

Université de Mons-Hainaut
Service de Zoologie
-
Réserve naturelle de la Vallée d'Eyne

Rapport de recherche

**Etude des choix floraux des bourdons
(Hymenoptera, Apidae) de la commune d'Eyne
(France, Pyrénées-Orientales)**

Par Eve-Anne Durieux

Promoteur
Prof. P. Rasmont

Octobre 2000

Table des matières

1. Introduction	1
1.1. Présentation du travail	1
1.2. Les bourdons : présentation et intérêt de leur étude.....	2
1.2.1. Cadre systématique.....	2
1.2.2. Distribution géographique.....	3
1.2.3. Choix floraux et pollinisation	3
1.3. Compétition et concept de niche écologique.....	6
1.3.1. Compétition	6
1.3.2. Concept de niche écologique	7
1.4. Choix du site d'étude : Eyne et sa diversité.....	8
1.4.1. Description du site	8
1.4.1.1. Géographie	8
1.4.1.2. Hydrographie	9
1.4.1.3. Aperçu géologique	10
1.4.1.4. Climat.....	10
1.4.1.5. Flore et végétation	11
1.4.2. Diversité du site.....	12
1.5. Objectifs	13
2. Matériel et méthodes	14
2.1. Origine du matériel étudié.....	14
2.2. Détermination des insectes	15
2.3. Détermination des plantes	15
2.4. Traitement des données.....	16
2.4.1. Gestion des données	16
2.4.2. Traitement préliminaire des données.....	16
2.4.3. Analyse des données	17
2.4.3.1. Calcul des niches alimentaires.....	17
2.4.3.2. Analyse multivariée.....	19
Matrice de données	19
Analyse Factorielle des Correspondances	20
Les dendrogrammes	20
La méthode Indval : Indicator Value Method	20
Les logiciels utilisés.....	22
2.5. Etude de la morphologie des bourdons.....	22
2.5.1. Mesure de la longueur radiale.....	22
2.5.2. Mesure de la longueur du proboscis	23
2.6. Mesure de la profondeur de corolle des plantes.....	24
2.7. Corrélations et tests de médianes.....	26
3. Résultats et discussion	27
3.1. Présentation des effectifs	27
3.2. Présentation des plantes butinées	31
3.3. Présentation des plantes butinées pour chaque espèce de bourdon et	33
comparaison avec les données de la littérature	33
3.4. Etude des niches alimentaires	52
3.4.1. Calcul de la largeur de la niche alimentaire	52
3.4.2. Calcul des recouvrements de niches alimentaires	54
3.5. Analyse Factorielle des Correspondances	59
3.6. Groupes fauniques et leurs préférences alimentaires	63

3.7. Rôle du proboscis dans la structure des communautés de bourdons	74
3.7.1. Tableau comparatif	74
3.7.2. Longueur de proboscis et largeur de la niche alimentaire	75
3.7.3. Relation entre la longueur du proboscis et la profondeur de corolle de la plante butinée.....	76
3.7.4. Variabilité de la longueur du proboscis au sein d'une espèce et largeur de la niche alimentaire.....	82
3.8. Considérations sur la conservation des espèces	84
4. Conclusion.....	85
Bibliographie	88
Annexe A	96
Annexe B.....	97
Annexe C	102

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier M. le Prof. P. Rasmont de m'avoir accueillie dans son laboratoire et de m'avoir offert l'opportunité de réaliser un mémoire qui a allié recherche et travail de terrain.

Toute ma gratitude va à M. A. Bousquet, maire de la commune d'Eyne et M. Baracetti, gestionnaire de la Réserve Naturelle du Vallon d'Eyne pour l'accueil qu'il m'ont réservée.

Je remercie M. le Prof. J.-C. Verhaeghe pour son écoute et ses précieux conseils.

Je remercie MM. Prof. J. Lambinon, A. Baudière et M Ir. H. Brisse de m'avoir guidée dans la partie botanique de ce travail.

Que soit tout particulièrement remercié M. E. Druart pour le temps qu'il a consacré à m'aiguiller dans toutes les difficultés que j'ai rencontrées.

Je remercie également M. J.-F. Godeau pour sa participation au travail de terrain.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude aux membres du laboratoire de zoologie: MM. Dr. Y. Barbier, M. Terzo, X. Simon pour leurs services et leur constante disponibilité.

Je tiens à remercier particulièrement Mlle S. Iserbijt dont la collaboration fut déterminante.

Je remercie M. F. Delmarquette, M. J. Hlusek, Mlle A. Durant pour leurs services.

1. Introduction

1.1. Présentation du travail

Depuis plusieurs dizaines d'années, nombre de scientifiques s'intéressent à l'étude du comportement et de l'écologie des bourdons.

Dotés d'une thermorégulation de type endotherme très élaborée leur permettant de rester actifs à basse température (Heinrich, 1979a), les bourdons occupent une place importante dans les écosystèmes des régions froides et tempérées où ils constituent les pollinisateurs principaux d'un grand nombre de plantes spontanées et cultivées.

Rasmont (1988) et Rasmont & Mersch (1988) observent une régression importante des bourdons en France, en Belgique et dans les régions limitrophes. Rasmont (1988) l'explique par une modification des pratiques pastorales, culturelles et forestières durant ce dernier siècle (désherbage des cultures et des bords de route, abandon des cultures de légumineuses, extension des forêts). A l'opposé, il existe en Europe des régions d'une richesse remarquable comme le Larzac (Rasmont, 1989; Godeau, 1995) et la Cerdagne (Rasmont, 1989).

La diversité de la faune de bourdons des Pyrénées-Orientales a déjà été signalée par plusieurs auteurs (Kruseman, 1958 ; Delmas, 1976 ; Rasmont 1988, 1989). Rasmont (1989) compte en Cerdagne 34 espèces pour un seul carré UTM (DH20). Au sein de la Cerdagne, la Vallée d'Eyne présente sur une surface d'environ 20 km² un nombre d'espèces encore jamais rencontré (Rasmont et al., sous presse).

Plusieurs explications préliminaires de cette diversité ont déjà été proposées comme les conséquences de l'historique des peuplements (Delmas, 1976), l'instabilité climatique (Rasmont, 1989), la diversité florale (Rasmont et al, sous presse).

Face à une telle abondance, nous sommes amenés à nous poser la question suivante: **comment une communauté de bourdons comprenant tant d'espèces se structure-t-elle?**

Eyne est réputée depuis des siècles pour sa diversité florale (Amigo & Berlic, 1984). Les niches alimentaires des bourdons sont-elles suffisamment différentes pour permettre la coexistence des taxons? Si différentes espèces présentent le même régime alimentaire, existe-t-il une structure au sein de la communauté? Quelles sont les plantes indicatrices de cette structure? Peut-on lui trouver une explication dans la morphologie du butineur et/ou dans celle des plantes butinées?

Ce travail portera donc sur l'étude des niches alimentaires des bourdons, des relations entre ces derniers et le spectre de leurs plantes alimentaires. Les résultats obtenus devront être comparés aux travaux déjà réalisés sur le partage des ressources et la structure des communautés chez les bourdons (Brian, 1957; Teräs, 1976a, 1976b; Inouye, 1977a, 1977b, 1978; Heinrich, 1979b; Morse, 1978, Morse, 1980; Ranta & Lundberg, 1980; Ranta & Vespsäläinen, 1981; Ranta & Tiainen, 1982; Hanski, 1982a, 1982b, Pyke, 1982; Ranta, 1983; Pekkarinen, 1984; Soltz, 1987; Cartar, 1991; Plowright & Plowright, 1997).

1.2. Les bourdons : présentation et intérêt de leur étude

1.2.1. Cadre systématique

Les bourdons appartiennent à la famille des Apidae. Celle-ci se divise en trois sous-familles : les Apinae comprenant le seul genre *Apis* L. dont l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.), les Meliponinae à distribution pantropicale et les Bombinae constitués de deux tribus, les euglosses (Euglossini) d'Amérique du Sud et les bourdons (Bombini).

La plupart des espèces de bourdons sont sociales et forment des colonies le plus souvent annuelles. On distingue trois castes : les reines, les ouvrières, les mâles.

Il existe également plusieurs sous-genres inquilines, notamment les sous-genres apparentés aux *Psithyrus*.

1.2.2. Distribution géographique

Les bourdons ont une distribution géographique très large (Rasmont et al., en préparation). Ils occupent à peu près toutes les régions du monde à l'exception de la région éthiopienne, de l'Antarctique et de l'Australie.

Ils sont rares et peu diversifiés au niveau des forêts équatoriales et des plaines de l'Asie du Sud-Est. On peut cependant les trouver dans les régions les plus froides comme le Groenland, la Nouvelle-Zemble, la Terre de Feu, ainsi qu'à de très hautes altitudes (Himalaya).

L'abondance des espèces varie d'un continent à l'autre et, au sein d'un continent, d'une région à l'autre. Pour Williams (1994), la Chine, avec 64 espèces pour une surface de 10° de longitude sur 10° de latitude, et l'Altaï, avec 50 espèces pour cette même surface, possèdent la plus grande diversité. Pour l'Amérique, Thorp (1983) a compté un maximum de 26 espèces en Californie et dans l'Orégon. Pour la région Ouest-Paléarctique, Rasmont et al. (en préparation) signalent 49 espèces en Turquie, 46 en France, 44 en Autriche.

1.2.3. Choix floraux et pollinisation

Les bourdons utilisent pollen et nectar comme source alimentaire pour leur propre survie et pour le développement du couvain (Alford, 1975 ; Teräs, 1976a). Le nectar est un important apport en sucres alors que le pollen fournit acides aminés, sels minéraux et stérols.

Il est par ailleurs important pour les plantes d'attirer les pollinisateurs en investissant dans la production de nectar. Cependant, la récompense offerte doit être suffisamment faible pour assurer une pollinisation croisée (Ranta, Teräs, Lundberg, 1981).

Les bourdons et plantes butinées sont donc étroitement liés au cours de l'évolution et agissent comme des facteurs sélectifs réciproques (Leppik, 1957).

La gamme de plantes butinées varie selon les espèces. Une espèce est polylectique lorsqu'elle s'intéresse à une large gamme de plantes (Löken, 1973; Rasmont, 1988). Il s'agit par exemple de *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. pratorum* et *B. pascuorum* (Rasmont et al., en préparation). Une espèce est oligolectique lorsqu'elle utilise un petit nombre d'espèces. Le cas le plus extrême est celui de *Bombus gerstaeckeri* qui est connu pour butiner uniquement sur *Aconitum vulparia* Reichb. (Pittioni, 1937b; Delmas, 1976; Rasmont, 1988; Rousseau, 1994).

De même, au sein d'une espèce, les individus sont plus ou moins généralistes ou spécialistes. On trouve les spécialistes lorsque la nourriture est abondante alors que les généralistes sont avantagés quand les ressources sont limitées (Heinrich, 1976).

Heinrich (1979b) s'est intéressé au phénomène d'apprentissage dans les choix floraux des bourdons. Il semble qu'il n'existe pas de communication ni de trophallaxie et que l'apprentissage soit individuel. Une ouvrière naïve sortant du nid teste différentes espèces de plantes et se fidélise à celle qui lui fournit nectar et pollen de qualité supérieure et/ou en quantité supérieure. Ce sont les plantes « majeures » (Heinrich, 1979b). Les bourdons gardent cependant la capacité de basculer leur choix vers des plantes moins attrayantes en cas d'épuisement des ressources principales et de modification des conditions du milieu. Ce sont les « plantes mineures » (Heinrich, 1979b). La fidélisation d'un pollinisateur, en augmentant les probabilités de fécondation intra-spécifique, est évidemment avantageuse pour la plante. Toutefois, cette stratégie de spécialisation l'expose à un risque majeur, celui de la disparition du pollinisateur.

Pour Laverty (1994), la connaissance d'une fleur simple est programmée chez le bourdon. Une ouvrière naïve devient rapidement aussi efficace que les ouvrières expérimentées. Par contre, l'utilisation de fleurs de morphologie plus complexe nécessite en général un long apprentissage.

Pour Leppik (1957), les bourdons possèdent des réflexes innés et répondent automatiquement à un ensemble de stimuli émis par les plantes (odeur, couleur, symétrie). L'apparition de différents types morphologiquement de plus en plus complexes chez les plantes est corrélée à un développement des capacités sensorielles des insectes pollinisateurs. La pollinisation devient un facteur de sélection exercé par des insectes en recherche d'une nourriture toujours meilleure.

L'importance de la morphologie florale, de la couleur, des parfums floraux en tant que stimuli attracteurs a été mise en évidence par plusieurs auteurs. Les résultats et hypothèses divergent souvent. Pour Teräs (1976a), *Bombus lucorum*, *B. pratorum*, *B. soroeensis* préfèrent les fleurs blanches et jaunes. *B. hypnorum* préfère les fleurs blanches; *B. pascuorum*, *B. lapidarius*, *B. ruderarius*, les fleurs bleues; *B. hortorum*, les fleurs rouges et violettes.

Lunau (1990, 1993) montre que la couleur offre un double signal pour le bourdon. Dans un premier temps, elle permet la détection à distance. Un gradient croissant de pureté de la couleur guide ensuite le bourdon vers le site de récompense. La fidélisation du bourdon à une espèce de plante dépend de la récompense offerte. Les signaux visuels sont des stimuli innés permettant aux ouvrières naïves de se diriger vers les plantes intéressantes.

Les expériences en laboratoire de Cameron (1981) et Pouvreau (1990) mettent en évidence une phéromone odorante que le bourdon dépose sur les fleurs qu'il vient de butiner. Celle-ci permettrait aux autres ouvrières de distinguer les plantes intéressantes des autres plantes. Le bourdon n'utiliserait sa mémoire visuelle que pour la reconnaissance à longue distance. Le phéromone le guiderait pour la reconnaissance à courte distance. Néanmoins, l'importance de ce phénomène dans le milieu naturel n'est pas connu.

Parce que la croissance de la colonie et le taux de reproduction sont fonction du gain en énergie, les bourdons sont en compétition pour le nectar (Henrich, 1979a). Il n'existe pas de territorialité ni de comportements agressifs chez les bourdons. Il s'agit d'une compétition par exploitation, c'est à dire qu'elle s'exerce à travers l'efficacité d'exploitation des ressources.

Les bourdons collectent le nectar à l'aide de leur proboscis. Même si les bourdons peuvent utiliser une grande variété de plantes, le butinage est plus efficace quand la longueur de leur proboscis correspond à la profondeur de la corolle de la plante butinée (Ranta, 1983). Le recouvrement des niches alimentaires et la compétition pour les ressources sont donc évités en partie par les différences de longueur des proboscis. Pour Heinrich (1976), Morse (1977, 1978), Inouye (1977a, 1977b, 1978), les bourdons à longue langue visitent en priorité les fleurs à corolle profonde et les bourdons à langue courte, les fleurs à corolle courte.

1.3. Compétition et concept de niche écologique

1.3.1. Compétition

Définitions:

- "*competition*": "The interaction that occurs between two or more organisms, populations, or species that share some environmental resource when this is in short supply." (Martin et al., 1990).

- "*competition*" : "compétition, concurrence, rivalité" (Atkins et al., 1987)

- "compétition" : "Recherche simultanée par deux ou plusieurs personnes d'un même avantage, d'un même résultat. **Concurrence, rivalité.**" (Rey et al., 1991)

En conditions naturelles, la compétition est souvent asymétrique. Elle peut se manifester par des effets négatifs sur un des protagonistes et ne pas avoir de répercussion sur l'autre. Une compétition pour les ressources entre deux espèces peut être sans conséquence si les ressources sont suffisantes. Par contre, si elles sont limitantes, la compétition peut entraîner une diminution de la vitesse de croissance des individus voire de l'effectif, jusqu'à extinction d'une des deux populations.

Il existe plusieurs formes de compétition définies sur base du caractère direct ou indirect de l'interaction (Josens & Meerts, 2000) :

- la compétition par exploitation: compétition pour les ressources, concurrence sans interférence interindividuelle;

- la compétition par interférence: interaction directe, agressive entre individus, rivalité.

Une autre distinction se fonde sur le degré d'asymétrie de l'interaction:

- la compétition dure ou par accaparement: compétition asymétrique, agressive. Le vainqueur s'accapare les ressources et ne subit plus la concurrence. Le vaincu subit les effets de la compétition;

- la compétition douce ou de partage: compétition peu asymétrique où chacun s'évertue pour trouver ses ressources. Les individus ne peuvent perdre de temps à s'agresser car le milieu s'épuise et tous les individus en subissent les conséquences.

Dans le cas des bourdons, il existe une importante compétition par exploitation (Heinrich, 1976, Inouye, 1978). Il s'agit d'une compétition de partage où chaque colonie n'a que quelques mois pour maximiser son gain énergétique pour la production de sexués dans un milieu où les ressources changent continuellement.

1.3.2. Concept de niche écologique

Hutchinson (1957) définit la niche d'une espèce comme un hypervolume à N dimensions dont l'espèce peut théoriquement occuper tous les points (niche fondamentale). Chaque dimension N est un paramètre environnemental indépendant avec des limites dans lesquelles l'espèce est capable de survivre. La niche réalisée est une modification de la niche fondamentale résultant des relations avec les autres espèces.

Whittaker et al (1973) distinguent la notion de niche de celle de l'habitat. Ils définissent l'hypervolume-habitat d'une population comme un hyperespace à C dimensions défini par C paramètres physico-chimiques occupant chacun un axe. L'habitat proprement dit est la réponse de la population en chacun des points de l'hypervolume-habitat. C'est donc un hypervolume à $C + 1$ dimensions. De la même manière, l'hypervolume-niche d'une population est un hyperespace à D dimensions défini par D paramètres biologiques et comportementaux occupant chacun un axe. La niche proprement dite est la réponse de la population en chacun des points de l'hyperespace-niche. C'est donc un hypervolume à $D+1$ dimensions.

Selon le principe de Gause, deux populations ne peuvent coexister de façon durable dans le même habitat que si elles possèdent des niches différentes.

Puisque le concept de niche est un concept multidimensionnel, Josens & Meerts (2000) jugent plus intéressant d'énoncer le principe de Gause de manière plus modérée : « Deux populations ne peuvent coexister que si leurs niches sont suffisamment différentes ». En effet, recouvrements de niches ne veut pas dire compétition (Abrams, 1980; Slobodchikoff et Schulz, 1980). Un ou plusieurs recouvrements unidimensionnels élevés ne compromettent pas obligatoirement la coexistence de deux populations si elles peuvent se distinguer par un seul recouvrement faible.

La largeur et le recouvrement des régimes alimentaires des bourdons constituent une dimension de leur niche écologique que j'appellerai niche alimentaire. Son étude seule ne peut tout expliquer de la coexistence des différentes espèces mais constitue un premier pas dans sa compréhension.

1.4. Choix du site d'étude : Eyne et sa diversité

1.4.1. Description du site

1.4.1.1. Géographie

La Vallée d'Eyne se situe au sud de la Cerdagne, dans les Pyrénées-Orientales.

D'orientation nord-ouest sud-est, elle coupe perpendiculairement la chaîne pyrénéenne où elle se termine par le Coll d'Eina, cirque d'éboulis surmonté de pics rocheux permettant le passage vers l'Espagne. Le périmètre est délimité par les lignes de crête de la Serra dels Clots au sud-ouest jusqu'au Puig de Finestrelles (2827 m) et celles du Cambra-d'Ase-Serrat de las Fonts-Torre d'Eina au nord-est jusqu'au Pic d'Eina. A son entrée, la vallée s'ouvre sur le village d'Eyne.

La vallée occupe une surface de 14 à 15 km² (2km de largeur entre les lignes de crête pour 7km de longueur) presque entièrement en versant. La réserve occupe 1240 des 2018 hectares de la commune qui s'étend de 1450m à 2850m (cf. fig. 1 et 2).

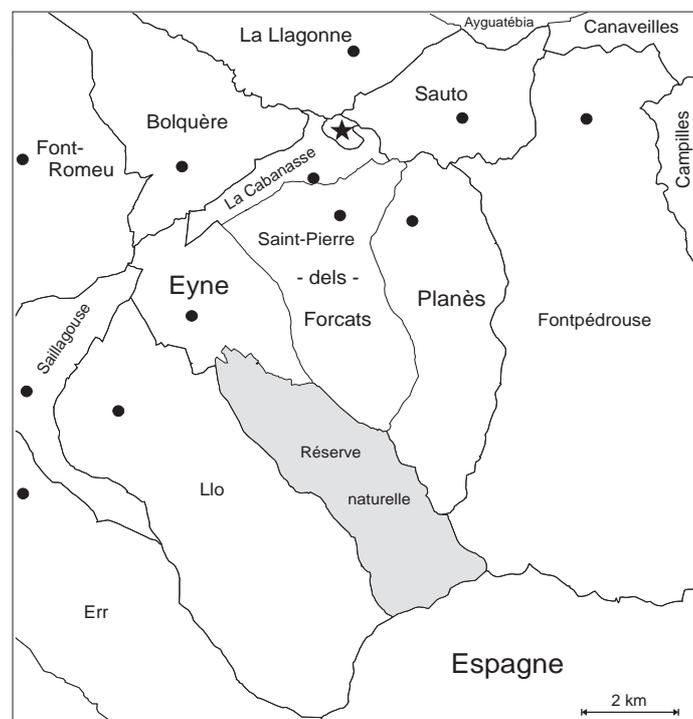


Figure 1. Commune d'Eyne. Limites administratives (Iserbijt, 2000).

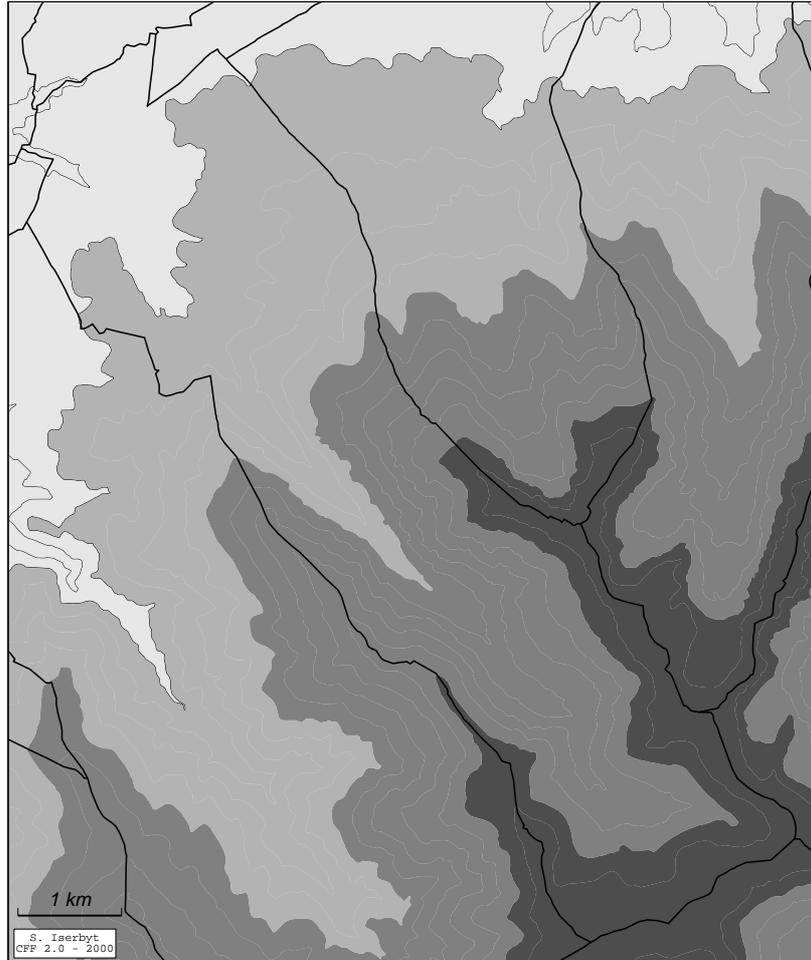


Figure 2. Commune d'Eyne. Relief. gris clair: < 1500m.; gris moyen: 1500-2000m., gris foncé: 2000-2500m; gris très foncé: > 2500m (Iserbijt, 2000).

1.4.1.2. Hydrographie

La vallée appartient au bassin supérieur du Sègre (Basse Cerdagne), fleuve espagnol prenant sa source dans la vallée voisine de Llo au pied du pic de Sègre. Elle s'ouvre sur le Col de la Perche.

L' Ebre prend sa source dans la vallée et se jette dans le Sègre.

Le régime hydrologique est de type nivo-fluvial.

1.4.1.3. Aperçu géologique

La roche mère est essentiellement siliceuse. Gneiss et granites occupent le fond de la vallée alors que les crêtes sont recouvertes de schistes du silurien. Dans sa moitié supérieure, la vallée est traversée d'intercalations calcaires et dolomitiques.

Malgré qu'elle soit ouverte vers le nord, la Vallée d'Eyne a été très peu marquée par les phénomènes glaciaires. Elle a été creusée en forme de V. On n'y trouve ni lac résiduel, ni verrou et seulement quelques moraines dans le cirque du Coll d'Eina.

1.4.1.4. Climat

La température moyenne annuelle est de 9,8°C à Saillagouse (1,4°C en hiver ; 15,7°C en été). Elle peut osciller entre -22,5 à -30°C en hiver (cirque) et 30 à 32°C en été. L'amplitude thermique maximale est comprise entre 50 et 55°C.

La pluviométrie annuelle moyenne est de 683,2mm à Saillagouse et de 1033,5mm à 2050m d'altitude dans la vallée. Les pluies en montagne sont irrégulières en fonction de la saison et des années, sans oublier l'importance des orages fréquents voire quotidiens en été.

Le climat en montagne peut donc se montrer très rude. Toutefois, la particularité du massif d'Eyne est d'être à la fois marqué par les froids hivernaux montagnards et par les chaleurs et sécheresses qui résultent de la proximité de la région méditerranéenne.

Il faut également tenir compte de l'influence des conditions stationnelles : exposition des versants, épaisseur de la couche de neige, vent, etc...

Ces différents facteurs sont à l'origine d'une juxtaposition de microclimats et d'une grande diversité de biotopes.

1.4.1.5. Flore et végétation

La bas de la vallée s'ouvre sur les prés de fauche et parcours à bestiaux entourant le village. Les trèfles, vesces, centaurees, crêtes de coq, lotiers et bien d'autres espèces forment un tapis végétal riche et varié, très fleuri et fortement soumis à l'influence du vent.

A ces prairies succède en montant dans le vallon une forêt de Pins à crochets (*Pinus uncinata* L.) à sous-bois de *Rhododendron ferrugineum* L. et *Melampyrum pratense* L.

Lorsqu'on quitte la forêt, la rhodoraie continue à couvrir les ombrées alors que la lande à Genêt purgatif (*Cytisus purgans* L.) s'étend en soulane.

Ces landes disparaissent peu à peu avec l'altitude pour laisser la place aux pelouses pseudoalpines et alpines, puis finalement à un cirque d'éboulis surmonté de pics rocheux.

Les pelouses et éboulis paraissent de loin complètement pelés. Ils sont en réalité couverts d'une végétation rase très diversifiée. Une concentration importante en bovins, chevaux, mouflons et isards influence fortement la physionomie du paysage.

Dans les étages subalpins et alpins, Braun-Blanquet (1948) compte au moins 26 associations végétales : 12 se situent dans l'étage alpin, les 13 autres ont leur optimum dans la partie supérieure de l'étage subalpin.

1.4.2. Diversité du site

De renommée mondiale pour sa végétation diversifiée particulièrement riche en espèces rares et endémiques ainsi que pour sa faune et la beauté de son paysage, la Vallée d'Eyne a été classée réserve naturelle le 18 mars 1993.

Depuis des siècles, la Vallée d'Eyne constitue un pôle d'attraction pour certains scientifiques, surtout les botanistes. Sa flore spécialement riche en espèces rares et endémiques (*Xatartia scabra*, *Cerastium pyrenaicum*, *Senecio leucophyllus*, *Papaver suaveolens*, *Saxifraga aquatica*,...) lui a conféré sa renommée en tant que station botanique dès la fin du 18^{ème} siècle.

La première exploration de ce site eut lieu au 18^{ème} siècle. Elle fut le fait du médecin botaniste A. Gouan, accompagné de deux médecins de Perpignan : Bourgat et Razoul. Leurs observations furent consignées dans « Observationes et Illustrationes botanicae. ». Durant les 18^{ème} et 19^{ème} siècles, plusieurs botanistes de renom comme Adanson, De Candolle, Pourret, Endress herborisèrent à Eyne. Bentham, suite à deux explorations en 1817 et 1825, rédigea son « Catalogue des plantes indigènes des Pyrénées et du Bas-Languedoc ». Il faut également citer Barrera qui consacra 40 années à herboriser dans le département des Pyrénées-Orientales. Tous s'émerveillent de la richesse du site.

Dès lors, la Vallée d'Eyne allait connaître la visite de nombreux botanistes, tant chercheurs isolés comme Flahault, Fritsch, Despaty et Conill, Gausсен, Braun-Blanquet, Baudière, Serer que des groupes constitués de membres de la Société Botanique de France qui participèrent à plusieurs sessions extraordinaires.

