorer la fiabilité des conclusions.

IV. 2. Récolte des données

De manière à éviter toute influence des phénomènes d'asymétrie, toutes les mesures ont été effectuées sur le côté droit des animaux.

IV.2.1. Mesure des caractères du basitarsus et du nombre de microponctuations du champ ocellaire

Les microponctuations du champ ocellaire (M.P) ont été tout simplement comptées grâce à une loupe binoculaire *Wild M 5* à un grossissement de 50 x, c'est la seule variable discrète étudiée ici.

La longueur du metabasitarsus (L.B.) et la longueur de l'aire couverte de poils plumeux (L.A.)(fig.8) sont mesurées grâce à la même loupe binoculaire équipée d'un micromètre oculaire, à un grossissement de 25 x avec une précision de $\pm 0,02$ mm (soit au maximum 1 % d'erreur).

La longueur de l'auricule (L.E.) a été mesurée grâce au même appareil à un grossissement de 50 x avec une précision de $\pm 0,01$ mm (soit au maximum 3 % d'erreur)(fig.8).

IV.2.2. Mesure des caractères alaires à l'analyseur d'images

Les mesures d'opacité de l'aile et des caractères de nervation ont été effectuées au moyen d'un analyseur d'images *Imango Quantimet 720 System 23 (Cambridge Instrument)*. C'est grâce à Mme le Dr. S. Gaspard, du Service de l'Analyseur d'Images de la Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat, qui m'a permis d'utiliser cet appareil, à M. l'ir. P. Hecq, qui m'a aidé à l'utiliser et à élaborer le logiciel nécessaire et

Figure 9. Mesures effectuées sur l'aile droite. Les coordonnées des points de nervation sont mesurées dans un système d'axes perpendiculaires. L'origine est située au point 12, la ligne point 12 - point 11 est considérée comme axe horizontal. En grisé : zones dont l'opacité moyenne est mesurée. A : portion de la marge apicale de l'aile (Op.A.), B : lère cellule discoidale (Op.D.), C : cellule radiale (Op.R.).

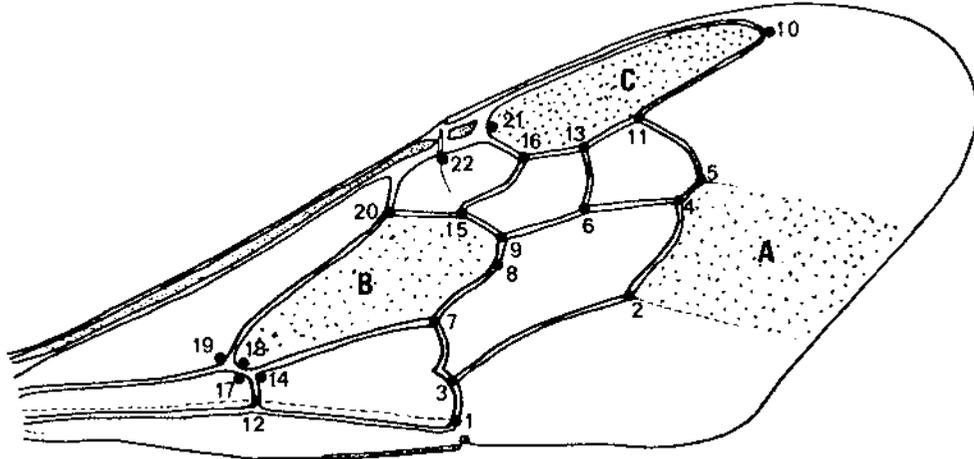
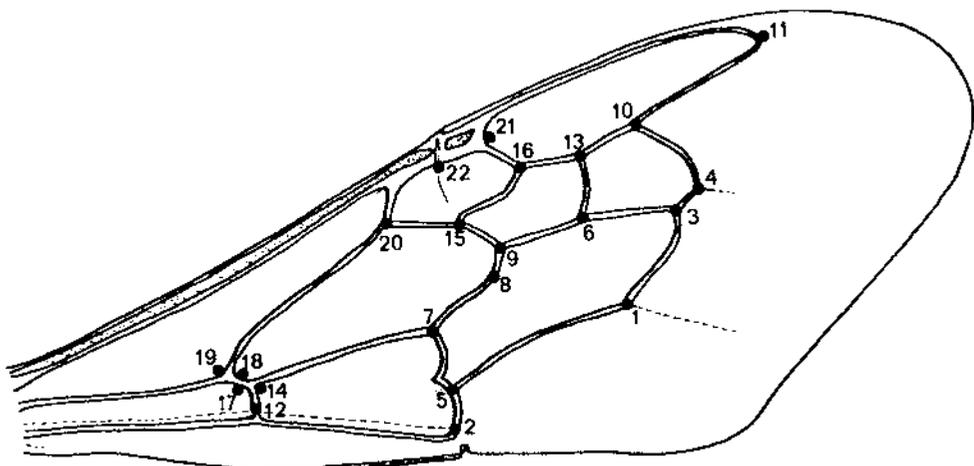


Figure 10. Exemple de numérotation désordonnée des points de nervation fournie par l'analyseur d'images.



enfin, grâce à M. P. Paulissen, que ces mesures ont pu être réalisées. Je les en remercie vivement.

- Préparation des échantillons :

L'aile droite de chaque spécimen est délicatement détachée et placée entre lame et lamelle microscopiques.

- Mesure des caractères de nervation :

Le processus général est inspiré de Plowright & Stephen (1973 : 736). Les coordonnées de 21 points sont mesurées dans un système d'axes perpendiculaires en considérant le point 12 comme origine et la ligne point 12 - point 11 comme axe horizontal (fig.9). Les coordonnées de chaque point le long de l'axe des x (horizontal) et de l'axe des y (vertical) forment chacune un caractère. Il y a donc ainsi 41 caractères de nervation ($2 \times 21 = 42$ - la coordonnée x 11 qui est forcément égale à 0).

L'aile est observée par transparence au moyen d'une caméra de télévision *Imango MP* munie d'un objectif *Canon FD SSC* de longueur focale de 55 mm et d'ouverture 55 : 1,2 dont le tirage est porté à 120 mm par l'ajoute de tubes-allonge de 65 mm, le grossissement obtenu est donc de 1,1 x.

Par rotation et translation, l'aile est ajustée de façon que le point 12 soit centré au point choisi comme origine du référentiel de l'écran de l'analyseur d'images de façon que le point 11 soit situé sur l'axe horizontal. Ce centrage ne doit pas être très précis car le programme BOMB (voir plus bas) permet l'ajustement fin du référentiel de l'individu au référentiel de mesure ce qui rattrape les erreurs accidentelles.

Les points dont il faut mesurer les coordonnées sont indiqués sur l'écran au moyen d'un crayon magnétique avec une

précision qu'on peut estimer à ± 31 m.

Le logiciel (mis au point par l'Ir. P. Hecq, voir annexe 1) permet ensuite le listage des coordonnées des points dans l'ordre dans lequel le balayage de l'écran les rencontre. Malheureusement, suivant la forme de la nervation, les points ne sont pas toujours balayés dans le même ordre (exemple fig.10). Il a de ce fait été nécessaire d'associer un numéro d'ordre à chaque paire de coordonnées.

- Mesure de l'opacité de l'aile :

A partir de la mesure de la *transmission* ($=T$, la transmission est le rapport de la lumière transmise à la lumière incidente), donnée par l'analyseur d'images (Xanthoulis, et al.1981), j'obtiens cette mesure que j'appellerai ici *opacité* ($Op.$) par $Op = 100 (1-T)$ et qui s'exprime donc ainsi en pourcents.

Cette mesure est liée par une fonction simple à la densité optique D.O :

$$\text{Si } D.O = \log \frac{1}{T} \text{ et } T = \frac{Op}{100} - 1$$

$$\text{alors } D.O = \log \frac{1}{1 - \frac{Op}{100}}$$

Une deuxième section du logiciel élaboré pour l'analyseur d'images (voir annexe 1) permet la mesure de l'opacité moyenne de trois zones : la première cellule discoïdale ($Op.D$), la cellule radiale ($Op.R.$) et l'apex de l'aile ($Op.A.$) (voir fig.9).

Cette mesure s'effectue en deux temps : 1° - on mesure l'opacité d'une portion de la lame microscopique à côté de l'aile (la région à mesurer est indiquée au moyen du crayon magnétique), 2° - on mesure l'opacité de chacune des trois régions précitées en y soustrayant la mesure de l'opacité

moyenne du verre obtenue grâce au 1^o (les régions à mesurer sont indiquées comme au 1^o).

IV.2.3. La préparation des données préalablement à leur analyse

Toutes les opérations qui suivent ont été faites au Centre de Calcul de l'Etat à Gembloux dont le Professeur P. Dagnelie m'a très aimablement autorisé l'accès. M. le Dr. C. Debouche a bien voulu me guider pour l'utilisation de l'ordinateur du Centre et pour les manipulations du logiciel et de l'outil statistique, M. P. Ramlot et M. J.L. Marchal ont aussi collaboré à ce travail. Je les en remercie vivement.

Avant toute possibilité d'analyse, il est nécessaire d'effectuer les opérations suivantes :

- encoder les données fournies par le binoculaire et par l'analyseur d'images.
- les ranger dans un fichier qui autorise les opérations de calcul.
- remettre les coordonnées dans un ordre défini de façon à pouvoir éliminer le numéro qui leur est associé et devient dès lors une redondance de l'information.
- corriger les erreurs accidentelles de mesure des coordonnées dues au décalage entre référentiel de mesure et référentiel de l'échantillon étudié.

Les données ont été encodées sur disquette puis transférées sur disque magnétique dans un fichier de type T.P.D. (Titre, Paramètre, Données) grâce au programme CTPD de la librairie de programme du Centre. Ce chargement s'est fait ligne par ligne, c'est-à-dire individu par individu. L'ordre des points d'intersection des nervures étant différent d'un spécimen à l'autre (en raison de la technique de mesure utilisée à l'analyseur d'images), chaque variable du fichier

T.P.D. contient en fait des caractères différents d'une ligne à l'autre. Avant de pouvoir commencer toute analyse, il est nécessaire que chaque variable du fichier T.P.D. ne contienne qu'une et une seule variable mesurée, de cette façon, une matrice de données sera constituée dont chaque ligne représentera un individu et chaque colonne une variable.

Avant transformation et mise en ordre, la matrice de données est constituée de 84 vecteurs-ligne, chacun de ces vecteurs est composé des positions suivantes : 1^o numéro de l'individu, 2^o numéro de la localité de capture, 3^o M.P., 4^o L.B., 5^o L.A., 6^o L.E., 7^o numéro d'un point, 8^o coordonnée en x de ce point, 9^o coordonnée en Y de ce point, 10^o numéro d'un autre point, 11^o coordonnée en x de ce point, 12^o coordonnée en y de ce point, 13^o etc..., 73^o Op.A., 74^o Op.D. et 75^o Op.R. Dans ce vecteur-ligne de 75 positions, 66 positions sont donc constituées par les triplets de coordonnées des points de nervation alaire (21 points + les coordonnées du point 12 origine qui sont nécessaires pour effectuer l'ajustement des référentiels). Lorsque ces points sont placés dans un ordre bien défini, on peut supprimer leur numéro, ramenant les vecteurs-ligne de 75 à 53 positions.

Pour exécuter toutes ces opérations, j'ai mis au point le programme BØMB (voir annexe 2). Voici ses fonctions :

- il lit la matrice des données brutes dans le fichier T.D.P. par blocs de 75 variables x 50 lignes.
- il reporte les opacités des positions 73, 74 et 75 de chaque vecteur-ligne aux positions 6,7 et 8.
- il range les coordonnées des 22 points de nervation dans l'ordre de leur numérotation devenue inutile.
- il ajuste par rotation et translation les coordonnées de chaque point de nervation de façon que le point 12 soit exactement situé en (0,0) et que le point 11 soit en (x,0).
- il s'arrête spontanément lorsqu'il rencontre une ligne de 31 000, qui indique la fin des données.

- il enregistre la matrice ordonnée (composée de vecteurs-ligne de 53 positions) dans le fichier T.P.D.
- il écrit les paramètres indiqués par les fiches pilotes (IADVAR, NØVAR2 et NIND) (voir annexe 3).
- il écrit les messages d'erreur MES VAR50 et MES DIS50 si MES VAR50 = 0, la sous-routine VAR50 s'exécute normalement si MES VAR50 = 1, la sous-routine VAR50 ne s'exécute pas, idem pour MES DIS50 (voir annexe 3).
- il écrit pour chaque spécimen : son numéro individuel, le vecteur-ligne initial qui le représente avant la mise en ordre (DESØ), le vecteur-ligne mis en ordre (BØM) (voir annexe 3).
- il écrit la matrice ordonnée par blocs de 50 vecteurs-ligne.

Fiches pilotes nécessaires :

1^o fiche, nom du fichier en 3 A 16

exemple : TRAS1.....PRAS1.....DRAS1.....

2^o fiche, IADVAR adresse dans le fichier T.P.D. de la 1^o variable de la matrice des données initiales, en 1 I 5.

exemple : 00001

3^o fiche, NØVAR : nombre négatif, nul ou positif destiné à localiser l'écriture des variables sur disque et à indiquer dans certains cas la ligne à partir de laquelle on veut poursuivre l'écriture des données.

Si NØVAR2 = 0 l'écriture des variables se fait à partir du début du fichier.

Si NØVAR2 = 0 écriture à partir des **

Si NØVAR2 > 0 écriture à partir de la variable NØVAR2.

NIND : longueur maximale présumée des variables
(30 000 non compris) + 50

Format de la fiche 2 I 5

Exemple : 0000000135(écriture à partir des **, longueur des variables = 85)

This page left blank

Sous-routines utilisées : FILE, SWØN, SETDT8, VAR50, DIS50, de la librairie de programme du Centre de Calcul.

IV.3. Recherche d'un critère de taille par analyse factorielle

IV.3.1. Choix de la méthode d'analyse

Par le chemin suivi ici, j'ai tenté de trouver un critère lié simplement à la taille et qui n'ait pas de corrélation avec le statut spécifique des spécimens utilisés.

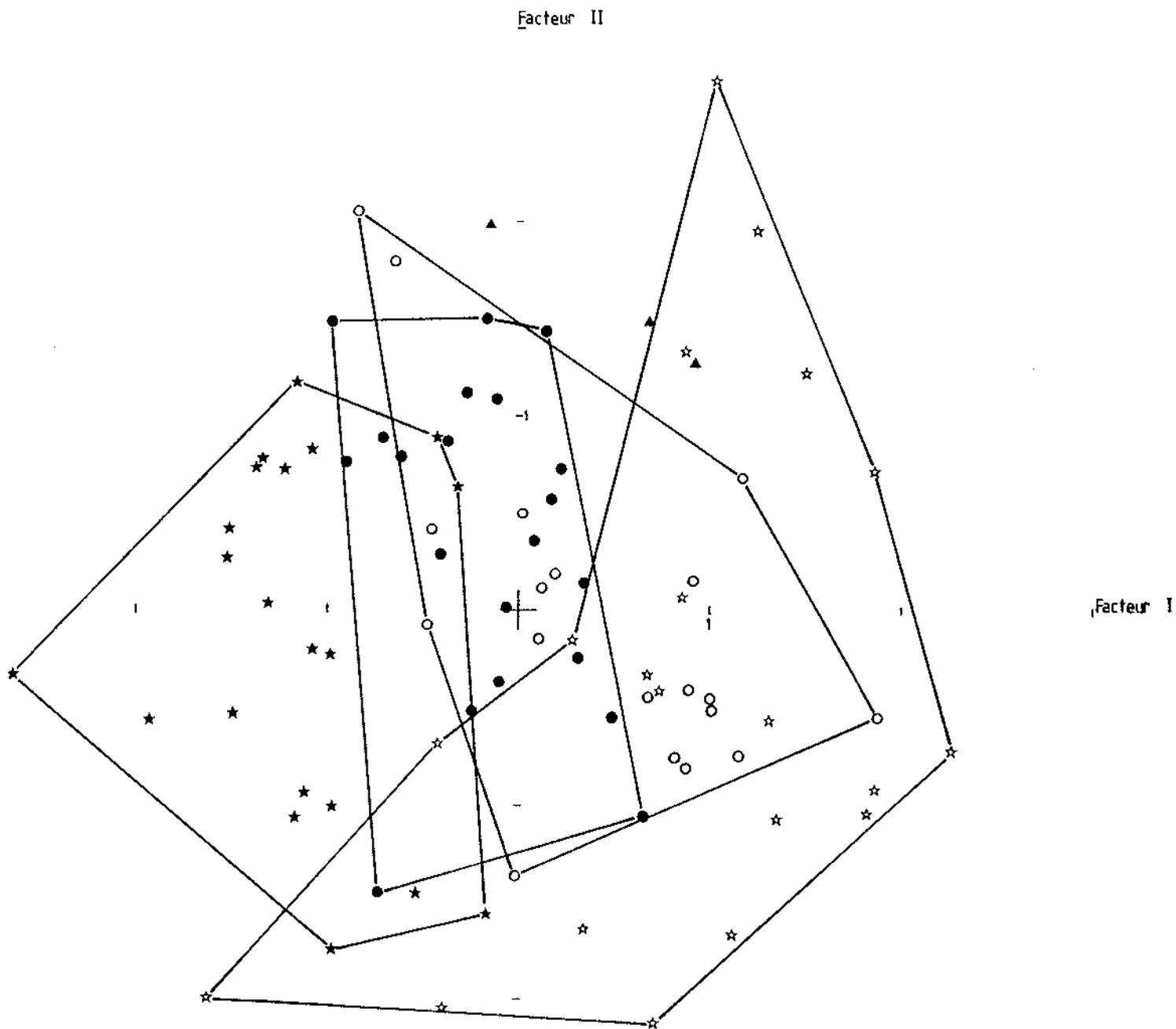
En raison de la multiplicité des caractères examinés (48 caractères), il est difficile par le seul jeu de méthodes simples de réduction de données tel que histogrammes ou diagrammes de dispersion à deux dimensions de se représenter la gamme de variation de chacune des variables.

J'ai donc choisi d'utiliser ici *l'analyse factorielle*. Cette méthode permet, à partir d'un ensemble A de p variables plus ou moins corrélées entre elles, de trouver un nouvel ensemble B de Q variables non corrélées et rangées en exprimant des variances décroissantes.

Si par exemple, un individu comporte 50 variables étudiées, il pourra être représenté par un point dans l'espace à 50 dimensions constitué par les variables, l'esprit humain imagine difficilement cela. L'analyse factorielle vise à remplacer le référentiel de cet espace par un système d'axes dont le premier est placé dans la direction de la variabilité maximale, le second est placé perpendiculairement au premier mais toujours en cherchant à recouvrir la variabilité maximale, le troisième axe est placé perpendiculairement aux deux premiers de nouveau en recherchant la variabilité maximale, etc... De cette façon, on condense l'essentiel de la variation dans les premières dimensions de l'espace des variables, ce qui permet à l'esprit humain de mieux la saisir.

Figure 11. Diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs I et II.

Légende: ☆ *Bombus terrestris terrestris* auct.; ● *Bombus lucorum lucorum* (L.); ○ *Bombus magnus flavoscutellaris* Trautmann; ▲ *Bombus magnus magnus* Vogt (non interprété); ★ *Bombus lucocryptarum lucocryptarum* Ball.



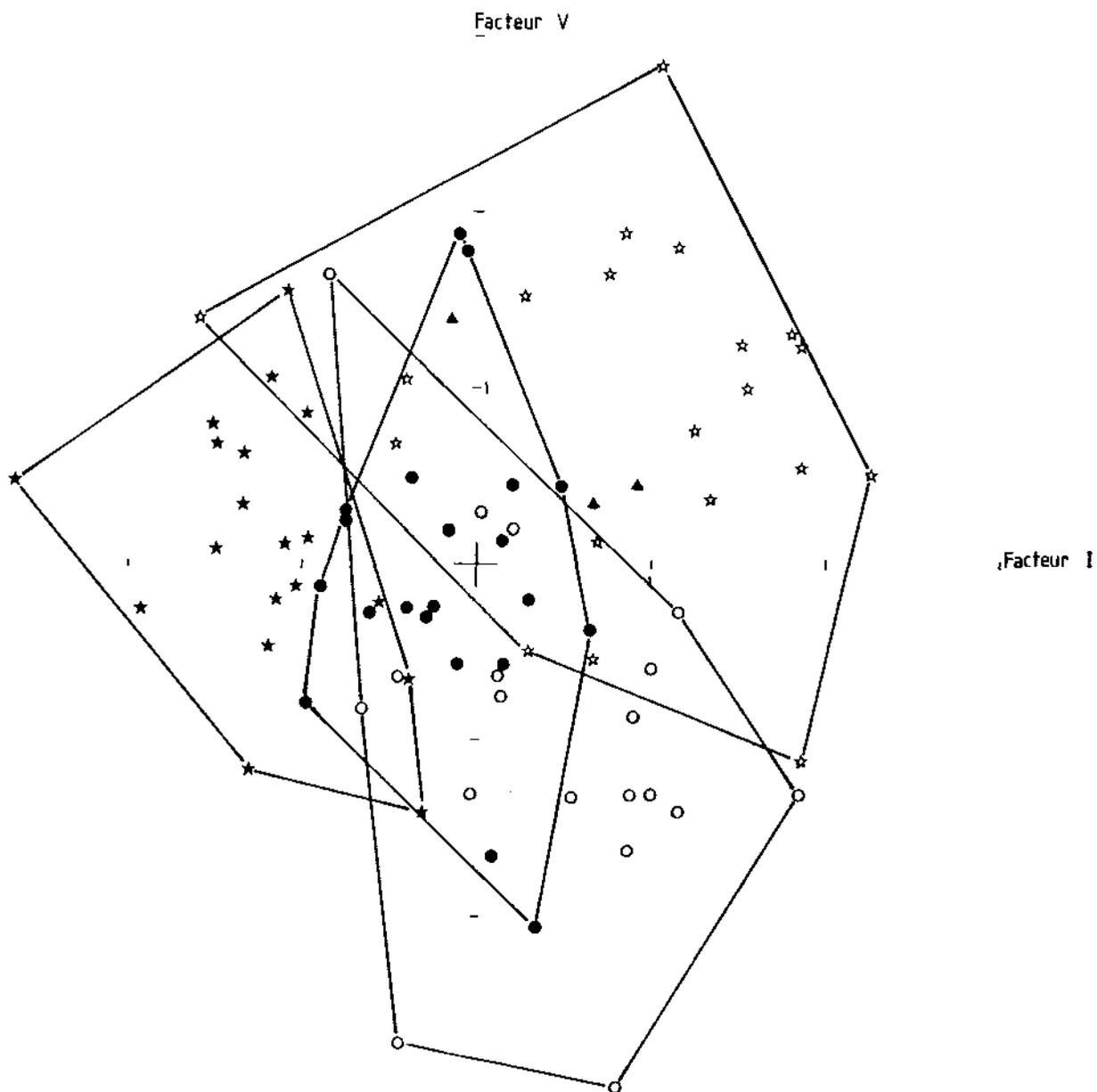
Dans le cas qui nous préoccupe, où 48 variables sont étudiées, le premier axe (appelé ici *facteur*) "explique" 39 % de la variance totale de l'effectif étudié, le deuxième, 13 %, le troisième 9 %, etc... (voir tableau p.), 61 % de la variance totale est donc exprimée dans l'espace à trois dimensions formé par ces trois facteurs. Si nous considérons maintenant l'espace défini par les 8 premiers facteurs, 82 % de la variabilité des individus y est exprimée. Cela nous permet de négliger la variabilité exprimée le long des 40 axes restants sans risquer de perdre une part importante des informations.