Actuellement, plus de 500 espèces sont répertoriées à Eyne.

1.5. Objectifs

Lors de ce travail, nous étudierons les niches alimentaires des bourdons. Nous quantifierons la largeur de la niche alimentaire de chaque espèce ainsi que les recouvrements entre espèces. Ceci nous permettra de soulever le problème du partage des ressources et des phénomènes de compétition pour les ressources. Nous tenterons de définir certains facteurs intervenant dans la coexistence des différentes espèces.

A l'aide des méthodes d'ordination, nous dégagerons une structure dans l'échantillonnage.

Les méthodes de groupement nous permettront de définir des groupes de bourdons sur base de leur régime alimentaire.

Nous mettrons en évidence les plantes indicatrices de ces groupes.

Nous évaluerons le rôle du proboscis dans le choix floral des bourdons. Nous vérifierons s'il détermine à lui seul la structure des communautés de bourdons ou si d'autres facteurs interviennent.

Finalement, nous comparerons nos observations aux différentes théories déjà élaborées sur le partage des ressources chez les bourdons.

2. Matériel et méthodes

2.1. Origine du matériel étudié

Le matériel étudié provient d'une part des collectes effectuées par le Professeur P. Rasmont, J.-F. Godeau, S. Iserbijt et moi-même (commune d'Eyne, juillet 1999) (cf. fig. 3) et, d'autre part, des données de différents auteurs provenant de la Banque de Données fauniques de Gembloux et Mons.

Les données collectées par Rasmont (1993, 1998), Baracetti (1997), Rasmont, Godeau, Iserbijt et Durieux (1999) mentionnent la localité, le toponyme, les coordonnées géographiques, la date de capture, la plante butinée et un descriptif de la station échantillonnée, ce qui permet une étude tant biogéographique qu'écologique et éthologique.

Les données de Delmas (1960 à 1975) n'ont pas pu être utilisées car de tels renseignements écologiques ne figurent pas.

Les données de Rasmont (1978, 1980), Leclant (1960-1970), Benoist (1930), Hamon (1960), Marion (1960), Picard (1919) ne réfèrent pas les coordonnées géographiques précises. Il n'a donc pas été possible de les cartographier et de les inclure dans nos analyses.

Les collectes effectuées en juillet 1999 par nos soins (Professeur P. Rasmont, J.-F. Godeau, S. Iserbijt, E.-A. Durieux) concernent essentiellement la Vallée d'Eyne (DH20) et le village, essayant de couvrir la majorité de la surface du site en fonction des possibilités d'accès. Quelques relevés ont également été faits à Llo, Angoustrine, Font-Romeu. Seules les données recueillies à la limite des vallées d'Eyne et de Llo ont été retenues pour les analyses.

Les captures de bourdons se sont essentiellement faites au filet. L'aspirateur a cependant été quelques fois utilisé.

Dans la mesure du possible, les plantes butinées ont été herborisées.

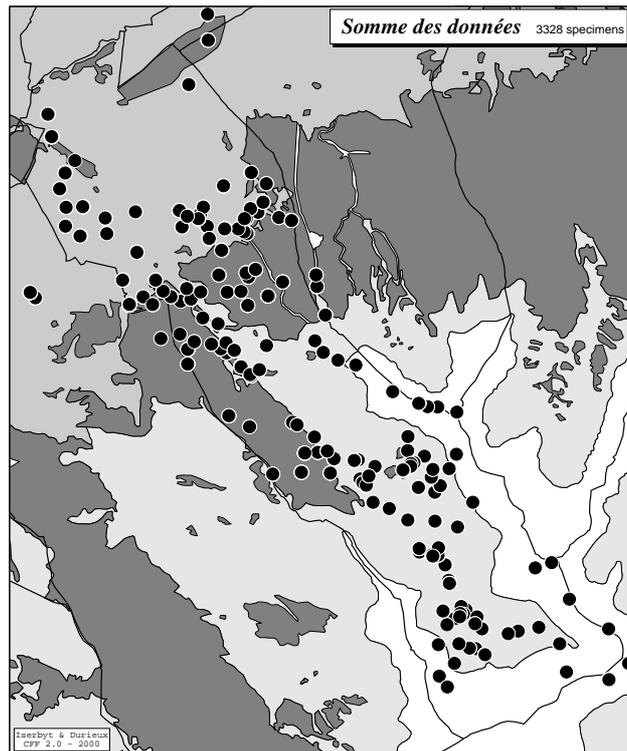


Figure 3. Commune d'Eyne. Etages de végétation. Pointillés: prés de fauche montagnards; gris foncé: forêts; gris clair: étage subalpin; blanc: étage alpin. Les points représentent les stations échantillonnées (Fond de carte de S. Iserbijt).

2.2. Détermination des insectes

La détermination des insectes a été effectuée par S. Iserbijt et par nous à l'aide du manuscrit de P. Rasmont et al. (en préparation). L'entièreté des collectes a été vérifiée par le Professeur P. Rasmont.

2.3. Détermination des plantes

Les plantes récoltées ont été déterminées par le Professeur P. Rasmont, J.-F. Godeau, S. Iserbijt et par nous à l'aide de la Flore de Coste (1927) et de ses suppléments 1 à 7 (Jovet, Vilmorin et Kerguelen, 1972-1985). Toutes les identifications ont été vérifiées par le Professeur J. Lambinon de l'Université de Liège.

2.4. Traitement des données

2.4.1. Gestion des données

Les données ont été gérées à l'aide du logiciel Data-Fauna-Flora version 1.0 (Barbier et al., 2000).

La cartographie a été réalisée à l'aide des logiciels Carto-Fauna-Flora version 2.0 (Barbier & Rasmont, 2000) et Mapinfo Professional version 5.5 (1999).

Chaque station d'échantillonnage a été cartographiée grâce à une extraction à partir de la base de données DFF (Barbier et al., 2000).

La cartographie a été réalisée par Mlle S. Iserbijt.

2.4.2. Traitement préliminaire des données

Pour certains aspects de l'analyse, les plantes ont été groupées par genre. Seuls les genres comptant plus de dix captures de bourdons ont été retenus dans les matrices de base utilisées pour l'étude du régime alimentaire et pour les méthodes de groupement et d'ordination.

De même, les sous-genres inquilines du groupe *Psithyrus* n'ont pas été pris en compte, ceux-ci intervenant différemment dans le partage des ressources. Les femelles ne butinent pratiquement pas mais se nourrissent dans les nids d'espèces hôtes. Il n'y a pas d'ouvrières.

2.4.3. Analyse des données

2.4.3.1. Calcul des niches alimentaires

1) Le coefficient de largeur de niche alimentaire provient de l'indice de concentration C de Simpson.

$$C = \sum p_i^2 \quad (1)$$

C = Indice de Simpson

p_i = Proportion de l'espèce i dans la communauté

Il est en fait sa réciproque :

$$B_{ih} = \frac{1}{\sum_k p_{ih}^2} \quad (2)$$

B_{ih} = Largeur de niche de l'espèce i sur l'axe de la ressource h

k = Nombre de classes considérées dans la ressource h

p_{ih} = Proportion d'utilisation d'une classe de la ressource h par l'espèce i

Dans le cas du choix floral des bourdons, l'indice de Simpson peut se comprendre comme la somme des probabilités de deux visites successives de deux plantes du même genre par l'espèce de bourdon i.

B_{ih} varie entre 1 (espèce spécialiste) et k (espèce généraliste).

2) Le recouvrement des niches alimentaires peut se calculer grâce à deux indices.

La première formule, symétrique, permet de calculer le **pourcentage de recouvrement**, identique au pourcentage de similarité proposé par Renkonen (1938). Ce coefficient sera utilisé comme coefficient de similarité pour la réalisation d'un dendrogramme.

$$P_{ij} = \left[\sum_k (\min p_{ih}, p_{jh}) \right] * 100 \quad (3)$$

P_{ij} = **Pourcentage de recouvrement** entre l'espèce i et l'espèce j

p_{ih}, p_{jh} = Proportions d'utilisation d'une classe de la ressource h par l'espèce i et l'espèce j

k = Nombre de classes considérées dans la ressource h

Cette mesure est très utilisée car facile à interpréter. Néanmoins, deux populations peuvent présenter des largeurs de niche très différentes de sorte qu'une niche large recouvre en grande partie ou en totalité une niche étroite alors que la niche étroite ne recouvre qu'une petite partie de la niche large. Il est donc nécessaire, pour l'étude des recouvrements, d'utiliser des coefficients asymétriques. Les mesures asymétriques utilisées ont été proposées par Levins (1968) :

- recouvrement de la niche de i sur celle de j :

$$A_{ijh} = \frac{\sum_k p_{ih} * p_{jh}}{\sum_k p_{ih}^2} = B_{ih} * \sum_k p_{ih} * p_{jh} \quad (4)$$

- recouvrement de la niche de j sur celle de i :

$$A_{jih} = \sum_k \frac{p_{ih} * p_{jh}}{\sum_k p_{ij}^2} \quad (5)$$

A_{ijh} = Recouvrement de la niche de i sur celle de j.

A_{jih} = Recouvrement de la niche de j sur celle de i.

p_{ih}, p_{jh} = Proportions d'utilisation d'une classe de la ressource h par l'espèce i et l'espèce j

k = Nombre de classes considérées dans la ressource h

B_{ih} = Largeur de niche de l'espèce i sur l'axe de la ressource h.

Ces coefficients peuvent se comprendre comme les rapports entre la fréquence de rencontres interspécifiques (numérateur) et la fréquence de rencontres intraspécifiques (dénominateur).

Dans le cas du choix floral des bourdons, le numérateur correspond à la probabilité de visites successives de deux plantes du même genre par deux bourdons, l'un appartenant à l'espèce i et l'autre appartenant à l'espèce j. Le dénominateur correspond à la probabilité de visites successives de deux plantes du même genre par deux bourdons appartenant à la même espèce.

A_{ijh} et A_{jih} fluctuent entre 1 (recouvrement maximal) et $\frac{1}{k}$ (recouvrement minimal).

2.4.3.2. Analyse multivariée

Matrice de données

La matrice de données utilisée pour les analyses statistiques est une matrice quantitative de structure: espèces de bourdons (lignes) x genres de plantes (colonnes). A l'intersection figure le nombre de bourdons observés.

Pour l'AFC, cette matrice a été standardisée afin d'obtenir une matrice de fréquence des visites de bourdons.

Analyse Factorielle des Correspondances

L'AFC est une méthode d'ordination cherchant à mettre en relation les descripteurs des lignes et des colonnes de tableaux de contingence. Elle va nous permettre de mettre en évidence une structure dans notre jeu de données, d'établir le lien entre les espèces de bourdons et les plantes qu'ils butinent.

Les dendrogrammes

A partir de la matrice quantitative, une matrice de similarité a été réalisée. Le coefficient de similarité utilisé est le **pourcentage de recouvrement**.

Le dendrogramme a été réalisé par la méthode UPGMA.

La méthode Indval : Indicator Value Method

La méthode Indval développée par Dufrêne & Legendre (1997) permet de mettre en évidence la ou les espèces caractérisant des groupes d'objets établis à l'aide de classifications hiérarchiques ou non. Dans le cas présent, elle nous permettra de définir les plantes indicatrices des différents groupes de bourdons obtenus dans le dendrogramme.

On considère qu'une espèce est indicatrice lorsqu'elle est présente en majorité dans un seul groupe et dans la plupart des objets de ce groupe.

L'indice Indval pour chaque espèce i dans chaque groupe j se calcule comme suit :

$$INDVAL_{ij} = X_{ij} * Y_{ij} * 100 \quad (6)$$

$$X_{ij} = N_{individus_{ij}} / N_{individus_i}$$

$$Y_{ij} = N_{objets_{ij}} / N_{objets_j}$$

INDVAL = Valeur indicatrice de l'espèce i pour le groupe d'objets j .

X_{ij} = Abondance moyenne de l'espèce i dans les objets du groupe j par rapport à tous les groupes de l'étude.

$N_{individus_{ij}}$ = Nombre moyen d'individus de l'espèce i dans les objets du groupe j

$N_{individus_i}$ = Somme du nombre moyen d'individus de l'espèce i dans tous les groupes

Y_{ij} = Fréquence relative de l'espèce i dans les objets du groupe j

$N_{objets_{ij}}$ = Nombre d'objets dans le groupe j où l'espèce i est présente.

N_{objets_j} = Nombre total d'objets dans chaque groupe.

X_{ij} représente une mesure de la spécificité et est maximum quand l'espèce i est présente uniquement dans le groupe j .

Y_{ij} représente une mesure de la fidélité et est maximum quand l'espèce i est présente dans tous les objets du groupe j .

La valeur indicatrice d'une espèce i pour un niveau de groupement donné est la valeur $Indval_{ij}$ la plus élevée observée parmi tous les groupes j de ce niveau. Elle est maximum quand les individus de l'espèce i sont observés dans tous les objets d'un seul groupe.

La signification de la valeur indicatrice est testée par un test de rang.

L'indice de chaque espèce est calculé à chaque nœud du dendrogramme. Le groupement caractérisé par la valeur de l'indice la plus élevée est retenu comme le plus approprié pour l'espèce.

En outre, Dufrêne et Legendre (1997) suggèrent d'utiliser la somme des valeurs indicatrices significatives correspondant à chacun des niveaux de groupement afin de déterminer le plus pertinent. En effet, lorsque la valeur indicatrice de toutes les espèces diminue, la méthode de groupement n'explique pas davantage la structure de l'échantillon.

Les logiciels utilisés

Les matrices ont été traitées à l'aide du logiciel NTSYS-pc version 1.80 (Rohlf, 1993)

Les valeurs indicatrices ont été calculées à l'aide du programme INDVAL version 2.0 (Dufrêne et Legendre, 1997).

2.5. Etude de la morphologie des bourdons

En raison du matériel disponible, les études morphologiques ont été effectuées sur les ouvrières.

2.5.1. Mesure de la longueur radiale

La longueur radiale est la distance entre la veinule de la première cellule cubitale à l'extrémité distale de la cellule radiale (Löken, 1973). Elle est un estimateur de la taille du bourdon.

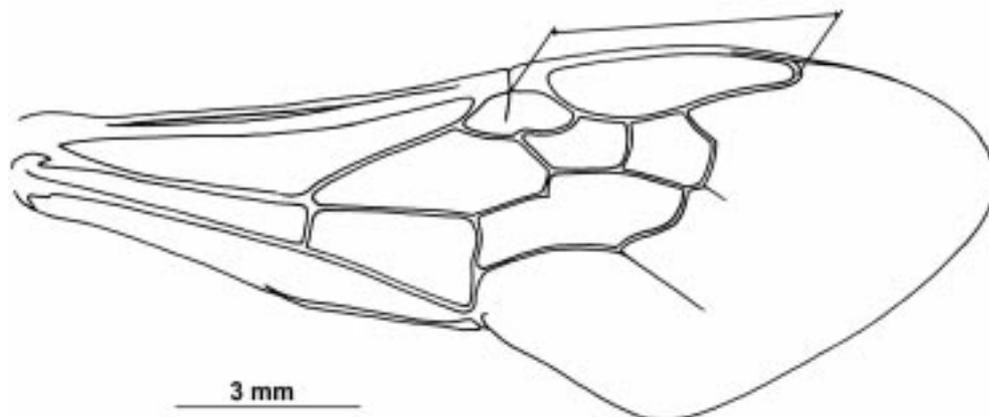


Figure 4. Mesure de la longueur radiale Schéma d'après Rasmont et al. (en préparation).

Cette mesure a été prise pour chaque espèce sur les individus disponibles (maximum 30 individus par espèce) (cf. fig. 4).

La médiane a été calculée pour chaque espèce.

2.5.2. Mesure de la longueur du proboscis

Différentes méthodes de mesure du proboscis ont été utilisées par plusieurs auteurs.

Brian (1957) utilise des individus vivants « buvant » dans des capillaires.

Pekkarinen (1979) considère le rapport entre la longueur du prémentum et la longueur de la glosse.

Morse (1977) mesure la distance entre la base du prémentum quand celui-ci est rétracté et l'extrémité distale de la glosse lorsque l'appareil buccal est en extension.

Harder (1982), Macior (1978), Heinrich (1976) considèrent la longueur du prémentum et de la glosse. C'est cette dernière méthode qui a été retenue pour ce travail (cf. fig. 5).

Les bourdons sont préalablement ramollis. Chaque individu est retourné sur le dos et maintenu sur un support grâce à des épingles. Le proboscis est étendu à l'aide d'une brucelle et placé entre deux lames de microscope.

Il a été constaté que les mesures effectuées sur les individus morts avec le proboscis rétracté sont toujours inférieures à celles obtenues chez les individus morts avec le proboscis en extension.

Seules les mesures obtenues sur les individus morts avec le proboscis en extension ont été retenues pour les analyses.

Les médianes ont été calculées pour chaque espèce.

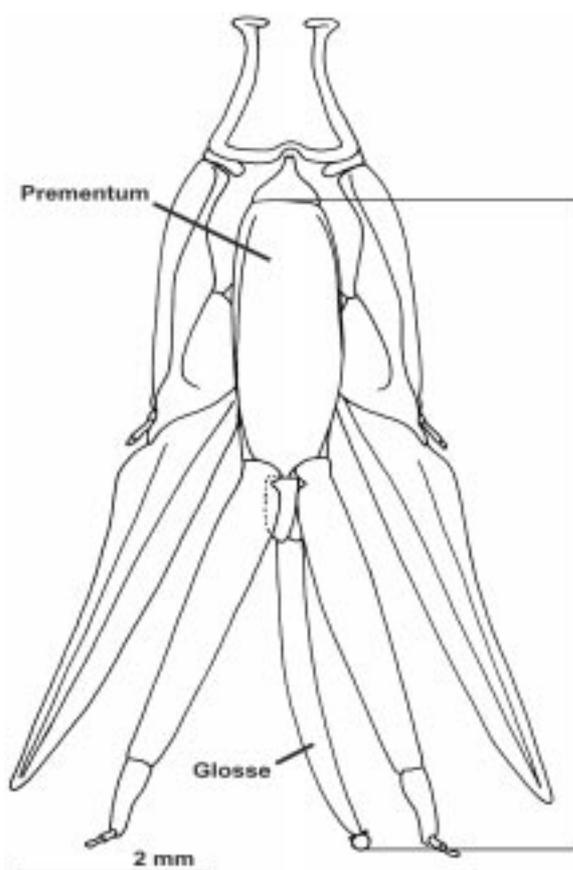


Figure 5. Mesure de la longueur du proboscis Schéma d'après Rasmont et al. (en préparation).

2.6. Mesure de la profondeur de corolle des plantes

Pour chaque taxon butiné, la profondeur de la corolle a été mesurée sur 10 fleurs (cf. fig. 6 à 12), à l'aide d'un pied à coulisse.

Les médianes ont été calculées pour chaque taxon.

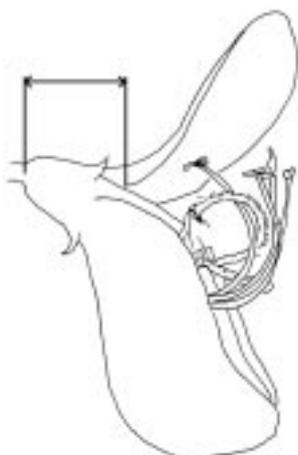


Figure 6. Mesure effectuée sur les Papillonaceae.

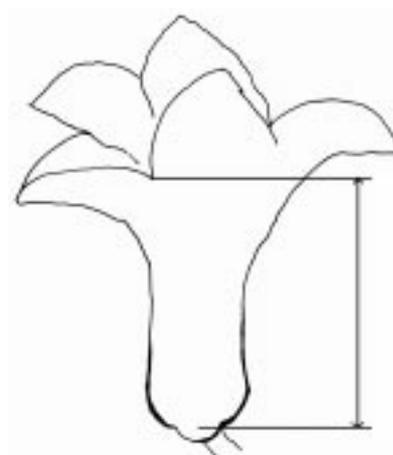


Figure 7. Mesure effectuée sur les corolle infundibuliformes.



Figure 8. Mesure effectuée sur les corolles campanulées.



Figure 9. Mesure effectuée sur les corolles tubulées.

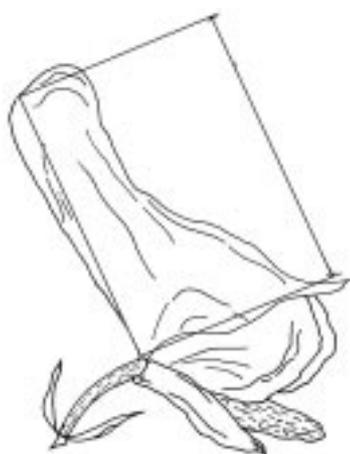


Figure 10. Mesure effectuée sur *Aconitum vulparia*.



Figure 11. Mesure effectuée sur *Aconitum napellus*.

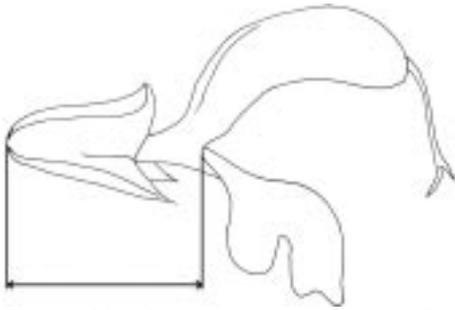


Figure 12. Mesure effectuée sur les Scrophulariaceae et les Lamiaceae.

2.7. Corrélations et tests de médianes

Les corrélations suivantes ont été calculées :

- corrélations entre la largeur de la niche alimentaire des différentes espèces de bourdons et le rapport longueur proboscis/ longueur radiale (ouvrières);
- corrélations entre la profondeur de corolle de la plante la plus visitée par chaque espèce de bourdon et la longueur de proboscis (ouvrières);
- corrélation entre le recouvrement de niche alimentaire de deux espèces et la différence de longueur de proboscis (ouvrières) entre ces deux espèces;
- corrélation entre la largeur de la niche alimentaire et la différence de longueur entre le plus grand et le plus petit proboscis de chaque espèce.

La signification du coefficient de corrélation a été testée par un test de conformité (Dagnelie, 1975).

Les tests de médianes (Siegel & Castellan, 1988) suivants ont été effectués entre les groupes de bourdons définis par le dendrogramme:

- test de médianes des longueurs de proboscis;
- test de médianes des rapports longueur proboscis/ longueur radiale.

3. Résultats et discussion

3.1. Présentation des effectifs

Tableau 1. Liste des principaux contributeurs de la banque de données d'Eyne

Récolteurs	Date	Nombre de spécimens
R. DELMAS	1960-1975	1182
S. ISERBYT	1999	1129
E.-A. DURIEUX	1999	1121
P. RASMONT	1978-1999	832
F. LECLANT	1960-1970	316
J.-F. GODEAU	1999	309
S. ROUSSEAU	1993	62
Autres		82

Tableau 2. Liste des espèces de bourdons considérés dans l'étude (Nind = Nombre d'individus de chaque espèce. %Nind = Pourcentage du nombre d'individus de chaque espèce.)

Espèces	Nind	%Nind
<i>lucorum</i>	828	24,56
<i>monticola</i>	421	12,49
<i>runderarius</i>	322	9,55
<i>pyrenaicus</i>	298	8,84
<i>soroensis</i>	281	8,33
<i>hortorum</i>	173	5,13
<i>mendax</i>	168	4,98
<i>mesomelas</i>	136	4,03
<i>sylvarum</i>	129	3,83
<i>terrestris</i>	106	3,14
<i>pratorum</i>	105	3,11
<i>sicheli</i>	90	2,67
<i>pascuorum</i>	51	1,51
<i>wurflenii</i>	48	1,42
<i>mucidus</i>	39	1,16
<i>humilis</i>	38	1,13
<i>lapidarius</i>	21	0,62
<i>gerstaeckeri</i>	17	0,50
<i>subterraneus</i>	16	0,47
<i>hypnorum</i>	10	0,30
<i>magnus</i>	6	0,18
<i>runderatus</i>	3	0,09
<i>confusus</i>	2	0,06
total	3308	
Nombre total de taxons: 23		

Plusieurs auteurs (Kruseman,1958 ; Delmas,1976 ; Rasmont 1988, 1989) ont déjà souligné la richesse de la faune de bourdons des Pyrénées (cf. tableau 1). Nous avons pu, en un mois de collecte, mettre en évidence cette importante diversité.

Sur les trente espèces déjà répertoriées, nous en avons récolté vingt-huit. Seuls *Bombus cullumanus* et une espèce du sous-genre *Allopsithyrus* ont échappé à nos observations. Par contre, nous avons eu la chance de découvrir deux nouvelles espèces pour la Vallée d'Eyne: *B. magnus* et *B. norvegicus*.

Les espèces les plus abondantes sont *Bombus lucorum*, *Bombus monticola*, *Bombus ruderarius*, *Bombus pyrenaicus* et *Bombus soroensis* (cf. tableau 2). On constate aussi la présence d'espèces très rares comme *Bombus gerstaeckeri*, *Bombus confusus*, et *Bombus cullumanus*.

La revue des zones de diversité maximale de la région ouest-paléarctique établie par Pekkarinen & Teräs (1993) permet de penser que le nombre d'espèces présentes à Eyne n'a jamais été rencontré sur une aussi petite surface (2018 ha). Dans la province Erzurum (nord-est de la Turquie), Ozbék (1990) compte également trente espèces mais en considérant une superficie bien plus vaste. Toutefois, pour une aire plus restreinte que celle étudiée par Ozbék (1990), la Cerdagne comprend trente-quatre espèces.

Dans la réserve de Dombaï (Caucase occidental), Dathe (1980) ne trouve que dix-neuf espèces. Dans le Cachemire, Williams (1991) n'en observe que vingt-neuf. Pour le Nouveau-Monde, la diversité maximale est atteinte en Californie où 26 espèces coexistent (Thorp, 1983).

Sur base des connaissances actuelles, on peut donc considérer qu' Eyne et les communes environnantes présentent la plus haute diversité de la région Ouest-Paléarctique, voire du monde (cf. fig. 13).

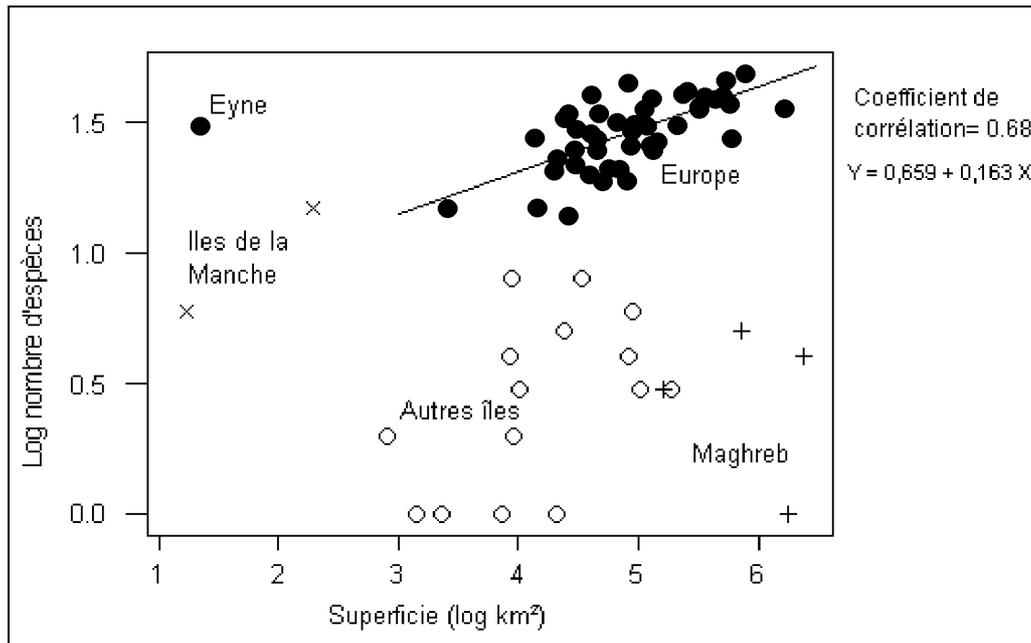


Figure 13. Relation log-log entre le nombre d'espèces de bourdons et la superficie du territoire dans la région ouest-paléarctique.

Plusieurs facteurs et hypothèses ont déjà été avancés pour expliquer cette diversité (Rasmont et al., sous presse):

- Philogénie et histoire des peuplements

Aucune espèce de bourdon n'est endémique de la Cerdagne. Celle-ci n'est donc pas un refuge de faune préglaciaire mais a été peuplée par un ensemble de taxons venant d'ailleurs. Parmi ces taxons, plusieurs espèces périglaciaires dont l'aire de distribution s'est étendue vers le sud lors des dernières glaciations ont trouvé dans la région un refuge lorsque le climat s'est réchauffé. Il s'agit de *B. monticola*, *B. wurflenii* et de *B. flavidus* (espèces boréo-alpines).