En dehors de l'analyse factorielle, il existe plusieurs autres méthodes qui visent des objectifs analogues avec plus ou moins de bonheur. Ces diverses méthodes diffèrent principalement par les modèles mathématiques utilisés et par les plus ou moins grandes facilités qu'elles accordent lors de l'interprétation. Citons principalement, *l'analyse des composantes principales*, et *l'analyse en coordonnées principales*, qui en est proche, *l'analyse factorielle des correspondances*, la "*non metric multidimensional analysis*" et enfin *l'analyse canonique*.

Les mérites respectifs de ces méthodes ont été développés par (entre autres), Sneath & Sokal (1973), Dagnelie (1975), Mascherpa (1976) et Thorpe (1980).

Pourquoi, entre toutes ces méthodes, ai-je choisi *l'analyse factorielle* ? La réponse est assez simple, un programme, dont le Dr. C. Bebouche est l'auteur, en existe dans la librairie de programme du Centre de Calcul de Gembloux (programme AFAC), ce qui n'est pas le cas pour les autres méthodes citées (hormis l'analyse des composantes principales qui fournit d'ailleurs des résultats fort semblables) et le temps me manquait pour mettre au point d'autres programmes, ce qui aurait permis d'en comparer les mérites pour la résolution de mon problème particulier.

Figure 12. Diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs I et V. Légende comme pour la figure 11.



Le principal inconvénient de l'utilisation de l'analyse factorielle dans ce cas par rapport à l'analyse canonique, par exemple, est que je ne peux pas profiter au départ d'une information primordiale dont je bénéficie, je veux parler de la séparation des 84 individus étudiés en 5 groupes correspondant à 5 taxons bien différents. L'analyse factorielle ignore cette séparation et ce n'est qu'à posteriori, au moment de l'interprétation des résultats, que je peux la réintroduire. Cette méthode d'analyse va donc faciliter l'interprétation de la variabilité des individus et non pas des taxons. L'analyse canonique elle, dans le même cas, tendrait plutôt à mettre en évidence la variabilité entre les groupes définis à priori.

Disons que dans le cas de ce travail, l'outil disponible (programme d'analyse factorielle, AFAC) à influencé le but de la recherche : un facteur qui soit un critère non spécifique de taille, les autres pouvant être, dans notre cas, suspectés de spécificité.

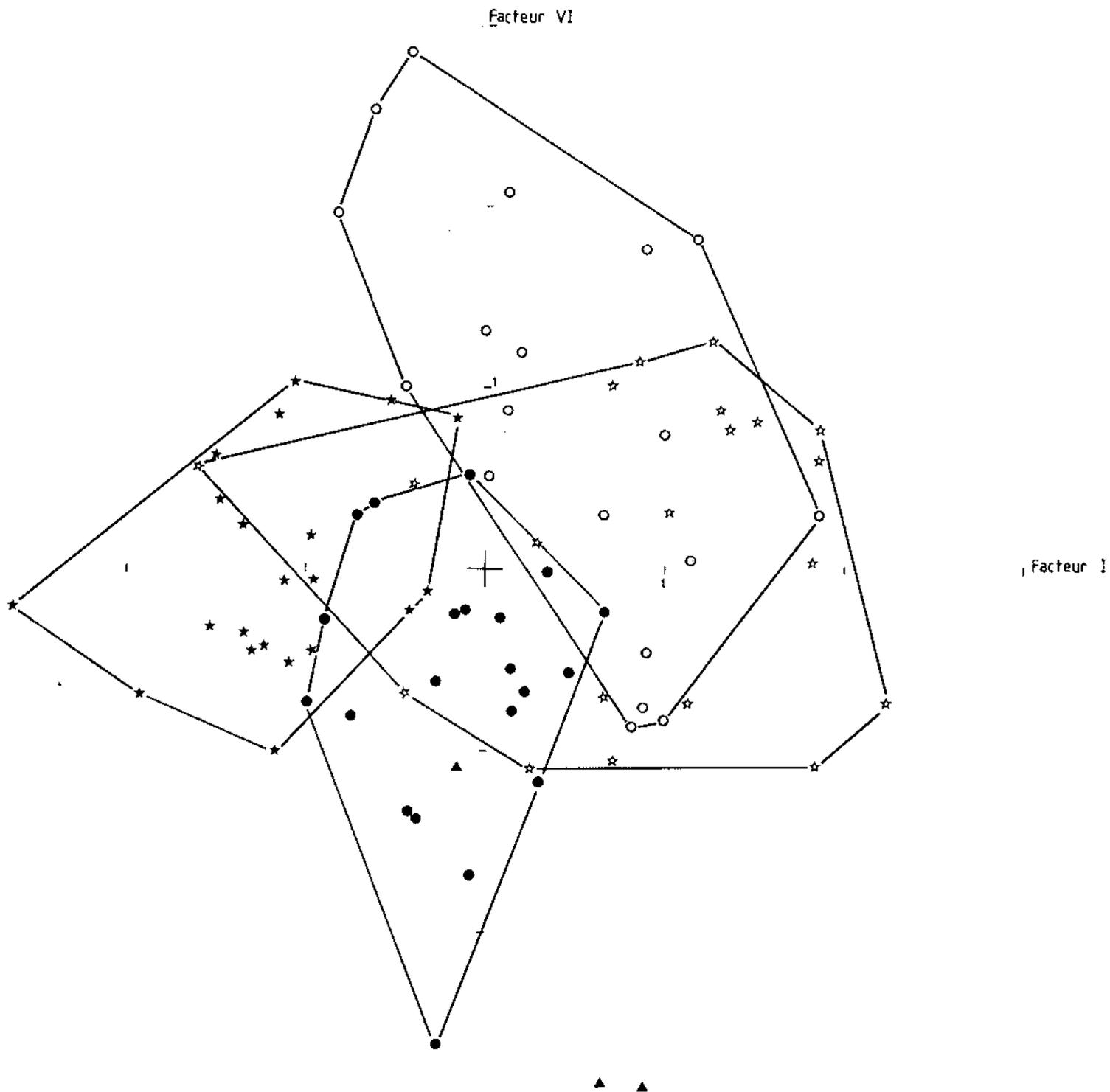
Pour la recherche de ce critère de taille, je profite d'une propriété de l'analyse factorielle qui, lorsqu'on l'applique à l'étude d'un groupe d'individus, rassemble souvent dans le premier facteur la variabilité imputable à leur taille (Debouche in litt.).

Quant au caractère spécifique de certains facteurs il peut être vérifié en examinant le pouvoir qu'ils ont de séparer les individus et de les regrouper par taxon. Cela nécessite d'exécuter ce que l'on appelle " *l'estimation des facteurs* ".

IV.3.2. Réalisation de l'analyse factorielle

Le programme AFAC ne permet la réalisation de l'analyse factorielle qu'au départ d'une matrice de corrélation.

Figure 13. Diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs I et VI. Légende comme pour la figure 11.



Celle-ci est constituée au moyen du programme MACØ (de la librairie de programmes du Centre de Calcul). A partir de la matrice des données, rangée par colonnes dans le fichier T.P.D., MACØ réalise la matrice de corrélation et la range dans une seule variable du même fichier.

La standardisation est exécutée le long de chaque colonne par réduction. Chaque colonne devient ainsi une *variable réduite*.

La structure des programmes AFAC et MACØ est telle que l'analyse est ici pratiquée en "*R-mode*", c'est-à-dire qu'elle étudie les corrélations *entre variables* (par opposition au "*Q-mode*", qui implique l'analyse des corrélations *entre individus*).

D'après Thorpe (1980), *l'analyse des composantes en R-mode avec standardisation par colonnes* permet d'obtenir une assez bonne séparation des taxons. Cet auteur, après avoir étudié les autres modes d'analyse (Q-mode, standardisation par ligne, absence de standardisation, analyse de la matrice des covariances) utilisables dans des buts taxonomiques, conclut que les meilleurs méthodes sont : *l'analyse des composantes principales* (P.C.A.) en Q-mode au départ d'une matrice des covariances, la P.C.A. en R-mode au départ d'une matrice de corrélation, *l'analyse en coordonnées principales* en Q-mode au départ de la matrice des distances taxonomiques, qui donne des résultats semblables à la précédente, et enfin, *l'analyse canonique*. Les meilleurs résultats réclament la standardisation par colonnes de la matrice des données. Le modèle proposé par la succession des programmes MACØ et AFAC étant très proche de la P.C.A. en R-mode au départ d'une matrice de corrélation, on peut estimer, suivant Thorpe (1980), avoir réuni les conditions favorables à une analyse taxonomiquement fiable.

TABLEAU : ANALYSE FACTORIELLE DES VARIABLES 78 à 128, SATURATION DES 8 FACTEURS PRINCIPAUX, SOLUTION VARIMAX

		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
M.P	78	0.5				0.3				
L.B.	79	0.8						0.3		
L.A.	80	0.5	0.5					0.6		
L.E.	81								-0.5	
Op.A.	82	0.3					0.6			
Op.O.	83						0.9			
Op.R.	84						0.9			
X.1	85	0.9								
Y.1	86	-0.7	-0.6							
X.2	87	0.9	0.3							
Y.2	88	-0.6	-0.6	-0.3						
X.3	89	0.9								
Y.3	90	-0.7	-0.6							
X.4	91	0.9	0.3							
Y.4	92	-0.5	-0.6	-0.4						
X.5	93	0.7			0.3					
Y.5	94	-0.5	-0.7	-0.4						
X.6	95	0.9	0.3							
Y.6	96	-0.4	-0.7							
X.7	97	0.9								
Y.7	98	-0.4	-0.7		-0.3					
X.8	99	0.9	0.3							
Y.8	100	-0.3	-0.8		-0.3					
X.9	101	0.9	0.3							
Y.9	102		-0.7							
X.10	103	0.9	0.3							
Y.10	104	-0.4			-0.3		-0.3			
X.11	105	0.9								
X.13	109	0.9	0.3							
Y.13	110					0.6				
X.14	111	0.4			0.7					
Y.14	112			0.7				0.3		
X.15	113	0.9								
Y.15	114	0.4		0.4		0.7				
X.16	115	0.9	0.3	0.3						
Y.16	116	0.4				0.7				
X.17	117				0.8					
Y.17	118	0.3		0.8						
X.18	119	0.3	0.3		0.8					
Y.18	120	0.3		0.8						
X.19	121				0.8					
Y.19	122	0.4	0.3	0.7		0.3				
X.20	123	0.5							0.4	
Y.20	124	0.7		0.5		0.4				
X.21	125	0.9								
Y.21	126	0.7		0.4		0.5				
X.22	127	0.9	0.3							
Y.22	128	0.7		0.4		0.5				
Variance exprimée:	18.8		6.1	4.1	3.7	2.9	2.3	0.8	0.7	/39,38 variance commune finale
		47.7	15.5	10.4	9.3	7.3	5.8	2.1	1.9	% de la variance commune finale
		39.1	12.7	8.5	7.6	6.0	4.7	1.8	1.6	% de la variance totale
		39.1	51.8	60.3	68.0	74.0	78.7	80.5	82.0	% cumulé de la variance totale

IV.3.3 Résultats

Ci-contre, on trouve un tableau qui représente la matrice des saturations des 8 facteurs principaux, solution varimax. De façon à ne pas l'encombrer, je n'y ai figuré qu'un seul chiffre significatif, sans indiquer non plus les coefficients de corrélation inférieurs à 0,3 en valeur absolue (matrice des saturations plus complète en annexe 4). La représentation graphique des saturations ne nous a pas paru nécessaire à l'interprétation.

L'estimation des facteurs est examinée au IV.4. "Recherche de caractères spécifiques".

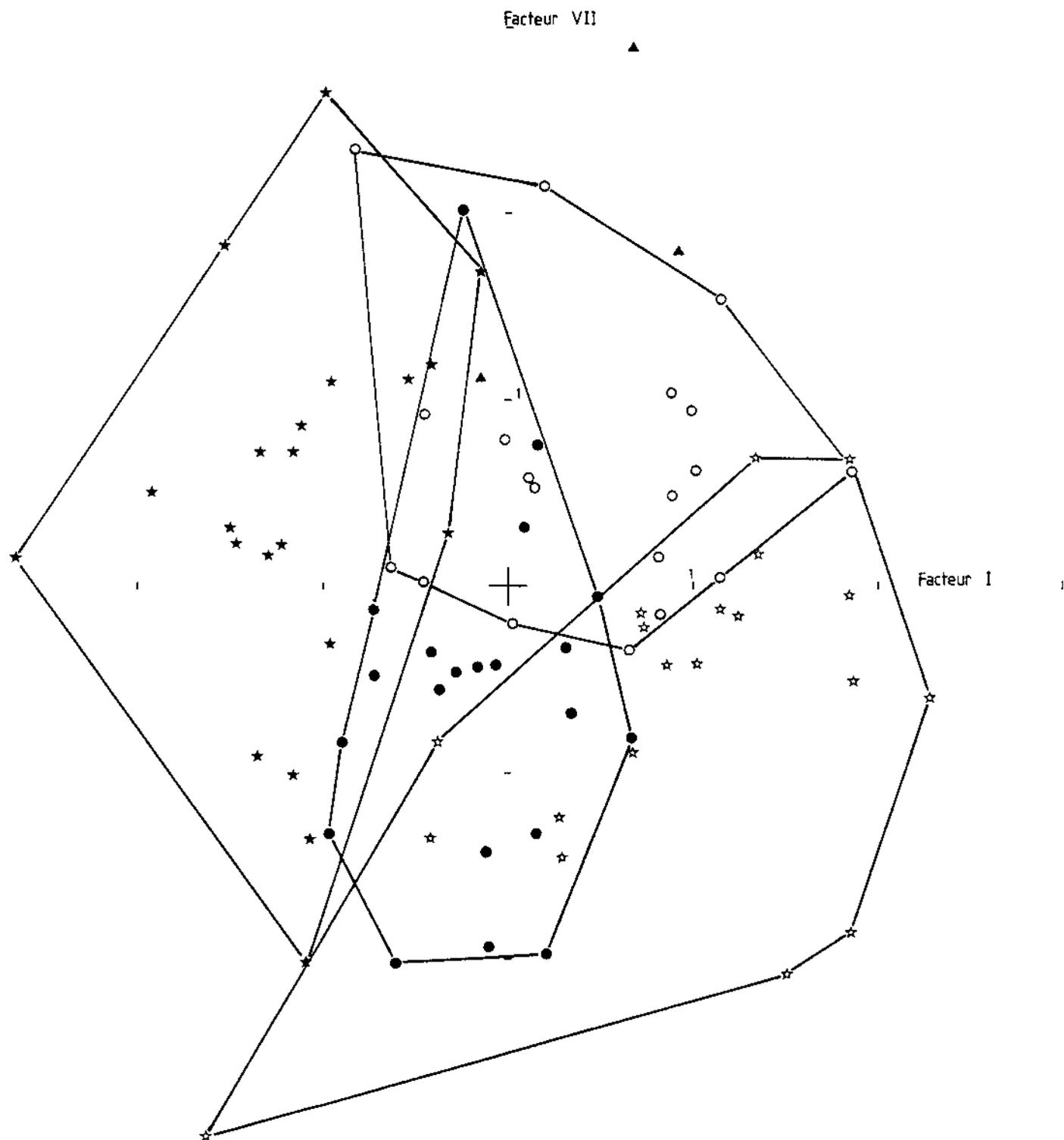
IV.3.4. Interprétation

Comme on devait s'y attendre, la majorité des variables est corrélée au 1er facteur principal (facteur I). Au sujet de ce facteur I, remarquons les faits suivants :

- la longueur de l'auricule n'y est pas corrélée.
- les opacités de l'aile n'y sont que ou pas du tout corrélées.
- si toutes les coordonnées en x sont corrélées positivement à ce facteur, il n'en va pas de même pour les coordonnées en y qui sont elles corrélées négativement pour les points de nervation situés dans la partie postérieure de l'aile.

Nous pouvons interpréter ceci de cette façon : les coordonnées en x étant plutôt des mesures de longueur et celles en y des mesures de largeur, on peut distinguer des individus aux ailes longues et étroites et d'autres aux ailes courtes et larges. Cette élongation de l'aile se marquant surtout par un rétrécissement de la partie postérieure de l'aile.

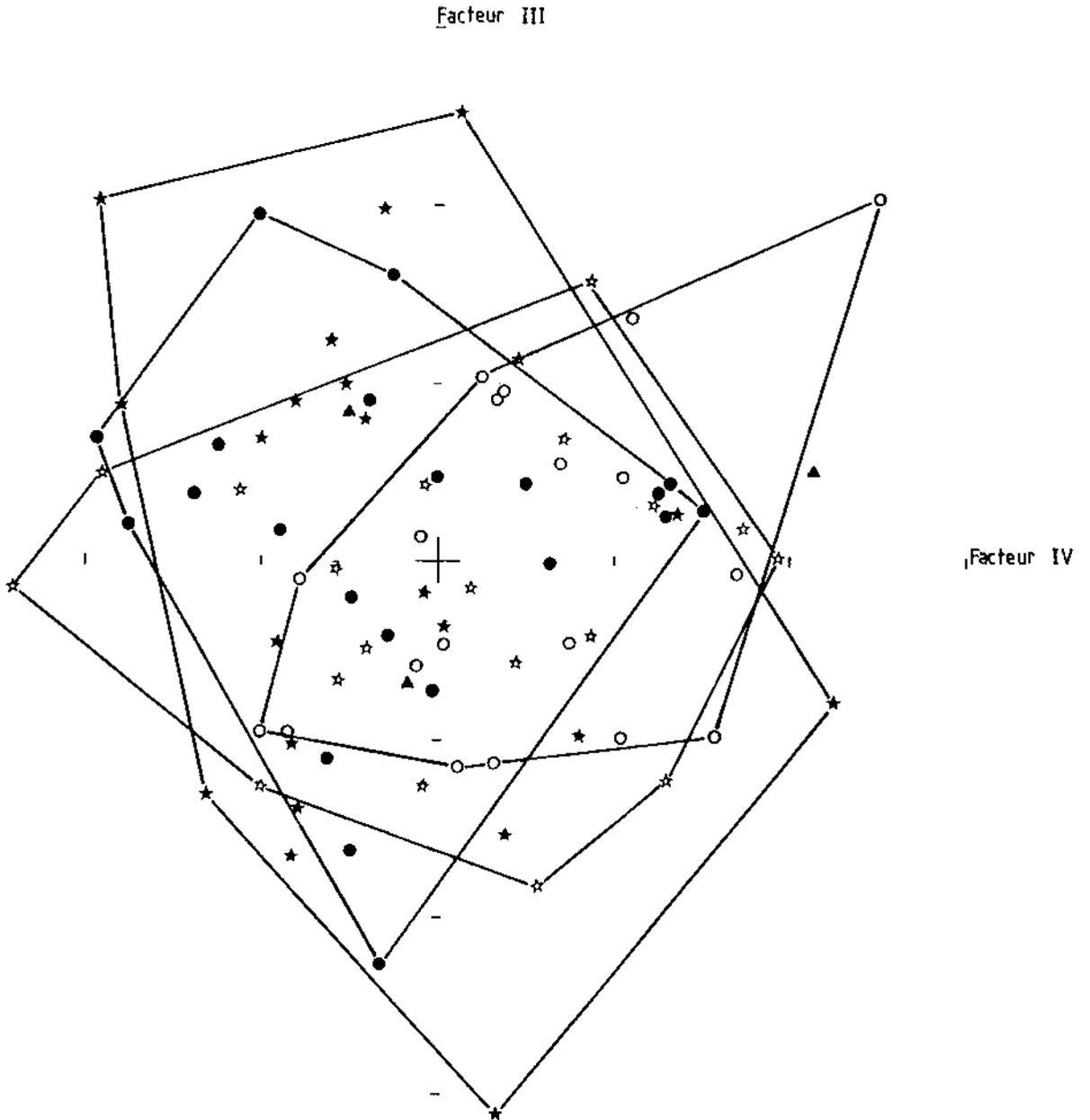
Figure 14. Diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs I et VII. Légende comme pour la figure 11.