Les Pyrénées accueillent également d'autres espèces reliques comme *B. mesomelas*, *B. mucidus*, *B. pyrenaicus*, *B. mendax*, à distribution montane.

- Causes climatiques

La Cerdagne est ouverte à diverses influences : atlantique (*B. magnus*, *B. cullumanus*), médio-européenne (*B. confusus*), euroméditerranéenne (*B. terrestris*, *B. lapidarius*), eurosibérienne (*B. lucorum*, *B. pratorum*), montane (*B. mesomelas*, *B. mucidus*), boréo-alpine (*B. monticola*).

Il est intéressant de noter que, bien qu' Eyne appartienne à la Cerdagne, plusieurs espèces de plaine y sont présentes. Il existe en Cerdagne une composante thermophile qui permet aux espèces de basse altitude de remonter en altitude. Il s'agit des vents provenant de l'Atlantique qui, après avoir traversé l'Espagne, apportent en Cerdagne un souffle chaud et sec favorisant l'établissement de pelouses xériques substeppiques.

- Instabilité climatique

Les conditions climatiques drastiques des Pyrénées-Orientales (orages, écarts de température importants) peuvent réduire considérablement et de façon aléatoire les populations de bourdons, maintenant les effectifs sous le seuil de compétition, ce qui permettrait à un grand nombre d'espèces de se maintenir.

Cette hypothèse rejoint la théorie élaborée par Ranta & Vespsäläinen (1981) suite à l'étude de populations de bourdons de la toundra et de la taïga de Fennoscandie.

- Diversité des habitats

Du fait de son exposition, la vallée offre, pour chaque étage de végétation, un flanc xérique en soulane et un flanc humide en ombrée.

La juxtaposition de nombreux microclimats pourrait expliquer la survie d'une faune variée. La diversité des biotopes permettrait la coexistence d'espèces aux exigences différentes.

- Diversité florale

La Vallée d'Eyne est certainement très diversifiée du point de vue écologique et biogéographique. Néanmoins, de telles situations peuvent se rencontrer ailleurs en Europe sans que cela résulte pour autant en une telle concentration d'espèces.

Eyne est également caractérisée par un important endémisme floristique. Sa végétation dense et variée pourrait permettre à de nombreuses espèces de coexister sans que la concurrence interspécifique pour l'accès aux ressources n'élimine certains taxons.

3.2. Présentation des plantes butinées

Les tableaux 3 et 3bis présentent la liste des plantes sur lesquelles se sont faites nos observations.

Tableau 3. Liste des plantes butinées

Espèces	N bourdons collectés sur l'espèce	%N bourdons collectés
<i>Rhinanthus mediterraneus</i> (Stern) Soo	334	10,09
<i>Epilobium angustifolium</i> Lamk.	239	7,22
<i>Vicia incana</i> Vill non Gouan	204	6,16
<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	202	6,10
<i>Centaurea jacea</i> L.	162	4,89
<i>Eryngium bourgatii</i> Gouan	127	3,84
<i>Trifolium pratense</i> L.	105	3,17
<i>Aconitum napellus</i> L.	97	2,93
<i>Sideritis hyssopifolia</i> subsp. <i>eynensis</i> (Sennen) Malagare.	97	2,93
<i>Gentiana burseri</i> Lap.	92	2,78
<i>Trifolium repens</i> L.	87	2,63
<i>Potentilla nivalis</i> Lap.	86	2,60
<i>Trifolium montanum</i> L.	84	2,54
<i>Thymus</i> sp.	72	2,18
<i>Adenostyles alliariae</i> subsp. <i>pyrenaica</i> (Lange) P. Fourn.	57	1,72
<i>Prunella grandiflora</i> Jacq	64	1,93
<i>Aconitum vulparia</i> Reichb.	55	1,66
<i>Pedicularis pyrenaica</i> Gay	51	1,54
<i>Trifolium ochroleucon</i> Huds.	51	1,54
<i>Genista tinctoria</i> L.	49	1,48
<i>Knautia</i> sp.	49	1,48
<i>Trifolium alpinum</i> L.	46	1,39
<i>Jasione crispa</i> Pourr.) Samp.	44	1,33
<i>Phyteuma hemisphaericum</i> L.	44	1,33
<i>Carduus carlinoides</i> Gouan	40	1,21
<i>Echium vulgare</i> L.	39	1,18
<i>Taraxacum</i> sp.	35	1,06
<i>Lotus corniculatus</i> L.	34	1,03
<i>Oxytropis halleri</i> Bunge ex. Koch	34	1,03
<i>Phyteuma orbiculare</i> L.	32	0,97
<i>Carduus nutans</i> L.	28	0,85
<i>Galeopsis</i> sp.	27	0,82
<i>Melampyrum pratense</i> L.	24	0,73
<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz et Thill.	24	0,73
<i>Geranium pratense</i> L.	23	0,69
<i>Minuartia</i> sp.	22	0,66
<i>Cirsium eriophorum</i> (L.) Scop.	21	0,63
<i>Rubus idaeus</i> L.	20	0,60
<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill.	19	0,57
<i>Sedum rupestre</i> subsp. <i>reflexum</i> (L.) Nynam	19	0,57
<i>Knautia arvensis</i> Coult., non Koch	18	0,54
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	18	0,54
<i>Hypericum perforatum</i> L.	17	0,51
<i>Lotus alpinus</i> Schleich.	17	0,51
<i>Carduus carlinifolius</i> Lam.	16	0,48
<i>Linaria repens</i> Mill.	15	0,45
<i>Taraxacum pyrenaicum</i> Reuter	14	0,42
<i>Trifolium</i> sp.	14	0,42
<i>Stachys officinalis</i> Trev.	13	0,39
<i>Thymus nervosus</i> Willk.	12	0,36

Tableau 3bis. Liste des plantes butinées

Espèces	N bourdons collectés sur l'espèce	%N bourdons collectés
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	11	0,33
<i>Chamaespartium sagittale</i> (L.) Gibbs	11	0,33
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	11	0,33
<i>Aconitum anthora</i> L.	10	0,30
<i>Ddelphinium elatum</i> L.	10	0,30
<i>Gentiana lutea</i> L.	10	0,30
<i>Campanula glomerata</i> L.	9	0,27
<i>Lamium album</i> L.	9	0,27
<i>Vicia cracca</i> L.	8	0,24
<i>Vicia pyrenaica</i> Pourr.	7	0,21
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull., non Salisb.	6	0,18
<i>Cirsium palustre</i> Scop.	6	0,18
<i>Digitalis lutea</i> L.	6	0,18
<i>Galeopsis pyrenaica</i> Bart	6	0,18
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	5	0,15
<i>Senecio pyrenaicus</i> L.	5	0,15
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. subsp. <i>vulnerarioides</i> (ALL.) Arcang	4	0,12
<i>Crepis pyrenaica</i> (L.) W. Greuter	4	0,12
<i>Senecio</i> sp.	4	0,12
<i>Senecio leucophyllus</i> DC.	4	0,12
<i>Solidago virgaurea</i> L.	4	0,12
<i>Vicia sepium</i> L.	4	0,12
<i>Armeria maritima</i> subsp. <i>alpina</i> (Willd.) P. Silva	3	0,09
<i>Crepis mollis</i> (Jacq.) Asch	3	0,09
<i>Ononis cristata</i> Miller	3	0,09
<i>Scutellaria alpina</i> L.	3	0,09
<i>Sempervivum montanum</i> L.	3	0,09
<i>Serratula tinctoria</i> L.	3	0,09
<i>Thymus praecox</i> Opiz subsp. <i>polytrichus</i> (Kern et Borb) Jalas.	3	0,09
<i>Trifolium hybridum</i> L.	3	0,09
<i>Vicia onobrychioides</i> L.	3	0,09
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	2	0,06
<i>Astragalus penduliflorus</i> Lamk	2	0,06
<i>Centaurea cyanus</i> L.	2	0,06
<i>Dianthus hyssopifolius</i> L.	2	0,06
<i>Geum rivale</i> L.	2	0,06
<i>Phyteuma</i> sp.	2	0,06
<i>Sempervivum arachnoideum</i> L.	2	0,06
<i>Biscutella laevigata</i> L.;	1	0,03
<i>Carlina acaulis</i> L.	1	0,03
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	1	0,03
<i>Centaurea</i> sp.	1	0,03
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	1	0,03
<i>Delphinium montanum</i> DC.	1	0,03
<i>Euphrasia minima</i> Jacq ex DC.	1	0,03
<i>Heraclium sphondylium</i> L.	1	0,03
<i>Hieracium</i> sp.	1	0,03
<i>Hypericum maculatum</i> L.	1	0,03
<i>Juniperus communis</i> subsp. <i>nana</i> Syme	1	0,03
<i>Lupinus angustifolius</i> L., non Ait.s	1	0,03
<i>Malva moschata</i> L.	1	0,03
<i>Orchis mascula</i> L.	1	0,03
<i>Pedicularis comosa</i> L.	1	0,03
<i>Plantago media</i> L.	1	0,03
<i>Polygala vulgaris</i> L.	1	0,03
<i>Rubus</i> sp.	1	0,03
<i>Scabiosa columbaria</i> L.	1	0,03
<i>Silene ciliata</i> Pourr.	1	0,03
<i>Vicia sativa</i> L.	1	0,03
<i>Viola</i> cf. <i>tricolor</i> L. subsp. <i>alpina</i> (Gaudin) Schinz et Thill.	1	0,03
Total	3310	
en vol, au sol, cherchant nid	62	
Nombre de taxons :113		

3.3. Présentation des plantes butinées pour chaque espèce de bourdon et comparaison avec les données de la littérature

Bombus confusus Schenck, 1859

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Centaurea jacea</i>	1	50
<i>Genista tinctoria</i>	1	50
Total	2	

Seulement deux spécimens ont pu être collectés: un individu a été trouvé sur *Centaurea jacea*, le deuxième sur *Genista tinctoria*. L'importance des *Centaurea* et des *Carduus* a déjà été mise en évidence par Pittioni & Schmidt (1942). En plus des Compositae, Moczar (1953) pour la Hongrie et Ruszkowski (1970c) pour la Pologne citent les Labiatae et les Leguminosae. Pour la France et la Belgique, Rasmont (1988) trouve *Bombus confusus* principalement sur *Trifolium pratense* et sur *Carduus sp.*

Bombus mendax Gerstaecker, 1869

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Aconitum napellus</i>	73	43,45
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	19	11,31
<i>Gentiana burseri</i>	18	10,71
<i>Trifolium alpinum</i>	16	9,52
<i>Phyteuma hemasphaericum</i>	8	4,76
<i>Carduus carlinoides</i>	6	3,57
<i>Trifolium pratense</i>	5	2,98
<i>Oxytropis halleri</i>	4	2,38
<i>Trifolium sp.</i>	3	1,79
<i>Vicia pyrenaica</i>	3	1,79
<i>Anthyllis vulneraria</i>	2	1,19
<i>Scutellaria alpina</i>	2	1,19
<i>Thymus sp.</i>	2	1,19
<i>Lotus alpinus</i>	1	0,60
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	1	0,60
<i>Plantago media</i>	1	0,60
<i>Sempervivum montanum</i>	1	0,60
<i>Taraxacum sp</i>	1	0,60
<i>Taraxacum pyrenaicum</i>	1	0,60
<i>Trifolium montanum</i>	1	0,60
Total	168	

43,45% de l'effectif de l'espèce a été collecté sur *Aconitum napellus*, citée également par Rasmont (1988). *Rhododendron sp.* semble être une ressource importante, ce qui confirme Pittioni (1937a) et Aichhorn (1976). Les Leguminosae (*Trifolium alpinum*, *Trifolium pratense*, *Anthyllis vulneraria*) sont beaucoup visitées ainsi que *Carduus carlinoides*, *Gentiana burseri*, *Phyteuma hemisphaericum*. Aichhorn (1976) pour l'Autriche cite aussi *Phyteuma hemisphaericum*, *Anthyllis vulneraria* et *Trifolium sp.* Tkalcu (1974) et Haas (1976) placent *Taraxacum sp.* parmi les plantes importantes tandis que, lors de nos observations, seulement deux spécimens ont été récoltés sur ce genre.

***Bombus terrestris* (L., 1758)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Vicia incana</i>	19	19
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	13	13
<i>Genista tinctoria</i>	9	9
<i>Centaurea jacea</i>	8	8
<i>Epilobium angustifolium</i>	8	8
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	7	7
<i>Knautia sp.</i>	4	4
<i>Eryngium bourgatii</i>	3	3
<i>Gentiana burseri</i>	3	3
<i>Trifolium repens</i>	3	3
<i>Aconitum vulparia</i>	2	2
<i>Gentiana lutea</i>	2	2
<i>Lotus corniculatus</i>	2	2
<i>Prunella grandiflora</i>	2	2
<i>Thymus nervosus</i>	2	2
<i>Trifolium montanum</i>	2	2
<i>Trifolium ochroleucon</i>	2	2
<i>Echium vulgare</i>	1	1
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	1
<i>Hypericum perforatum</i>	1	1
<i>Rubus idaeus</i>	1	1
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	1	1
<i>Stachys officinalis</i>	1	1
<i>Taraxacum sp.</i>	1	1
<i>Trifolium sp.</i>	1	1
<i>Trifolium pratense</i>	1	1
Total	100	

Bombus terrestris est une espèce très polylectique (Rasmont et al., en préparation). Lors de nos observations, il a été récolté surtout sur les Leguminosae (*Vicia incana*, *Genista tinctoria*, *Trifolium sp.*), sur *Rhinanthus mediterraneus*, *Centaurea jacea*, *Epilobium angustifolium*, *Rhododendron ferrugineum*. La littérature mentionne un nombre très important d'espèces butinées différentes selon les régions. Le fort

polylectisme est accentué par le « vol de nectar » (Rasmont et al., en préparation), ce qui permet l'accès aux nectaires de beaucoup de fleurs même lorsque leur morphologie est complexe. Ce n'est que pour la génération d'hiver dans les régions méditerranéennes que le choix de *Bombus terrestris* est plus restreint : *Arbustus unedo* et *Salpichroa organifolia* (espèce implantée) (Rasmont et al., en préparation).

***Bombus lucorum* (L., 1761)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	165	20,12
<i>Vicia incana</i>	127	15,49
<i>Epilobium angustifolium</i>	56	6,83
<i>Trifolium pratense</i>	54	6,59
<i>Eryngium bourgatii</i>	44	5,37
<i>Adenostyles alliariae</i>	34	4,15
<i>Genista tinctoria</i>	31	3,78
<i>Trifolium ochroleucon</i>	27	3,29
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	22	2,68
<i>Thymus sp.</i>	20	2,44
<i>Knautia sp.</i>	19	2,32
<i>Melampyrum pratense</i>	18	2,20
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	18	2,20
<i>Taraxacum sp.</i>	17	2,07
<i>Trifolium montanum</i>	17	2,07
<i>Prunella grandiflora</i>	15	1,83
<i>Trifolium repens</i>	14	1,71
<i>Linaria repens</i>	11	1,34
<i>Chamaespartium sagittale</i>	8	0,98
<i>Lathyrus pratensis</i>	8	0,98
<i>Centaurea jacea</i>	7	0,85
<i>Helianthemum nummularium</i>	7	0,85
<i>Lotus corniculatus</i>	7	0,85
<i>Trifolium sp.</i>	6	0,73
<i>Calluna vulgaris</i>	5	0,61
<i>Rubus idaeus</i>	5	0,61
<i>Gentiana lutea</i>	4	0,49
<i>Oxytropis halleri</i>	4	0,49
<i>Sedum rupestre</i>	4	0,49
<i>Thymus nervosus</i>	4	0,49
<i>Cirsium palustre</i>	3	0,37
<i>Gentiana burseri</i>	3	0,37

Bombus lucorum (L.,1761) (SUITE)

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Geranium pratense</i>	3	0,37
<i>Hypericum perforatum</i>	3	0,37
<i>Potentilla nivalis</i>	3	0,37
<i>Anthyllis vulneraria</i>	2	0,24
<i>Armeria maritima</i>	2	0,24
<i>Crepis mollis</i>	2	0,24
<i>Crepis pyrenaica</i>	2	0,24
<i>Jasione crispa</i>	2	0,24
<i>Phyteuma orbiculare</i>	2	0,24
<i>Trifolium alpinum</i>	2	0,24
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	0,12
<i>Carduus nutans</i>	1	0,12
<i>Heracleum sphondylium</i>	1	0,12
<i>Hieracium sp.</i>	1	0,12
<i>Lotus alpinus</i>	1	0,12
<i>Orchis mascula</i>	1	0,12
<i>Polygala vulgaris</i>	1	0,12
<i>Rubus sp.</i>	1	0,12
<i>Stachys officinalis</i>	1	0,12
<i>Thymus praecox</i>	1	0,12
<i>Vicia sativa</i>	1	0,12
<i>Vicia sepium</i>	1	0,12
<i>Viola tricolor</i>	1	0,12
Total	820	

Comme *Bombus terrestris*, *Bombus lucorum* est très polylectique. Les plantes principalement butinées sont les Leguminosae (*Vicia incana*, *Trifolium spp*, *Genista tinctoria*), les Lamiaceae (*Prunella grandiflora*), les Scrophulariaceae (*Rhinanthus mediterraneus*, *Pedicularis pyrenaica*, *Melampyrum pratense*), *Epilobium angustifolium*, *Eryngium bourgatii*, *Adenostyles pyrenaica*, *Centaurea jacea*, *Rhododendron ferrugineum*, *Calluna vulgaris*. Rasmont et al. (en préparation) confirment l'importance des Leguminosae, des Compositae, et des Ericaceae. Ils citent également les Brassicaceae. En Angleterre, *Calluna vulgaris* est également très convoitée à la fin de l'été (Brian, 1951; Yalden, 1983). En Finlande, Teräs (1985) cite également *Salix spp* et *Rosa spp* pour le début de la saison.

Bombus magnus Vogt, 1911

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Genista tinctoria</i>	1	16,67
<i>Melampyrum pratense</i>	1	16,67
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	1	16,67
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	1	16,67
<i>Thymus sp.</i>	1	16,67
<i>Vicia incana</i>	1	16,67
Total	6	

Seulement six spécimens ont été collectés, chacun butinant un genre différent : *Genista tinctoria*, *Melampyrum pratense*, *Rhinanthus mediterraneus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Thymus sp.*, *Vicia incana*. La littérature souligne une préférence marquée pour les Ericaceae. Pour l'Allemagne, Krüger (1954) cite *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris*. Pour la France et la Belgique, Rasmont (1988), Rasmont et al. (en préparation) donnent *Erica spp*, *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron ponticum*. Ils citent également *Melampyrum pratense* et *Carduus carlinoides*.

Bombus wurflenii Radoszkowski, 1859

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Prunella grandiflora</i>	11	23,40
<i>Aconitum vulparia</i>	9	19,15
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	8	17,02
<i>Aconitum napellus</i>	3	6,38
<i>Trifolium montanum</i>	3	6,38
<i>Vicia cracca</i>	3	6,38
<i>Phyteuma orbiculare</i>	2	4,26
<i>Astragalus penduliflorus</i>	1	2,13
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	2,13
<i>Lamium album</i>	1	2,13
<i>Pedicularis comosa</i>	1	2,13
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	1	2,13
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	1	2,13
<i>Vicia incana</i>	1	2,13
<i>Vicia pyrenaica</i>	1	2,13
Total	47	

Dans les Pyrénées-Orientales, *Bombus wurflenii* semble être un butineur important de *Aconitum vulparia* et *Aconitum napellus*, ce qui confirme Rousseau (1994). On le trouve aussi beaucoup sur les Leguminosae (*Trifolium alpinum*, *Vicia spp*), sur *Prunella grandiflora* et *Rhinanthus mediterraneus*. L'importance des aconits pour *B. wurflenii* est soulignée par de nombreux auteurs (Pérez, 1879; Lie-Pettersen, 1907; Pittioni, 1937b; Löken, 1950, 1962; Dylewska, 1958, 1962, 1966; Rousseau, 1994; Rasmont et al., en préparation). Il est à noter que, bien que possédant de fortes

mandibules lui permettant de percer systématiquement les corolles, *B. wurflenii* reste malgré tout spécialisé sur les fleurs zygomorphes.

***Bombus hypnorum* (L., 1758)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Epilobium angustifolium</i>	2	28,57
<i>Gentiana burseri</i>	1	14,29
<i>Hypericum perforatum</i>	1	14,29
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	1	14,29
<i>Rubus idaeus</i>	1	14,29
<i>Thymus sp.</i>	1	14,29
Total	7	

Seulement 7 spécimens ont été collectés. *Epilobium angustifolium* et *Rubus idaeus* sont cités par de nombreux auteurs (Leclercq, 1960; Ruszkowski, 1969a; Rasmont, 1988). D'après Rasmont (1988) et Rasmont et al. (en préparation), le choix préférentiel de *Bombus hypnorum* en France et en Belgique va aux Compositae, Ericaceae, Rosaceae, Grossulariaceae, ce qui ne correspond pas à nos observations.

***Bombus monticola* Smith, 1849**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Potentilla nivalis</i>	76	18,05
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	50	11,88
<i>Thymus sp.</i>	32	7,60
<i>Trifolium repens</i>	29	6,89
<i>Jasione crispa</i>	25	5,94
<i>Minuartia recurva</i>	24	5,70
<i>Minuartia sp.</i>	22	5,23
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	22	5,23
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	20	4,75
<i>Gentiana burseri</i>	14	3,33
<i>Epilobium angustifolium</i>	12	2,85
<i>Lotus alpinus</i>	12	2,85
<i>Lotus corniculatus</i>	8	1,90
<i>Taraxacum sp.</i>	7	1,66
<i>Eryngium bourgatii</i>	6	1,43
<i>Sedum rupestre</i>	6	1,43
<i>Trifolium montanum</i>	6	1,43
<i>Adenostyles alliariae</i>	5	1,19
<i>Taraxacum pyrenaicum</i>	5	1,19
<i>Thymus nervosus</i>	5	1,19
<i>Oxytropis halleri</i>	4	0,95

***Bombus monticola* Smith, 1849 (SUITE)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	4	0,95
<i>Galeopsis pyrenaica</i>	3	0,71
<i>Ononis cristata</i>	3	0,71
<i>Senecio leucophyllus</i>	3	0,71
<i>Helianthemum nummularium</i>	2	0,48
<i>Vicia incana</i>	2	0,48
<i>Aconitum napellus</i>	1	0,24
<i>Biscutella laevigata</i>	1	0,24
<i>Calluna vulgaris</i>	1	0,24
<i>Euphrasia minima</i>	1	0,24
<i>Geranium pratense</i>	1	0,24
<i>Hypericum perforatum</i>	1	0,24
<i>Phyteuma orbiculare</i>	1	0,24
<i>Prunella grandiflora</i>	1	0,24
<i>Sempervivum montanum</i>	1	0,24
<i>Senecio sp.</i>	1	0,24
<i>Senecio pyrenaicus</i>	1	0,24
<i>Silene ciliata</i>	1	0,24
<i>Trifolium alpinum</i>	1	0,24
<i>Trifolium hybridum</i>	1	0,24
Total	421	

Les plantes principalement butinées sont *Potentilla nivalis*, *Rhododendron ferrugineum*, *Thymus sp.*, *Trifolium spp.*, *Jasione crispa*, *Minuartia sp.*, *Sideritis hyssopifolia*, *Pedicularis pyrenaica*, *Gentiana burseri*, *Epilobium angustifolium*, *Lotus spp.* De nombreuses autres espèces sont également visitées mais dans une moindre mesure. La plupart de ces observations confirment Rasmont (1988). En Angleterre, Alford (1975) souligne l'importance des Ericaceae. Pour la Norvège, Svensson (1979) cite entre autres *Epilobium angustifolium*. Pour Rasmont (1988) et Rasmont et al. (en préparation), cette plante est surtout visitée par les mâles.

Bombus pratorum (L., 1761)

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Epilobium angustifolium</i>	39	37,14
<i>Rubus idaeus</i>	9	8,57
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	6	5,71
<i>Gentiana burseri</i>	5	4,76
<i>Prunella grandiflora</i>	4	3,81
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	4	3,81
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	4	3,81
<i>Solidago virgaurea</i>	4	3,81
<i>Carduus carlinifolius</i>	3	2,86
<i>Gentiana lutea</i>	3	2,86
<i>Eryngium bourgatii</i>	2	1,91
<i>Geranium pratense</i>	2	1,91
<i>Geum rivale</i>	2	1,91
<i>Knautia sp.</i>	2	1,91
<i>Linaria repens</i>	2	1,91
<i>Trifolium repens</i>	2	1,91
<i>Vicia incana</i>	2	1,91
<i>Armeria maritima</i>	1	0,95
<i>Centaurea jacea</i>	1	0,95
<i>Cirsium eriophorum</i>	1	0,95
<i>Cirsium palustre</i>	1	0,95
<i>Crepis pyrenaica</i>	1	0,95
<i>Hypericum perforatum</i>	1	0,95
<i>Melampyrum pratense</i>	1	0,95
<i>Sempervivum montanum</i>	1	0,95
<i>Senecio sp.</i>	1	0,95
<i>Trifolium pratense</i>	1	0,95
Total	105	

Bombus pratorum est une espèce très polylectique. Les principales observations concernent *Epilobium angustifolium* et *Rubus idaeus*, ce qui confirme Lie-Pettersen (1907), Brian (1954) et Teräs (1985). D'autres plantes convoitées sont *Rhinanthus mediterraneus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Gentiana burseri*, *Prunella grandiflora*, *Sideritis hyssopifolia*, *Solidago virgaurea*. Rasmont et al. (en préparation) citent les Ericaceae, les Grossulariaceae et les Boraginaceae.

***Bombus pyrenaëus* Pérez, 1879**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Eryngium bourgatii</i>	48	16,16
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	40	13,47
<i>Gentiana burseri</i>	36	12,12
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	28	9,43
<i>Epilobium angustifolium</i>	25	8,42
<i>Jasione crispa</i>	16	5,39
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	15	5,05
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	14	4,71
<i>Carduus carlinoides</i>	10	3,37
<i>Phyteuma orbiculare</i>	6	2,02
<i>Potentilla nivalis</i>	6	2,02
<i>Adenostyles alliariae</i>	5	1,68
<i>Knautia sp.</i>	5	1,68
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	5	1,68
<i>Senecio pyrenaicus</i>	4	1,35
<i>Thymus sp.</i>	4	1,35
<i>Geranium pratense</i>	3	1,01
<i>Hypericum perforatum</i>	3	1,01
<i>Prunella grandiflora</i>	3	1,01
<i>Taraxacum sp.</i>	3	1,01
<i>Allium schoenoprasum</i>	2	0,67
<i>Taraxacum pyrenaicum</i>	2	0,67
<i>Trifolium montanum</i>	2	0,67
<i>Aconitum napellus</i>	1	0,34
<i>Campanula glomerata</i>	1	0,34
<i>Centaurea jacea</i>	1	0,34
<i>Crepis pyrenaica</i>	1	0,34
<i>Echium vulgare</i>	1	0,34
<i>Galeopsis pyrenaica</i>	1	0,34
<i>Malva moschata</i>	1	0,34
<i>Sempervivum arachnoideum</i>	1	0,34
<i>Senecio sp.</i>	1	0,34
<i>Thymus nervosus</i>	1	0,34
<i>Trifolium sp.</i>	1	0,34
<i>Trifolium repens</i>	1	0,34
Total	297	

Les principales plantes butinées sont des Compositae (*Eryngium bourgatii*, *Carduus carlinoides*, *Adenostyles alliariae*), des Campanulaceae (*Phyteuma orbiculare*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Jasione crispa*), *Rhododendron ferrugineum*, *Gentiana burseri*, *Epilobium angustifolium*, *Sideritis hyssopifolia*, *Rhinanthus mediterraneus*, *Potentilla nivalis*, ce qui correspond aux observations de Rasmont (1988). La littérature renseigne beaucoup d'espèces différentes selon les régions (Dylewska, 1958, 1962 et Ruszkowski, 1970a pour les Tatras; Atanassov, 1972a, 1972b, 1974 et 1975 pour les Balkans; de Beaumont, 1958; Pittioni, 1937a pour les Alpes). Les plantes les plus souvent citées sont les *Phyteuma spp.*, *Rhododendron sp.*, *Thymus spp.*, *Epilobium angustifolium*, *Centaurea sp.*, *Carduus sp.*, *Cirsium sp.* Rasmont et al. (en préparation)

insistent sur le rôle de *Rhododendron sp.* pour les femelles et de *Epilobium angustifolium* pour les mâles.