Le facteur II semble corrélé justement avec ce rétrécissement de la partie postérieure de l'aile. Cela permet d'émettre l'hypothèse que ce rétrécissement n'est pas simplement inversement proportionnel à l'élongation de l'aile. La L.A. (longueur de l'aire plumeuse du metabasitarsus) est aussi corrélée à ce facteur mais elle est beaucoup mieux expliquée par le facteur VII dont elle est la principale composante.

Les facteurs III et IV sont corrélés surtout avec les coordonnées d'une même région de l'aile cernée par les points 14, 17, 18 et 19. La situation de ces quatre points définissant l'épaisseur d'une nervure. On pourrait donc appeler ces deux facteurs "facteurs d'épaisseur de nervure" mais la consultation des histogrammes des variables concernées (obtenus grâce au programme HIST de la librairie de programme du Centre de Calcul) oblige à une autre interprétation. En examinant ces derniers (exemples en annexe 5), on peut remarquer que toutes les classes n'y sont pas représentées, l'écart entre classes occupées restant compris entre 3 et 4 centièmes de mm, c'est-à-dire entre 30 et 40 μ m. Or, la marge d'erreur prévue par le constructeur de l'analyseur d'images est de $\pm 31 \mu$ m dans nos conditions de mesure. Les facteurs III et IV apparaissent plutôt comme corrélés avec l'erreur de mesure. Si les coordonnées en x et en y sont séparées respectivement sur les facteurs III et IV, c'est semble-t-il, en raison de la structure du balayage de l'écran qui provoque des erreurs différentes suivant l'orientation des axes le long desquels se font les mesures. En étudiant les écarts entre classes occupées dans les histogrammes de la variable x 17 chez les 5 taxons, nous trouvons une moyenne d'écart de 31μ m $\pm 1,1 \mu$ m. La même étude chez la variable y 17 donne 24μ m $\pm 1,1 \mu$ m. La valeur maximale ainsi trouvée coïncide bien avec les prévisions du constructeur.

Figure 15. Diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs III et IV. Légende comme pour la figure 11.



Le facteur V semble plutôt corrélé avec les coordonnées en y de la partie antérieure de l'aile (région de la cellule radiale et de la première sub-marginale), il est en quelque sorte le pendant du facteur II mais pour une autre partie de l'aile. De plus, il est légèrement corrélé avec le M.P. (nombre de microponctuations du champ ocellaire).

Le facteur VI est lui fortement corrélé aux opacités de l'aile et aussi, étrangement, à la coordonnée y 10, c'est-à-dire à l'écartement de l'extrémité de la cellule radiale par rapport à l'axe horizontal.

Le facteur VII pourrait être appelé "facteur de longueur du metabasitarsus".

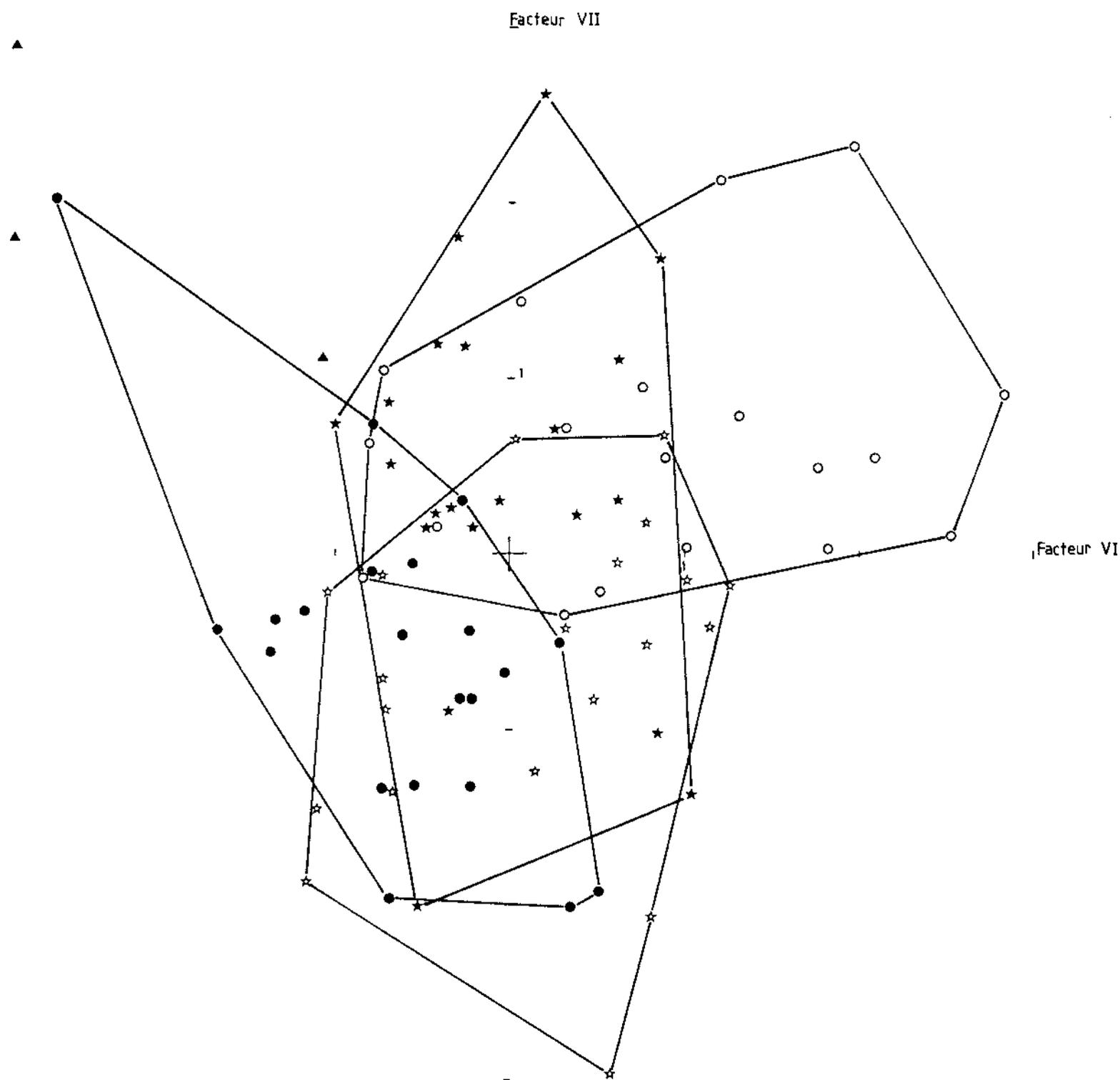
Le facteur VIII est corrélé avec la longueur de l'auricule et avec la coordonnée x 20.

De ce survol de la signification des facteurs de I à VIII, nous pouvons difficilement retirer un critère de taille. En effet, chez les quatre premiers facteurs, certaines variables alaires ont une variation inversement proportionnelle à d'autres, de sorte que la relation taille-nervation n'apparaît pas univoque.

De plus, certains caractères reconnus très spécifiques, comme le nombre de microponctuations du champ ocellaire (M.P.) ou la longueur de l'aire plumeuse (L.A.), sont corrélés au facteur I, de sorte que même celui-ci reste entaché de spécificité.

Les facteurs III et IV doivent être négligés pour le reste de cette étude car ils constituent des "facteurs de l'analyseur d'images". Il faut souligner la finesse de la méthode de l'analyse factorielle qui a d'elle-même mis les erreurs de mesure en évidence.

Figure 16. Diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs VI et VII. Légende comme pour la figure 11.



IV.4. Recherche de caractères spécifiques

IV.4.1. Estimation des facteurs

Il est possible de retrouver les facteurs qui favorisent le regroupement des individus par espèce. Pour cela, il est nécessaire de recourir à l'*estimation des facteurs* (pour laquelle il vaudrait mieux utiliser l'expression "*estimation des valeurs des facteurs*" proposée par Dagnelie, 1975b).

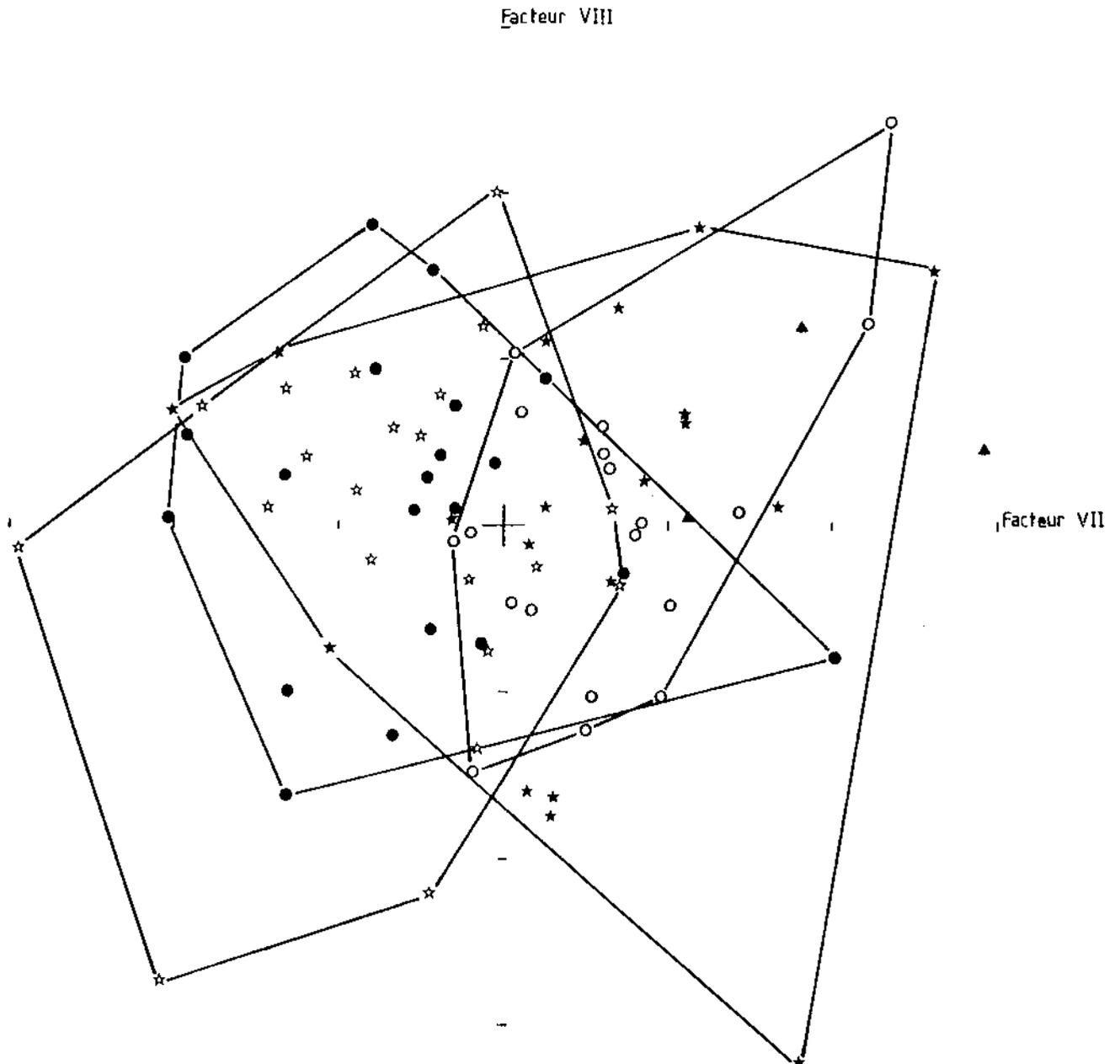
La figure 11 montre le diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs I et II. On y voit tout de suite qu'aucune séparation spécifique ne se fait parallèlement à l'axe du facteur II. Le facteur I, lui, a tendance à séparer les quatre espèces mais celles-ci gardent des nuages de points se recouvrant largement. Les séparations *flavoscutellaris-lucocryptarum* et *terrestris-lucocryptarum* semblent assez bonnes le long de ce dernier facteur.

La figure 12 montre le diagramme de dispersion de l'estimation des facteurs I et V. Comme dans la figure précédente, les espèces les mieux séparées deux-à-deux sont *flavoscutellaris-lucocryptarum* et *terrestris-lucocryptarum*. Le nuage de points de *terrestris* est aussi mieux individualisé avec ce couple de facteurs.

Le couple de facteurs I-VI (fig.13) permet une assez bonne séparation des trois espèces *lucorum-flavoscutellaris-lucocryptarum* alors que *terrestris* est lui très mal individualisé par rapport à celles-ci. C'est ce couple de facteurs qui assure la meilleure séparation des espèces du groupe *lucorum* sensu lato.

Le couple de facteurs I-VII (fig.14) a tendance à séparer *terrestris* de *flavoscutellaris* et *lucocryptarum*. *Lucorum* reste mal individualisé.

Figure 17. Diagramme de dispersion à deux dimensions de l'estimation des facteurs VII et VIII. Légende comme pour la figure 11.



Comme on pouvait s'y attendre après l'examen de la matrice des saturations, le couple de facteurs III-IV (fig. 15) ne sépare aucune espèce. Cela confirme que ces facteurs dépendent plus de l'appareil de mesure que des individus étudiés.

Le diagramme de dispersion de l'estimation des facteurs VI-VII (fig.16) confirme ce que nous savons déjà : les espèces *terrestris* et *flavoscutellaris* ont tendance à se séparer le long du facteur VII, *lucorum* et *flavoscutellaris* ont tendance à se séparer le long du facteur VI.

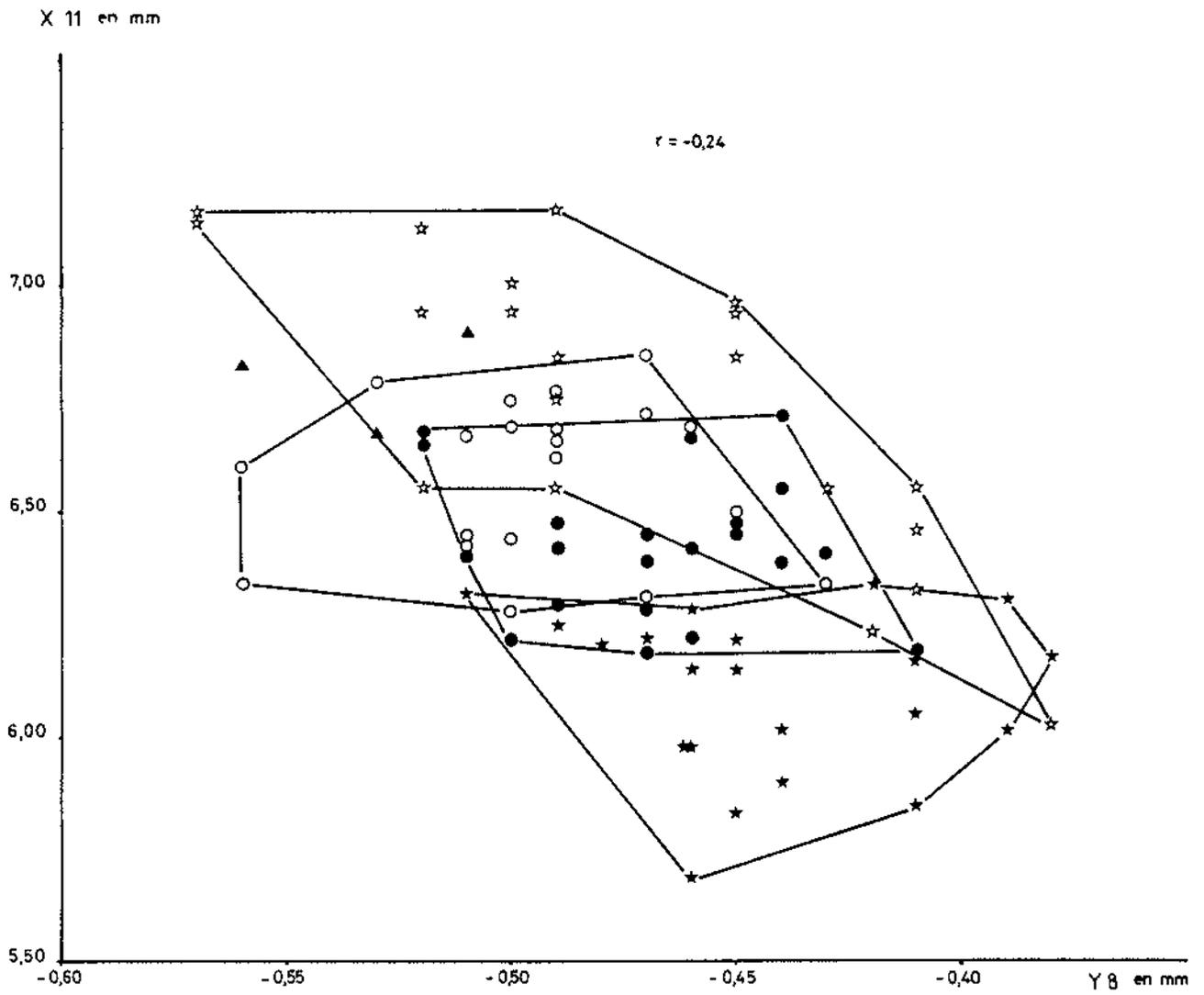
Enfin le diagramme de dispersion de l'estimation des facteurs VII et VIII (fig.17) montre que le facteur VIII ne sépare pas du tout les espèces et que le facteur VII a tendance à séparer *terrestris* de *flavoscutellaris*, ce que nous avons déjà remarqué grâce aux figures 14 et 16.

De tous ces graphiques d'estimation de facteurs et de ce qui les précède, on peut déduire que :

- Certains facteurs n'apportent aucune séparation spécifique, ce sont les facteurs II, III, IV et VIII.
 - le facteur II semble être un paramètre d'élongation de l'aile (mais pas de longueur de celle-ci)
 - le facteur III est lié à l'erreur de mesure de l'analyseur d'images le long de l'axe vertical.
 - le facteur IV est aussi lié à l'erreur de mesure de l'analyseur d'images mais le long de l'axe horizontal.
 - le facteur VIII n'est corrélé qu'avec deux caractères quasi-invariables et très peu spécifiques (longueur de l'auricule, L.E. et coordonnée x20). De ce fait on peut en négliger l'étude.

- D'autres facteurs s'expliquent, au moins en partie, par la séparation en espèces, ce sont les facteurs I, V, VI et VII.

Figure 18. Diagramme de dispersion à deux dimensions des variables X 11 et Y 8. Légende comme la figure 11.



- le facteur I semble exprimer en partie une variation de taille (c'est donc en partie un critère de taille) et aussi en partie une séparation spécifique. Cela laisse soupçonner que la taille est elle-même un caractère spécifique. Ce facteur range les quatre espèces dans l'ordre suivant :

lucocryptarum-lucorum-flavoscutellaris-terrestris.

Cet ordre correspond au rangement par taille croissante que l'on peut faire lors d'un simple examen visuel de spécimens de ces espèces.

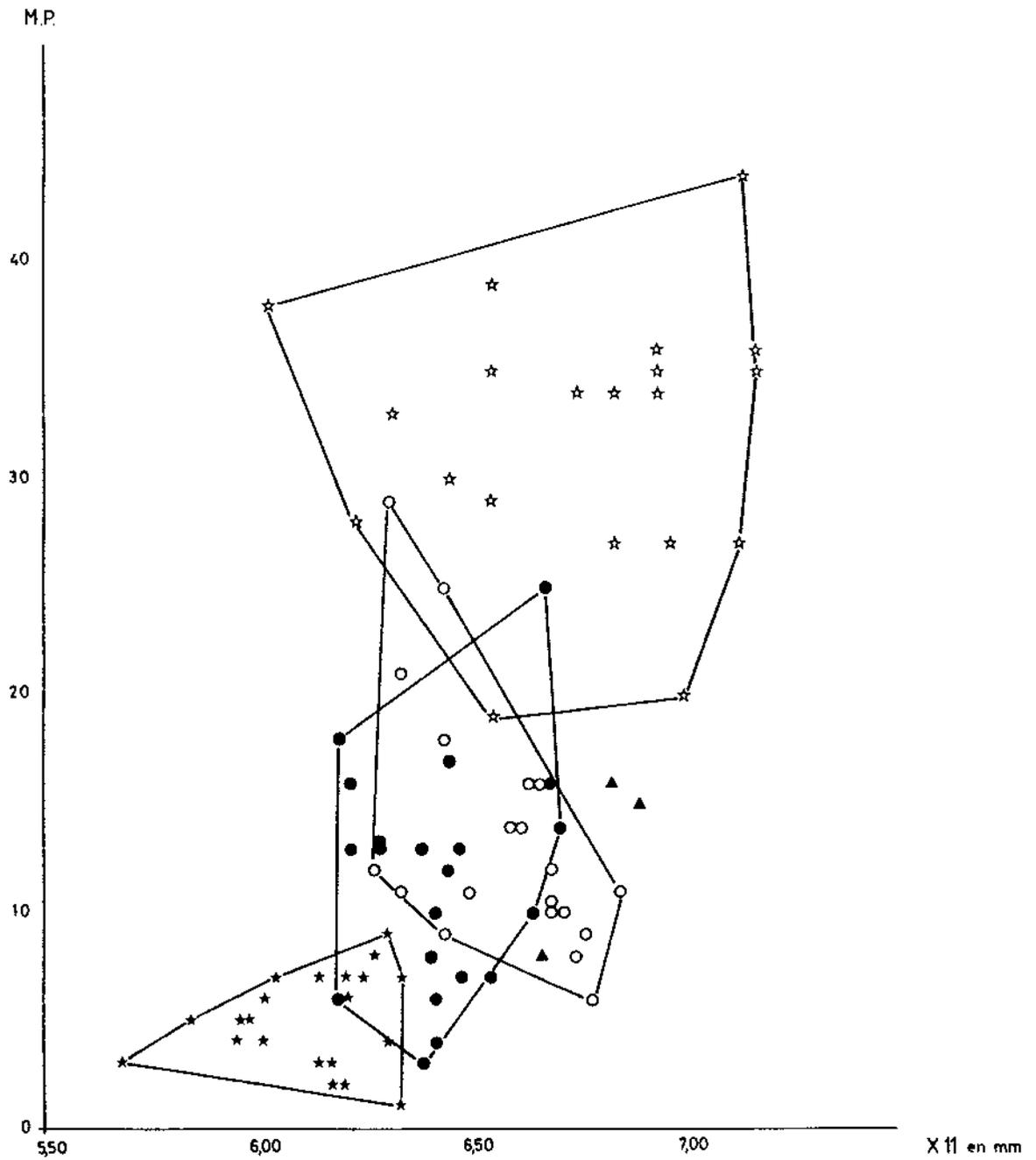
- le facteur V est surtout corrélé avec les coordonnées en y de points de nervation situés près de la cellule radiale, du transector et du pterostigma, dans la partie antérieure de l'aile. Il est aussi corrélé avec le nombre de microponctuations du champ ocellaire (M.P.). Il semble surtout séparer *terrestris* des trois autres espèces.