***Bombus lapidarius* (L.1758)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Centaurea jacea</i>	9	42,86
<i>Lotus corniculatus</i>	4	19,05
<i>Vicia incana</i>	3	14,29
<i>Knautia arvensis</i>	2	9,52
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	4,76
<i>Serratula tinctoria</i>	1	4,76
<i>Trifolium repens</i>	1	4,76
Total	21	

Les spécimens ont été principalement récoltés sur *Centaurea jacea*, *Lotus corniculatus*. Quelques individus ont été trouvés sur *Vicia incana*, *Knautia arvensis*, *Epilobium angustifolium*, *Serratula tinctoria*, *Trifolium repens*. Les *Trifolium spp.*, *Centaurea spp.*, *Vicia spp.* sont également cités par Lie-Pettersen (1907), Ruzskowski (1970d). Ce dernier mentionne en plus *Lotus corniculatus*. Pour Rasmont (1988), les mâles butinent surtout les Compositae alors que les reines et les ouvrières recherchent systématiquement les Leguminosae.

***Bombus sichelii* Radoszkowski, 1859**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Trifolium repens</i>	23	25,56
<i>Trifolium montanum</i>	17	18,89
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	13	18,89
<i>Eryngium bourgatii</i>	6	6,67
<i>Taraxacum pyrenaicum</i>	6	6,67
<i>Taraxacum sp.</i>	5	5,56
<i>Oxytropis halleri</i>	4	4,44
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	4	4,44
<i>Thymus sp.</i>	3	3,33
<i>Adenostyles alliariae</i>	1	1,11
<i>Carduus carlinoides</i>	1	1,11
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	1,11
<i>Lotus alpinus</i>	1	1,11
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	1	1,11
<i>Senecio sp.</i>	1	1,11
<i>Thymus praecox</i>	1	1,11
<i>Trifolium alpinum</i>	1	1,11
<i>Vicia incana</i>	1	1,11
Total	90	

Bombus sicheli a été collecté principalement sur *Trifolium spp*, *Rhododendron ferrugineum*, *Taraxacum sp.* (ce qui est également le cas en Suisse, (Frey-Gessner, 1898-1899)), sur *Eryngium bourgatii*, *Oxytropis halleri*, *Sideritis hyssopifolia*. Rasmont (1988) confirme l'importance des Leguminosae et ajoute les Carduae.

Bombus scroceensis (Fabricius, 1793)

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Epilobium angustifolium</i>	61	21,71
<i>Centaurea jacea</i>	44	15,66
<i>Phyteuma orbiculare</i>	21	7,47
<i>Vicia incana</i>	15	5,34
<i>Geranium pratense</i>	13	4,63
<i>Phyteuma spicatum</i>	11	3,92
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	11	3,92
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	10	3,56
<i>Campanula rotundifolia</i>	10	3,56
<i>Sedum rupestre</i>	9	3,20
<i>Campanula glomerata</i>	8	2,85
<i>Trifolium montanum</i>	8	2,85
<i>Eryngium bourgatii</i>	6	2,14
<i>Helianthemum nummularium</i>	6	2,14
<i>Carduus carlinifolius</i>	4	1,42
<i>Echium vulgare</i>	4	1,42
<i>Knautia sp.</i>	4	1,42
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	3	1,07
<i>Prunella grandiflora</i>	3	1,07
<i>Thymus sp.</i>	3	1,07
<i>Carduus carlinoides</i>	2	0,71
<i>Cirsium palustre</i>	2	0,71
<i>Hypericum perforatum</i>	2	0,71
<i>Phyteuma pyrenaicum</i>	2	0,71
<i>Rubus idaeus</i>	2	0,71
<i>Adenostyles alliariae</i>	1	0,36
<i>Centaurea scabiosa</i>	1	0,36
<i>Crepis mollis</i>	1	0,36
<i>Galeopsis pyrenaica</i>	1	0,36
<i>Gentiana lutea</i>	1	0,36
<i>Juniperus nana</i>	1	0,36
<i>Knautia arvensis</i>	1	0,36
<i>Linaria repens</i>	1	0,36
<i>Lupinus angustifolius</i>	1	0,36
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	1	0,36
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	1	0,36
<i>Stachys officinalis</i>	1	0,36
<i>Taraxacum sp.</i>	1	0,36
<i>Trifolium alpinum</i>	1	0,36
<i>Trifolium hybridum</i>	1	0,36
<i>Trifolium pratense</i>	1	0,36
<i>Trifolium repens</i>	1	0,36
Total	281	

Bombus soroeensis a été trouvé butinant principalement *Epilobium angustifolium*, *Centaurea jacea*, *Phyteuma* spp., *Vicia incana*, *Geranium pratense*, *Rhinanthus mediterraneus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Campanula* spp., *Sedum rupestre*, *Trifolium* spp., *Eryngium bourgatii*, *Helianthemum nummularium*, *Carduus carlinifolius*, *Echium vulgare*, *Knautia* sp. Il a été observé dans beaucoup de régions sur de nombreuses plantes. Les plus souvent citées sont *Rubus* sp., *Campanula* spp., *Knautia* sp. Rasmont et al. (en préparation) soulignent l'importance des *Carduaceae*, *Ericaceae* et *Campanulaceae*. *Bombus soroeensis* n'a pas été trouvé sur les *Vicia*, ce qui a déjà été remarqué par Elfving (1968) en Finlande et Rasmont et al. (en préparation).

***Bombus ruderatus* (Scopoli, 1763)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Centaurea jacea</i>	1	33,33
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	1	33,33
<i>Vicia onobrychioides</i>	1	33,33
Total	3	

Seulement trois spécimens ont été collectés sur *Centaurea jacea*, *Rhinanthus mediterraneus*, *Vicia onobrychioides*. Ceci correspond aux observations de Rasmont et al. (en préparation). *Bombus ruderatus* préfère les corolles longues, particulièrement les *Leguminosae*, *Boraginaceae*, *Compositae* et *Labiatae*. Louadi & Doumandji (1998) notent cependant qu'en l'absence d'espèces concurrentes, *B. ruderatus* peut étendre son choix vers d'autres morphologies florales.

***Bombus hortorum* (L., 1761)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	46	26,59
<i>Aconitum vulparia</i>	25	14,45
<i>Aconitum napellus</i>	19	10,98
<i>Prunella grandiflora</i>	12	6,94
<i>Aconitum anthora</i>	10	5,78
<i>Delphinium elatum</i>	10	5,78
<i>Digitalis lutea</i>	6	3,47
<i>Gentiana burseri</i>	6	3,47
<i>Trifolium pratense</i>	6	3,47
<i>Stachys officinalis</i>	4	2,31
<i>Cirsium eriophorum</i>	3	1,73
<i>Echium vulgare</i>	3	1,73
<i>Galeopsis</i> sp.	3	1,73
<i>Anthyllis vulneraria</i>	2	1,16
<i>Oxytropis halleri</i>	2	1,16
<i>Trifolium montanum</i>	2	1,16
<i>Trifolium ochroleucon</i>	2	1,16

Bombus hortorum (L., 1761) (SUITE)

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Vicia onobrychioïdes</i>	2	1,16
<i>Delphinium montanum</i>	1	0,58
<i>Dianthus hyssopifolius</i>	1	0,58
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	0,58
<i>Galeopsis pyrenaica</i>	1	0,58
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	0,58
<i>Hypericum maculatum</i>	1	0,58
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	1	0,58
<i>Scutellaria alpina</i>	1	0,58
<i>Trifolium sp.</i>	1	0,58
<i>Vicia incana</i>	1	0,58
Total	173	

Bombus hortorum est une espèce largement répandue et polylectique. Il a été collecté sur des Campanulaceae à morphologie complexe comme *Aconitum napellus*, *Aconitum vulparia* (observations confirmant Rousseau (1994)), *Delphinium elatum* et *Delphinium montanum*. *Rhinanthus mediterraneus*, *Prunella grandiflora*, *Digitalis lutea* et de nombreuses Leguminosae (*Trifolium spp.*, *Anthyllis vulneraria*, *Vicia spp*) sont également recherchées. La littérature cite également de nombreuses espèces en général zygomorphes et à corolle profonde: *Aconitum septentrionale*, *Delphinium spp.*, *Digitalis pupurea*, *Trifolium spp.* en Norvège (Lie-Pettersen, 1907); *Trifolium pratense*, *Vicia spp.* pour la Finlande (Teräs, 1985); *Trifolium pratense*, *Digitalis pupurea*, *Vicia cracca*, *Salvia officinalis* pour la Belgique (Leclercq, 1960). Lie-Pettersen (1907) signale aussi l'importance des *Carduus*, *Centaurea*, *Cirsium*, *Knautia* et *Succisa pratensis* pour les mâles.

Bombus gerstaeckeri Morawitz, 1882

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Aconitum vulparia</i>	17	100
Total	17	

La totalité de nos observations concernant *Bombus gerstaeckeri* sont sur *Aconitum vulparia*. Cet oligolectisme strict a déjà été signalé par plusieurs auteurs (Frey-Gessner, 1912a; Pittioni, 1937b; Delmas, 1976; Rasmont, 1988; Rousseau, 1994). Néanmoins, en dehors de la période de floraison d'*Aconitum vulparia*, Hoffer (1883) cite *Gentiana aslepiadea*. Frey-gessner (1912a) cite les chardons et Reinig (manuscrit) a observé une femelle sur *Anthyllis vulneraria*.

***Bombus subterraneus* (L., 1758)**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Centaurea jacea</i>	4	25,00
<i>Trifolium ochroleucon</i>	3	18,75
<i>Prunella grandiflora</i>	2	12,50
<i>Carduus nutans</i>	1	6,25
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	6,25
<i>Knautia sp.</i>	1	6,25
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	1	6,25
<i>Stachys officinalis</i>	1	6,25
<i>Trifolium pratense</i>	1	6,25
<i>Vicia incana</i>	1	6,25
Total	16	

Bombus suterraneus a été surtout observé sur *Centaurea jacea*, *Trifolium ochroleucon*, *Prunella grandiflora*. La littérature cite souvent *Trifolium pratense*, *Echium sp.* (Ruzskowski, 1969c ; Rasmont et al., en préparation), *Centaurea sp.*, *Cirsium sp.* (Pittioni & Schmidt, 1942 ; Rasmont et al., en préparation), etc... Pour Rasmont et al. (en préparation), *Bombus subterraneus* est une espèce mésolectique qui préfère les corolles longues, surtout les Labiatae et Leguminosae.

***Bombus mesomelas* Gerstaecker, 1869**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Centaurea jacea</i>	20	14,93
<i>Trifolium alpinum</i>	15	11,19
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	11	8,21
<i>Oxytropis halleri</i>	10	7,46
<i>Echium vulgare</i>	8	5,97
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	8	5,97
<i>Trifolium ochroleucon</i>	8	5,97
<i>Trifolium pratense</i>	8	5,97
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	7	5,22
<i>Cirsium eriophorum</i>	6	4,48
<i>Galeopsis sp.</i>	6	4,48
<i>Carduus carlinoides</i>	4	2,99
<i>Carduus nutans</i>	4	2,99
<i>Trifolium montanum</i>	4	2,99
<i>Anthyllis vulneraria</i>	3	2,24
<i>Carduus carlinifolius</i>	2	1,49
<i>Trifolium repens</i>	2	1,49
<i>Dianthus hyssopifolius</i>	1	0,75
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	0,75
<i>Eryngium bourgatii</i>	1	0,75
<i>Genista tinctoria</i>	1	0,75
<i>Lamium album</i>	1	0,75
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	0,75
<i>Trifolium sp.</i>	1	0,75
<i>Vicia incana</i>	1	0,75
Total	134	

Les principales plantes butinées par *Bombus mesomelas* sont *Centaurea jacea*, *Trifolium alpinum*, *Sideritis hyssopifolia*, *Oxytropis halleri*, *Echium vulgare*, *Rhododendron ferrugineum*, *Trifolium spp.*, *Rhinanthus mediterraneus*, *Cirsium eriophorum*, *Galeopsis sp.* Ces observations confirment la littérature (Rasmont et al., en préparation). Rasmont et al. (en préparation) qualifient *Bombus mesomelas* d'espèce mésolectique fortement inféodée aux Leguminosae, Compositae et Labiatae.

***Bombus mucidus* Gerstaecker, 1869**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	15	40,54
<i>Carduus carlinoides</i>	11	29,73
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	2	5,41
<i>Trifolium montanum</i>	2	5,41
<i>Centaurea jacea</i>	1	2,70
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	2,70
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	1	2,70
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	1	2,70
<i>Trifolium pratense</i>	1	2,70
<i>Trifolium repens</i>	1	2,70
<i>Vicia pyrenaica</i>	1	2,70
Total	37	

Bombus mucidus a principalement été collecté sur *Sideritis hyssopifolia* et *Carduus carlinoides*. Quelques spécimens ont aussi été prélevés sur les Leguminosae (*Trifolium spp.*, *Vicia pyrenaica*), *Centaurea jacea*, *Rhododendron ferrugineum*, *Rhinanthus mediterraneus*, *Helianthemum nummularium*, *Phyteuma hemisphaericum*. *Bombus mucidus* présente une préférence pour les chardons (*Carduus spp.*, *Carlina spp.*, *Cirsium spp.*) (Rasmont et al., en préparation).

Bombus sylvarum (L., 1761)

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Centaurea jacea</i>	38	35,51
<i>Carduus nutans</i>	15	14,02
<i>Knautia arvensis</i>	14	13,08
<i>Galeopsis sp.</i>	11	10,28
<i>Vicia incana</i>	11	10,28
<i>Vicia sepium</i>	3	2,80
<i>Centaurea cyanus</i>	2	1,87
<i>Serratula tinctoria</i>	2	1,87
<i>Carduus carlinoides</i>	1	0,94
<i>Cirsium eriophorum</i>	1	0,94
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	0,94
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	0,94
<i>Knautia sp.</i>	1	0,94
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	0,94
<i>Lotus corniculatus</i>	1	0,94
<i>Scabiosa columbaria</i>	1	0,94
<i>Trifolium sp.</i>	1	0,94
<i>Trifolium montanum</i>	1	0,94
<i>Trifolium pratense</i>	1	0,94
Total	107	

Bombus sylvarum semble largement attiré par les Compositae (*Centaurea spp.* dont *Centaurea jacea*, *Carduus spp.* dont *Carduus nutans*). On peut également citer *Knautia arvensis*, *Vicia spp.* dont *Vicia incana*, *Trifolium spp.* Alford (1975) cite de nombreuses Compositae (*Carduus nutans*, *Centaurea spp.*, *Cirsium spp.*, *Carlina vulgaris*). L'importance des *Trifolium* a été soulignée par plusieurs auteurs (Ruszkowski, 1970b; Steffny et al., 1984; Rasmont, 1988; Monsevicius, 1995) ainsi que celle des *Vicia sp.* (Ruszkowski, 1970b; Steffny et al., 1984; Rasmont, 1988). Pour la France continentale, la Belgique et les régions limitrophes, Rasmont et al. (en préparation) ajoutent les Labiatae. Lors de nos observations, *Galeopsis sp.* est la seule Lamiaceae visitée par *Bombus sylvarum*.

Bombus ruderarius (Müller, 1776)

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	40	12,9
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	27	8,71
<i>Sideritis hyssopifolia</i>	23	7,42
<i>Trifolium pratense</i>	22	7,10
<i>Epilobium angustifolium</i>	19	6,13
<i>Trifolium montanum</i>	19	6,13
<i>Echium vulgare</i>	15	4,84
<i>Vicia incana</i>	11	3,55
<i>Lotus corniculatus</i>	10	3,23
<i>Centaurea jacea</i>	9	2,90
<i>Trifolium alpinum</i>	9	2,90
<i>Trifolium ochroleucon</i>	9	2,90
<i>Prunella grandiflora</i>	8	2,58
<i>Trifolium repens</i>	8	2,58
<i>Lamium album</i>	7	2,26
<i>Lathyrus pratensis</i>	6	1,94
<i>Oxytropis halleri</i>	6	1,94
<i>Cirsium eriophorum</i>	5	1,61
<i>Gentiana burseri</i>	5	1,61
<i>Knautia sp.</i>	5	1,61
<i>Thymus sp.</i>	5	1,61
<i>Eryngium bourgatii</i>	4	1,29
<i>Genista tinctoria</i>	4	1,29
<i>Hypericum perforatum</i>	4	1,29
<i>Stachys officinalis</i>	4	1,29
<i>Carduus carlinifolius</i>	3	0,97
<i>Carduus carlinoides</i>	3	0,97
<i>Aconitum vulparia</i>	2	0,65
<i>Chamaespartium sagittale</i>	2	0,65
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	2	0,65
<i>Vicia cracca</i>	2	0,65
<i>Vicia pyrenaica</i>	2	0,65
<i>Astragalus penduliflorus</i>	1	0,32
<i>Carlina acaulis</i>	1	0,32
<i>Centaurea sp.</i>	1	0,32
<i>Cynoglossum officinale</i>	1	0,32
<i>Geranium pratense</i>	1	0,32
<i>Lotus alpinus</i>	1	0,32
<i>Melampyrum pratense</i>	1	0,32
<i>Rubus idaeus</i>	1	0,32
<i>Sempervivum arachnoideum</i>	1	0,32
<i>Trifolium hybridum</i>	1	0,32
Total	310	

Pour Rasmont et al. (en préparation), *Bombus ruderarius* est une espèce polylectique dont le choix alimentaire est basé sur les Leguminosae, Compositae, Labiatae, Boraginaceae. Dans la Vallée d'Eyne, *Bombus ruderarius* a été observé essentiellement sur *Rhinanthus mediterraneus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Sideritis hyssopifolia*, *Epilobium angustifolium*, *Trifolium montanum*, *Echium vulgare*, *Vicia incana*, *Lotus corniculatus*, *Centaurea jacea*, *Trifolium alpinum*, *Trifolium ochroleucon*, *Prunella grandiflora*, *Trifolium repens*, *Lamium album*, *Lathyrus pratensis*. Les Leguminosae (*Vicia spp.*, *Trifolium spp.*) sont souvent citées dans la littérature (Elfving, 1968; Ruzskowski, 1970b; Monsevicius, 1995; Rasmont et al., en préparation). Elfving (1968) pour la Finlande et Ruzskowski (1970b) pour la Pologne donnent aussi *Knautia arvensis*, *Lathyrus sp.* et bien d'autres espèces.

***Bombus humilis* Illiger, 1806**

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Centaurea jacea</i>	14	36,84
<i>Carduus nutans</i>	6	15,79
<i>Galeopsis sp.</i>	5	13,16
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	3	7,89
<i>Genista tinctoria</i>	2	5,26
<i>Trifolium pratense</i>	2	5,26
<i>Chamaespartium sagittale</i>	1	2,63
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	2,63
<i>Knautia arvensis</i>	1	2,63
<i>Lotus corniculatus</i>	1	2,63
<i>Trifolium repens</i>	1	2,63
<i>Vicia incana</i>	1	2,63
Total	38	

Les Compositae (*Centaurea jacea* et *Carduus nutans*) semblent être à la base du régime alimentaire de *Bombus humilis*. L'importance des Compositae (*Carduus*, *Centaurea*, *Cirsium*) est mentionnée par plusieurs auteurs (Alford, 1975; Steffny et al., 1984). Les Leguminosae (*Genista tinctoria*, *Trifolium pratense* et *Trifolium repens*, *Chamaespartium sagittale*, *Lotus corniculatus*) sont également visitées, ce qui confirme Ruzskowski (1974), Alford (1975), Rasmont (1988). Il faut également mentionner quelques Labiatae: *Rhinanthus mediterraneus*, *Galeopsis sp.*

Bombus pascuorum (Scopoli, 1763)

Espèces butinées	Nind	%Nind
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	14	28
<i>Vicia incana</i>	7	14
<i>Echium vulgare</i>	5	10
<i>Centaurea jacea</i>	4	8
<i>Cirsium eriophorum</i>	4	8
<i>Vicia cracca</i>	3	6
<i>Galeopsis sp.</i>	2	4
<i>Melampyrum pratense</i>	2	4
<i>Prunella grandiflora</i>	2	4
<i>Carduus nutans</i>	1	2
<i>Hypericum perforatum</i>	1	2
<i>Knautia sp.</i>	1	2
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	2
<i>Lotus alpinus</i>	1	2
<i>Stachys officinalis</i>	1	2
<i>Trifolium repens</i>	1	2
Total	50	

Pour Rasmont et al. (en préparation), *Bombus pascuorum* est le bourdon le plus polylectique de la région ouest-paléarctique. Il a été observé sur les Labiatae (*Rhinanthus mediterraneus*, *Galeopsis sp.*, *Prunella grandiflora*, *Stachys officinalis*), les Leguminosae (*Vicia incana*, *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium repens*), les Compositae (*Centaurea jacea*, *Cirsium eriophorum*). Ces familles sont reprises par Ruszkowski (1969b) pour la Pologne. D'autres plantes importantes sont *Echium vulgare*, *Knautia sp.*, *Melampyrum pratense*.

3.4. Etude des niches alimentaires

3.4.1. Calcul de la largeur de la niche alimentaire

Le tableau 4 présente pour chaque espèce de bourdon le coefficient de largeur de niche alimentaire B_{ih} , le nombre d'espèces, de genres et de familles butinés.

Tableau 4. Tableau comparatif des niches alimentaires

Espèces	Bih	Nbre d'espèces butinées	Nombre de genres butinés	Nombre de genres butinés (plus de 10 observations)	Nombre de familles butinées
<i>confusus</i>	2,00	2	2	2	2
<i>gerstaeckeri</i>	1,00	1	1	1	1
<i>hortorum</i>	5,32	29	20	16	12
<i>humilis</i>	5,08	12	11	11	6
<i>hypnorum</i>	5,44	6	6	6	6
<i>lapidarius</i>	3,90	7	7	7	4
<i>lucorum</i>	9,75	49	42	33	19
<i>magnus</i>	6,00	6	6	6	4
<i>mendax</i>	4,14	20	16	12	10
<i>mesomelas</i>	7,35	25	18	15	8
<i>monticola</i>	11,20	41	31	25	16
<i>mucidus</i>	3,69	11	9	9	7
<i>pascuorum</i>	6,72	16	15	15	7
<i>pratorum</i>	5,87	27	24	19	13
<i>pyrenaeus</i>	11,00	35	29	25	17
<i>runderarius</i>	10,70	43	32	27	13
<i>runderatus</i>	3,00	3	3	3	3
<i>sicheli</i>	3,93	18	14	14	6
<i>soroensis</i>	9,32	43	31	28	16
<i>subterraneus</i>	6,10	10	9	9	6
<i>sylvarum</i>	4,73	19	13	11	6
<i>terrestris</i>	10,60	26	21	21	13
<i>wurflenii</i>	5,89	15	12	10	7

La plupart des espèces les plus abondantes sont également les plus polylectiques (cf. fig. 14). Les valeurs de coefficient de largeur de niche sont maximales pour *Bombus monticola*, *B. pyrenaeus*, *B. ruderarius*, *B. terrestris*, *B. lucorum* et *B. soroensis*. Seul *B. terrestris* a été collecté en plus faible nombre. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la Vallée d'Eyne se situe à la limite de sa distribution géographique (Rasmont, com.pers.).

A l'opposé, quelques espèces sont plus spécialisées comme *Bombus sicheli*, *B. mucidus*, *B. lapidarius*, *B. mendax*, *B. humilis*, *B. sylvarum*. Néanmoins, même pour ces espèces caractérisées par un coefficient de niche plus faible, la gamme de plantes butinées reste large (par exemple, 14 genres pour *Bombus sicheli*).

B. confusus (2 spécimens), *B. ruderatus* (3 spécimens) et *B. magnus* (6 spécimens) ont été collectés en nombre insuffisant pour pouvoir tirer une conclusion.

Le seul cas extrême d'oligolectisme est celui de *Bombus gerstaeckeri* qui ne butine que sur *Aconitum vulparia*.

Hormis ce cas particulier, un premier regard sur les résultats (cf. chapitre 3.3.) fait apparaître que chaque espèce de bourdon butine essentiellement une à cinq espèces de plante. Chacune d'elles supportent 10 à 40% de l'effectif de l'espèce de bourdon (jusque 43% pour *Bombus lapidarius*). A côté de ces choix principaux, chaque espèce de bourdon conserve un échantillon de plantes visitées parfois très important. Ces « plantes mineures » (Heinrich, 1979b) peuvent constituer une ressource de secours en cas de changement des conditions du milieu.

On pourrait se demander si le polylectisme observé est lié au nombre d'individus collectés ou s'il est une réussite écologique favorisant l'abondance des espèces. Rasmont (1988) met en évidence une corrélation entre le nombre d'espèces de plantes butinées et le nombre de carrés UTM occupés par l'espèce de bourdon. Par contre, il ne trouve pas de corrélation significative entre le nombre d'espèce végétales visitées et le nombre moyen d'individus par carré UTM. C'est donc l'étendue de la dispersion d'une espèce de bourdon et non son abondance qui est liée à son polylectisme. C'est le polylectisme qui détermine la prospérité et non l'inverse (Rasmont, 1988).

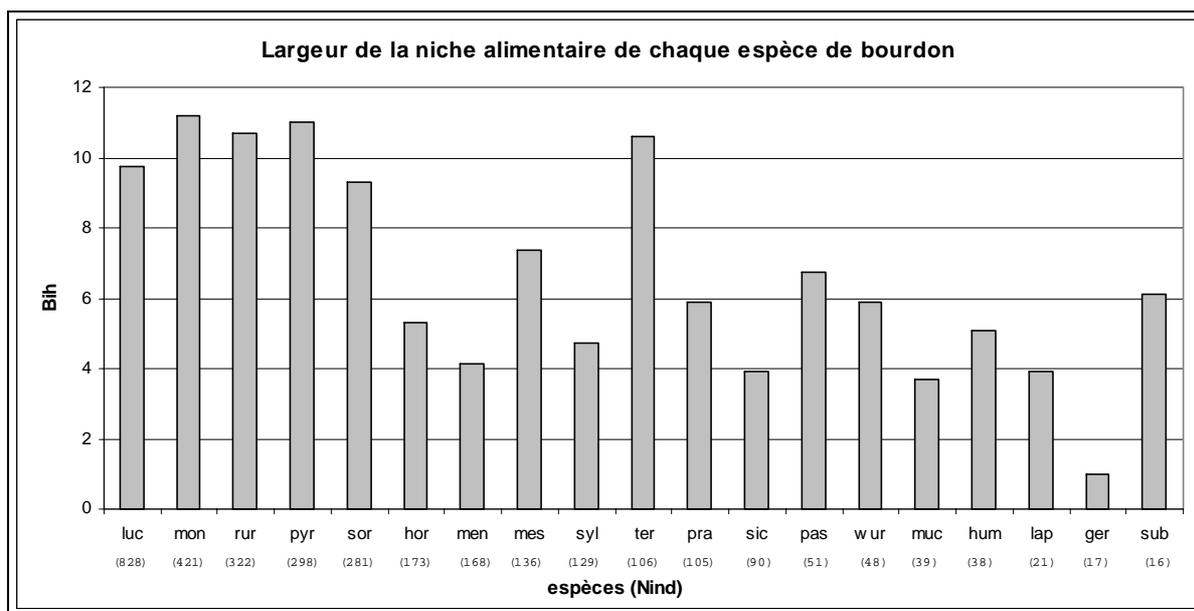


Figure 14. Largeur de la niche alimentaire des espèces de bourdons. (luc: *Bombus lucorum*; mon: *B. monticola*; rur: *B. ruderarius*; pyr: *B. pyrenaicus*; sor: *B. soroensis*; hor: *B. hortorum*; men: *B. mendax*; mes: *B. mesomelas*; syl: *B. sylvarum*; ter: *B. terrestris*; pra: *B. pratorum*; sic: *B. sichelii*; pas: *B. pascuorum*; wur: *B. wurflenii*; muc: *B. mucidus*; hum: *B. humilis*; lap: *B. lapidarius*; ger: *B. gerstaeckeri*; sub: *B. subterraneus*).

3.4.2. Calcul des recouvrements de niches alimentaires

Tableau 5. coefficient de recouvrement asymétrique de l'espèce i sur l'espèce j: A_{ij} (ger: *Bombus gerstaeckeri*; hor: *B. hortorum*; hum: *B. humilis*; lap: *B. lapidarius*; luc: *B. lucorum*; men: *B. mendax*; mes: *B. mesomelas*; mon: *B. monticola*; muc: *B. mucidus*; pas: *B. pascuorum*; pra: *B. pratorum*; pyr: *B. pyrenaicus*; rur: *B. ruderarius*; sic: *B. sichelii*; sor: *B. soroensis*; sub: *B. subterraneus*; syl: *B. sylvarum*; ter: *B. terrestris*; wur: *B. wurflenii*)

j \ i	ger	hor	hum	lap	luc	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rur	sic	sor	sub	syl	ter	wur
ger	1,000	1.662	0,000	0,000	0,000	1.801	0,000	0,027	0,000	0,000	0,000	0,037	0,069	0,000	0,000	0,000	0,000	0,212	1,504
hor	0,312	1,000	0,151	0,033	0,674	0,630	0,281	0,112	0,081	0,582	0,178	0,240	0,621	0,132	0,165	0,269	0,039	0,577	0.882
hum	0,000	0,158	1,000	0,680	0,388	0,075	0.734	0,112	0,260	0,456	0,150	0,159	0,508	0,155	0.716	0.802	0.873	0,640	0,129
lap	0,000	0,045	0.886	1,000	0,404	0,052	0,593	0,182	0,076	0,467	0,186	0,093	0,471	0,102	0.846	0.834	0.932	0.819	0,125
luc	0,000	0,368	0,202	0,162	1,000	0,124	0,430	0,294	0,120	0,634	0,299	0,368	0.819	0,325	0,403	0,422	0,155	0.901	0,401
men	0,435	0.810	0,092	0,049	0,291	1,000	0,403	0,389	0,116	0,050	0,124	0,434	0,543	0,345	0,180	0,247	0,061	0,416	0.756
mes	0,000	0,204	0,508	0,315	0,570	0,227	1,000	0,431	0,350	0,314	0,159	0,267	1.006	0,577	0,428	0.714	0,388	0,560	0,192
mon	0,002	0,053	0,051	0,063	0,255	0,143	0,282	1,000	0,127	0,027	0,143	0,444	0,434	0,273	0,175	0,148	0,024	0,267	0,082
muc	0,000	0,117	0,358	0,080	0,316	0,131	0,696	0,387	1,000	0,207	0,187	0,455	0.760	0,296	0,237	0,350	0,290	0,321	0,173
pas	0,000	0,461	0,345	0,271	0.919	0,031	0,343	0,046	0,114	1,000	0,151	0,174	0,667	0,058	0,362	0,389	0,320	0.913	0,469
pra	0,000	0,162	0,130	0,124	0,497	0,088	0,199	0,274	0,118	0,173	1,000	0,630	0,545	0,106	0.865	0,276	0,094	0,573	0,210
pyr	0,003	0,116	0,073	0,033	0,326	0,163	0,179	0,453	0,152	0,106	0,337	1,000	0,389	0,171	0,444	0,103	0,050	0,390	0,140
rur	0,006	0,309	0,242	0,172	0.747	0,210	0,691	0,456	0,262	0,419	0,299	0,400	1,000	0,477	0,390	0,512	0,151	0,695	0,325
sic	0,000	0,179	0,201	0,101	0.807	0,364	1.079	0.780	0,278	0,100	0,158	0,480	1.299	1,000	0,287	0.711	0,076	0,640	0,214
sor	0,000	0,094	0,391	0,354	0,422	0,080	0,338	0,211	0,094	0,261	0,545	0,524	0,447	0,121	1,000	0,451	0,363	0,576	0,172
sub	0,000	0,235	0,669	0,534	0,675	0,168	0.860	0,274	0,212	0,428	0,266	0,185	0.899	0,458	0,690	1,000	0,602	0.776	0,376
syl	0,000	0,044	0.939	0.769	0,320	0,053	0,603	0,057	0,226	0,455	0,117	0,117	0,341	0,063	0.715	0.776	1,000	0,679	0,101
ter	0,020	0,289	0,306	0,301	0.827	0,163	0,388	0,283	0,112	0,578	0,317	0,405	0.700	0,237	0,506	0,446	0,302	1,000	0,361
wur	0,255	0.798	0,111	0,083	0,664	0,532	0,239	0,156	0,108	0,535	0,209	0,262	0,590	0,143	0,272	0,389	0,081	0,650	1,000

La plupart des recouvrements de niche alimentaire sont inférieurs à 0,7 (cf. tableau 5). Ceci signifie que les niches sont suffisamment différentes pour que les espèces puissent coexister (Josens & Meerts, 2000).

Certaines espèces sont caractérisées par des recouvrements très faibles. Elles n'entrent pas en compétition avec la plupart des autres bourdons car elles butinent suffisamment de taxons différents.

Bombus gerstaeckeri semble strictement inféodé à une seule espèce de plante: *Aconitum vulparia*. L'aconit possède des fleurs à morphologie très complexe que la plupart des espèces ne peuvent exploiter. Les recouvrements de niche le plus souvent nuls ou très faibles semblent placer le bourdon à l'abri de la compétition d'une part importante des autres espèces. *B. gerstaeckeri* est l'espèce de bourdon la plus tardive (les reines sortent d'hibernation en juillet). Sa spécialisation sur une plante peu convoitée pourrait lui permettre de trouver des ressources dans un milieu déjà fortement exploité. Le risque pour le bourdon d'une telle spécialisation est évidemment de voir disparaître sa plante alimentaire.

B. hortorum et *B. wurflenii* exploitent également *Aconitum vulparia* ainsi qu'*Aconitum napellus*. L'abondance relative de ces deux espèces est peut-être une contrainte supplémentaire qui maintient les populations de *B. gerstaeckeri* à un faible seuil.

B. mendax présente un recouvrement important avec les autres butineurs d'aconits mais il n'est pas un compétiteur de *B. gerstaeckeri* car il ne butine que *Aconitum napellus*.

Les valeurs des recouvrements des butineurs d'aconits avec les autres espèces de bourdons sont toujours faibles.

Bombus pratorum est également une espèce à l'abri de la compétition pour les ressources. La seule espèce recouvrant fortement sa niche est *B. soroensis*. Les deux espèces exploitent beaucoup *Epilobium angustifolium*, *Carduus carlinifolius*, *Knautia sp.*, *Rhododendron ferrugineum* et *Rhinanthus mediterraneus*. *B. soroensis* visite aussi beaucoup *Campanula sp.* et *Rubus sp.* Ce sont toutes deux des espèces de forêt, cependant la coexistence est possible. Un facteur permettant de séparer les niches est leur phénologie. *B. pratorum* est une espèce très précoce (mars à mi-juillet) alors que *B. soroensis* est beaucoup plus tardif (mai à septembre avec un maximum d'activité de juillet à septembre) (Rasmont et al., en préparation).

De même, la niche de *B. mucidus* est isolée. Seule la niche de *B. ruderarius* la recouvre à 76%. Ces deux espèces se distinguent cependant par de nombreux critères. *B. mucidus* est une espèce des milieux ouverts et ensoleillés de l'étage subalpin alors que *B. ruderarius* occupe les lisières de plus basse altitude (Rasmont et al., en préparation). La phénologie est aussi tout à fait différente. *B. ruderarius* est plus tardif que *B. mucidus* (Rasmont et al., en préparation).

Bombus monticola et *B. pyrenaeus* possèdent les coefficients de largeur de niche les plus élevés. Aucune espèce de bourdon ne recouvre leur niche de façon importante. Hormis une seule exception (recouvrement de *B. sicheli* par *B. monticola*), ils n'empiètent sur aucune niche de façon à gêner les autres espèces. Les deux espèces sont essentiellement subalpines mais peuvent se trouver à plus haute altitude (partie supérieure de l'étage subalpin pour *B. pyrenaeus*, étage alpin pour *B. monticola*). En plus de nombreuses visites sur *Rhododendron ferrugineum*, ils exploitent de nombreuses plantes couvrant les pelouses pseudo-alpines et alpines.

B. sicheli est une espèce qui possède une niche alimentaire restreinte. Elle ne recouvre aucune niche de façon importante. C'est un bourdon subalpin à phénologie courte qui doit probablement souffrir de la présence de compétiteurs comme *Bombus lucorum*, *B. mesomelas*, *B. monticola*, *B. ruderarius* et *B. subterraneus*. Il butine abondamment *Rhododendron ferrugineum* et le genre *Trifolium*, plantes dont l'abondance et la qualité des ressources offertes permettent de répondre à ses besoins. Le compétiteur le plus important est *B. ruderarius* mais ce dernier est une espèce de lisière (Rasmont et al., en préparation) alors que *B. sicheli* a été surtout capturé dans la rhodoraie. *B. mesomelas* exerce aussi un recouvrement très important qui pourrait s'expliquer par le fait que sa phénologie est beaucoup plus longue que celle de *B. sicheli*.

De même, *B. pascuorum* n'empiète sur aucune niche. Toutefois, *B. terrestris* et *B. lucorum* sont pour lui des compétiteurs importants.

Certaines espèces présentent des recouvrements très élevés. Il s'agit par exemple de *B. lucorum*, *B. terrestris* et *B. ruderarius*. Ce sont des espèces de lisière (Rasmont et al., en préparation). Les phénologies de *B. terrestris* et de *B. lucorum* sont semblables alors que *B. ruderarius* est plus tardif. Ils sont largement répandus et polylectiques. L'abondance des ressources et l'utilisation de nombreuses plantes mineures peuvent être à l'origine de leur coexistence.

Bombus subterraneus présente de forts recouvrements avec beaucoup d'autres espèces, notamment *B. mesomelas* avec qui il cohabite en milieu montagnard (Rasmont et al., en préparation). *B. subterraneus* se rencontre toujours en faible densité, ce qui s'explique peut-être par la présence de ses nombreux compétiteurs.

Bombus sylvarum et *B. humilis* sont très répandus dans la région Ouest-Paléarctique. Nos observations montrent que leur niche alimentaire se recouvre très fortement. Tous les auteurs (Pittioni & Schmidt, 1942; Moczar, 1953; Dylewska, 1957; Reinig, 1970; Rasmont, 1988) s'accordent pour classer ces deux bourdons comme espèces de lisière à préférences intermédiaires. Ils sont également considérés comme espèces coexistantes dans de nombreuses régions (Reinig, 1970; Pekkarinen, 1984; Rasmont, 1988). Lors de nos collectes, ils ont été prélevés à basse altitude, presque exclusivement dans les prés de fauche. Ils partagent donc sans aucun doute les mêmes milieux. Ce sont également des espèces toutes deux à phénologie tardive (avril-octobre) avec une abondance relative en fin de saison (Rasmont et al., en préparation). Ils possèdent la même stratégie de nidification: ce sont des "carder-bees" (Sladen, 1912), ce qui signifie qu'ils ont besoin d'herbes et de mousses pour construire leur nid, le plus souvent en surface. Ils se distinguent des autres bourdons par le fait qu'ils visitent tous deux un nombre de plantes inférieur à ce que leur distribution géographique laisse prévoir. En effet, alors que Rasmont (1988) constate une corrélation entre le nombre d'espèces butinées et le nombre d'unités géographiques dans lesquelles est observée chaque espèce de bourdon, *B. humilis* et *B. sylvarum* s'éloignent significativement de la droite de régression. On peut donc considérer qu'ils sont plus oligolectiques que les autres bourdons. Nos observations s'accordent avec la littérature pour affirmer que leur préférences alimentaires vont aux Compositae (Centaureae, Carduae) et aux Leguminosae dans une moindre mesure. Leur choix se restreint à des plantes également convoitées par beaucoup d'autres espèces alors que bon nombre de plantes constituant la majorité de la flore des prés de fauche ne reçoivent jamais leur visite. Un facteur permettant leur coexistence pourrait être une surabondance des ressources qu'ils utilisent. Rasmont et al. (en préparation) soulignent qu'ils visitent les mêmes espèces de plantes pour le nectar mais qu'ils utilisent des sources de pollen différentes. Il pourrait aussi exister des interactions sociales entre les deux espèces. Celles-ci ont déjà été trouvées partageant le même nid (Rasmont, com. pers.). Une étude plus approfondie de leur mode de vie est indispensable pour mieux comprendre les relations qui existent entre elles ainsi que les facteurs favorisant leur coexistence.

A noter que *B. soroensis* et *B. lapidarius* présentent également un fort recouvrement avec le couple *B. humilis* et *B. sylvarum*.

Bombus confusus, *B. ruderatus*, *B. magnus*, *B. hypnorum* ont été collectés en nombre insuffisant pour tirer une conclusion.

Plusieurs facteurs interviennent donc dans la coexistence des différentes espèces de bourdons.

Le premier est tout simplement le fait qu'ils butinent des plantes différentes et ne sont donc pas en compétition pour les ressources.

Par ailleurs, deux espèces partageant les mêmes ressources ne sont pas forcément en compétition.

Il faut évidemment tenir compte du fait que toutes les dimensions de la niche écologique des bourdons ne sont pas prises en considération. Des couples d'espèces au départ en compétition pour les ressources peuvent réussir à coexister en se séparant au niveau d'autres dimensions de leur niche comme le milieu et l'altitude. Les bourdons peuvent être classés en espèces de forêt, de lisière et de terrain ouvert (Pittioni & Schmidt, 1942 ; Dylewska, 1957 ; Reinig, 1970 ; Rasmont, 1988). Ils semblent en général couvrir une gamme d'altitude importante.

D'autres paramètres à considérer sont notamment les sites de nidification, la sortie d'hibernation des reines, la taille de la colonie, les compétiteurs et prédateurs, la résistance aux intempéries (*Bombus wurflenii* est connu pour être une espèce capable de butiner par temps de brouillard ou de bruine (Rousseau, 1994)). Teräs (1976b) observe également un pattern de butinage journalier variant en fonction des conditions climatiques. Pour Heinrich (1976), les bourdons butinent toute la journée. Cependant, leur activité sur certaines espèces de plantes peut varier selon la disponibilité en nectar et la température. Pekkarinen (1984) n'observe aucune partition journalière.

Il faut aussi tenir compte d'éventuelles interactions sociales.

On pourrait également imaginer que les ressources vitales restent abondantes par rapport aux besoins des populations. Dans ce cas, ces populations seraient en croissance. La coexistence ne serait donc possible que momentanément à moins que certains facteurs accidentels, imprévisibles, ne réduisent régulièrement les effectifs de bourdons (orages, neiges et gels tardifs,...).

3.5. Analyse Factorielle des Correspondances

L'AFC réalisée à partir de la matrice de fréquence des visites des bourdons permet de dégager une structure dans l'échantillonnage, de mettre en relation des groupes de bourdons avec les plantes butinées.

Seuls les trois premiers axes constitués sont interprétés. Ils expliquent 48.06% de la variance de l'échantillon (cf. tableau 6).

Parce qu'ils ont été collectés en trop faible nombre, *Bombus confusus*, *B. hypnorum*, *B. magnus*, *B. ruderatus* ne sont pas considérés dans cette analyse.

Tableau 6. Valeurs propres

Axes	Valeurs propres	Pourcentage de la variance	Pourcentage cumulé
1	0,665	21,54	21,54
2	0,483	15,64	37,19
3	0,335	10,87	48,06
4	0,316	10,25	58,30
5	0,271	8,80	67,11
6	0,208	6,76	73,86
7	0,142	4,62	78,48
8	0,125	4,05	82,54
9	0,116	3,79	86,32
10	0,107	3,47	89,79
11	0,083	2,72	92,51
12	0,068	2,23	94,73
13	0,046	1,51	96,25
14	0,038	1,26	97,50
15	0,028	0,93	98,43
16	0,021	0,70	99,13
17	0,017	0,56	99,69
18	0,009	0,31	100,00

Le premier axe isole un groupe de bourdons comprenant *Bombus gerstaeckeri*, *B. mendax*, *B. hortorum*, *B. wurflenii* (cf. fig. 15 et 16). Ceux-ci constituent les butineurs du genre *Aconitum*.

L'axe 2 sépare clairement deux groupes (cf. fig. 15 et 16). Le premier est composé de *Bombus sylvarum*, *B. humilis*, *B. lapidarius*, bourdons récoltés à basse altitude, plus particulièrement dans les prés de fauche. Ils butinent les genres *Centaurea*, *Galeopsis*, *Knautia* et *Chamaespartium*. Le deuxième groupe comprend *B. monticola*, *B. pyrenaicus*, *B. sicheli*, bourdons subalpins. *B. monticola* se trouve également au niveau de l'étage alpin. Ces trois espèces visitent les genres *Minuartia*, *Potentilla*, *Jasione* et *Senecio*.

L'axe 3 (cf. fig. 17 et 18) isole d'une part des espèces de terrain ouvert et ensoleillé tels *Bombus humilis*, *B. sylvarum*, *B. mucidus*, *B. mesomelas* ainsi que *B. monticola* collecté en grand nombre dans les pelouses subalpines, et *B. sicheli*. D'autre part, il met en évidence des espèces de milieu fermé tels *B. pascuorum* et *B. pratorum* (espèces de forêt). Les bourdons de terrain ouvert butinent les genres *Minuartia*, *Potentilla*, *Lotus*, *Jasione*, *Thymus*, *Centaurea*, *Knautia*, *Chamaespartium*, *Galeopsis*, *Taraxacum*, *Trifolium*, *Helianthemum*, *Oxytropis*, *Carduus* et *Sideritis*. Les espèces de milieux fermés visitent les genres *Melampyrum*, *Linaria*, *Rubus*, *Campanula*, *Geranium*, *Epilobium*. *B. sicheli* a également été observé sur *Rhododendron ferrugineum*.

Les autres axes mettent en évidence quelques plantes propres aux niches alimentaires de certaines espèces. Ils ne permettent plus de définir de grandes tendances dans la structure de la faune de bourdons.

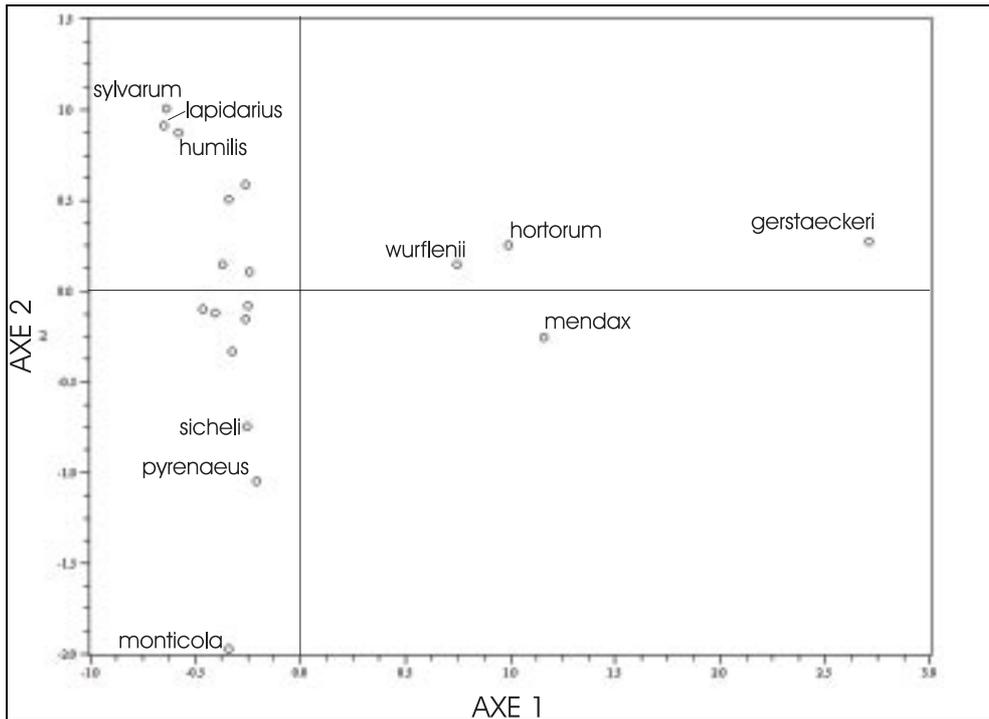


Figure 15. Représentation des bourdons sur l'espace défini par les deux premiers axes.

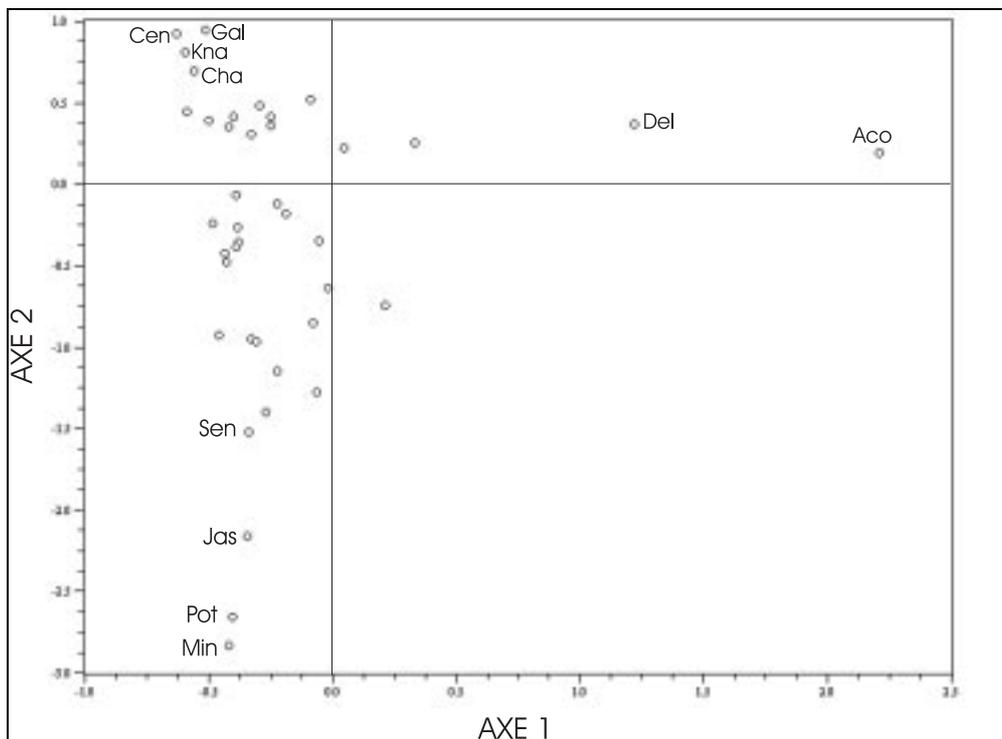


Figure 16. Représentation des plantes sur l'espace défini par les deux premiers axes (Aco: *Aconitum*; Cen: *Centaurea*; Cha: *Chamaespartium*; Del: *Delphinium*; Gal: *Galeopsis*; Jas: *Jasione*; Kna: *Knautia*; Min: *Minuartia*; Pot: *Potentilla*; Sen: *Senecio*).

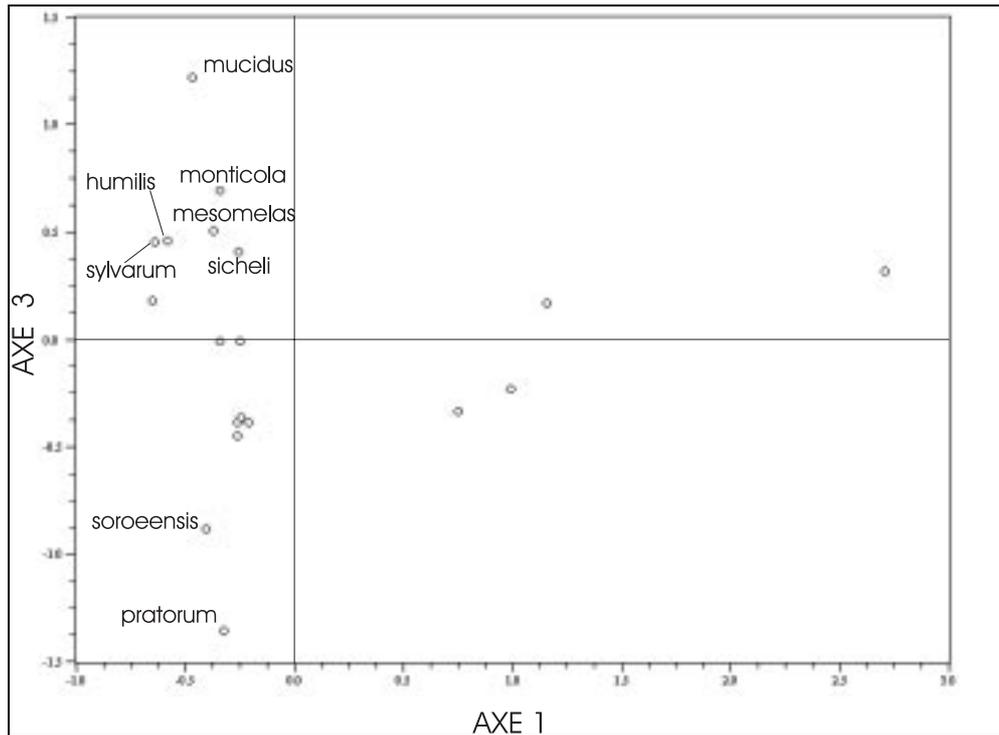


Figure 17. Représentation des bourdons sur l'espace défini par les axes 1 et 3.

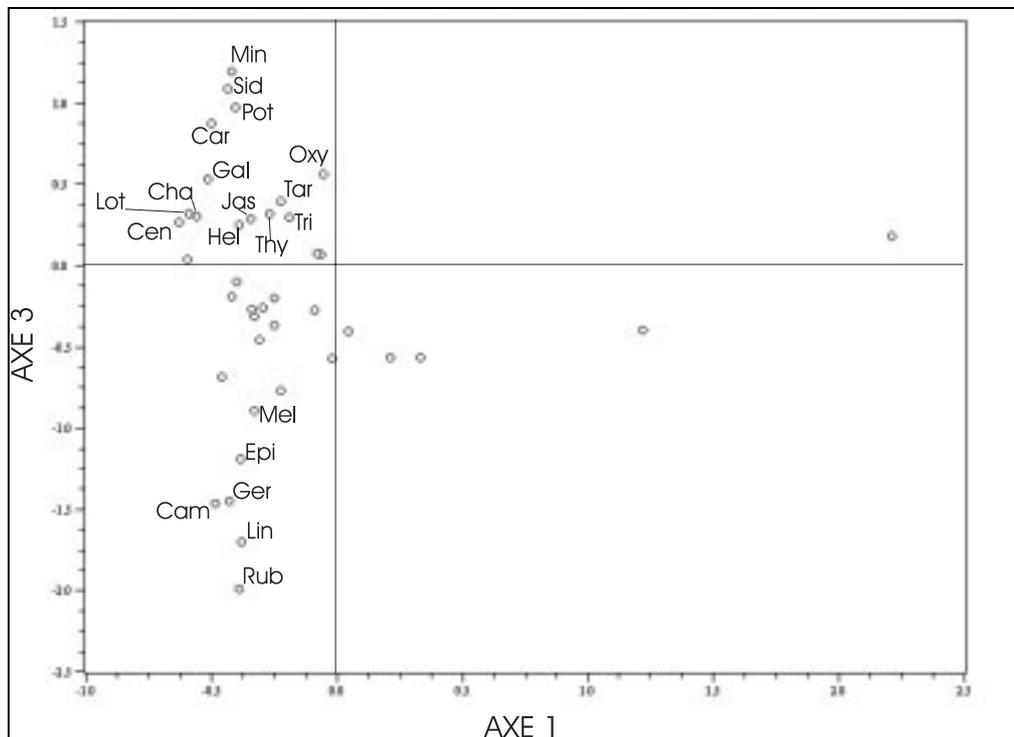


Figure 18. Représentation des plantes sur l'espace défini par les axes 1 et 3 (Cam: *Campanula*; Car: *Carduus*; Cen: *Centaurea*; Cha: *Chamaespartium*; Epi: *Epilobium*; Gal: *Galeopsis*; Ger: *Geranium*; Hel: *Helianthemum*; Jas: *Jasione*; Lin: *Linaria*; Lot: *Lotus*; Mel: *Melampyrum*; Min: *Minuartia*; Oxy: *Oxytropis*; Pot: *Potentilla*; Rub: *Rubus*; Sid: *Sideritis*; Tar: *Taraxacum*; Thy: *Thymus*; Tri: *Trifolium*).