- le facteur VI est un bon caractère spécifique quasi-exclusivement lié aux opacités de l'aile (Op.A., Op.D., Op.R.). Représenté avec le facteur I, il sépare très bien *lucorum*, *flavoscutellaris* et *lucocryptarum* mais pas du tout *terrestris*.

Il est aussi corrélé légèrement avec la coordonnée y 10, caractère intéressant car il peut représenter le plus ou moins grand "décrochement" de l'extrémité de la cellule radiale par rapport à la marge antérieure de l'aile. Ce décrochement caractérise des genres entiers d'*Apoidea* (par exemple *Ammobates* Latreille, *Panurgus* Panzer, *Panurginus* Nylander et *Camptopodeum* Spinola), ce qui tend à montrer qu'une variation de ce caractère, pourtant ténu, est d'une grande importance taxonomique. Le fait qu'il soit corrélé aux facteurs I et VI, tous deux fort spécifiques irait aussi dans ce sens.

- le facteur VII est surtout corrélé à la longueur de l'aile plumeuse du metabasitarsus (L.A) mais

Figure 19. Diagramme de dispersion à deux dimensions des variables X 11 et M.P. Légende comme pour la figure 11.



aussi , légèrement, à la longueur totale de ce dernier (L.B.) et à la coordonnée y 14. Il tend surtout à séparer *terrestris* de *flavoscutellaris*. Il faut rappeler que la longueur de l'aile plumeuse est un bon caractère de détermination de *terrestris* (voir III.2.1.).

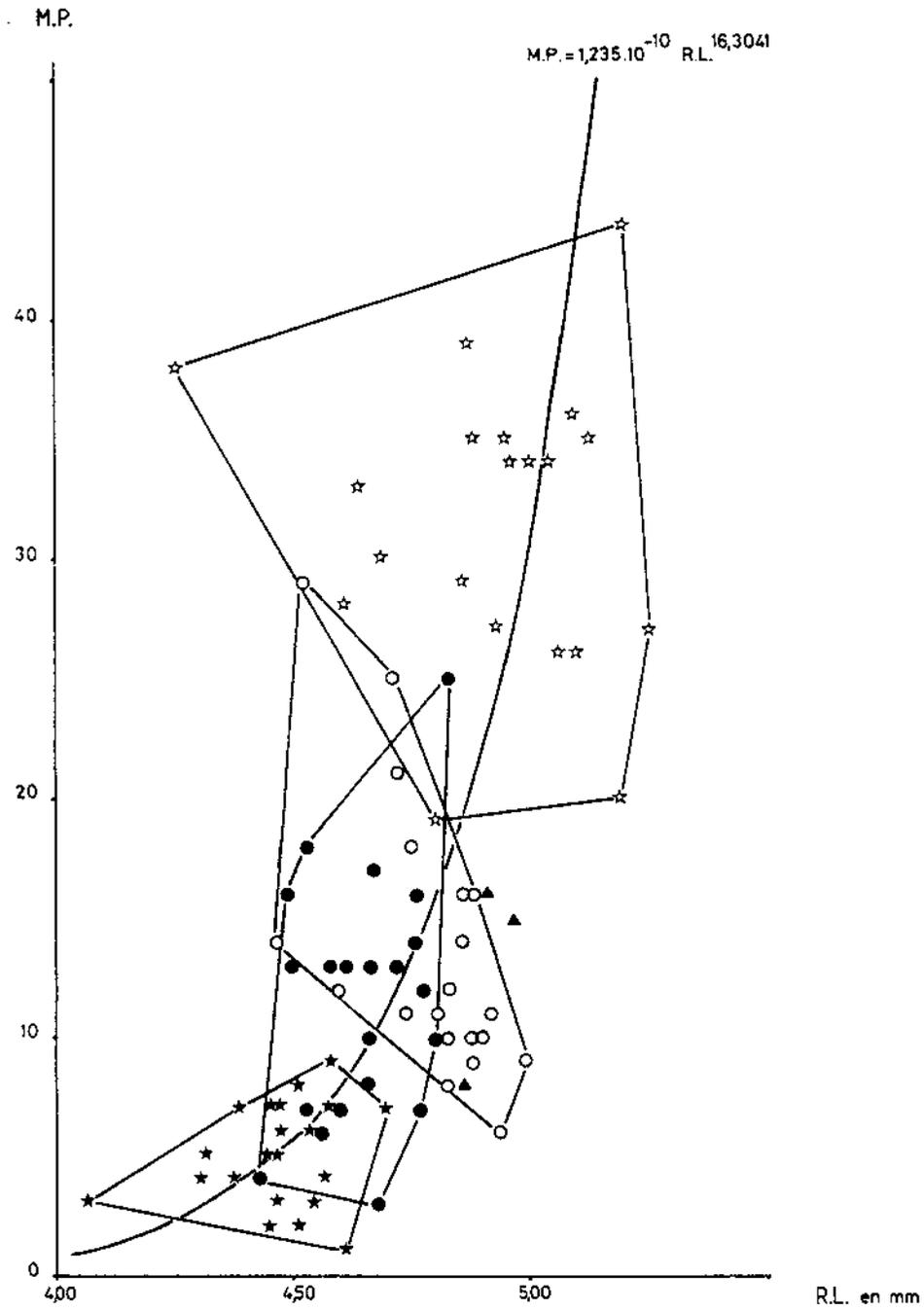
IV.4.2. Etude de quelques variables particulières

Etudions tout d'abord les coordonnées x 11 et y 8, variables corrélées très fortement avec les facteurs I et II. Le diagramme de dispersion de ces deux variables (fig. 18) sépare assez bien *lucocryptarum* des autres espèces et plus particulièrement de *flavoscutellaris*. La forme du nuage de points de *terrestris* y est étirée si nous la comparons à celle des autres nuages de points.

L'étude des variations du M.P. (nombre de microponctuations du champ ocellaire) en fonction de caractères de nervation corrélées au facteur I se montre très intéressante. Il faut noter que, depuis les études de Krüger (1939, 1951), le nombre de microponctuations de champ ocellaire était tenu pour un caractère spécifique permettant notamment de séparer *terrestris* de *lucorum*. Or, le M.P. apparaît ici comme lié par une relation allométrique à la variable x 11 (corrélée fortement au facteur I, $r = 0,91$) et à la R.L.(*) corrélée elle aussi fortement au facteur I, $r = 0,88$). Cette relation est déjà bien visible sur les diagrammes de dispersion fig. 19 et 20, la forme des nuages de points évoquant très nettement une fonction du type $y = ax^b$.

* Au départ des variables mesurées, la R.L. (distance entre la base du transector et l'extrémité de la cellule radiale) s'obtient facilement par la formule $R.L. = \sqrt{(y_{10} - y_{22})^2 + (x_{10} - x_{22})^2}$

Figure 20. Diagramme de dispersion à deux dimensions des variables R.L. et M.P. et courbe allométrique de régression. Légende comme pour la figure 11.



Dans la représentation du diagramme logarithmique de dispersion de M.P. et R.L. (fig.21), cette relation apparaît clairement sous la forme $\log y = a' + b \log x$, caractéristique de l'existence d'une allométrie (Dagnelie, 1973 : 107). Dans le cas présent, l'équation s'écrit $\log M.P. = 16,304 \log R.L. - 9,908$ ce qui équivaut à $M.P. = 1,24 \cdot 10^{-10} R.L. 16,3$. Le coefficient d'allométrie liant M.P. à R.L. est donc de 16,3. Bien que je ne l'aie pas établi, ce coefficient doit être à peu près semblable entre M.P. et x ll, en effet, le coefficient de variation (V) est quasi-identique chez les deux variables x ll et R.L. ($V (M.P.) = 4,88 \%$, $V (x ll) = 4,94 \%$) or, nous savons que le coefficient d'allométrie y est lié (Dagnelie, 1975a : 305).

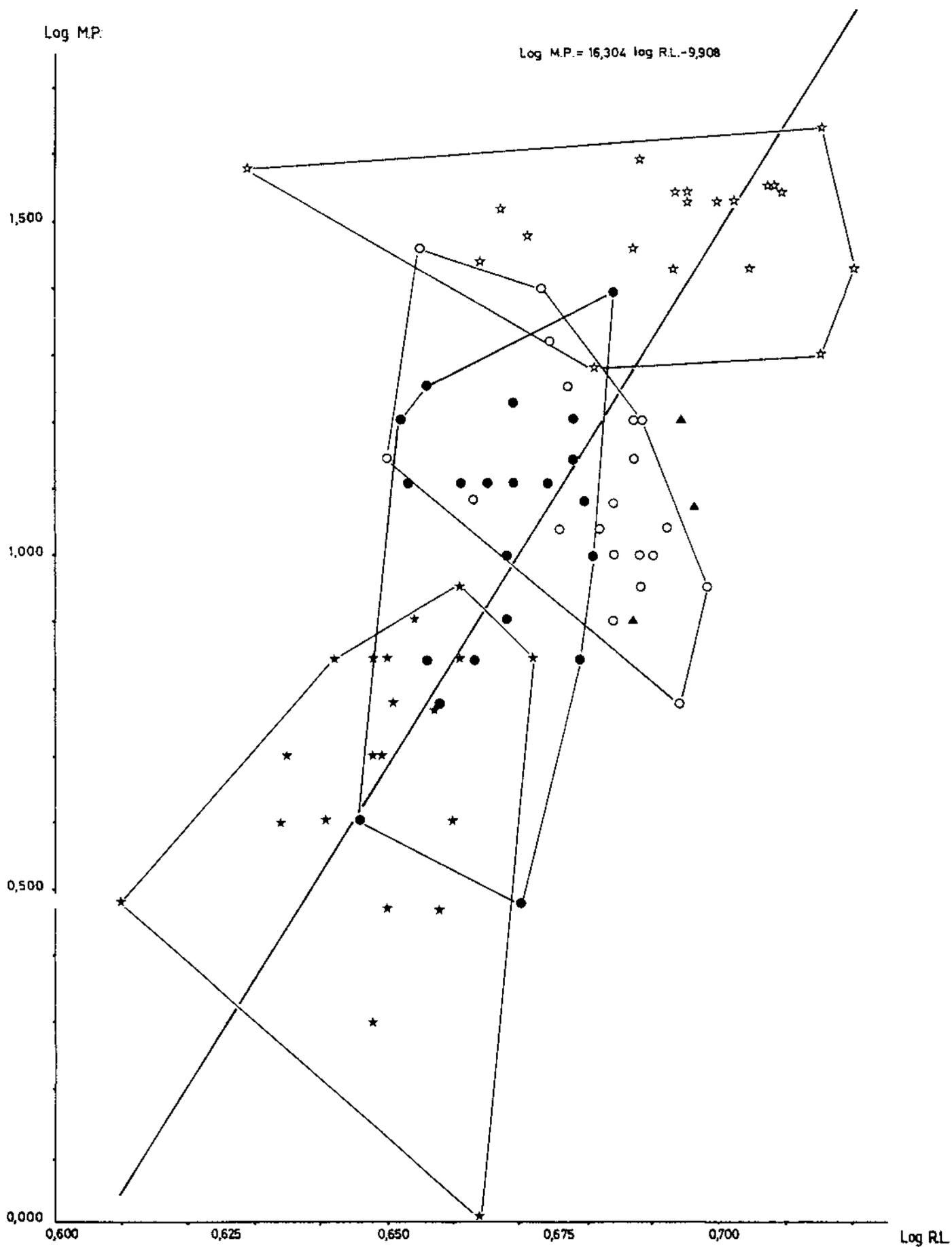
Il est intéressant de noter que cette relation d'allométrie est semblable chez les 4 espèces, y compris chez *lucorum* et *terrestris* dont le statut spécifique est reconnu depuis fort longtemps. Le fait qu'il existe chez le genre *Bombus* s.str. des phénomènes d'allométrie communs à des espèces bien différentes détruit l'argumentation de Pekkarinen(1979) qui se base sur la découverte de relations semblables chez *lucorum* et *magnus* pour défendre l'hypothèse de leur conspécificité. Il serait intéressant de vérifier si la R.L. et le M.P. d'autres espèces du genre *Bombus* s.str. sont liés par une fonction identique.

Outre la relation d'allométrie, les fig. 19, 20 et 21 montrent une bonne séparation entre *flavoscutellaris* et *lucocryptarum*, de même qu'entre ce dernier et *terrestris*.

Examinons maintenant les variations des opacités de l'aile.

Le diagramme de dispersion de la Op.A. (opacité de l'apex de l'aile) et de la coordonnée x ll (fig.22) montre une bonne séparation entre *flavoscutellaris* et *lucocryptarum*, les nuages de points de *terrestris* et *lucorum* restant très mal individualisés.

Figure 21. Diagramme logarithmique de dispersion à deux dimensions des variables log.R.L. et log. M.P. et droite de régression des moindres rectangles. Légende comme pour la figure 11.



Le diagramme de dispersion de deux opacités alaires, Op.A. et Op.R. (opacité dans la cellule radiale), tend à séparer mais faiblement, *flavoscutellaris* de *lucorum* (fig.23). Le diagramme de dispersion des variables Op.A. et M.P. (fig. 24) montre une bonne séparation entre *lucorum* et *flavoscutellaris* ainsi qu'entre ce dernier et *lucocryptarum*. Cette représentation graphique montre aussi que les individus sont groupés en deux grands nuages de points : l'un est formé de la réunion de *lucorum*, *flavoscutellaris* et *lucocryptarum*, il est d'allure circulaire et centré à peu près en (31,10) ; l'autre est constitué des individus de *terrestris*, il est plutôt allongé et centré en (32,33). Cela reflète assez bien les relations taxonomiques traditionnellement reconnues qui isolent *terrestris* du groupe *lucorum-flavoscutellaris*. La Op.A. et le M.P. sont un des rares couples de variables qui séparent bien *lucorum* de *flavoscutellaris*. Malheureusement, *lucocryptarum* lui, reste mal individualisé par rapport à *lucorum* sur ce graphique. La Op.A. étant fortement corrélée avec le facteur VI et le M.P. avec le facteur I, la bonne séparation obtenue grâce à ce couple de variables confirme le caractère spécifique de ces deux facteurs que nous avons déjà mis en évidence (voir IV.4.1.).

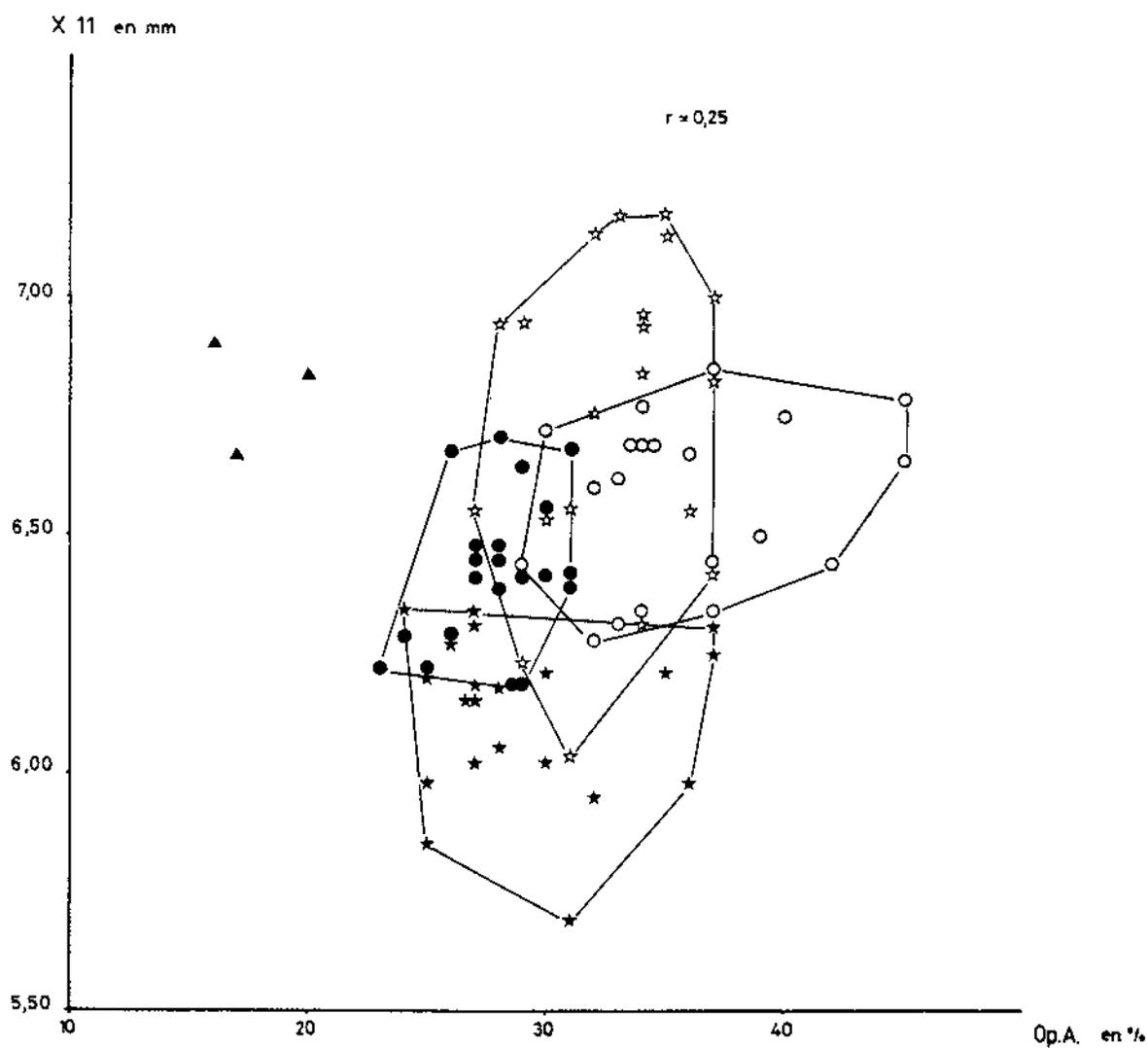
IV. 5. Bilan et conclusions de l'étude morphométrique des *Bombus s.str.* de Belgique

IV. 5.1. Récolte des données

La mesure des coordonnées des points de nervation alaire apparaît comme laborieuse si elle est exécutée au moyen de l'analyseur d'images. Les plus grosses difficultés se situant au niveau du transfert des données de l'analyseur vers l'ordinateur du Centre de Calcul.

Cette technique de mesure pourrait être avantageusement remplacée par une méthode analogue à celle employée par

Figure 22. Diagramme de dispersion à deux dimensions des variables X 11 et Op.A. Légende comme pour la figure 11.



Plowright & Stephen (1973). On peut placer la préparation de l'aile directement dans le porte-objet d'un agrandisseur photographique et en projeter l'image sur du papier millimétré sur lequel les coordonnées peuvent être directement mesurées.

L'analyseur d'images reste toutefois pratique pour effectuer les mesures d'opacité de l'aile, qui, nous l'avons vu, se sont révélées très utiles pour la séparation spécifique.

IV. 5.2. Techniques d'analyse employées

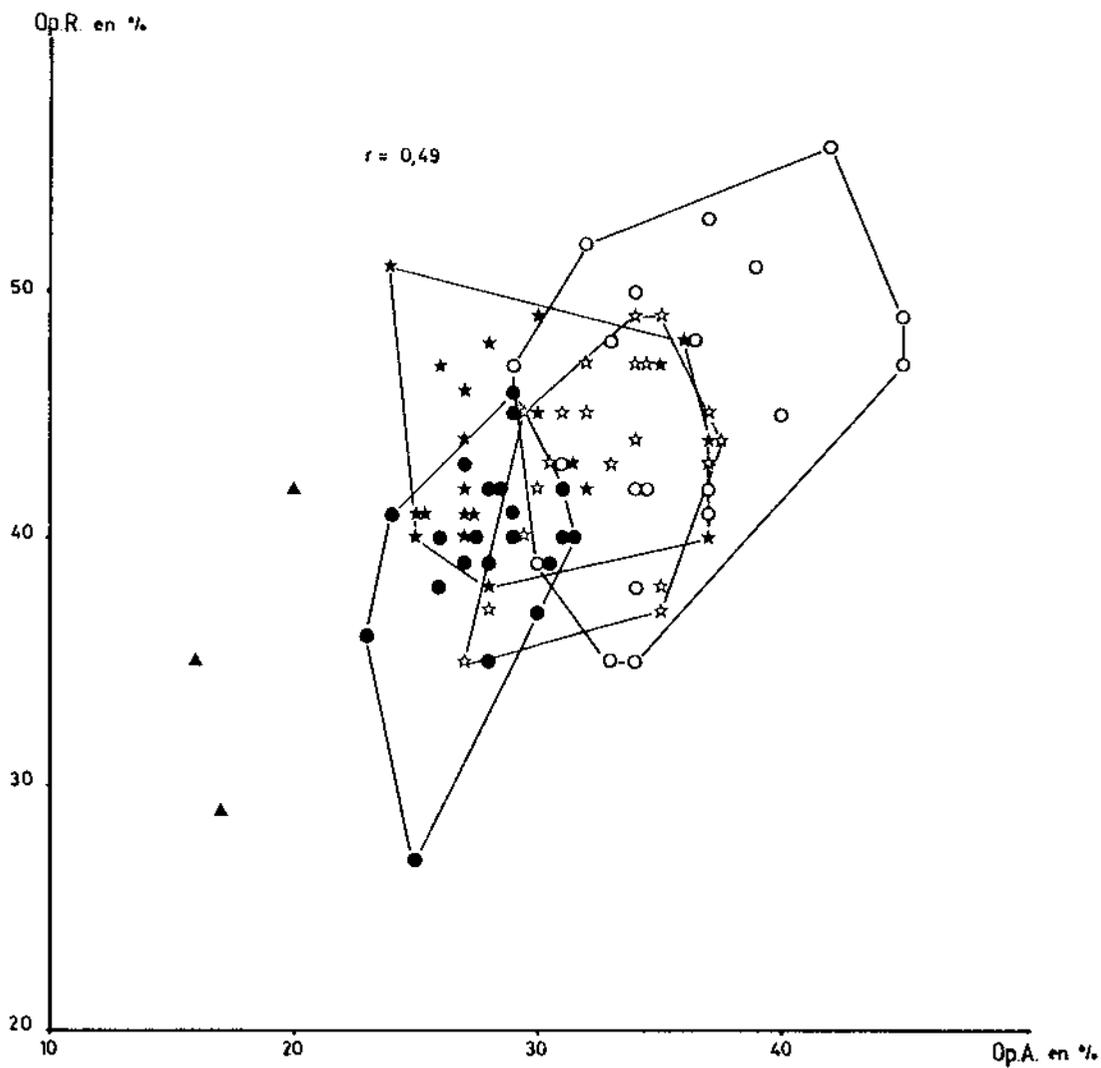
Les variables particulières ont été étudiées grâce à des méthodes statistiques simples telles que recherche de paramètres (moyenne, déviation standard, coefficient de variation, coefficient de corrélation, etc...), réalisation d'histogrammes ou de diagrammes de dispersion à deux dimensions.

L'ensemble de l'information a été condensée en facteurs principaux grâce à une analyse factorielle effectuée en R-mode sur la matrice des coefficients de corrélation. Chaque facteur ainsi mis en évidence a été étudié plus particulièrement au moyen de l'estimation des facteurs.

Ces méthodes d'analyse ont été efficaces pour dégager d'assez bons caractères spécifiques bien que ne permettant pas une détermination sûre des quatre taxons sur leur seule base. Par contre, un critère simple de taille n'a pu être mis en évidence. Pour cela, il serait sans doute utile d'appliquer l'analyse factorielle sur chaque taxon séparément et non plus sur l'ensemble des individus, cela permettrait la composante spécifique des variations et peut-être ainsi, de découvrir un facteur lié à la taille qui soit analogue chez les quatre espèces.

Enfin, la mise au point de programmes informatiques pour des

Figure 23. Diagramme de dispersion à deux dimensions des variables Op.R. et Op.A. Légende comme pour la figure 11.



méthodes d'analyse multivariées mieux adaptées aux problèmes taxonomiques serait souhaitable et ne poserait pas trop de problèmes au départ des possibilités actuelles de la librairie de programmes du Centre de Calcul de Gembloux.

IV.5.3. Recherche d'un critère de taille

Aucun critère de taille strictement non spécifique n'a pu être dégagé. En fait, le simple examen visuel des spécimens permet de constater que la taille moyenne est différente chez chaque espèce, dans ces conditions, il est normal que les méthodes employées n'aient pas pu bien séparer la variation de taille des caractères spécifiques.

IV.5.4. Recherche d'allométries

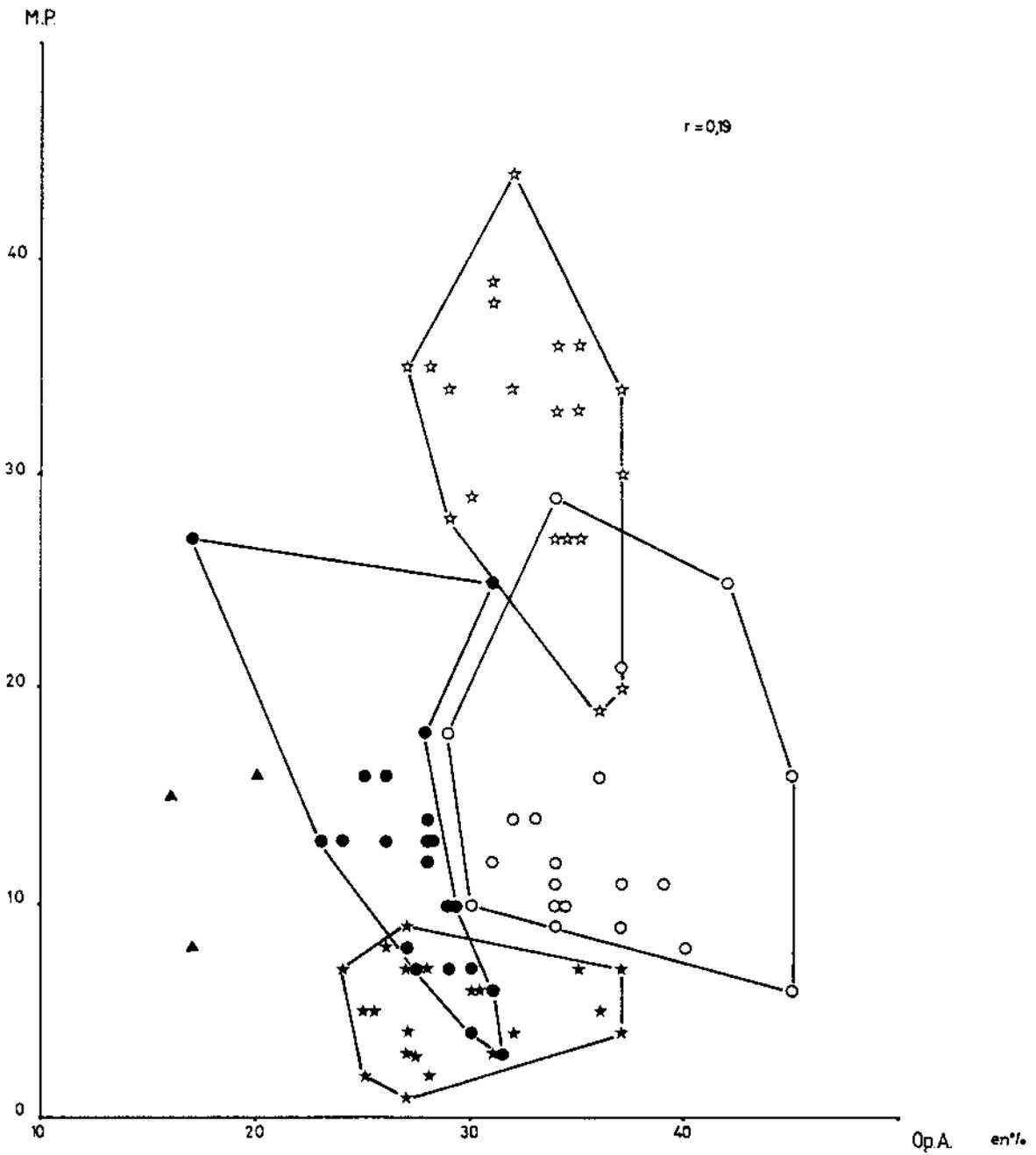
Une relation nettement allométrique a pu être mise en évidence entre le nombre de microponctuations du champ ocellaire et les longueurs radiale et coordonnée x ll. Ces deux dernières variables étant corrélées au facteur I dégagé par l'analyse factorielle. Cette allométrie semble s'exercer en dehors de toute séparation en espèces. Il serait intéressant de vérifier si elle ne constitue pas une caractéristique commune à tous le genre *Bombus* s.str.

IV. 5.5. Recherche de caractères spécifiques

Bien que certains facteurs dégagés par l'analyse factorielle soient très nettement spécifiques (facteur I, V, VI, VII), aucun ne permet une détermination sûre et simple des quatre espèces sur leur seule base.

De même, aucun caractère étudié isolément ou couplé à d'autres ne permet la séparation des quatre espèces en même temps.

Figure 24. Diagramme de dispersion à deux dimensions des variables M.P. et Op.A. Légende comme pour la figure 11.



B. *Lucocryptarum* est bien séparé de *flavoscutellaris* et de *terrestris* dans un grand nombre de diagrammes, les modalités de variation sont donc bien individualisées chez cette espèce par rapport aux deux autres citées ce qui tend à confirmer le statut spécifique récemment accordé à ce taxon (Rasmont, 1981a).

Les nuages de points représentant les individus de *lucorum* occupent sur de nombreux diagrammes une position intermédiaire entre ceux de *flavoscutellaris* et de *lucocryptarum* la gamme de variation de cette espèce est donc relativement mal individualisée. A l'exception de la Op.A. et de la R.L., les caractères utilisés pour cette étude (pour la plupart des caractères alaires) ne permettent donc pas de séparer cette espèce de *lucocryptarum* et *flavoscutellaris*.

Toutefois, le poids des caractères morphologiques et zoo-géographiques évoqués dans les chapitres précédents empêche de mettre en doute le statut spécifique de ce taxon. L'examen d'autres caractères morphométriques permettrait sans nul doute de découvrir des mensurations plus spécifiques.

Il faut ajouter que cette séparation en espèce, bien qu'approximative, est obtenue à partir de mensurations, alaires pour la plupart. Aucun des caractères morphologiques ou de pigmentation cités aux chapitres II.3.1 et II.3.2 et qui permettent une détermination sûre des quatre espèces n'a été repris dans cette étude morphométrique. Les caractères spécifiques ont donc été à priori évités et ce n'est qu'à posteriori que la notion d'espèce a été réintroduite. Dans ces conditions, le fait que certains facteurs principaux et de nombreux caractères particuliers montrent des variations de nature nettement spécifique ne peut que confirmer l'opportunité du regroupement en espèces de l'effectif étudié.

V. RESUME ET CONCLUSIONS

Jusqu'aux travaux de Krüger (1951, 1954, 1956, 1958), seules deux espèces du genre *Bombus* s.str. étaient connues d'Europe occidentale, *B. terrestris* auct. et *B. lucorum* (L.). Cet auteur ayant élevé *magnus* Vogt au rang d'espèce, ce nombre s'est vu porté à trois. Mais, si beaucoup d'auteurs ont admis l'existence de cette troisième espèce (Løken, 1973 ; Reinig, 1973, 1976 ; Alford, 1975 ; Delmas, 1976) et l'ont d'ailleurs signalée de Belgique (Kruseman, 1969), d'autres ne l'ont pas reconnue comme telle (Elfving, 1960 ; Ander, 1965) ou en ont contesté la validité (Pekkarinen, 1979), de sorte que *magnus* Vogt est resté un "taxon critique".

Le présent travail montre que, non seulement l'existence de *B. magnus* Vogt est incontestable et qu'il doit être considéré comme une bonne espèce, mais encore qu'un quatrième taxon ouest-paléarctique et présent en Belgique doit être élevé au rang spécifique (Rasmont, 1981a) :

B. lucocryptarum Ball.

Les quatre espèces, *B. terrestris* auct., *B. lucorum* (L.), *B. magnus* Vogt et *B. lucocryptarum* Ball sont redécrites et de nouveaux caractères sont cités et illustrés permettant enfin une détermination sûre des ♀♀ et des ♂♂.

Les caractéristiques zoogéographiques et écologiques de ces quatre espèces sont précisées.

B. terrestris auct. est une espèce érétophile eurytopique à répartition euroméditerranéenne.

B. lucorum (L.) est une espèce hylophile eurytopique à répartition eurosibérienne.

B. magnus Vogt est une espèce "éricophile sténotopique" bien adaptée au printemps tardif du climat atlantique et à répartition

armoricaine. Une population relictue appartenant à une sous-espèce inconnue est citée du Sud de la Yougoslavie. Une carte de répartition de cette espèce dans la région ouest-paléarctique est élaborée à partir des données originales et de la littérature. Une carte originale de la répartition de cette espèce en Belgique montre qu'elle n'est abondante qu'à l'ouest de la Campine, dans la région de Kalmthout.

Le statut spécifique de *B. lucocryptarum* Ball est resté méconnu jusque très récemment (Rasmont, 1981a) bien que certains auteurs l'aient pressenti. C'est une espèce elle aussi "éricophile sténotopique" mais plutôt adaptée aux printemps précoces des climats continentaux et de répartition complexe. La ssp. *lucocryptarum* Ball a semble-t-il une répartition eurosibérienne, la ssp. *reinigianus* Rasmont (1981b) a une répartition balkano-anatolienne et enfin, les ssp. *caucasiensis* Rasmont (1981b), *armeniensis* Rasmont (1981b) et *iranicus* Krüger ont une répartition arménio-perse, occupant respectivement les régions du Caucase, de l'Arménie et du nord de l'Iran. La carte de répartition de cette espèce dans la région paléarctique a été élaborée à partir des localités de capture des spécimens étudiés à l'occasion de ce présent travail. Une carte originale de la répartition de cette espèce en Belgique montre qu'elle est surtout abondante en Campine et dans les Hautes-Fagnes mais qu'elle est moins fréquente dans la région de Kalmthout où elle cohabite avec *B. magnus* Vogt.

B. magnus Vogt et *B. lucocryptarum* Ball sont très étroitement apparentés et ne se sont probablement différenciés que très récemment. Ces deux espèces occupant des biotopes semblables, elles entrent sans doute en forte concurrence ce qui peut expliquer leur répartition géographique respective, de type parapatrique. L'existence d'hybrides naturels entre eux semble possible mais n'a pas pu être confirmée. Des essais d'élevages en laboratoire sont en

cours chez le Dr. R. de Jonghe pour étudier cette question et pour tenter de découvrir les mécanismes d'isolement sexuel interspécifique. L'ensemble des informations éthologiques, écologiques et zoogéographiques synthétisées ici concourent à suggérer que le cap de la spéciation est franchi entre *B. lucocryptarum* Ball et *B. magnus* Vogt et donc le statut spécifique de ces taxons est entièrement justifié.

L'étude de la morphométrie ne permet pas de dégager de critère spécifique permettant une détermination sûre des ♀♀ des quatre espèces. Les deux taxons qui semblent les mieux différenciés sur le plan morphométrique sont *magnus flavoscutellaris* Trautmann et *lucocryptarum lucocryptarum* Ball ce qui tend à confirmer l'hypothèse de leur séparation spécifique.

L'existence de relation d'allométrie a pu être mise en évidence entre le nombre de microponctuations du champ ocellaire et certains caractères de nervation comme la longueur radiale ou la coordonnée x 11. Cette relation a pu être modélisée mathématiquement. Elle semble être un caractère supraspécifique, peut-être même générique.

Les techniques d'analyse employées n'ont pas permis de découvrir de critère simple de taille et qui ne soit pas spécifique parmi les caractères étudiés.

VI. BIBLIOGRAPHIE

- ALFORD, D.V., 1975 - Bumblebees - *Davis-Poynter, London, 352 pp.*
- ANDER, K., 1965 - Über die Verbreitung der Hummeln in Schweden (Hym., Apidae) - *Opusc. ent. 30 : 135-139*
- BALL, F.J., 1914 - Les bourdons de la Belgique - *Ann. Soc. ent. Belg. 58 : 77-108*
- BALL, F.J., 1920 - Notes supplémentaires sur les bourdons de la Belgique - *Ann. Soc. ent. Belg. 60 : 31-43*
- BERGSTRÖM, G. & SVENSSON, B.G., 1973 - Studies on natural odiferous compounds. VII. Characteristic marking secretions of the forms *lapponicus* and *scandinavicus* of *Bombus lapponicus* Fabr. (Hym., Apidae) - *Chemica scripta 4 : 231-238*
- BERGSTRÖM, G., KULLENBERG, B., STÄLLBERG-STENHAGEN, S. & STENHAGEN, E., 1968 - Studies on natural odiferous compounds. II. Identification of a 2,3-dihydro-farnesol as the main component of the marking perfume of male bumble bees of the species *Bombus terrestris* L. - *Ark. f. kemi 31(28) : 453-469 (1967)*
- BISCHOFF, H., 1930 - Entomologische Ergebnisse der schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920-1922. 29. Bombinae (Hymen.) *Ark. f. Zool., 21 A(19) : 1-6*
- 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*

- DAGNELIE, P., 1973 - Théorie et méthodes statistiques. Vol.1.-
Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, 378 pp.
- DAGNELIE, P., 1975a -Théorie et méthodes statistiques. Vol.2.-
Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, 463 pp.
- DAGNELIE, P., 1975b -Analyse statistique à plusieurs variables.-
Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, 362 pp.
- DAHLBOM, A.G., 1832 - Bombi Scandinaviae. Monographice tractati
et iconibus illustrati - *Londini Gothorum 55pp., 1 pl.*
- DALLA TORRE, K.W., 1882 -Bemerkungen zur Gattung *Bombus* Latr.,
II.-*Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck 12 : 14-31*
- DELMAS, R., 1976 -Contribution à l'étude de la faune française
des *Bombinae* (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae)-
Ann. Soc. ent. Fr. 12 (2) : 247-290
- DYLEWSKA, M., 1957 -The distribution of the species of genus
Bombus Latr. in Poland (an outline).- *Acta zool.
cracov. 2(12) : 259-278.*
- ELFVING, R., 1960 - Die Hummeln und Schmarotzerhummeln Finnlands-
Fauna fenn. 10 : 1-43
- ERLANDSSON, S., 1979 - *Bombus canariensis* Pérez, 1895 n.stat.
and *B. maderensis* n.sp. from the Macaronesian
Islands - *Ent. Scand. 10 : 187-192*
- GURR, L., 1957 - Bumble bee species present in the South
Island of New Zealand - *N. Z. J. Sci., Tech. A 38 :*
997-1001
- HAAS, A., 1949 - Arttypische Flugbahnen von Hummelmännchen-
Z. vergl. Physiol. 31 : 281-307

- HAAS, A., 1962 - Phylogenetisch bedeutungsvolle Verhaltensänderungen bei Hummeln. 2. Bericht über Verhaltensstudien an einem Nest mit Arbeiter-Königin -(*Bombus hypnorum*) - *Z. Tierpsychol.* 19(3) : 356-370
- HAAS, A., 1964 - Weitere Beobachtungen zum "generischen Verhalten" bei Hummeln - *Z. Tierpsychol.* 22(3) : 305-320
- HAAS, A., 1966a - Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm der Hummeln (*Bombus*) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*). I. Teil.- *Z. Tierpsychol.* 24(3) : 257-277
- HAAS, A., 1966b - Verhaltensstudien an europäischen Hummeln - *Stimmer der Zeit* 178 : 134-147
- HARRIS, M., 1780 (1776) - An exposition of English insects - *White & Robson, London, VIII + 166 + 4 pp., 50 pls.*
- HEINRICH, B., 1979 - Bumble-bee economics - *Harvard university press, Cambridge (Mass.) & London, 245 pp., 2 pls.*
- JEANNEL, R., 1942 - La genèse des faunes terrestres, Eléments de biogéographie - *Presses universitaires de France, Paris, 513 pp., 8 pls.*
- KIRBY, W., 1802 - Monographia Apum Angliae - Vol. 1, XII + 258 pp., 14 pls. ; Vol. 2 , 388 pp., 4 pls., Ipswich
- KRIECHBAUMER, J., 1870 - Vier neue Hummelarten - *Verh. zool. -bot. Ges. Wien.* 20 : 157-160.
- KRÜGER, E., 1939 - Die Hummeln und Schmarotzerhummeln von Sylt und dem benachbarten Festland - *Schr. naturw. Ver. Schlesw. Holst.* 23 : 28-123.