3.6. Groupes fauniques et leurs préférences alimentaires

Tableau 7. Pourcentage de recouvrement (con: *Bombus confusus*; ger: *B. gerstaeckeri*; hor: *B. hortorum*; hum: *B. humilis*; hyp: *B. hypnorum*; lap: *B. lapidarius*; luc: *B. lucorum*; mag: *B. magnus*; men: *B. mendax*; mes: *B. mesomelas*; mon: *B. monticola*; muc: *B. mucidus*; pas: *B. pascuorum*; pra: *B. pratorum*; pyr: *B. pyrenaicus*; rur: *B. ruderarius*; rut: *B. ruderatus*; sic: *B. sicheli*; sor: *B. soroensis*; sub: *B. subterraneus*; syl: *B. sylvarum*; ter: *B. terrestris*; wur: *B. wurflenii*)

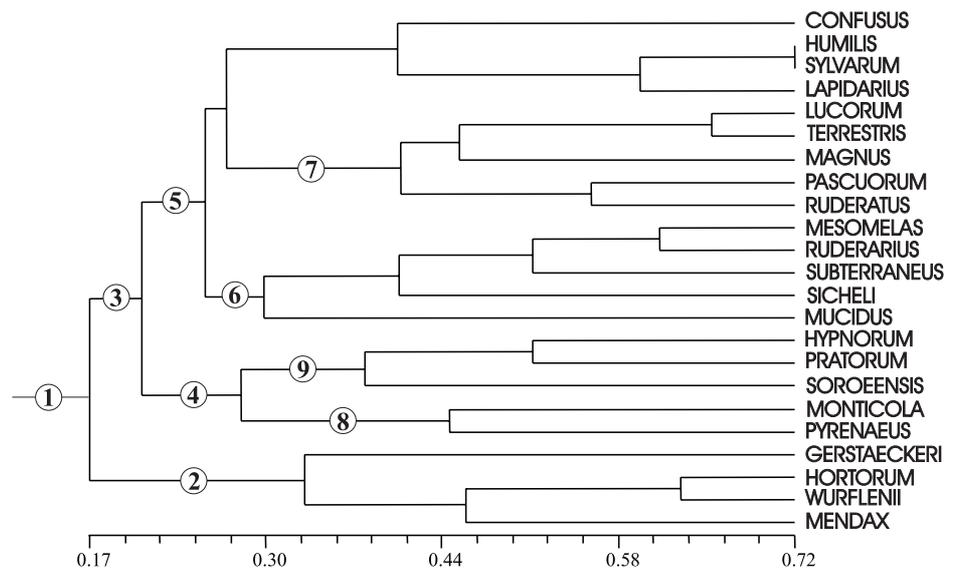
	con	ger	hor	hum	hyp	lap	luc	mag	men	mes	mon	muc	pas	pra	pyr	rur	rut	sic	sor	sub	syl	ter	wur		
con	1,000																								
ger	0,000	1,000																							
hor	0,000	0,312	1,000																						
hum	0,421	0,000	0,189	1,000																					
hyp	0,000	0,000	0,189	0,105	1,000																				
lap	0,429	0,000	0,118	0,521	0,048	1,000																			
luc	0,046	0,000	0,362	0,301	0,261	0,302	1,000																		
mag	0,167	0,000	0,190	0,158	0,286	0,143	0,436	1,000																	
men	0,000	0,435	0,481	0,139	0,119	0,107	0,261	0,143	1,000																
mes	0,157	0,000	0,242	0,422	0,060	0,249	0,298	0,127	0,311	1,000															
mon	0,000	0,002	0,161	0,144	0,152	0,147	0,315	0,211	0,318	0,255	1,000														
muc	0,027	0,000	0,147	0,344	0,054	0,102	0,232	0,108	0,216	0,379	0,189	1,000													
pas	0,080	0,000	0,427	0,305	0,163	0,283	0,477	0,373	0,064	0,332	0,057	0,148	1,000												
pra	0,010	0,000	0,268	0,188	0,514	0,171	0,333	0,124	0,225	0,274	0,221	0,205	0,221	1,000											
pyr	0,003	0,003	0,150	0,144	0,280	0,098	0,346	0,199	0,365	0,246	0,449	0,202	0,128	0,421	1,000										
rur	0,045	0,007	0,369	0,324	0,239	0,263	0,579	0,297	0,374	0,614	0,386	0,337	0,424	0,413	0,397	1,000									
rut	0,333	0,000	0,283	0,439	0,143	0,476	0,367	0,333	0,018	0,209	0,005	0,108	0,560	0,086	0,051	0,210	1,000								
sic	0,000	0,000	0,109	0,135	0,067	0,081	0,334	0,211	0,338	0,477	0,397	0,213	0,064	0,178	0,349	0,455	0,022	1,000							
sor	0,160	0,000	0,176	0,337	0,285	0,332	0,361	0,139	0,197	0,350	0,207	0,236	0,277	0,480	0,426	0,389	0,253	0,165	1,000						
sub	0,250	0,000	0,242	0,533	0,125	0,470	0,386	0,125	0,202	0,529	0,124	0,279	0,325	0,263	0,187	0,498	0,375	0,294	0,411	1,000					
syl	0,374	0,000	0,117	0,720	0,009	0,675	0,254	0,131	0,116	0,357	0,082	0,241	0,339	0,151	0,097	0,210	0,464	0,069	0,321	0,475	1,000				
ter	0,170	0,020	0,329	0,390	0,300	0,378	0,654	0,477	0,276	0,332	0,311	0,245	0,510	0,370	0,375	0,595	0,400	0,274	0,440	0,428	0,307	1,000			
wur	0,000	0,255	0,630	0,190	0,164	0,218	0,447	0,294	0,443	0,211	0,189	0,215	0,337	0,249	0,214	0,379	0,277	0,140	0,249	0,335	0,172	0,393	1,000		

Le dendrogramme réalisé sur base du pourcentage de recouvrement (cf. tableau 7) permet de définir 5 groupes (cf. fig. 19):

- groupe I: *Bombus gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. wurflenii*, *B. mendax*;
- groupe II: *Bombus hypnorum*, *B. pratorum*, *B. soroensis*, *B. monticola*, *B. pyrenaicus*;
- groupe III: *Bombus mesomelas*, *B. ruderarius*, *B. subterraneus*, *B. sicheli*, *B. mucidus*;
- groupe IV: *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. magnus*, *B. pascuorum*, *B. ruderatus*;
- groupe V: *Bombus confusus*, *B. humilis*, *B. sylvarum*, *B. lapidarius*.

La méthode Indval a permis de mettre en évidence les plantes indicatrices des groupes de bourdons à chaque nœud du dendrogramme. En plus des cinq groupes cités précédemment, nous avons considéré un niveau de groupement supplémentaire afin d'isoler et de caractériser le couple *Bombus monticola* et *B. pyrenaicus*. En effet, ces deux bourdons ont suscité notre intérêt du fait de leur présence à haute altitude.

Sur le dendrogramme, chaque plante figure au niveau du groupe pour lequel sa valeur indicatrice est maximale et/ou significative (fig. 19).



- ① *Carduus, Cirsium, Echium, Galeopsis, Helianthemum, Lotus, prunella, Rhinanthus, Stachys, Trifolium, Vicia*
- ② *Aconitum (*), Delphinium*
- ③ *Centaurea (*), Knautia*
- ④ *Campanula (*), Epilobium (*), Eryngium (*), Gentiana (*), Geranium (*), Hypericum (*), Sedum, Senecio (*)*
- ⑤ *Chamaespartium, Genista, Lathyrus*
- ⑥ *Oxytropis*
- ⑦ *Melampyrum*
- ⑧ *Adenostyles, Eryngium (*, max), Gentiana (*, max), Jasione (*), Minuartia, Pedicularis (*), Phyteuma, Potentilla (*), Rhododendron (*), Senecio (*, max), Sideritis (*), Taraxacum (*), Thymus (*)*
- ⑨ *Linaria, Rubus (*)*

Figure 19. Dendrogramme établi sur base du pourcentage de recouvrement, méthode du lien UPGMA. Les plantes figurent au niveau des groupes pour lesquels leur valeur indicatrice est significative ou maximale (*): significative; (*,max): significative et maximale quand la plante est significative pour plusieurs niveaux de groupements.

Le niveau de groupement 1 isole les butineurs du genre *Aconitum* (*Bombus gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. wurflenii*, *B. mendax*) des autres bourdons caractérisés par le genre *Centaurea*.

B. gerstaeckeri est strictement inféodé à *Aconitum vulparia*, ce qui a déjà été observé par Rousseau (1994). Néanmoins, du fait de la très grande taille de son proboscis, ce bourdon pourrait prélever le nectar sans pénétrer dans la fleur mais en introduisant seulement l'avant de la tête. Il n'entrerait donc pas en contact avec le système reproducteur de la fleur et ne serait pas un pollinisateur efficace (Rousseau, 1994). *B. hortorum* se répartit de manière équitable sur les différentes espèces d'aconits. Il en est un pollinisateur légitime (Rousseau, 1994). Seulement 26% de l'effectif de *B. wurflenii* a été trouvé sur le genre *Aconitum*. Celui-ci butine également beaucoup les Lamiaceae. Rousseau (1994) le classe parmi les "voleurs de nectar". Il prélève cependant le pollen de façon légitime, ce qui fait de lui un pollinisateur efficace. Quarante-trois pour cent de l'effectif de *B. mendax* a été collecté sur *Aconitum napellus*. Il représente 75% de l'effectif des visiteurs de cette espèce. Bien que le travail de Rousseau (1994) sur les relations entre bourdons et aconits ait été réalisé notamment en Cerdagne, cet auteur ne mentionne pas le nom de *B. mendax*. Ceci est probablement dû au fait que toutes ses observations ont été effectuées à basse altitude.

Le genre *Delphinium* possède également une valeur indicatrice élevée pour le premier groupe (non significatif). Il semble exclusivement butiné par *B. hortorum*. Toutefois, Rasmont (com. pers.) a observé une femelle de *Bombus mesomelas* sur *Delphinium montanum*.

Les plantes indicatrices du groupe 1 appartiennent à la famille des Ranunculaceae. Elles sont caractérisées par une corolle très profonde et une morphologie très complexe. Leur utilisation nécessite un apprentissage qui peut être long et donc coûter en énergie. Néanmoins, la quantité de nectar importante produite par ces plantes est un facteur attractif pour les bourdons capables de les exploiter. De plus, la difficulté d'accès aux nectaires élimine un bon nombre de compétiteurs.

La fidélisation de quelques pollinisateurs augmente la probabilité de fécondation intraspécifique de l'espèce de plante.

Au niveau de groupement 2, plusieurs plantes ont une valeur indicatrice élevée pour le groupe comprenant *Bombus hypnorum*, *B. pratorum*, *B. soroensis*, *B. monticola* et *B. pyrenaicus*. Ce groupe semble spécialisé sur une large gamme de fleurs à corolle ouverte telles *Geranium*, *Epilobium*, *Hypericum* et *Phyteuma* (non significatif). Teräs (1976a) montre également une préférence de *Bombus pratorum*, *B. soroensis*, *B. hypnorum* pour les corolles ouvertes.

Au sein de ce groupe, la méthode Indval a permis de mettre en évidence que *B. pratorum* butine également sur *Rubus sp.* *B. monticola* et *B. pyrenaicus* sont fortement caractérisés par *Jasione*, *Phyteuma*, *Taraxacum*, *Senecio* et *Potentilla*. *B. monticola* est le seul bourdon qui visite le genre *Minuartia*.

La morphologie de ces plantes s'éloigne fortement de ce qui est appelé « fleurs à bourdons », à savoir des fleurs zygomorphes, à longue corolle, de préférence bleues ou pourpres.

Les visites les plus inattendues sont celles de *B. monticola* sur *Potentilla nivalis* et sur *Minuartia sp.* (non significatif), fleurs à corolle ouverte, à symétrie radiaire et de couleur blanche à blanc verdâtre. Lunau (1993) constate cependant que certaines fleurs paraissant blanches au yeux de l'homme absorbent en fait beaucoup d'UV. Les bourdons les voient bleues.

Plusieurs plantes à corolle profonde comme *Gentiana burseri* (corolle infundibuliforme) ou *Campanula* (corolle en cloche) possèdent également un indice élevé pour le groupe II. De même, *Rhododendron ferrugineum* est caractéristique de *Bombus monticola* et *B. pyrenaicus*. L'entrée de la corolle suffisamment large permet au bourdon d'y pénétrer en tout ou en partie.

Bombus monticola et *B. pyrenaicus* visitent également des fleurs à corolle bilabée comme *Pedicularis*. La visite de *Pedicularis pyrenaica* est tout à fait particulière. Sa corolle, dont la lèvre supérieure tordue obstrue le passage, oblige le bourdon, après s'y être posé à effectuer une manœuvre spécifique. Cette technique nécessite sûrement un apprentissage qui explique peut-être que peu d'espèces de bourdons (*Bombus monticola*, *B. lucorum* et *B. pyrenaicus* dans une moindre mesure) exploitent la plante.

Le genre *Eryngium* est également butiné par le groupe II.

Aucune plante ne définit les autres niveaux de groupement de manière significative. Néanmoins, l'évolution des valeurs indicatrices de certaines d'entre elles à chaque niveau de groupement (cf. figures 21a et 21b) montre qu'elles tendent à caractériser certains groupes de bourdons.

Il s'agit des genres *Melampyrum* (Scrophulariaceae) et de *Vicia*, *Genista* (Fabaceae) pour le groupe IV composé de *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. magnus*, *B. pascuorum* et *B. ruderatus*. Bien que la valeur indicatrice du genre *Rhinanthus* soit maximale lorsqu'on considère l'ensemble des bourdons, celui-ci est butiné préférentiellement par *Bombus lucorum*. Toutes ces plantes possèdent des fleurs zygomorphes à corolle profonde.

Le groupe V du dendrogramme reprend un ensemble d'espèces inféodées aux prés de fauche (*Bombus humilis*, *B. sylvarum*, *B. confusus*, *B. lapidarius*) caractérisé principalement par les Compositae et les Fabaceae dans une moindre mesure. Même si sa valeur indicatrice diminue au fur et à mesure des niveaux de groupement, *Centaurea jacea* présente une tendance marquée pour le groupe V. Celle-ci possède des fleurs ligulées et tubulées à corolle longue.

Seul le groupe III comprenant *Bombus mesomelas*, *B. ruderarius*, *B. subterraneus*, *B. sichelii*, *B. mucidus* reste plus difficile à caractériser (*Trifolium*, *Echium*, *Stachys* et *Oxytropis*).

Il faut ajouter que, si quatre groupes de bourdons marquent un intérêt particulier pour une morphologie de corolle définie, il existe un ensemble de plantes de morphologie et de couleur variées, appartenant à des familles différentes qui reçoivent la visite de la majorité des espèces de bourdons (valeur indicatrice maximale lorsqu'on considère l'ensemble des bourdons). Il s'agit de *Vicia*, *Trifolium*, *Lotus* (Fabaceae), *Rhinanthus* (Scrophulariaceae), *Epilobium* (Onagraceae), *Centaurea*, *Carduus*, *Cirsium* (Asteraceae), *Rhododendron* (Ericaceae), *Prunella* (Lamiaceae), *Echium* (Boraginaceae). La seule caractéristique commune à toutes ces plantes qui pourrait justifier qu'elles soient choisies préférentiellement est leur abondance. En effet, pour Morse (1980), le pattern de butinage des bourdons varie en réponse à la visibilité, l'abondance et l'organisation spatiale des ressources. La qualité et la quantité des ressources offertes est sûrement un facteur attractif important mais il n'a pas été quantifié. Cartar (1991) met en évidence la sensibilité des bourdons à la moyenne du gain énergétique que leur procure une plante mais également à la variance de ce gain.

La figure 20 présente l'évolution de la somme des valeurs indicatrices significatives pour chaque niveau de groupement. Cette valeur atteint un premier pic lorsqu'on distingue les deux premiers nœuds du dendrogramme. Elle diminue ensuite progressivement. Les nœuds 3 et 4 ne peuvent donc être considérés comme significatifs. Finalement, elle augmente brutalement pour atteindre son maximum au dernier niveau de branchement considéré. Il apparaît ainsi que le groupe constitué de *Bombus monticola* et *B. pyrenaeus* est significatif et caractérisé par de nombreuses plantes indicatrices.

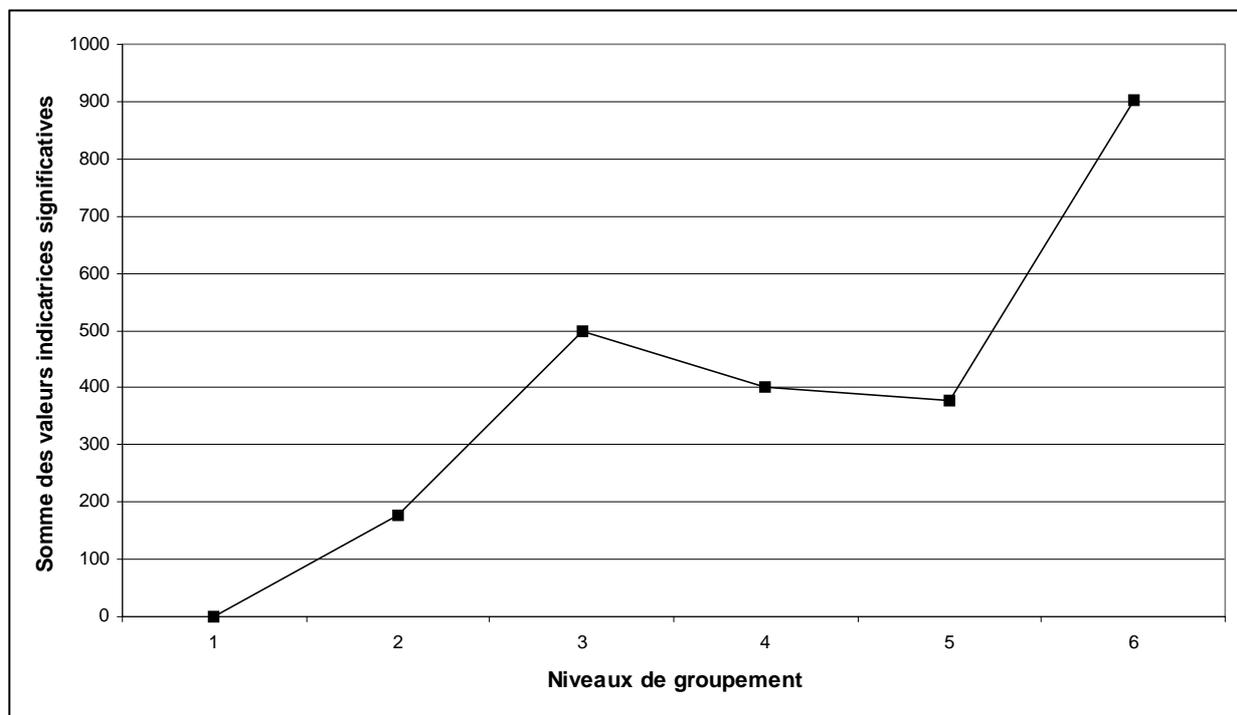


Figure 20. Evolution de la somme des valeurs indicatrices significatives pour chaque niveau de groupement.

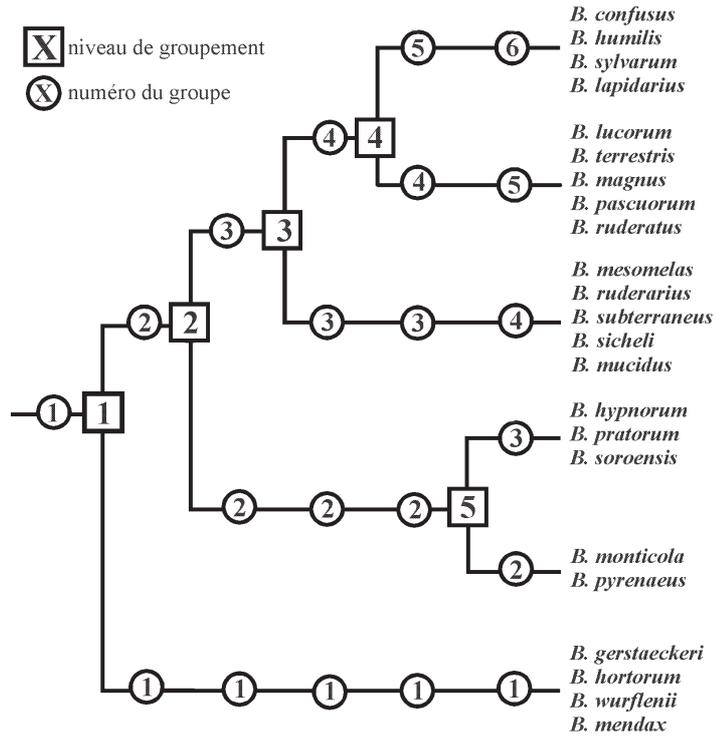


Figure 21a. Résumé du dendrogramme établi sur base du pourcentage de recouvrement (fig.19).

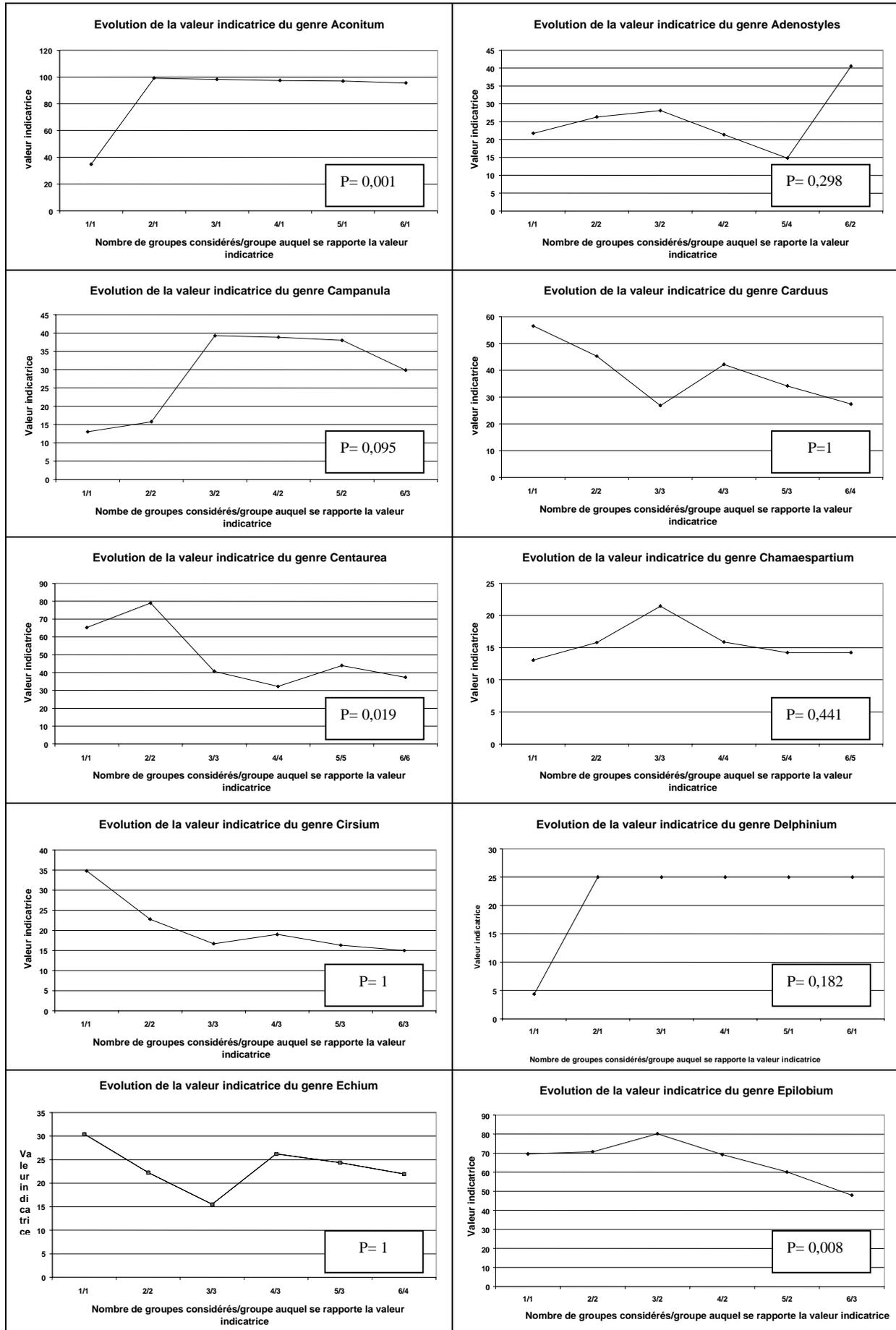


Figure 21b. Evolution de la valeur indicatrice des genres de plantes étudiés (P = probabilité de rang de la valeur indicatrice maximale).

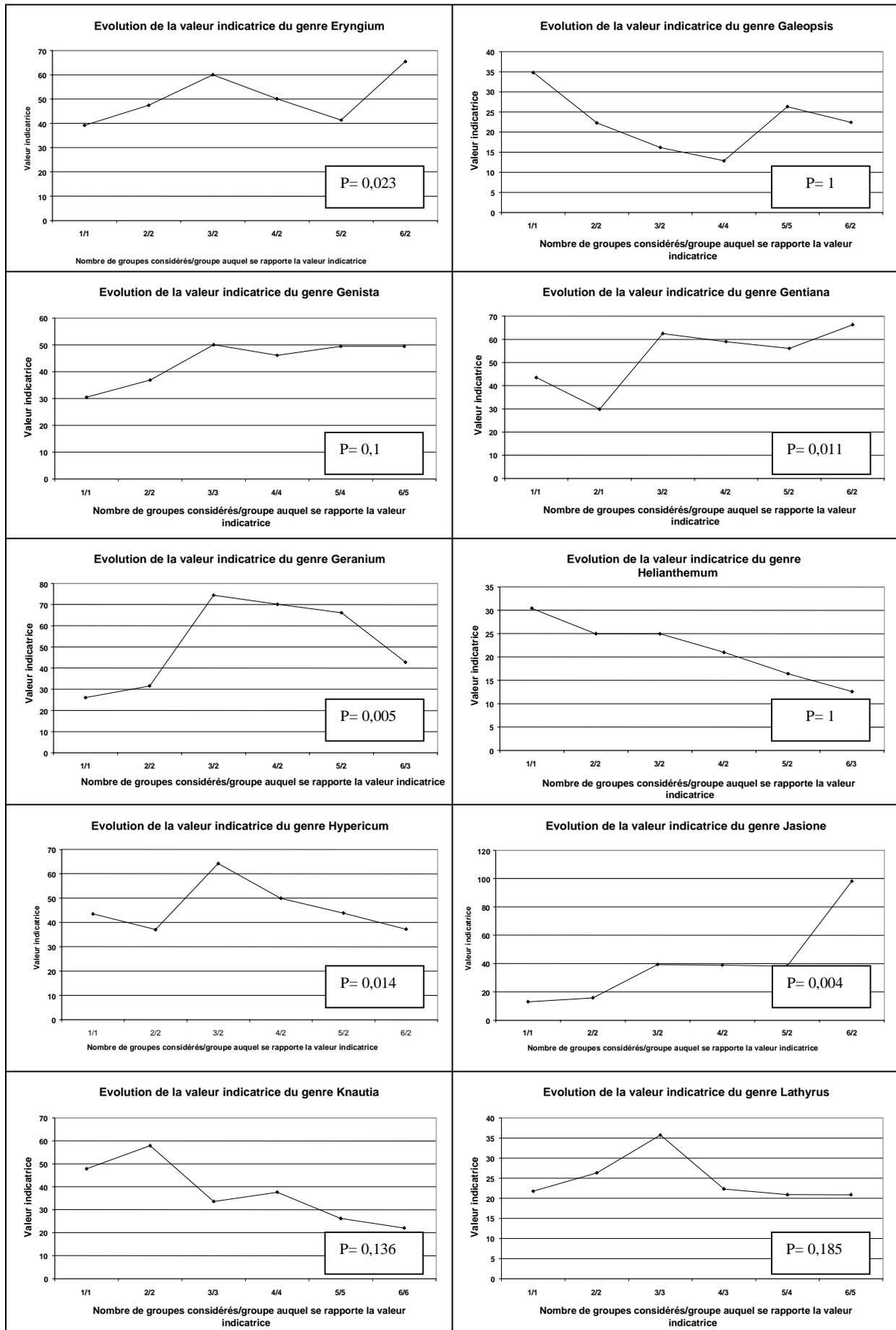


Figure 21b. Evolution de la valeur indicatrice des genres de plantes étudiés (P = probabilité de rang de la valeur indicatrice maximale).

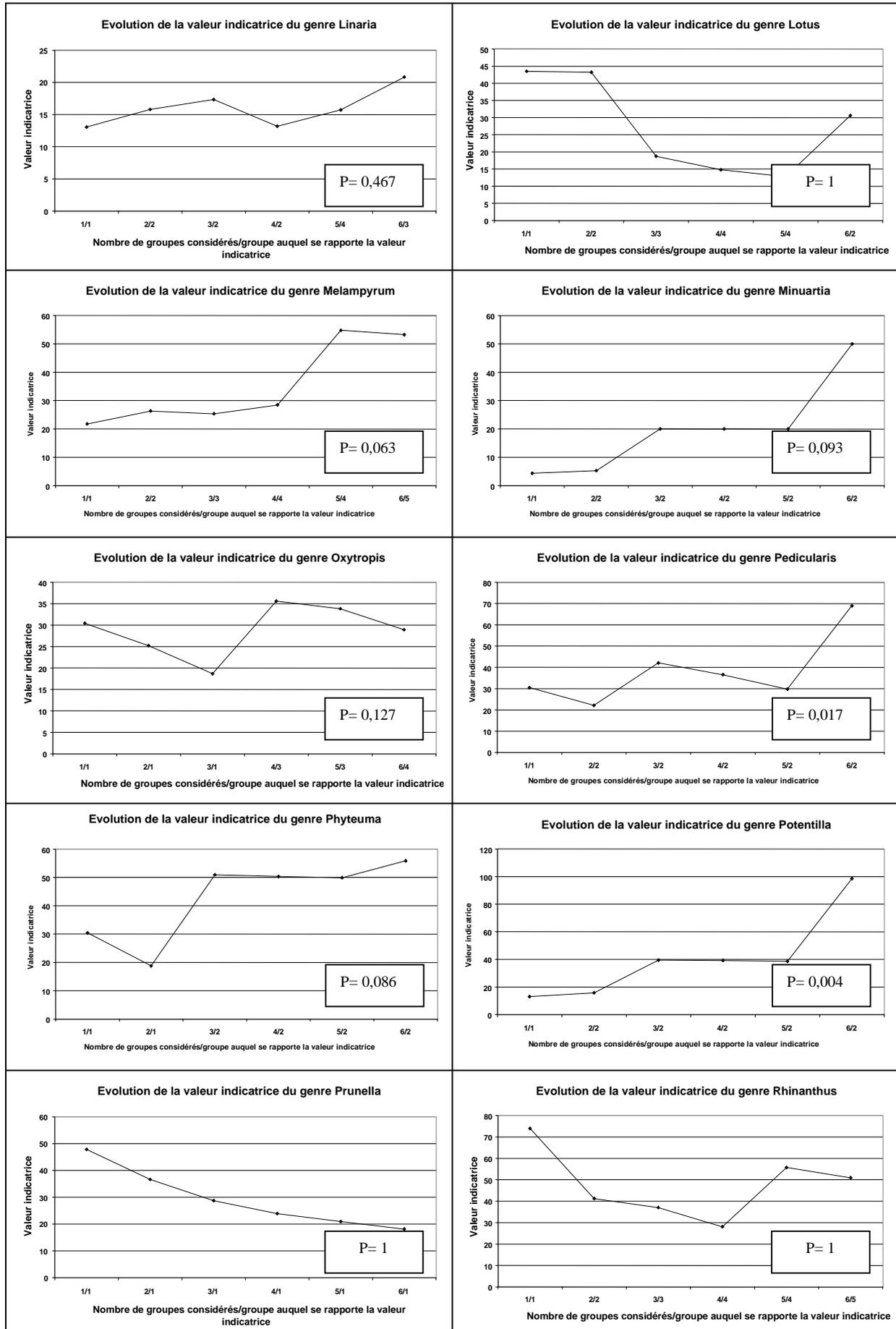


Figure 21b. Evolution de la valeur indicatrice des genres de plantes étudiés (P = probabilité de rang de la valeur indicatrice maximale).