- KRÜGER, E., 1951a - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymen. Bomb.). I. Teil. *Tijdschr. Ent.* 93 : 141-197 (1950)
- KRÜGER, E., 1951b - Über die Bahnflüge der Männchen der Gattungen *Bombus* und *Psithyrus* (Bombidae, Hymenopt.)-
Z. Tierpsychol. 8 : 61-75
- KRÜGER, E., 1954 - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). II. Teil.-*Tijdschr. Ent.* 97 : 263-298.
- KRÜGER, E., 1956 - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). II. Teil (Fortsetzung).- *Tijdschr. Ent.* 99 : 75-105.
- KRÜGER, E., 1958 - Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera, Bombidae). III. Teil. - *Tijdschr. Ent.* 101 : 283-344.
- KRUSEMAN, G., 1955 - Vindplaatsen van *Bombus magnus* Vogt in de collectie van het Zoologisch Museum te Amsterdam (Hym.)- *Ent. Ber., Amst.* 15 : 398
- KRUSEMAN, G., 1969 - *Bombus magnus* Vogt ook in België - *Ent. Ber. Amst.* 29 : 164
- KULLENBERG, B.G., BERGSTROM, G. & STÄLLENBERG-STENHAGEN, S., 1970 - Volatile Components of the Cephalic Marking Secretion of Male Bumble Bees - *Acta Chem. Scand.* 24 : 1481-1483
- LATREILLE, P.A., 1802 - Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes. 3.- XII + 468 pp., Paris.

- LECLERCQ, J., 1954 - Monographie systématique phylogénétique et zoogéographique des hyménoptères craboniens.- *Lejeunia, Liège, 372 pp., 84 cartes.*
- LECLERCQ, J., 1960 - Fleurs butinées par les bourdons (Hym. Apidae Bombinae) dans la région liégeoise (1945-1959) - *Bull. Inst. agron. Stns. Rech. Gembloux 28 : 79-90*
- LINNAEUS, C., 1758 - *Systema Naturae. I. - 10th ed., Laurentii Salvii, Holmiae, 824 pp.*
- LINNAEUS, C., 1761 - *Fauna svecica - 2nd ed., Stockholmiae, 578 pp.*
- LØKEN, A., 1973 - Studies on Scandinavian Bumble Bees (Hymenoptera, Apidae). - *Norsk ent. Tidsskr. 20(1) : 1-219.*
- MARION, H., 1977 - Les bourdons de la Nièvre et du Morvan - *Bull. Soc. linn. Lyon 7 : 225-231*
- MASCHERPA, J.M., 1976 - Applications des méthodes informatiques à la taxonomie végétale, notamment des Phaseolinae, et aux problèmes biologiques qui lui sont liés (Thèse)- *Université de Genève, Faculté des Sciences, 144 pp.*
- MAYR, E., 1931 - Birds collected during the Withney South Sea expedition, XII. Notes on *Halcyon chloris* and some of its subspecies.- *American Mus. Novitates 469: 1 - 10*
- MAYR, E., 1942 - Systematics and the origin of species.- *Columbia Univ. Press, 334 pp.*
- MISONNE, X., 1959 - La règle de Bergmann. Essai d'interprétation des races géographiques en fonction du climat.- *Editions de l'Université, Léopoldville, 31 pp.*

- MOCZAR, M., 1953 - Magyarorszag és a környező területek dongoméheinek (*Bombus* Latr.) rendzere és ökológiaja. (Système et écologie des bourdons (*Bombus* Latr.) de la Hongrie et de ses régions voisines). - *Annls hist.-nat. Mus. natn. hung.* 4 : 131-159.
- MORAWITZ, F., 1882 - Die russischen *Bombus* -Arten in der Sammlung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaft. - *Bull. Acad. Sci. St. Pétersb.* 27 : 213-265 (aussi dans: *Mélanges Biol.* 11 : 69-144).
- NYLANDER, W., 1848 - Adnotationes in expositionem monographicam Apum borealium. - *Acta Soc. Sci. fenn.* 2(1847): 165-282, 1 pl.
- PEKKARINEN, A., 1979 - Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. - *Acta Zool. Fenn.* 158 : 1-60.
- PEKKARINEN, A., VARVIO-AHO, S.L. & PAMILO, P., 1979 - Evolutionary relationships in northern European *Bombus* and *Psithyrus* species (Hymenoptera, Apidae) studied on the basis of allozymes. - *Suomen hyönt. Aikak. (Ann. Ent. Fenn.)* 45 : 77-80.
- PEREZ, J., 1895 - Voyage de M.Ch. Alluaud aux Iles Canaries (Nov. 1889- Juin 1890), 4e mém. Hyménoptères. - *Ann. Soc. ent. Fr.* 64 : 191-204.
- PITTIONI, B., 1940 - Analytische Untersuchungen an den Hummelfaunen des Witoscha- und Ljulin- Gebirges in Bulgarien. Eine zoogeographisch-ökologische Studie. - *Isv. bulg. ent. Druzh. (Mitt. bulg. ent. Ges., Sofia)* 11 : 101-137.
- PITTIONI, B. & SCHMIDT, R., 1942 - Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. 1. Apidae, Podaliriidae, Xylocopidae, und Ceratinidae. - *Niederdonau* 19 : 1-69.
- PLOWRIGHT, R.C. & STEPHEN, W.P., 1973 - A numerical taxonomic analysis of the evolutionary relationships of *Bombus* and *Psithyrus* (Apidae, Hymenoptera). - *Can. Ent.* 105 : 733-743.

- RADOSZKOWSKI, O., 1884 - Révision des armures copulatrices des mâles du genre *Bombus*. - *Bull. Soc. Nat. Moscou* 59 : 51-92, 4 pls.
- RASMONT, P., 1981a - Redescription d'une espèce méconnue de bourdon d'Europe : *Bombus lucocryptarum* Ball, 1914 n. status (*Hymenoptera, Apidae, Bombinae*). - *Bull. Anns. Soc. r. ent. Belg.* (in print).
- RASMONT, P., 1981b - Catalogue systématique des *Bombinae* ouest-paléarctiques et leur codage dans le cadre de la Cartographie des Invertébrés européens (*Hymenoptera, Apidae*). - *Notes fauniques de Gembloux* (en préparation).
- REINIG, W.F., 1937 - Die Holarktis - *Fischer, Jena, 124 pp.*
- REINIG, W.F., 1938 - Elimination und Selektion - *Jena, 146 pp.*
- REINIG, W.F., 1939b - Die Evolutionmechanismen, erläutert an den Hummeln - *Zool. Anz., suppl. 12 : 170-206.*
- REINIG, W.F., 1967 - Zur Kenntnis der Hummelfaunen einiger Gebirge West-Kleinasiens (Hym., Apidae). - *NachrBl. bayer. Ent. 16 : 81-91.*
- REINIG, W.F., 1968 - Über die Hummeln und Schmarotzerhummeln Nordwest-Anatoliens (Hym., Apidae). - *NachrBl. bayer Ent. 17 : 101-112.*
- REINIG, W.F., 1971 - Zur Faunistik und Zoogeographie des Vorderen Orients. 3. Beitrag zur Kenntnis der Hummeln und Schmarotzerhummeln Anatoliens (Hym., Apidae). - *Veröff. zool. Ststamml. Münch. 15 : 141-165.*
- REINIG, W.F., 1972 - ökologische Studien an mittel- und süd-europäischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802 ; Hym., Apidae). - *Mitt. münch. ent. Ges. 60 : 1-56.*

- REINIG, W.F., 1973 - Faunistische und zoogeographische Studien in Kleinasien. 4. Beitrag zur Kenntnis der anatolischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus* Lep., 1832). (Hym., Apidae). - *Mitt. münch. ent. Ges.* 63 : 112-133.
- REINIG, W.F., 1974 - Faunistische und zoogeographische Studien in Kleinasien. 5. Auf Hummelfang im Taurus (*Bombus* Latr., 1802 et *Psithyrus* Lep., 1832 ; Hym., Apidae). - *NachrBl. bayer. Ent.* 23 : 67-80.
- REINIG, W.F., 1976 - Über die Hummeln und Schmarotzerhummeln von Nordrhein-Westfalen (Hymenoptera, Bombidae). - *Boon. zool. Beitr.* 27 : 267-299.
- RIPLEY, S.D., 1945 - Suggested terms for the interpretation of speciation phenomena - *J. Washington Acad. Sci.* 35 : 337-341
- SAKAGAMI, Sh.F., 1976 - Specific Differences in the Bionomic Characters of Bumblebees. A comparative Review. - *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 20(3) : 391-447.
- SCHENCK, A., 1859 - Die nassauischen Bienen. Revision und Ergänzung der früheren Bearbeitungen. *Jber. Ver. Naturk. Herzogthum Nassau* 14 : 3-414.
- SCHMIEDEKNECHT, O., 1878 - Monographie der in Thüringen vorkommenden Arten der Hymenopteren-Gattung *Bombus*. - *Jena. Z. Naturw.* 12 : 303-430, 2 pls.
- SCOPOLI, J.A., 1763 - *Entomologia Carniolia - Vindobonae (Wien)* 420 pp.
- SKORIKOV, A.S., 1922a - Faunae Petropolitanae catalogus (En russe) - *Petr. agron. Inst. sci. Res., ent. Sta.* 2 : 1-51.
- SKORIKOV, A.S., 1931 - Die Hummelfauna Turkestans und ihre Beziehungen zur zentralasiatischen Fauna (Hymenoptera, Bombidae). - *Abh. Pamir-Exped., 1928* 8 : 175-247

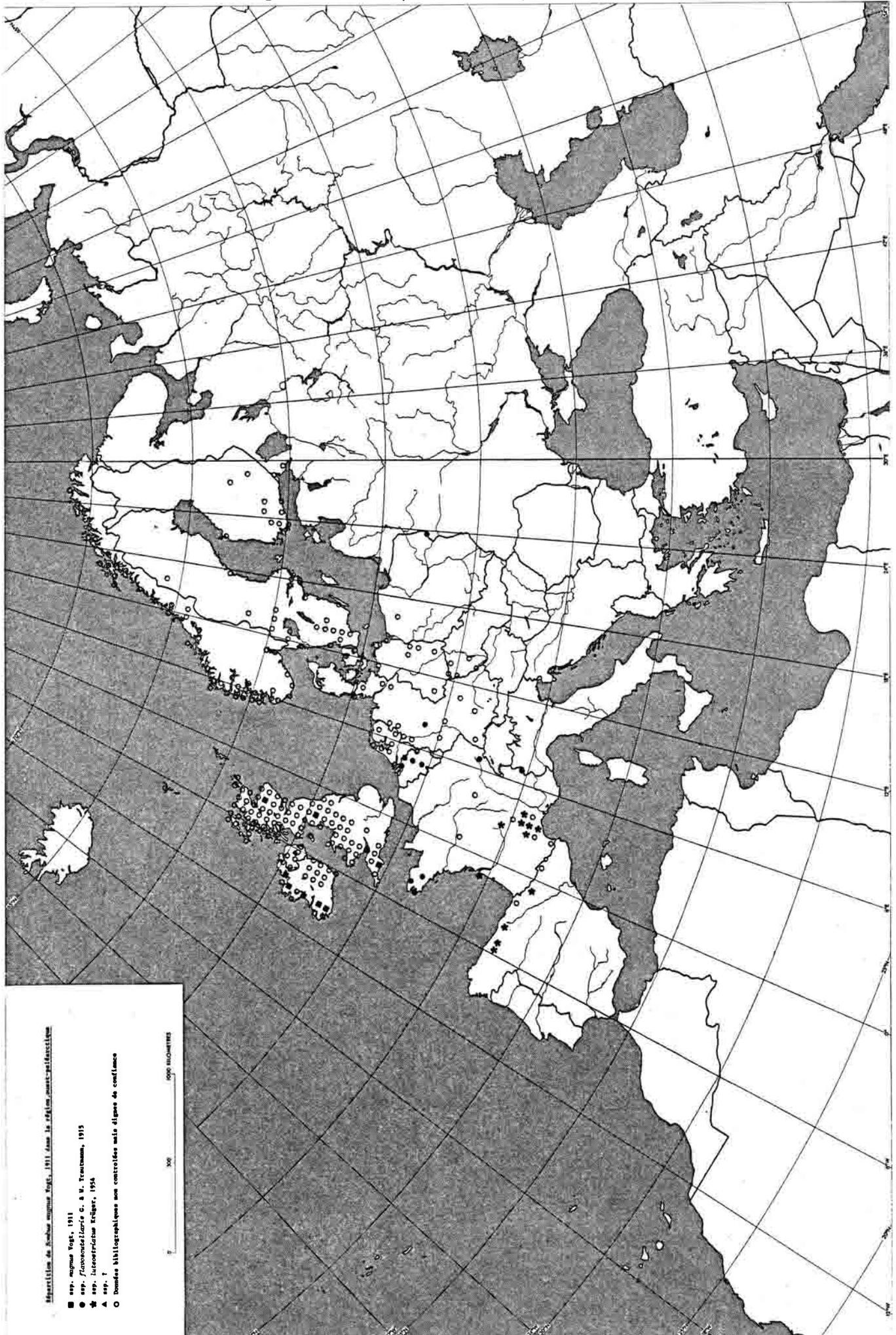
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R., 1973 - Numerical taxonomy -
W.H. Freeman and Co., San Francisco, 573 pp.
- SVENSSON, B.G., 1973 - Morphological Studies on the two
Scandinavian Subspecies of *Bombus lapponicus*
Fabricius (Hym. Apidae)- *Ent. Tidskr. 94 : 140-147.*
- SVENSSON, B.G., 1979 - *Pyrobombus lapponicus* auct., in Europe
recognized as two species : *P. lapponicus* (Fabricius,
1793) and *P. monticola* (Smith, 1849) (Hymenoptera,
Apoidea, Bombinae).- *Ent. scand. 10 : 275-296.*
- SVENSSON, B.G., 1980 - Species-isolating mechanisms in male
bumble bees (Hymenoptera, Apidae)- *Abstr. Upps. Diss.*
Fac. Sci. 549 : 1-42
- SVENSSON, B.G., 1980 (en préparation) - Patrolling behaviour
of bumble bee males (Hymenoptera, Apidae, Bombinae)
in a subalpine/alpine area, swedish Lapland.-
- SVENSSON, B.G. & BERGSTRÖM, G., 1977 - Volatile marking secre-
tions from labial gland of north european *Pyrobombus*
D.T. males (Hymenoptera, Apidae) - *Insectes sociaux*
24 (2) : 213-224.
- SVENSSON, B.G. & BERGSTRÖM, G., 1979 - Marking pheromones of
Alpinobombus males (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae)-
Journal of Chemical Ecology 5(4) : 603-615
- TERÄS, I., 1976 - Flower visits of bumblebees, *Bombus* Latr.
(Hymenoptera, Apidae), during one summer - *Ann.*
Zool. Fenn. 13 : 200-232
- THORPE, R.S., 1980 - A comparative study of ordination techni-
ques in numerical taxonomy in relation to racial vari-
ation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.) - *Biol.*
J. of Linnean Soc. 13(1) : 7 - 40

- TKALCŮ, B., 1967 - Sur deux espèces de Bourdons décrites par William Nylander (Hymenoptera, Apoidea : Bombus).- *Bull. Soc. ent. Mulhouse* 1967 : 41-58.
- TKALCŮ, B., 1974b - Bemerkenswerte Bienenfunde in der Tschechoslowakei (Hymenoptera, Apoidea) - *Acta ent. bohemoslovaca* 71 : 205-208
- TKALCŮ, B., 1974c - Ergebnisse der 1. und 2. mongolisch-tschechoslowakischen entomologisch-botanischen Expedition in der Mongolei. Nr. 29 : Hymenoptera, Apoidea, Bombinae.- *Sb. faun. Praci. ent. Odd. nar. Mus. Praze* 15 : 25-58.
- TOURNIER, H., 1890 - Descriptions d'espèces nouvelles - *Ent. genèv.* 11-12 : 220-223 (1889)
- TRAUTMANN, G. & TRAUTMANN, W., 1915 - *Bombus terrestris* L. var. nov. *flavoscutellaris* - *Int. ent. Z.* 1915 : 18
- VOGT, O., 1908 - Bombi (Hummeln) - pp. 100-101 in : *Wissenschaftliche Ergebnisse von Expedition Filchner nach China und Tibet, 1903-05, Band 10, T.1. Mittler, Berlin, XII + 288 pp., 26 pls., 1 carte*
- VOGT, O. 1909 - Studien über das Artproblem. 1. Mitteilung. Über das Variieren der Hummeln. I. Teil. *Schr. berl. Ges. naturf. Fr. Berl.* 1909 : 28-84, 1 pl.
- VOGT, O., 1911 - Studien über das Artproblem. 2. Mitteilung. Über das Variieren der Hummeln. 2. Teil. (Schluss) - *Schr. berl. Ges. naturf. Fr. Berl.* 1911 : 31-74

VUILLEUMIER, F., 1976 - La notion d'espèce en ornithologie -
pp. 29-65 in : *Les problèmes de l'espèce dans le*
règne animal. T.I., Société Zoologique de France,
Mém. 38, 407 pp.

XANTHOULIS, D., HECQ, P. & GASPAR, S., 1981 - Description
et utilité d'un analyseur d'images - *Annls. Gembloux*
87 : 39-47

Carte 1 : Répartition de *Bombus magnus* Vogt, 1911 dans la région ouest-paléarctique

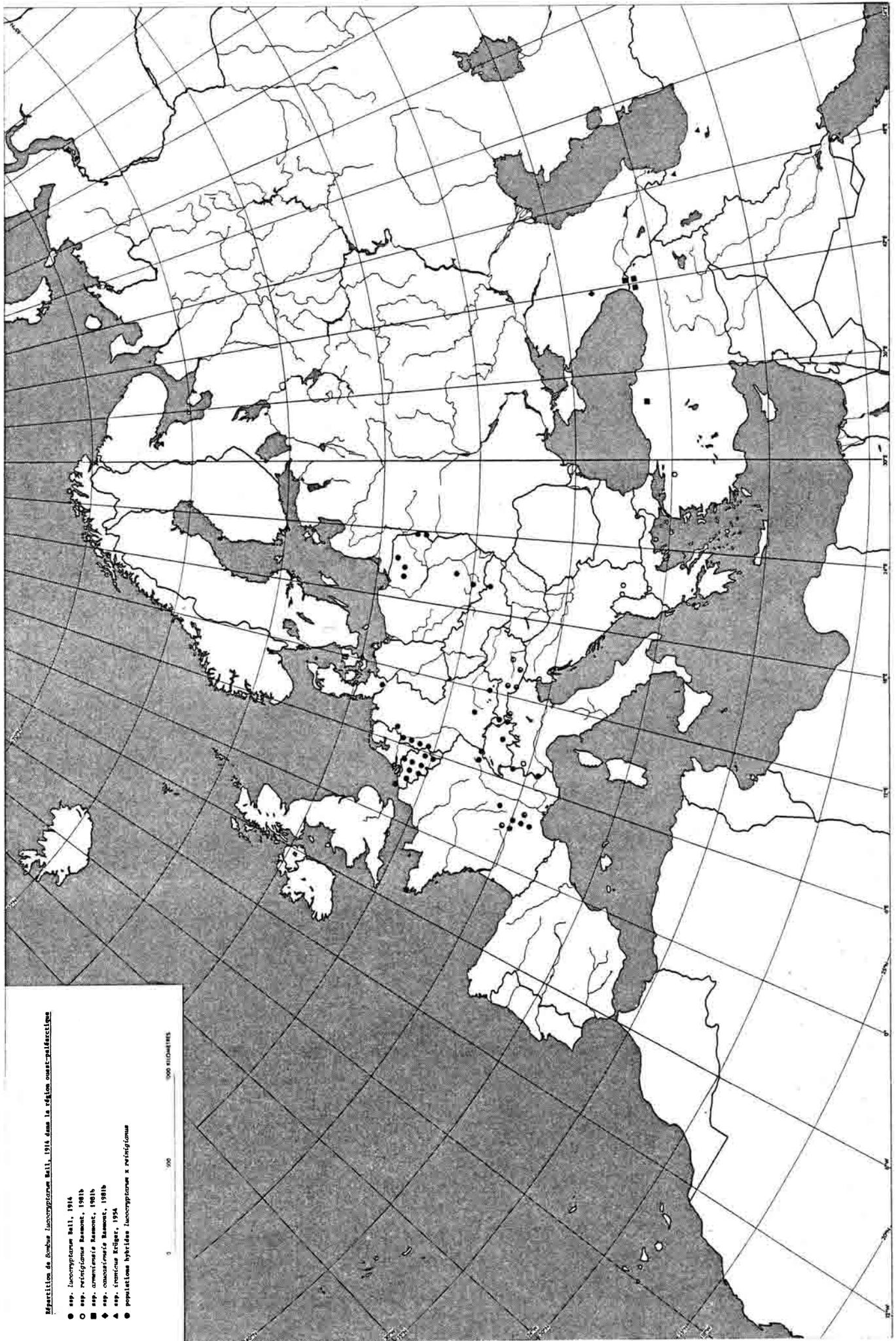


Répartition de *Bombus magnus* VOGT, 1911 dans la région ouest-paléarctique

- *B. magnus* Vogt, 1911
- *B. flavocinctus* Liere & M. Trueman, 1915
- ★ *B. leucocinctus* Krieger, 1924
- ▲ *B. sp. ?*
- *Bombus* bibliographiques non contrôlés mais dignes de confiance

0 300 600 KILOMETRES

Carte 2 : Répartition de *Bombus lucocryptarum* Ball, 1914
 dans la région ouest-paléarctique



Carte 3 : Répartition de *Bombus magnus flavoscutellaris*
G. & W. Trautmann, 1915 en Belgique

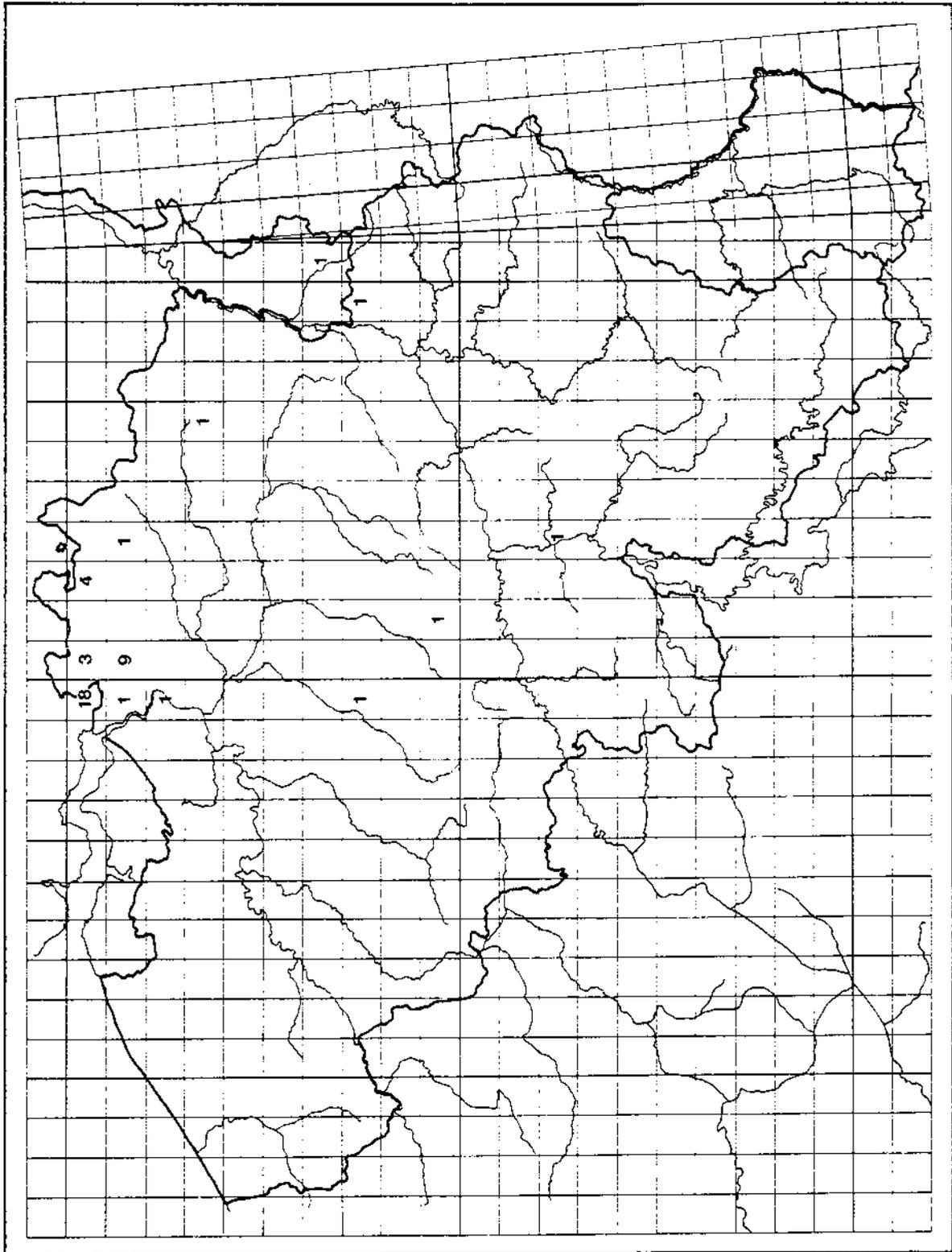


PLANCHE I

Figure 1 : Labrum de *Bombus terrestris terrestris* auct. ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Figure 2 : Labrum de *Bombus lucorum lucorum* (L., 1761) ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Figure 3 : Labrum de *Bombus magnus flavoscutellaris* G.&W.

Trautmann, 1915 ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Figure 4 : Labrum de *Bombus lucocryptarum lucocryptarum*

Ball, 1914 ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Echelle = 0,5 mm.

I

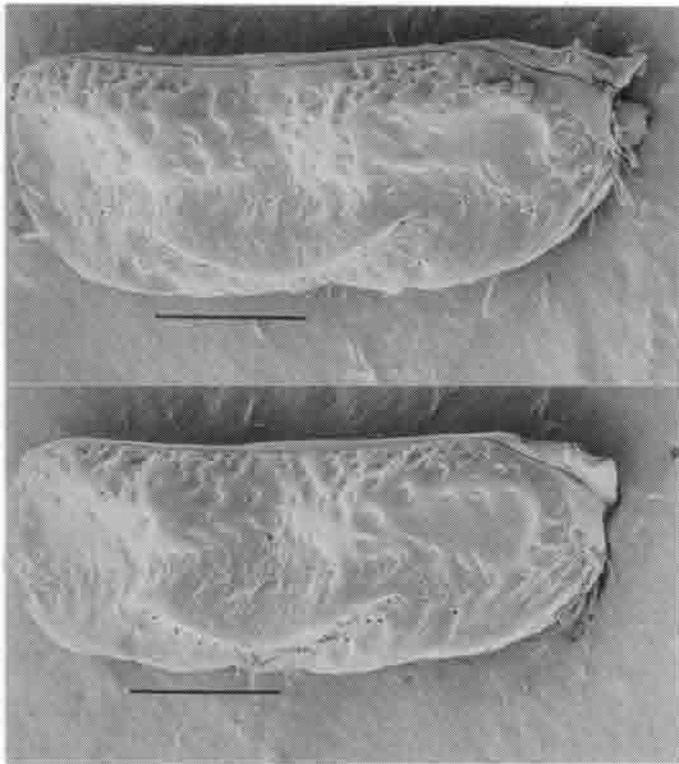


Fig.1

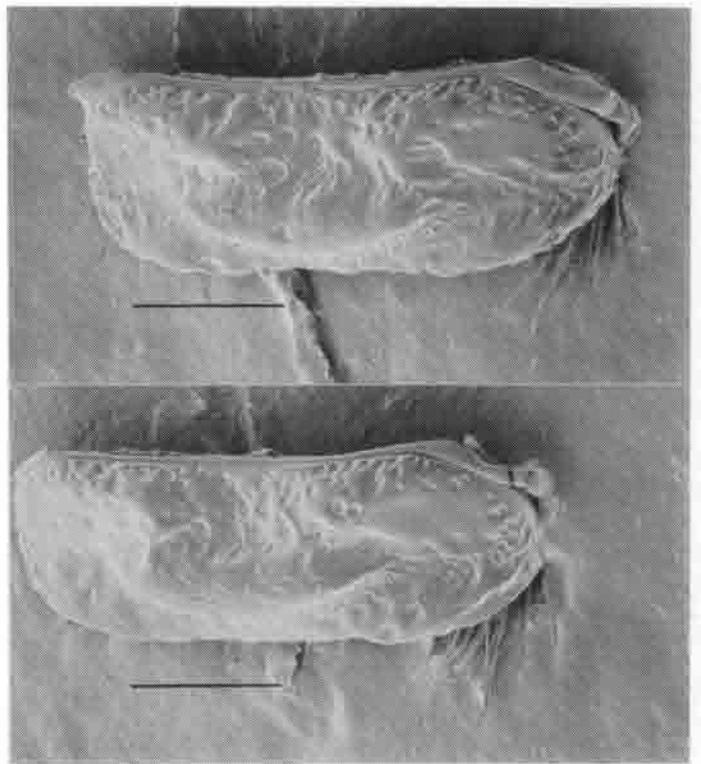


Fig. 2

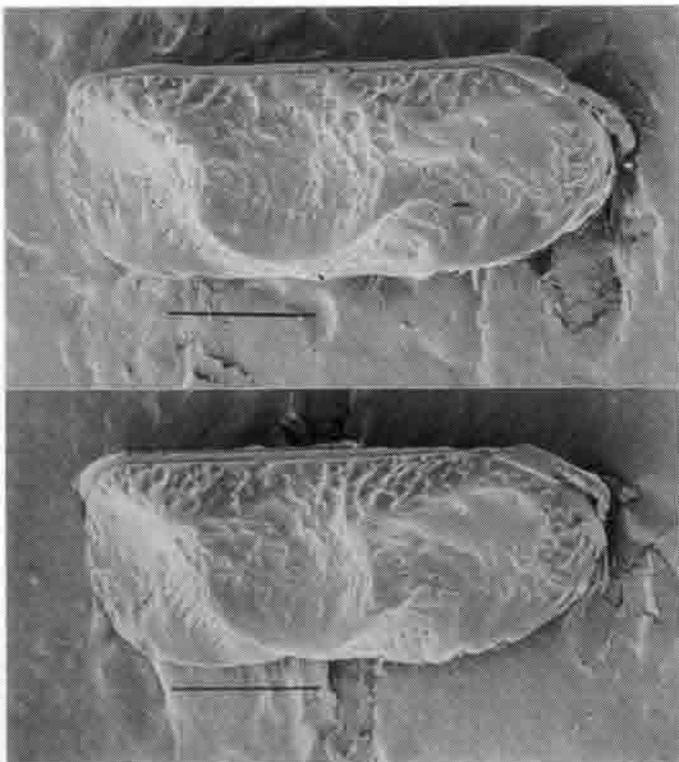


Fig.3

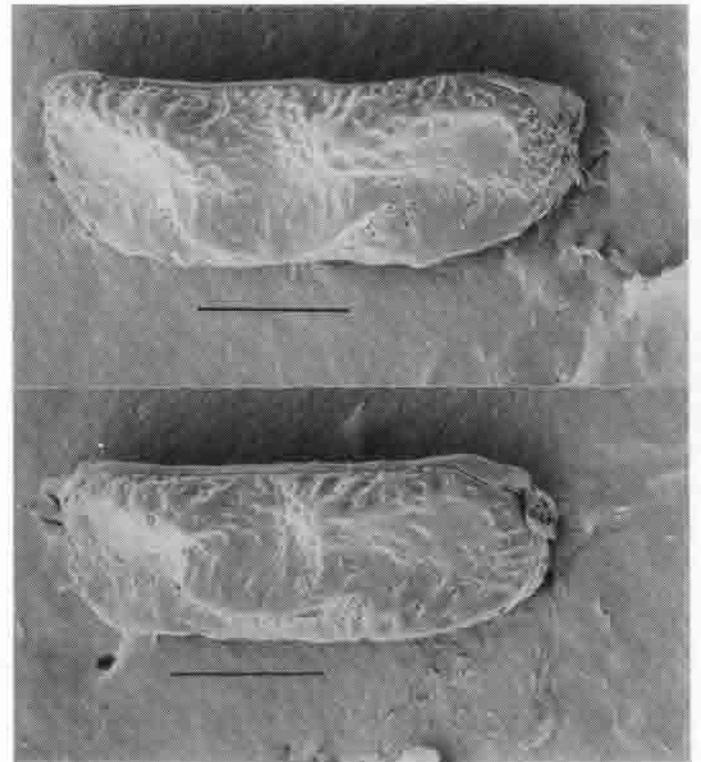


Fig. 4

PLANCHE II

Figure 1 : Labrum de *Bombus terrestris terrestris* auct. ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Figure 2 : Labrum de *Bombus lucorum lucorum* (L., 1761) ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Figure 3 : Labrum de *Bombus magnus flavoscutellaris* G.&W.

Trautmann, 1915 ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Figure 4 : Labrum de *Bombus lucocryptarum lucocryptarum*

Ball, 1914 ♀

a : exemplaire 1

b : exemplaire 2

Echelle = 0,5 mm.

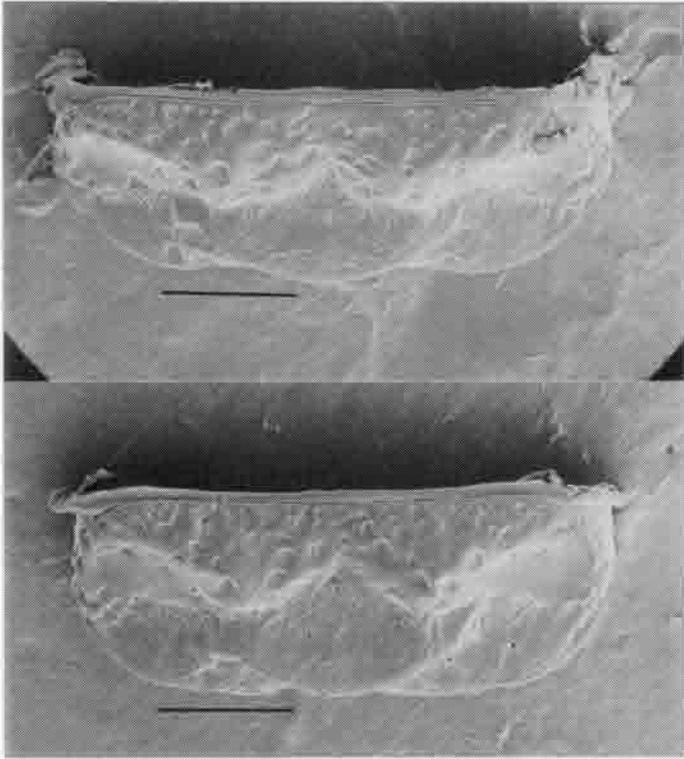


Fig. 1

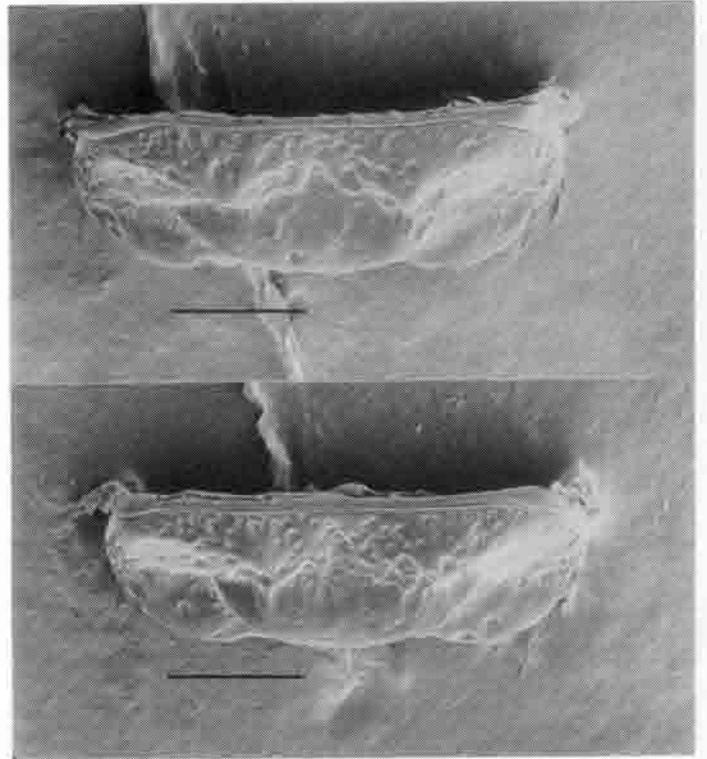


Fig. 2

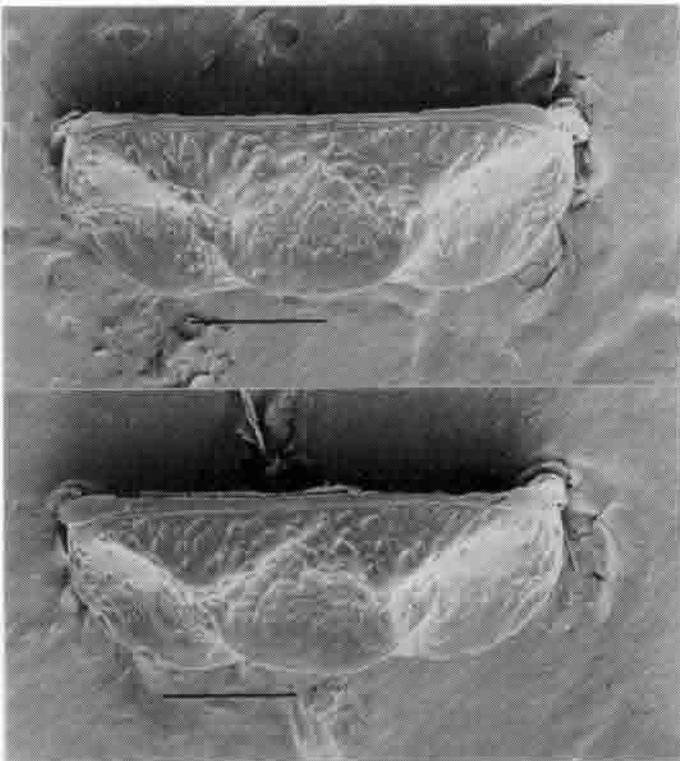


Fig. 3

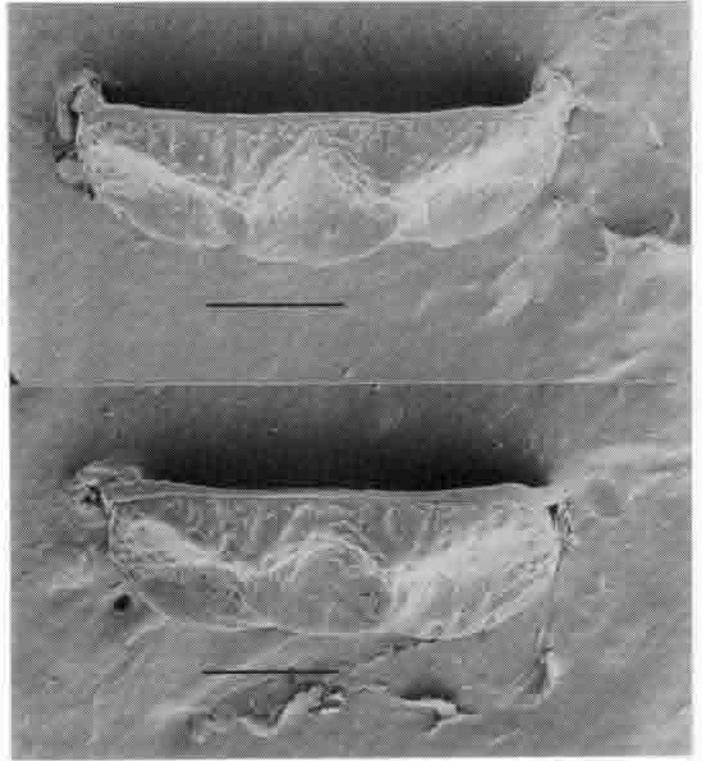


Fig. 4

PLANCHE III

Champ ocellaire de *Bombus terrestris* auct. (figure 1)

figure 2 : champ ocellaire de *Bombus lucorum* (L., 1761)

Echelle = 0,2 mm.