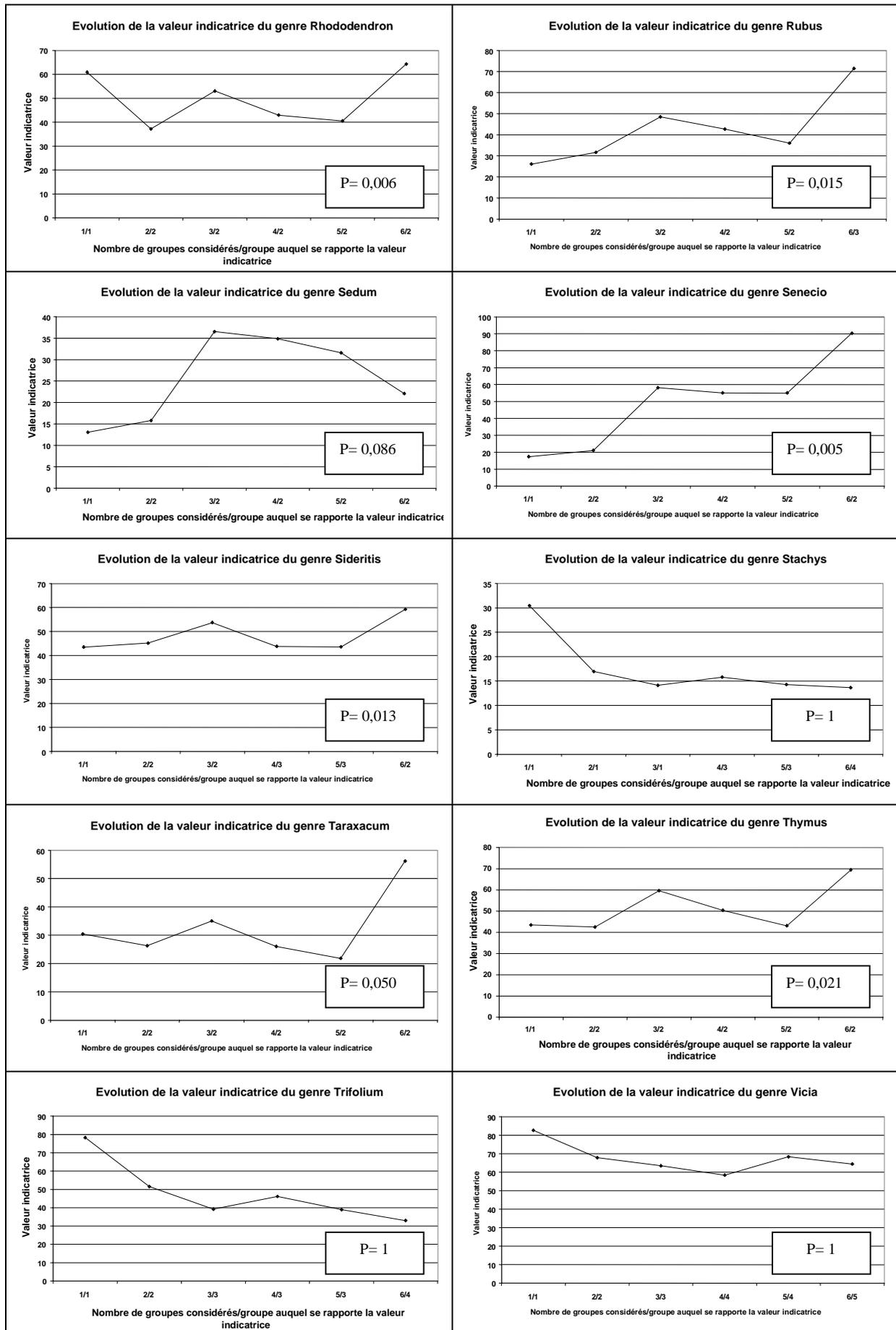


Figure 21b. Evolution de la valeur indicatrice des genres de plantes étudiés (P = probabilité de rang de la valeur indicatrice maximale).

3.7. Rôle du proboscis dans la structure des communautés de bourdons

3.7.1. Tableau comparatif

Le tableau 8 présente pour chaque espèce de bourdon le nombre d'individus observés, le nombre d'ouvrières (W) observées, le nombre d'ouvrières (W) sur lesquelles les mesures de proboscis et de longueur radiale ont pu être effectuées, les mesures de longueur de proboscis et de longueur radiale.

Tableau 8 : Tableau comparatif (con: *Bombus confusus*; ger: *B. gerstaeckeri*; hor: *B. hortorum*; hum: *B. humilis*; hyp: *B. hypnorum*; lap: *B. lapidarius*; luc: *B. lucorum*; mag: *B. magnus*; men: *B. mendax*; mes: *B. mesomelas*; mon: *B. monticola*; muc: *B. mucidus*; pas: *B. pascuorum*; pra: *B. pratorum*; pyr: *B. pyrenaicus*; rur: *B. ruderarius*; rut: *B. ruderatus*; sic: *B. sichelii*; sor: *B. soroeensis*; sub: *B. subterraneus*; syl: *B. sylvarum*; ter: *B. terrestris*; wur: *B. wurflenii*, W: ouvrières)

Espèces	Nind observés	Nombre W observées	Nombre W mesurées	longueur de proboscis des W (médianes en mm.)	longueur de proboscis des W en mm. (min-max)	longueur radiale des W (médianes en mm.)	longueur radiale des W en mm. (min-max)	Proboscis W (médianes en mm.) / longueur radiale W (médianes en mm.)
con	2	1						
ger	17	0						
hor	173	100	27	12,18	10,80-14,80	3,37	2,95-4,00	3,71
hum	38	25	9	9,10	8,50-10,00	2,85	2,49-3,45	3,20
hyp	7	5	4	7,70	7,40-8,30	3,27	3,03-3,48	2,37
lap	21	9	5	7,70	7,60-8,00	3,26	3,09-3,39	2,37
luc	820	558	17	7,50	6,80-8,00	3,59	3,02-3,95	2,06
mag	6	4	2	8,10	7,70-8,50	3,77	3,71-4,08	2,06
men	168	161	16	10,26	9,10-11,76	2,89	2,45-3,10	3,60
mes	134	96	20	9,15	7,80-10,50	2,76	2,25-3,14	3,23
mon	421	392	25	7,50	6,70-8,50	2,84	2,35-3,39	2,65
muc	37	34	22	7,70	6,00-8,30	2,46	1,98-2,64	3,15
pas	50	45	12	9,15	6,70-10,30	3,11	2,77-3,7	2,74
pra	105	74	15	8,00	7,50-8,90	3,06	2,68-3,26	2,79
pyr	297	267	15	7,80	6,90-10,20	2,91	2,81-3,36	2,46
rur	310	211	17	8,90	6,60-10,30	2,79	2,44-3,31	3,16
rut	3	2						
sic	90	81	23	6,60	5,80-7,10	2,76	2,44-3,02	2,37
sor	281	244	17	8,00	5,40-8,70	3,26	2,98-3,59	2,43
sub	16	4	3	10,20	9,70-10,78	3,20	3,13-3,92	3,10
syl	107	54	8	7,50	5,80-9,20	2,64	2,49-2,68	2,96
ter	100	47	15	8,90	8,10-9,80	3,86	2,63-4,17	2,41
wur	47	39	12	9,00	8,30-10,20	3,26	2,93-3,66	2,88

3.7.2. Longueur de proboscis et largeur de la niche alimentaire

Les figures 22 et 23 montrent une corrélation négative entre la largeur de la niche et la longueur du proboscis.

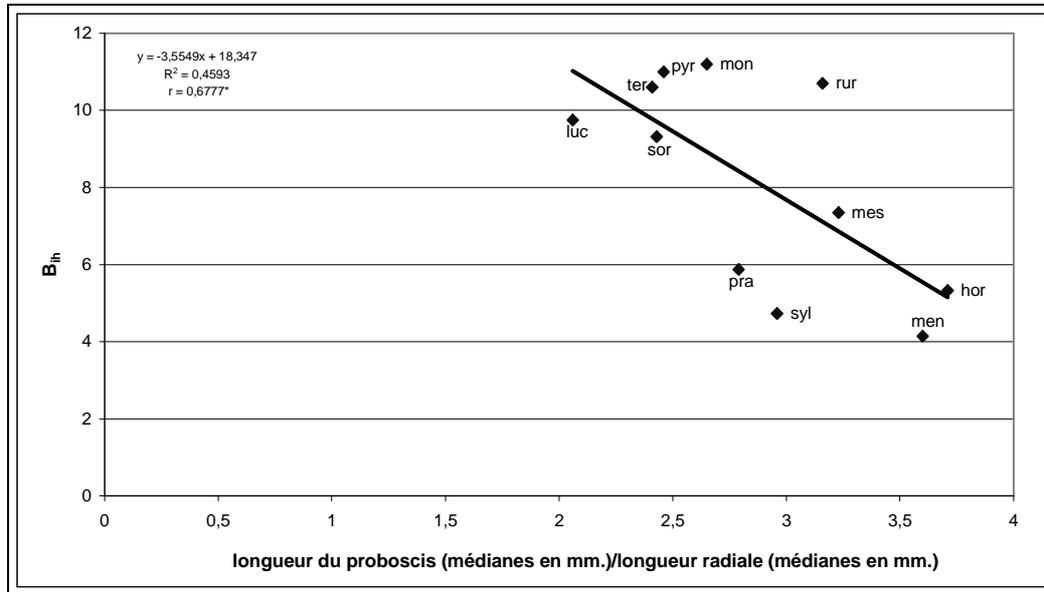


Figure 22. Largeur de la niche alimentaire en fonction du rapport longueur proboscis/longueur radiale chez les ouvrières (espèces principales) (légende cf. tableau 8).

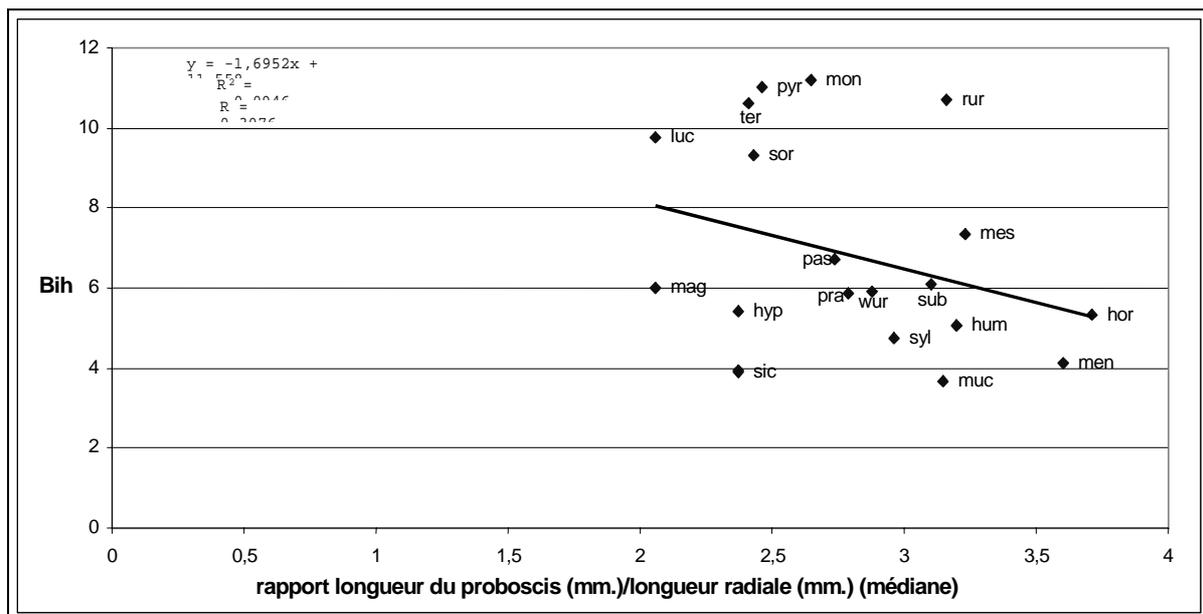


Figure 23. Largeur de la niche alimentaire en fonction du rapport longueur du proboscis/longueur radiale chez les ouvrières (légende cf. tableau 8).

Pour chaque individu, la longueur du proboscis a été divisée par la longueur radiale (estimateur de la taille du bourdon) afin de caractériser l'espèce comme espèce à langue courte, moyenne ou longue.

Les espèces à longue langue semblent posséder une niche plus étroite que les espèces à langue courte. Cette corrélation se marque surtout lorsqu'on ne considère que les espèces principales (Hanski 1982a, 1982b), à savoir celles dont l'effectif est supérieur à 3% de l'effectif total des bourdons. Ceci est en contradiction avec les observations de Ranta & Lundgerg (1980) et Ranta & Vespäläinen (1981). Pour ces derniers, les bourdons à langue longue peuvent accéder aux corolles longues et courtes et ainsi exploiter une plus grande variété de fleurs que les bourdons à langue courte qui n'utilisent que les fleurs à corolle courte.

Il est plus logique de considérer les langues longues comme le résultat d'une coévolution avec une morphologie florale particulière (corolle profonde et complexe) sur laquelle le bourdon se serait spécialisé. Par contre, les bourdons à langue courte, plus vite enclins à pratiquer le vol de nectar (Ranta, 1983), peuvent étendre leur niche à une gamme plus importante de morphologies florales. On peut aussi penser que certaines espèces possèdent une langue courte parce qu'elles sont polylectiques et qu'elles ne doivent pas se spécialiser.

Il ne faut cependant pas écarter la simple hypothèse que, dans la Vallée d'Eyne, les plantes à corolle courte puissent être plus nombreuses que les plantes à corolle longue, ce qui laisserait un choix plus important aux bourdons à langue courte.

La corrélation est beaucoup plus faible lorsqu'on considère toutes les espèces pour lesquelles les mesures ont pu être effectuées (19 espèces sur 23). Les espèces minoritaires ont une niche relativement étroite. Il est possible qu'elle soit sous-estimée en raison du plus faible nombre d'individus. On pourrait aussi penser que les espèces qui ne répondent pas à la relation "langue longue-niche étroite, langue courte-niche large" soient défavorisées.

3.7.3. Relation entre la longueur du proboscis et la profondeur de corolle de la plante butinée

La tableau 9 reprend pour chaque espèce de bourdon la longueur du proboscis, la plante la plus visitée et la profondeur de corolle de cette plante.

Tableau 9. Mesure de la profondeur de corolle des plantes les plus visitées.

Espèces	longueur proboscis(médiane en mm.)	Plante la plus visitée	profondeur de corolle de la plante la plus visitée (médiane en mm.)
<i>hortorum</i>	12,18	<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	12,70
<i>humilis</i>	9,10	<i>Centaurea jacea</i>	13,75
<i>lucorum</i>	7,50	<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	12,70
<i>mendax</i>	10,26	<i>Aconitum napellus</i>	23,20
<i>mesomelas</i>	9,50	<i>Centaurea jacea</i>	13,75
<i>monticola</i>	7,50	<i>Potentilla nivalis</i>	0,00
<i>mucidus</i>	7,70	<i>Sideritis hyssopifolia</i>	7,75
<i>pascuorum</i>	9,50	<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	12,70
<i>pratensis</i>	8,50	<i>Epilobium angustifolium</i>	0,00
<i>pyrenaicus</i>	7,80	<i>Eryngium bourgatii</i>	3,50
<i>rupestris</i>	8,90	<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	12,70
<i>sicheli</i>	6,60	<i>Trifolium repens</i>	3,50
<i>sorocensis</i>	8,00	<i>Epilobium angustifolium</i>	0,00
<i>sylvarum</i>	7,50	<i>Centaurea jacea</i>	13,75
<i>terrestris</i>	8,90	<i>Vicia incana</i>	5,70
<i>wurflenii</i>	9,00	<i>Prunella grandiflora</i>	15,25

De nombreux auteurs ont déjà mis en évidence une forte corrélation positive entre la longueur du proboscis et la profondeur de corolle de la plante butinée (Brian, 1957; Morse, 1978; Teräs, 1976; Plowright & Plowright, 1997). Un bourdon serait en effet plus efficace et plus rapide dans l'exploitation de plantes possédant une corolle qui lui est adaptée (Ranta et Tiainen, 1982).

Les figures 24 et 25 illustrent une telle corrélation mais celle-ci reste faible.

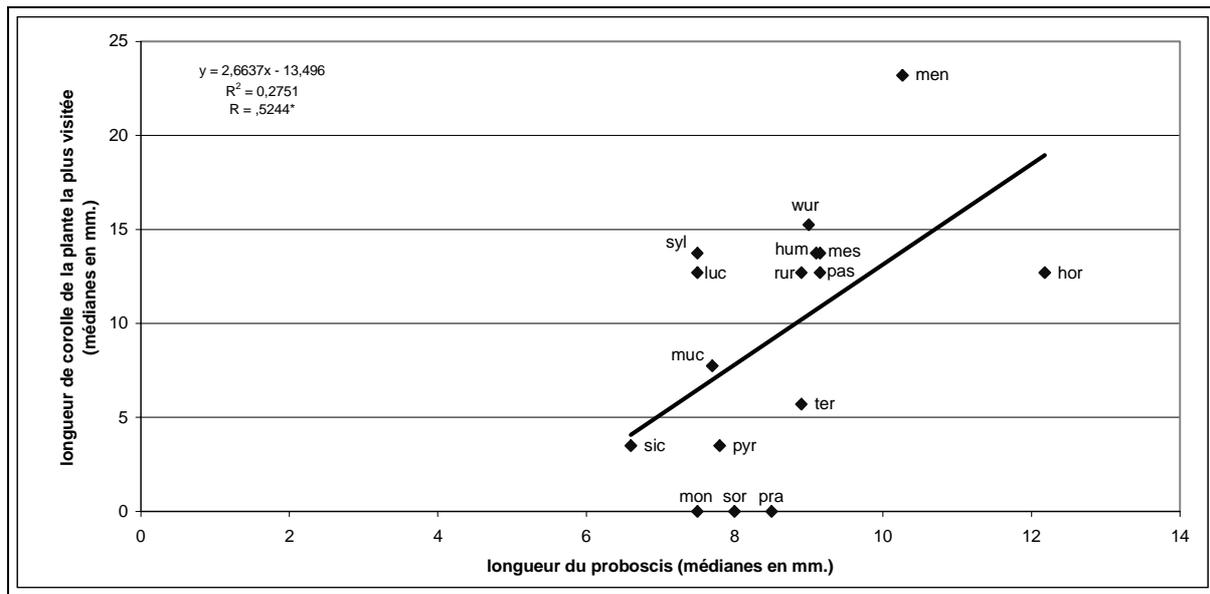


Figure 24. Longueur de corolle du genre de plante le plus visité en fonction de la longueur du proboscis chez les ouvrières (légende cf. tableau 8).

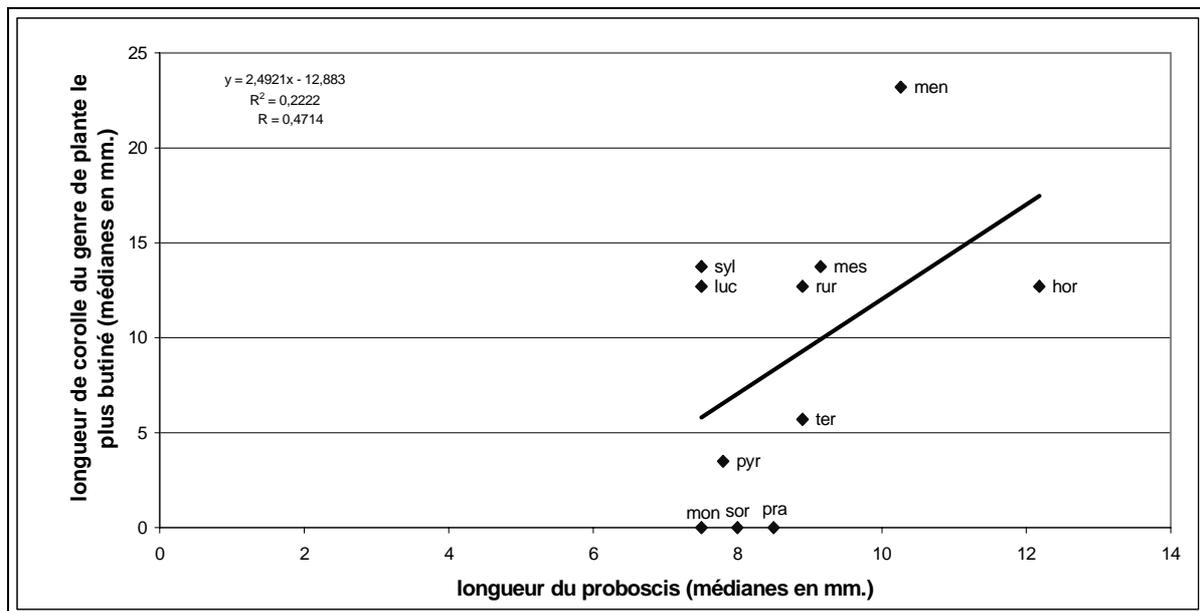


Figure 25. Longueur de corolle du genre de plante le plus visité en fonction de la longueur du proboscis chez les ouvrières (espèces principales) (légende cf. tableau 8).

La compétition pour les ressources est un des principaux mécanismes de partage des ressources (Inouye, 1977a ; Soltz, 1987).

Pour Inouye (1977a et b), les relations entre plantes et bourdons résultent d'une coévolution qui a abouti à la séparation d'espèces coexistantes via la dimension de leur proboscis. C'est ainsi qu'il explique la structuration d'une population de bourdons des Montagnes Rocheuses dans le Colorado. Dans un biotope, peuvent coexister quatre espèces de bourdons, une espèce possédant un long proboscis, une autre un proboscis court, une troisième un proboscis de longueur intermédiaire. La quatrième espèce est une voleuse de nectar. Cette théorie peut s'appliquer à quelques milieux pauvres en bourdons, par exemple la Corse (Rasmont, 1989). Elle reste toutefois caricaturale et ne peut expliquer la diversité rencontrée en Cerdagne. Inouye lui-même (1977a), Pyke (1982) et Morse (1978) ajoutent que l'importance de la taille et de la longueur du proboscis diminuent lorsqu'il y a surabondance des ressources.

La théorie que Ranta & Vespsäläinen (1981) ont élaborée lors de l'étude de populations de bourdons de la toundra et de la taïga de Fennoscandie est plus appropriée. Lorsque peu d'espèces sont présentes, il y a séparation des niches alimentaires en fonction de la longueur de la langue. Il existe cependant des régions où le nombre d'espèces est plus important et où on observe un recouvrement dans les tailles des proboscis. Un test de médiane des longueurs de proboscis effectué sur les cinq groupes du dendrogramme (cf tableau 10) confirme cette observation (seul le groupe des butineurs d'aconits se distingue de manière significative). Il n'existe plus de corrélation entre les différences de longueur de langue et le recouvrement des niches alimentaires (cf. figure 26).

Tableau 10. Test d'égalité de médianes des longueurs de proboscis sur les cinq groupes définis par le dendrogramme. Dans le tableau figurent les probabilités associées à Ho (Ho = Il n'existe pas de différence entre les longueurs de proboscis des différents groupes. Les différences sont dues au hasard de l'échantillonnage). Seuils de signification : $P \leq 0.05$: significatif (*); $P \leq 0.01$: hautement significatif (**); $P \leq 0.001$: très hautement significatif (***) ; NS: non significatif. Groupe I: *Bombus gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. wurflenii*, *B. mendax*. Groupe II: *B. hypnorum*, *B. pratorum*, *B. soroensis*, *B. monticola*, *B. pyrenaicus*. Groupe III: *B. mesomelas*, *B. ruderarius*, *B. subterraneus*, *B. sicheli*, *B. mucidus*. Groupe IV: *B. lucorum*, *B. terrestris*, *B. magnus*, *B. pascuorum*, *B. ruderatus*. Groupe V: *B. confusus*, *B. lapidarius*, *B. sylvarum*, *B. humilis*.

Groupes	I	II	III	IV	V
I	1				
II	0 (***)	1			
III	0 (***)	0,9312 (NS)	1		
IV	0 (***)	0,0649 (NS)	0,1678 (NS)	1	
V	0 (***)	0,1193 (NS)	0,5506 (NS)	0,9243 (NS)	1

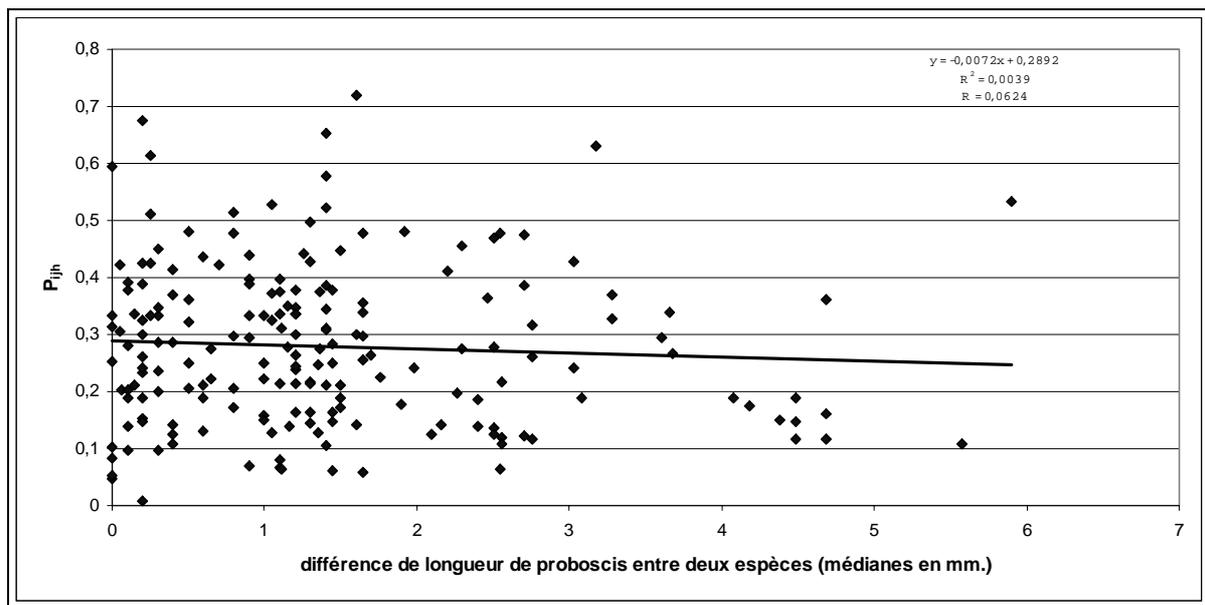


Figure 26. Recouvrement (coefficient symétrique) des niches alimentaires en fonction des différences de longueur de langue entre deux espèces.

D'autres facteurs interviennent alors pour expliquer la coexistence des espèces. Le plus important est l'hétérogénéité spatio-temporelle des ressources. Au cours de la saison, la succession des floraisons entraîne des glissements dans les phénomènes de compétition. Les préférences alimentaires des bourdons changent et la distance à parcourir entre le nid et les ressources change. Il faut également tenir compte de la rudesse du climat qui tue de manière aléatoire un nombre certain de bourdons, augmentant ainsi les ressources disponibles pour les survivants et diminuant la compétition. Dans ce cas, la population de bourdons occupant un milieu est une collection aléatoire des espèces de la faune régionale.