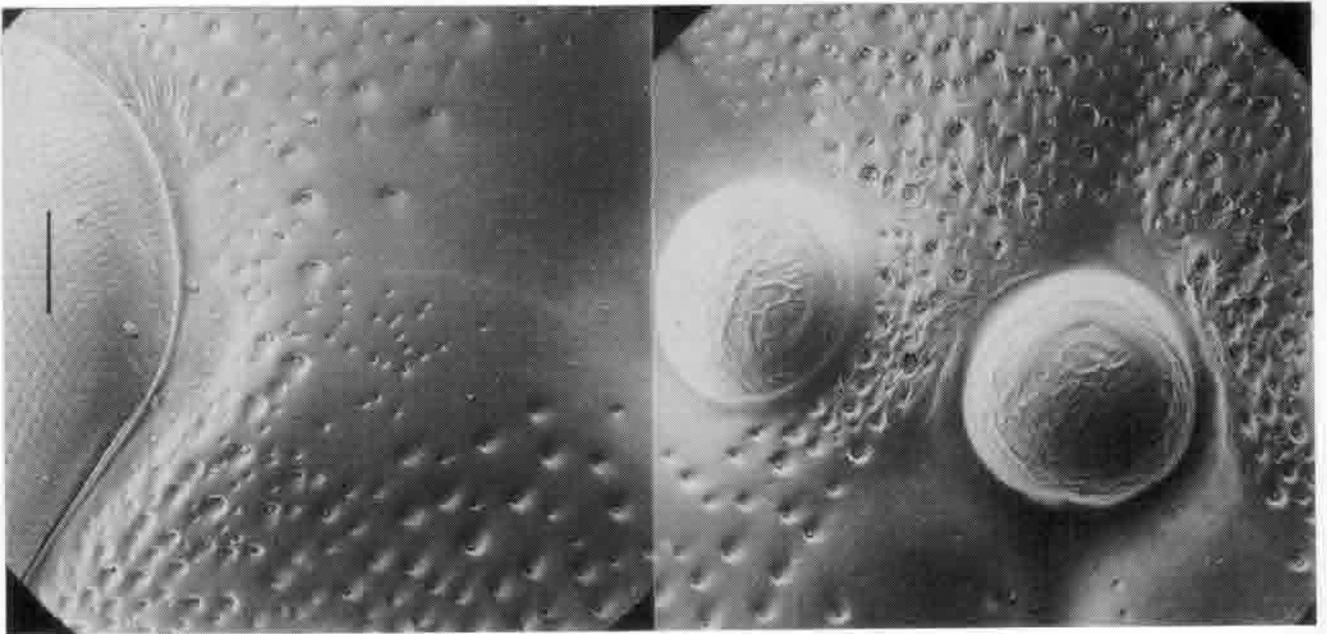


Fig.1

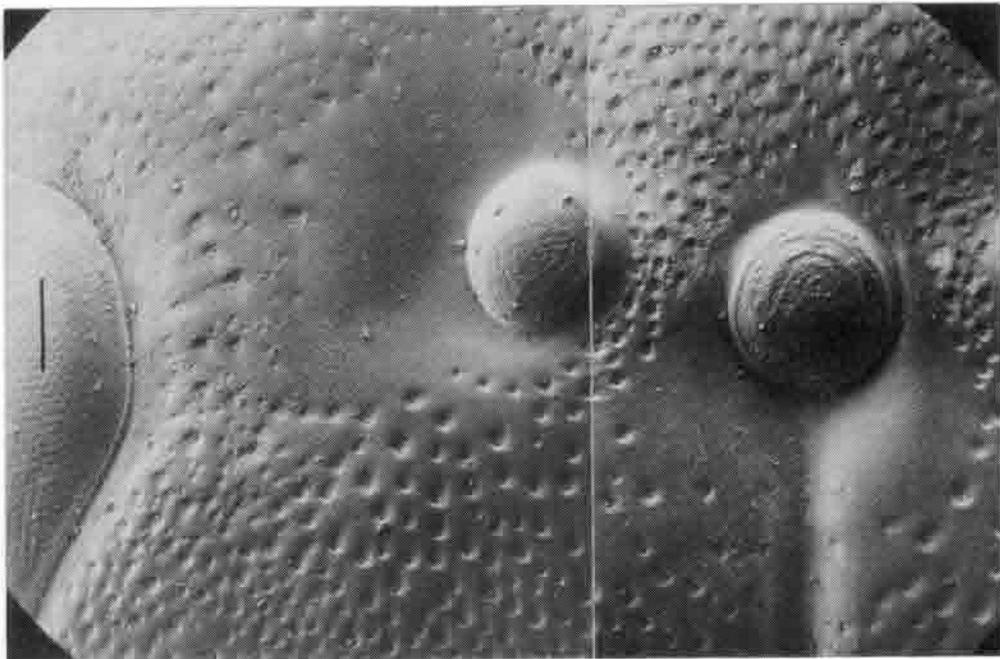


Fig.2

PLANCHE IV

Figure 1 : Champ ocellaire droit de *Bombus magnus* Vogt, 1911

Figure 2 : Champ ocellaire droit de *Bombus lucocryptarum*
Ball, 1914

Echelle = 0,2 mm

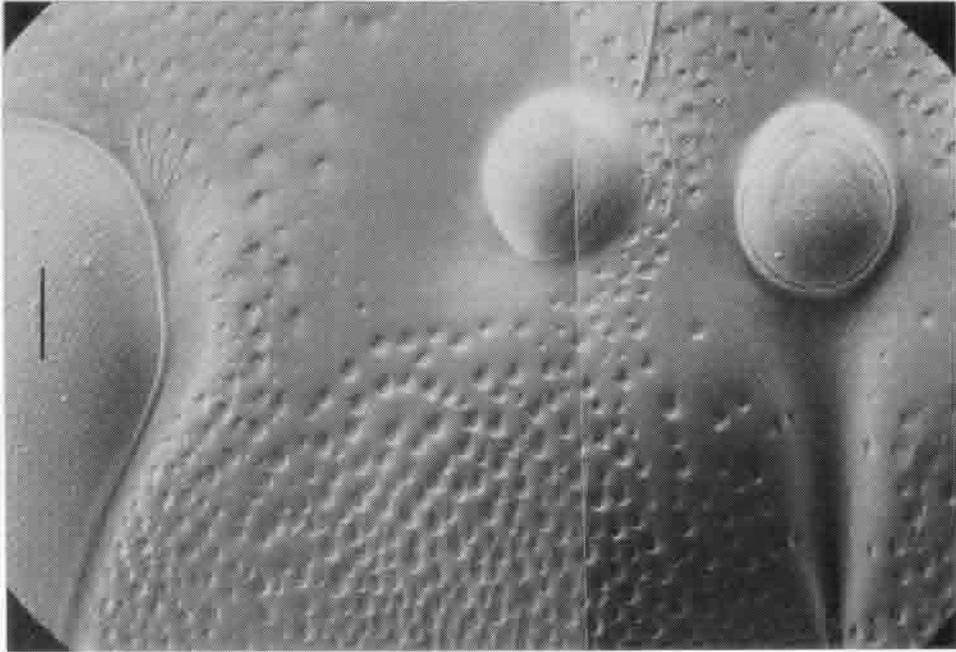


Fig.1

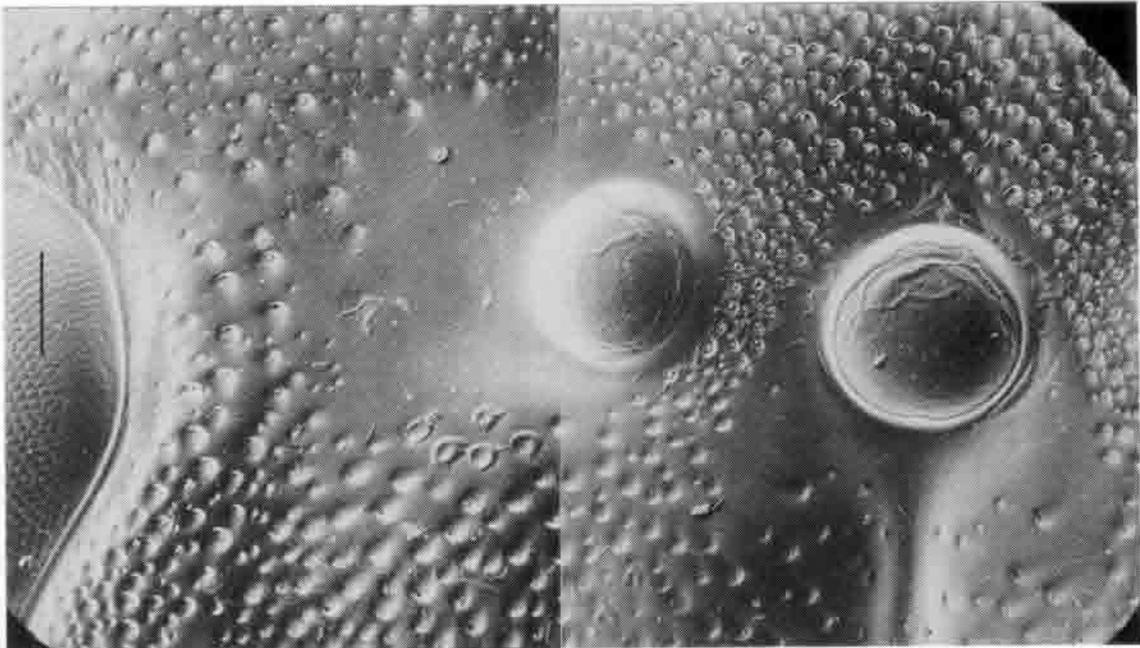


Fig.2

PLANCHE V

Figure 1 : Metabasitarsus droit de *Bombus terrestris* auct.

Figure 2 : Metabasitarsus droit de *Bombus lucorum* (L., 1761)

Figure 3 : Metabasitarsus droit de *Bombus magnus* Vogt, 1911

Figure 4 : Metabasitarsus droit de *Bombus lucocryptarum*
Ball, 1914

Echelle = 1 mm.

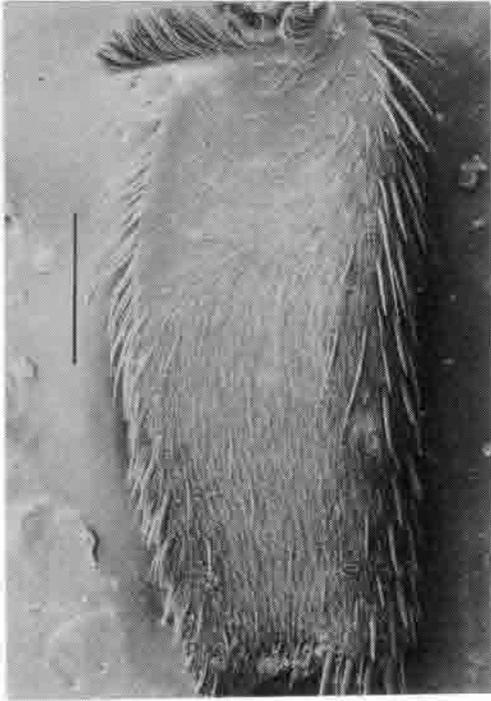


Fig. 1

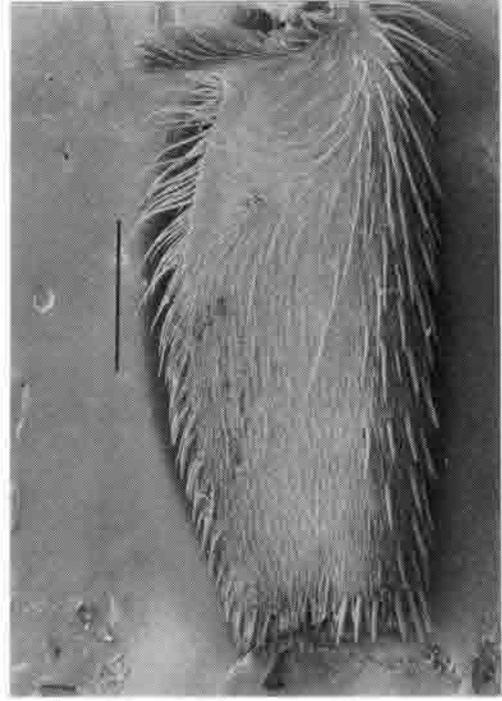


Fig. 2

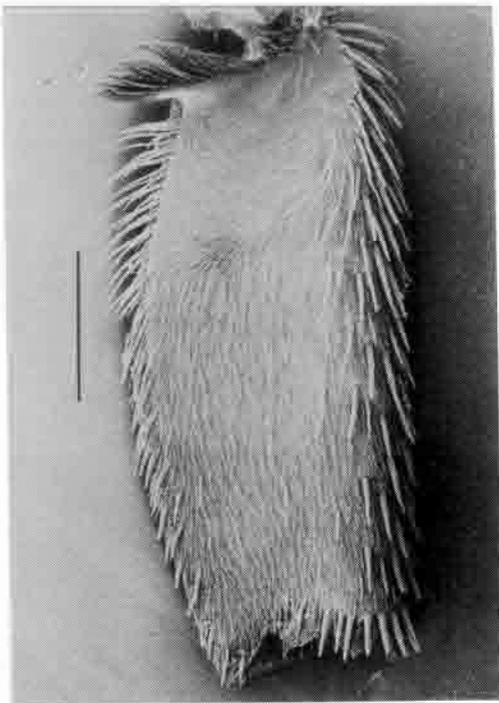


Fig. 3

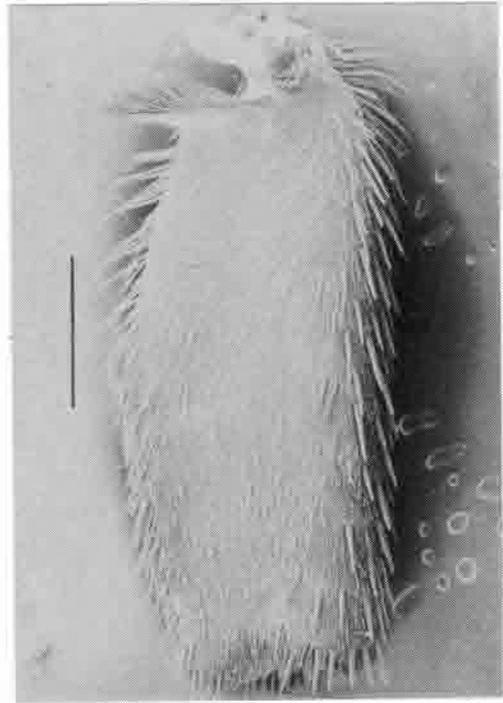


Fig. 4

PLANCHE VI

Figure 1 : Partie centrale du tergite 2 de *Bombus terrestris*
auct.

Figure 2 : Partie centrale du tergite 2 de *Bombus lucorum*
(L., 1761)

Figure 3 : Partie centrale du tergite 2 de *Bombus magnus*
Vogt, 1911

Figure 4 : Partie centrale du tergite 2 de *Bombus lucocryptarum*
Ball, 1914

Echelle = 0,2 mm.

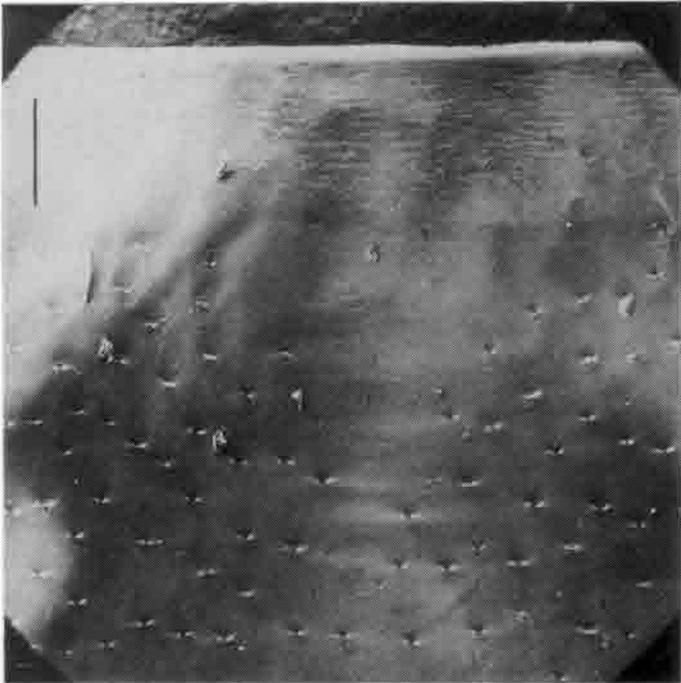


Fig. 1

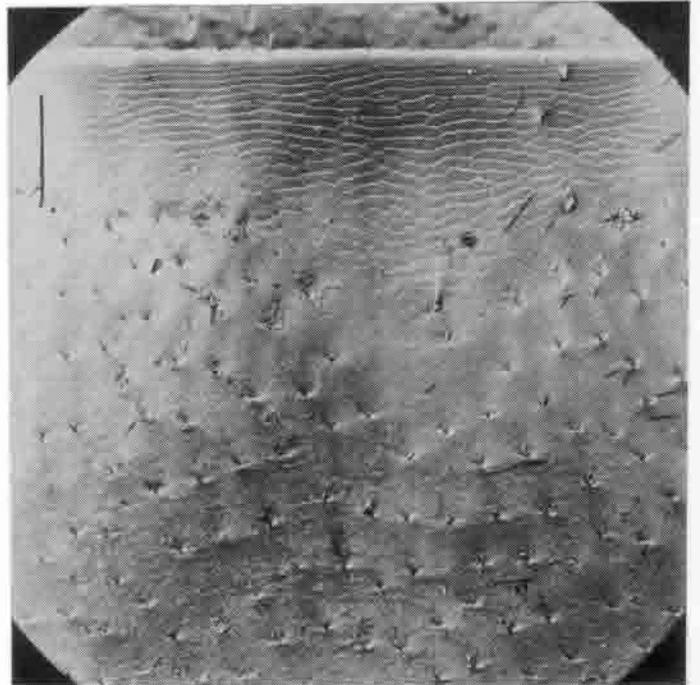


Fig. 2

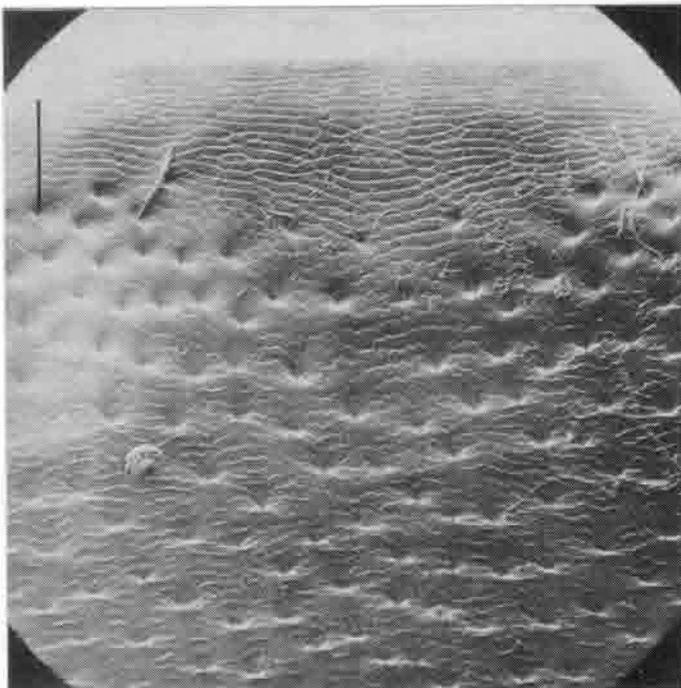


Fig. 3

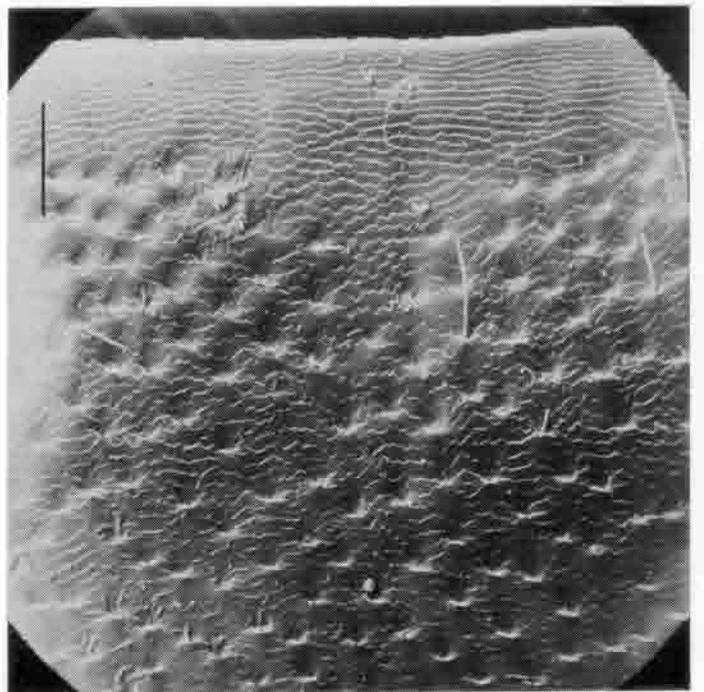


Fig. 4

This page left blank

<u>PAGE</u>	<u>LIGNE</u>	<u>Lire ou remplacer par la mention soulignée</u>
I	4	d'ailleurs <u>chez</u> tous
I	13	serait <u>ainsi</u> dépendante
I	18	la féver <u>ole</u>
III	8	<u>De</u> ce fait
VI	12	M.S. <u>Wéry</u>
VI	28	j'ai pu <u>bénéfici</u> er
VI	28	<u>je</u> ne saurais l'oublier
3	21	(v. fig. <u>7</u>)
4	5 et 21	-Recherche <u>e</u>
6	15	se développe-t-il
7	9	(voir chapitre <u>III</u> . Perspectives...).
7	15	(B. terrestris <u>auct.</u> ,
7	22	(<u>III</u> . Ecologie et ...
7	24-25	et <u>IV</u> . Relations morphométriques entre les espèces du genre Bombus Latreille s.str. <u>en</u> Belgique
13	9	et occasionné <u>e</u> beaucoup
14	30	si la prise de vue est effectuée
18	6	sous- <u>espèces</u>
22	10-32	XX ++
26	21	X +
27	17	<u>Sud de</u> l'Italie
28	18	<u>Løken</u> (1973)
28	23	Tkalcu ^o (1974a)
28	29	Tkalcu ^o (1974b)
29	3	ssp. laevis <u>Krüger</u> , <u>1954</u> ; ssp. lantschouensis Vogt, 190 <u>8</u>)
29	23	confiné <u>e</u>
30	3	Rasmont, 198 <u>1b</u>
30	28	déterminés
33	27	1971, 1973, 1974, 1976}
34	11-13	Heinrich, 197 <u>9</u>)
34	17	Pittioni <u>1940</u> ; Moczar, 1953; Leclercq, <u>1960</u>).
34	20	188 <u>2</u>
34	22	(Mill.) <u>)</u>
36	Tableau	Calluna vulgaris (<u>L.</u>)
36	"	Lotus uliginosus <u>Schkuhr</u>
"	"	Chamaenerion angustifolium (L.)

<u>PAGE</u>	<u>LIGNE</u>	<u>Lire ou remplacer par la mention soulignée.</u>
40	9	Bia <u>ł</u> owieczza
47	25	difficilement
51	23	d'images <u>et</u> de façon
52	18	Si D.O = Log $\frac{1}{T}$ et T = $1 - \frac{O_P}{100}$
56	21	l'esprit humain imagine
57	18-18	dés composantes principales et l'analyse en coordonnées principales qui en est proche,:::
59	25	des distances taxonomiques qui donne des résultats....
75	BIBLIOGRAPHIE	ANDER, K., 1965 -.. in Schweden
80	" "	MORAWITZ, F., 1882 -.. Akademie der Wissenschaften
81	" "	REINIG, W.F., 1939b -.. Die Evolutionsmechanismen,
82	" "	SAKAGANI, Sh.F, 1976 -.. A Comparative Review.
	" "	SCHENCK, A., 1859 -.. Ergänzung der früheren
84	" "	TKALCU, B., 1974a - Bemerkenswerte ...
84	" "	TKALCU, B., 1974b - Ergebnisse ...