A cette théorie, il faut également ajouter l'importance de la diversité et de la quantité d'espèces de plantes favorites pour les bourdons.

Pekkarinen (1984) insiste sur l'importance de la diversité des habitats, de la phénologie des bourdons et de l'oligolectisme.

Pour Hanski (1982a, 1982b), les observations de Ranta & Vespsäläinen (1981) ne sont pas en contradiction avec la théorie d'Inouye à condition de considérer les espèces principales (« core species »), c'est à dire les espèces dont l'effectif dépasse 3% de l'effectif total des bourdons. A côté de ces espèces principales, il existe des espèces satellites (« satellite species ») dont l'effectif reste en dessous du seuil de 3% d'abondance relative et qui ne sont pas considérées par le modèle d'Inouye.

Les coefficients de corrélation des figures 24 et 25 diffèrent très peu, que l'on considère les espèces principales ou bien l'ensemble d'espèces pour lesquelles les mesures ont pu être effectuées (19 espèces sur 23). Quoi qu'il en soit, le nombre d'espèces principales rencontrées à Eyne est supérieur à quatre, que l'on considère l'ensemble de la réserve ou chaque biotope séparément.

Il est à noter que la corrélation entre longueur de proboscis et profondeur de corolle est également influencée par divers caractères morphologiques et comportementaux du bourdon (longueur et largeur de la tête, vol de nectar, collecte de pollen et d'exsudats).

Une observation importante est que si le proboscis, paramètre déterminant du point de vue écologique, ne différencie pas les groupes 2, 3, 4 et 5 du dendrogramme, ceux-ci se distinguent de manière hautement significative lorsqu'on considère la longueur relative du proboscis par rapport à la taille de l'individu (cf. tableau 11).

Tableau 11. Test d'égalité de médianes des rapports longueur proboscis/ longueur radiale sur les cinq groupes définis par le dendrogramme(Légende idem tableau 10)

Groupes	I	II	III	IV	V
I	1				
II	0(***)	1			
III	0(***)	0(***)	1		
IV	0(***)	0(***)	0(***)	1	
V	0,068(**)	0,8042(NS)	0,8438(NS)	0,0187(*)	1

Ainsi, le groupe 4 est composé de bourdons polylectiques et possédant une langue courte. Le groupe 5 comprend des bourdons à niche étroite et caractérisé par une langue longue.

L'absence de spécialisation dans le butinage n'entraîne pas de modification morphologique du proboscis. Chez les bourdons possédant une large niche, il n'existe aucune pression sélective pour justifier la coévolution du pollinisateur avec une plante particulière. Chez les bourdons spécialisés, la pression sélective entraîne une adaptation du pollinisateur envers sa plante.

L'avantage pour une plante de fidéliser un pollinisateur est d'augmenter la probabilité de fécondation intraspécifique.

Cette hypothèse présuppose qu'il existe une composante innée dans le choix floral du bourdon.

3.7.4. Variabilité de la longueur du proboscis au sein d'une espèce et largeur de la niche alimentaire

Il n'existe pas de corrélation entre la largeur de la niche alimentaire et la différence de longueur entre le plus grand et le plus petit proboscis mesurés pour chaque espèce (cf. fig.27). La variabilité de la taille des langues au sein d'une espèce n'intervient pas dans le choix floral des bourdons ni dans la quantité de ressources différentes qu'il utilise. Ceci pourrait confirmer le fait que le choix floral ne dépend pas que d'un apprentissage.

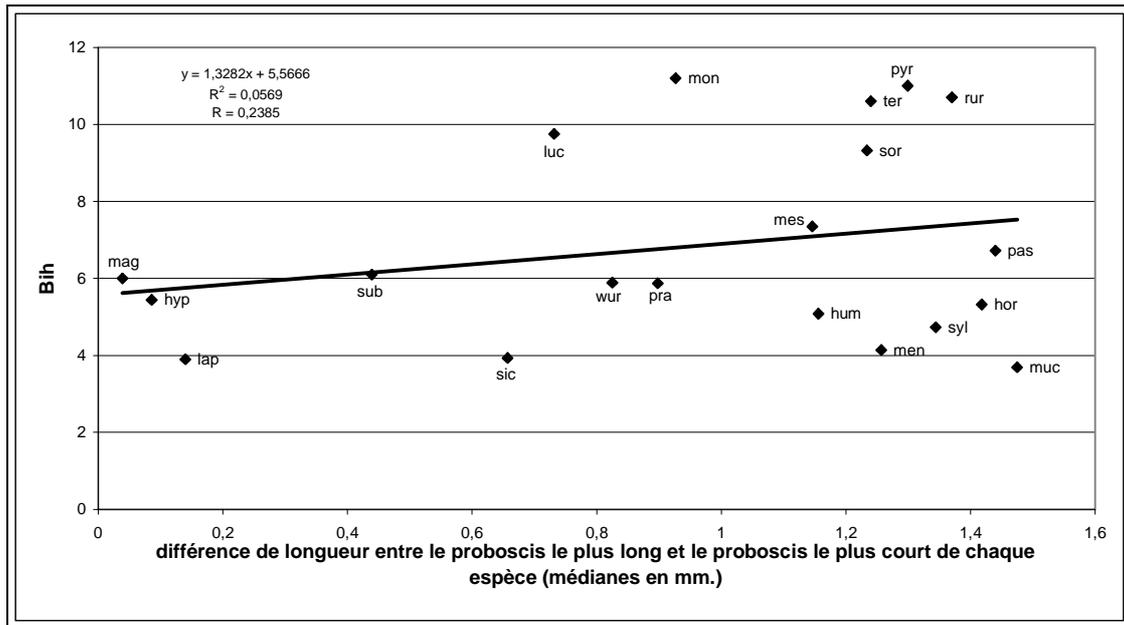


Figure 27. Largeur de la niche alimentaire en fonction de la différence de longueur entre le plus grand et le plus petit proboscis de chaque espèce (légende cf. tableau 8).

Les bourdons, notamment les ouvrières naïves, pourraient réagir de manière innée à certains stimuli visuels (conformation des corolles, agencement des couleurs,...) (Lunau, 1990, 1993; Leppik, 1957).

Le choix pourrait aussi être orienté en fonction de la composition en nutriments essentiels du pollen. On ne connaît pas les mécanismes qui attirent les bourdons à la recherche de pollen. Peut-être visitent-ils les ressources qu'ils peuvent exploiter le plus facilement ou peut-être se nourrissent-ils préférentiellement de certains pollens qui rencontrent à eux seuls leurs besoins alimentaires.

3.8. Considérations sur la conservation des espèces

Au sein de chaque biotope de la commune d'Eyne, il existe un ensemble de plantes particulièrement recherchées, subvenant de manière indispensable aux besoins d'une part importante des espèces de bourdons. Au niveau des prés de fauche et pâturages du village, il s'agit de *Rhinanthus mediterraneus*, *Vicia incana*, *Trifolium repens*, *Trifolium pratense*, *Trifolium ochroleucon*, *Centaurea jacea*, *Eryngium bourgatii*, *Lotus corniculatus*.

Dans le vallon, *Rhododendron ferrugineum* est une espèce primordiale. Très abondant dès le début de la saison, il approvisionne largement les reines et les ouvrières de la plupart des espèces.

Au niveau des pelouses pseudo-alpines et alpines, les campanulaceae (*Phyteuma hemisphaericum*, *Jasione crispa*), *Trifolium alpinum*, *Oxytropis halleri*, *Carduus carlinoides* supportent les besoins d'une large part du peuplement de bourdons.

Soulignons également l'aspect impératif de la préservation de plantes favorites voire exclusives pour certaines espèces de bourdons. Il s'agit par exemple de *Delphinium montanum* pour *Bombus hortorum*, de *Centaurea jacea* pour *B.humilis* et *B.sylvarum*, de *Minuartia recurva* et de *Potentilla nivalis* pour *B.monticola*, d' *Aconitum vulparia* pour *B.gerstaeckeri*.

B. gerstaeckeri est rarissime. Sa distribution restreinte (Pyrénées, Alpes, Carpathes, Caucase) fait de lui une espèce de haut intérêt patrimonial tant au niveau régional que national et européen. En France, les vallées d'Eyne et de Nohèdes concentrent à elles seules plus de la moitié des observations de l'espèce (Rasmont 1988, 1998). La conservation de ce bourdon de haut intérêt passe bien évidemment par le maintien des populations d'*Aconitum vulparia* dont la courte floraison impose également d'assurer son étagement en altitude depuis les pelouses subalpines jusque dans le village lui-même. Ceci permettrait au bourdon d'avoir des fleurs à sa disposition tout au long de la saison.

4. Conclusion

Notre étude de la Vallée d'Eyne déjà réputée pour sa richesse floristique et faunistique a révélé une diversité en espèces de bourdons encore jamais rencontrée sur une aussi petite surface.

Divers facteurs historiques, biogéographiques, climatiques ainsi que la diversité des habitats et des ressources florales apportent les premiers éléments explicatifs de cette diversité.

Ce travail s'est intéressé plus particulièrement aux relations entre les bourdons et leurs plantes alimentaires.

Parmi les espèces les plus abondantes, on retrouve les plus polylectiques. Le polylectisme semble être un facteur de prospérité. Même les espèces caractérisées par un coefficient de niche alimentaire plus faible visitent une gamme de plantes relativement large (espèces mésolectiques). Le seul cas extrême d'oligolectisme est observé chez *Bombus gerstaeckeri*.

L'utilisation par les bourdons de plantes majeures et mineures permet de diminuer les recouvrements de niche alimentaire sous un seuil autorisant la coexistence de la plupart des espèces. La surabondance des ressources ainsi que les facteurs climatiques permettent la survie des espèces dont le recouvrement est important. Il est cependant indispensable pour une compréhension plus complète des phénomènes de compétition de s'intéresser aux autres paramètres de la niche écologique des espèces (ex.: biotopes et sites de nidification, phénologie, patterns temporels de butinage, socialité, particularités de chaque espèce,...).

Un cas particulier a retenu notre attention. Il s'agit du couple *Bombus humilis*-*B. sylvarum*. Ceux-ci semblent à première vue violer le principe de Gause. Toutefois, une étude plus approfondie du mode de vie de ces deux espèces est indispensable pour mieux comprendre les relations qui existent entre elles ainsi que les facteurs favorisant leur coexistence.

L'utilisation de l'Analyse Factorielle des Correspondances a permis de dégager une structure dans l'échantillonnage. Elle permet de mettre en évidence le groupe des butineurs du genre *Aconitum* (*Bombus gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. wurflenii*, *B. mendax*). Elle sépare les bourdons de basse altitude (*Bombus sylvarum*, *B. humilis*, *B. lapidarius*) des bourdons subalpins (*B. monticola*, *B. pyrenaeus*, *B. sicheli*). Elle isole d'une part un groupe de bourdons récoltés en milieu ouvert (*Bombus humilis*, *B. sylvarum*, *B. mucidus*, *B. mesomelas*, *B. monticola*, *B. sicheli*) et d'autre part un groupe composé d'espèces forestières (*B. pascuorum*, *B. pratorum*).

Les méthodes de groupement et la méthode Indval ont permis de mettre en évidence cinq groupes de bourdons ainsi que les plantes indicatrices de ces groupes.

Le groupe I comprenant *Bombus gerstaeckeri*, *B. hortorum*, *B. wurflenii*, *B. mendax* représente les butineurs de Ranunculaceae (*Aconitum* et *Delphinium*) à corolle très profonde et très complexe.

Le groupe II composé de *Bombus hypnorum*, *B. pratorum*, *B. soroensis*, *B. monticola*, *B. pyrenaeus* est caractérisé essentiellement par des fleurs à corolle ouverte et à symétrie radiaire.

Aucune plante ne définit les autres groupes de manière significative. On peut cependant dégager certaines tendances.

Le groupe IV représenté par *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. magnus*, *B. ruderatus*, *B. pascuorum* butine abondamment les Scrophulariaceae et les Fabaceae, fleurs zygomorphes possédant une corolle d'une certaine profondeur.

Le groupe V comprenant *Bombus humilis*, *B. sylvarum*, *B. lapidarius*, *B. confusus* est caractérisé par les Compositae et les Fabaceae (*Galeopsis*) dans une moindre mesure. La plante la plus convoitée est *Centaurea jacea*, à fleurs tubulées et ligulées et à corolle profonde.

Seul le groupe III (*Bombus mesomelas*, *B. ruderarius*, *B. subterraneus*, *B. sicheli* et *B. mucidus*) est plus difficile à caractériser.

Les genres *Vicia*, *Trifolium*, *Lotus* (Fabaceae), *Rhinanthus* (Scrophulariaceae), *Epilobium* (Onagraceae), *Centaurea*, *Carduus*, *Cirsium* (Asteraceae), *Rhododendron* (Ericaceae), *Prunella* (Lamiaceae) et *Echium* (Boraginaceae) sont visités par la plupart des espèces de bourdons. Ces plantes sont caractérisées par une grande abondance et probablement une récompense importante pour le bourdon mais ce dernier élément n'a pas pu être quantifié.

Il existe une corrélation négative entre la largeur de la niche et la longueur du proboscis. Les espèces à langue longue seraient le résultat d'une coévolution avec une morphologie florale particulière (corolle longue et complexe). Les bourdons à langue courte pratiquant plus facilement le "vol de nectar" pourraient étendre leur niche à une plus large gamme florale.

La corrélation entre la longueur de proboscis et la profondeur de corolle reste faible. A l'exception du groupe des butineurs d'aconits, il n'existe pas de différences significatives dans les longueurs de proboscis entre les différents groupes définis par le dendrogramme. Il n'existe pas non plus de corrélation entre le recouvrement de niche alimentaire de deux espèces et la différence de longueur de proboscis de ces espèces. La longueur du proboscis n'est donc pas le seul facteur expliquant le choix floral et la structure des communautés de bourdons. Il est à noter que la corrélation entre proboscis et corolle est aussi influencée par des paramètres morphologiques et comportementaux tels les dimensions de la tête du bourdon, la collecte de pollen et d'exsudats.

La théorie d'Inouye (1977, 1978) ne peut donc expliquer la structure des communautés de bourdons à Eyne. De même, le concept d'espèces principales et d'espèces satellites de Hanski (1982a, 1982b) ne peut s'appliquer.

Des différentes théories élaborées sur la structure des communautés de bourdons, c'est celle de Ranta & Vespsäläinen (1981) qui est la plus valide pour expliquer la coexistence des espèces rencontrées à Eyne. Il faudrait toutefois, dans le cas de la Vallée d'Eyne, insister sur l'importance de la diversité et de la quantité de plantes favorites.

Si les différents groupes ne se différencient pas par la longueur du proboscis, paramètre déterminant du point de vue écologique, ils se distinguent de manière hautement significative lorsqu'on considère la longueur relative du proboscis par rapport à la taille de l'individu. Nos observations tendent à montrer que les bourdons à "langue courte" sont les plus polylectiques et que la spécialisation entraîne une modification morphologique du proboscis.

Il n'existe pas de corrélation entre la variabilité de taille du proboscis au sein d'une espèce et la largeur de la niche alimentaire. Ceci pourrait confirmer que le choix floral ne dépend pas que d'un apprentissage. On ne peut exclure une certaine "détermination génétique" notamment chez les ouvrières naïves.

Bibliographie

- Abrams, P., 1980.** Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61(1) : 44-49.
- Aichhorn, A., 1976.** Beitrag zur Hummelzucht und zur Biologie von *Bombus mendax*. *Berichte aus dem Haus der Natur, Salzburg*, 7:13-29, 2pls. (In Rasmont et al., en préparation).
- Alford, D.V., 1975.** *Bumblebees*. Davis, Poynter, London, XII + 352 pp., 16 pls.
- Amigo, J.-J. & G. Berlic, 1984.** *Réserve naturelle de la Vallée d'Eyne (Département des Pyrénées-Orientales) Etude scientifique*. Association C.-H. Flahault, Perpignan, 16 pp.
- Atanassov, N., 1972a.** Vidove Hymenoptera ot zpadna Stara planina. Chast I. *Isvestiya na Zoologicheskiya Institut s Musej*, 35: 179-228. (In Rasmont et al., en préparation).
- Atanassov, N., 1972b.** Vidove Hymenoptera ot zpadna Stara planina. Chast II. *Isvestiya na Zoologicheskiya Institut s Musej*, 36: 179:23-59. (In Rasmont et al., en préparation).
- Atanassov, N., 1974.** Zemni pcheli (*Bombus* Latr. i *Psithyrus* Lep., Hym.) ot sredna i iztochna Stara Planina – Hummeln und Schmarotzerhummeln (*Bombus* Latr., *Psithyrus* Lep., Hym.) von dem mittleren und dem östlichen Balkangebirge. *Izvestiya na zoologicheskiya Institut s Muzej (Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée)*, 41: 107-121. (In Rasmont et al., en préparation).
- Atanassov, N., 1975.** Vidov s'tav i razprostranenie na *Bombus* Latr. i *Psithyrus* Lep. (Hymenoptera) v Rodopite – Artenzusammensetzung und Verbreitung der *Bombus* Latr. und *Psithyrus* Lep. (Hymenoptera) in den Rhodopen. *Fauna na Rodopite, Materiali – La Faune des Rhodopes, Matériaux*, 10: 145-160. (In Rasmont et al., en préparation).
- Atkins, B. T., 1987.** *Le Robert & Collins dictionnaire français-anglais english-french*. Dictionnaires Le Robert, Paris, XXIX + 1695 pp.
- Barbier, Y., Rasmont, P., Dufrière, M. & J.-M. Sibert, 2000.** *Data-Fauna-Flora*. version1.0. Université de Mons-Hainaut, 106 pp., 1 CD-rom.
- Barbier, Y. & P. Rasmont, 2000.** *Carto-Fauna-Flora, logiciel de Cartographie de données biogéographiques*. version 2.0. Université de Mons-Hainaut, 59 pp, 1 CD-rom.
- Beaumont, J. de, 1958.** Les Hyménoptères aculéates du Parc National Suisse et des régions limitrophes. *Ergebnisse des Wissenschaftliche Untersuchungen der Schweizerischen Nationalparks*, 6: 146-233, 1 map. (In Rasmont et al., en préparation).
- Braun-Blanquet, J., 1948.** *La végétation alpine des Pyrénées-Orientales*. Consejo superior de investigaciones científicas, Barcelona, 307 pp. (In Amigo & Berlic, 1984).
- Brian, A.D., 1951.** The pollen collected by bumblebees. *Journal of animal Ecology*, 20:191-194.
- Brian, A.D., 1954.** The foraging of bumblebees. *Bee world*, 35: 61-67, 81-91.
- Brian, A.D., 1957.** Differences in the flowers visited by four species of bumblebees and their causes. *J. Anim. Ecol.*, 26: 71-98.

- Cameron, S. A., 1981.** Chemical Signals in bumble Bee Foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.*,9: 257-260.
- Cartar, R. V., 1991.** A test of risk-sensitive foraging in wild bumblee bees. *Ecology*, 72(3): 888-895.
- Coste, abbé H., 1927.** *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*, 3 tomes, Blanchard, Paris.
- Dagnelie, P., 1975.** *Théories et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Volume II.* Presses agronomiques de Gembloux, 463 pp.
- Dathe, H.H., 1980.** Zur Hymenopteren – Fauna des Naturschutzgebietes Teberda im Westkaukasus. *Milu, Berlin*, 5: 194-217. (In Rasmont et al., en préparation).
- Delmas, R., 1976.** Contribution à l'étude de la faune française des Bombinae (Hymenoptera, Apoidea, Bombidae). *Annls Soc .ent. Fr. (N.S.)*, 12 : 247-290.
- Dufrêne, M. & Legendre, P., 1997.** Species assemblages and indicator species : The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3) : 345-366.
- Dylewska, M., 1957.** The distribution of the species of the genus *Bombus* Latr. in Poland. *Acta Zool. Cracov.*, 2(12) : 259-278. (In Rasmont et al., en préparation).
- Dylewska, M., 1958.** The *Bombus* Latr. and *Psithyrus* Lep. fauna of the Polish part of the Tatry Mountains. *Acta Zool. Cracov.*, 3(5) : 138-197. (In Rasmont et al., en préparation).
- Dylewska, M., 1962.** The Apoidea of the Pieniny National Park. Part. I. Megachilidae and Apidae (partim). *Acta zoologica Cracaviense*, 7(14): 423-481, pls XIV-XV. (In Rasmont et al., en préparation).
- Dylewska, M., 1966.** The Apoidea of the Babia Góra Mountain. *Acta Zoologica Cracoviense*, 11(5):111-175, pls XII-XIII. (In Rasmont et al., en préparation).
- Elfving, R., 1968.** *Die Bienen Finnlands.* Fauna Fenn., Helsinki, 21 : 69 pp. (In Rasmont et al., en préparation).
- Frey-Gessner, E., 1898-1899.** Fauna insectorum helvetiae. Hymenoptera Apidae. Vol. I. Gesellig lebende Bienen, Urbienen und Schenkelsemmler. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft.*, 10: 1-52 (1898), 53-84 (1899). (In Rasmont et al., en préparation).
- Frey-Gessner, E., 1912a.** Fauna insectorum helvetiae. Hymenoptera Apidae. Vol.II. Bauchsammler und Schmarotzerbienen. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft.*, 11: 257-319. (In Rasmont et al., en préparation).
- Godeau, J.-F., 1995.** *Choix floraux des bourdons (Hymenoptera: Apidae) de l'Aveyron et de la Lozère 5France, Massif Central).* Mémoire de fin d'études, Université de Mons-Hainaut, Mons, 65 pp.
- Haas, A., 1976.** Paarungsverhalten und Nestbau der alpinen Hummelart *Bombus mendax* (Hymenoptera : Apidae). *Ent. Germ.*, 3(3): 248-259. (In Rasmont et al., en préparation).
- Hanski, I., 1982a.** Communities of bumblebees : testing the core-satellite species hypothesis. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 65-73.
- Hanski, I., 1982b .** Structure in bumblebee communities. *Ann. Zool. Fenn*, 19 : 319-326.

- Harder, L. D., 1982.** Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Can. J. Zool.*, 60: 1073-1079.
- Heinrich, B., 1976.** Resource partitioning among some eusocial insects: Bumblebees. *Ecology*, 57: 874-899.
- Heinrich, B., 1979a.** *Bumblebee economics*. Harvard University Press, Cambridge, 246 pp, 2 pls.
- Heinrich, B., 1979b.** “Majoring” and “Minoring” by foraging bumblebees, *Bombus vagans* : an experimental analysis. *Ecology*, 60: 245-255.
- Hoffer, E., 1883.** *Die Hummeln Steiermarks. Lebensgeschichte und Beschreibung derselben. II. Hälfte.* Leuschner & Lubensky, Graz, 98 pp, pls A + 1-5. (In Rasmont et al., en préparation).
- Hutchinson, G.E., 1957.** Concluding remarks. *Cold Spring Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- Inouye, D., 1977a.** Species Structure of Bumblebee Communities in North America and Europe. pp.35-49 In : Mattson, W.J., *The role of Arthropods in forest ecosystems*. Berlin, Heidelberg; New York, Springer.
- Inouye, D., 1977b.** Resource partitioning in bumblebees. *New York entomological Society*, 85(4):253-254.
- Inouye, D., 1978.** Resource partitioning in bumblebees : experimental studies of foraging behavior. *Ecology*, 59(4):672-678.
- Iserbijt, S., 2000.** *Ecologie des bourdons (Hymenoptera, Apidae) de la commune d'Eyne (Pyrénées-Orientales, France)*. Mémoire de fin d'étude, Université de Mons-Hainaut, Mons, 98 pp.
- Josens, G. & P. Meerts, 2000.** *Ecologie animale et végétale*. Cours de première licence de l'Université Libre de Bruxelles. Vol. 2, 123 pp.
- Jovet, P., R. de Vilmorin & M. Kerguelen, 1972-1985.** *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, suppléments 1 à 7*, Blanchard, Paris.
- Krüger, E., 1954.** Phänoanalytische Studien an einigen Arten der Untergattung *Terrestribombus* O. Vogt (Hymenoptera Bombidae). II. Teil. *Tijdschr. Entomol.*, 97: 263-298. (In Rasmont et al., en préparation).
- Kruseman, G., 1958.** Notes sur les bourdons pyrénéens du genre *Bombus* dans les collections néerlandaises. *Beaufortia*, 6(72): 161-170, 1.pl.
- Laverty, T. M., 1994.** Bumble bee learning and flower morphology. *Anim. Behav.*, 47: 531-545.
- Leclercq, J., 1960.** Fleurs butinées par les Bourdons (*Hym. Apidae Bombinae*) dans la région Liégeoise (1945-1959). *Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherche de Gembloux*, 28(2) : 180-198.
- Leppik, E.E., 1957.** Evolutionary relationship between entomophilars plants and anthophilars insects. *Evolution*, 11 : 466-481.
- Levins, R., 1968.** Evolution in changing environments. *Princeton Univ. Press, Princeton*, N.J. 120 pp. (In Josens & Meerts, 2000).

- Lie-Pettersen, O.J., 1907.** Neue Beiträge zur Biologie der norwegischen Hummeln. *Bergens Mus. Arb.*, 9 : 1-42 (1906). (In Rasmont et al., en préparation).
- Löken, A., 1950.** Bumble bees in relation to *Aconitum septentrionale* in Western Norway (Eidfjord). *Norsk Ent. Tidsskr.*, 8 : 1-16. (In Rasmont et al., en préparation).
- Löken, A., 1962.** Occurrence and foraging behaviour of bumblebee-bees visiting *Trifolium pratense* L. in Norway. *Sveriges Fröodlareförbund*, 7: 8 (unpaginated) pp.
- Löken, A., 1973.** Studies on Scandinavian bumblebees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk Ent. Tidsskr.*, 20(1) : 1-218. (In Rasmont et al., en préparation).
- Louadi, K. & S. Doumandji, 1998.** Diversité et activité de butinage des abeilles (Hymenoptera: Apoidea) dans une pelouse à thérophytes de Constantine (Algérie). *The Canadian Entomologist*, 130: 691-702. (In Rasmont et al., en préparation).
- Lunau, K., 1990.** Colour saturation triggers innate reactions to flower signals- flower dummy experiments with bumblebees. *J. comp. Physiol.*, 166 : 827-834.
- Lunau, K., 1993.** Interspecific diversity and uniformity of flower colour patterns as cues for learned discrimination and innate detection of flowers. *Experientia* 49, Birkhäuser Verlag, 1002-1010.
- Macior, L.W., 1978.** Pollination ecology of vernal angiosperms. *Oikos*, 30: 452-460.
- MapInfo Professional version 5.5, 1999.** MapInfo Corporation Troy, New York.
- Martin, E., 1990.** *A concise dictionary of Biology*. Oxford University Press, Oxford, 266 + 5 pp.
- Moczar, M., 1953.** Magyarország es a környező területek dongoméheinek (*Bombus* Latr.) rendzere és ökológiaja. (Système et écologie des bourdons (*Bombus* Latr.) de la Hongrie et de ses régions voisines). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 4 : 131-159. (In Rasmont et al., en préparation).
- Monsevicius, V., 1995.** A check-list of wild bee species (Hymenoptera, Apoidea) of Lithuania with data to their distribution and bionomics, pp. 7-144 in "New and rare for Lithuania insect species. Records and descriptions of 1994-1995". Institute of Ecology Lithuanian Entomological Society, Vilnius, 184 pp. (In Rasmont et al., en préparation).
- Morse, D., 1977.** Estimating Proboscis Length from Wing Length in Bumblebees (*Bombus* spp.). *An. Ent. Soc. Am.*, 70 : 311-315.
- Morse, D., 1978.** Size-related foraging differences of bumble bee worker. *Ecological Entomology*, 3: 189-192.
- Morse, D.H., 1980.** The effect of nectar abundance on foraging patterns of bumble bees. *Ecological entomology*, 5: 53-59.
- Özbek, H., 1990.** Palandöken ve Kargapazari daglari ari (Hymenoptera: Apoidea) faunasi. X. *Ulusal Biyoloji Kongrei 18-20 Temmuz 1990, Erzurum*, pp. 153-162. (In Rasmont et al., en préparation).
- 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., 1984.** Ressource partitioning and coexistence in bumblebees (Hymenoptera, Bombinae). *Acta Zoologica Fennica*, 158 : 1-60.
- Pekkarinen, A. & I. Teräs, 1993.** Zoogeography of *Bombus* and *Psithyrus* in northwestern Europe (Hymenoptera, Apidae). *Ann. Zool. Fennici*, 30: 187-208. (In Rasmont et al., en préparation).
- Pérez, J., 1879.** Contribution à la Faune des apiaires de France. 1^{re} partie. *Actes de la Société Linéenne de Bordeaux*, 33 : 119-229. (In Rasmont et al., en préparation).
- Pittioni, B., 1937a.** Die Hummelfauna des Kalsbachtals in Ost-Tirol. *Festschrift für Prof. Embrik Strand*, 3: 64-122. (In Rasmont et al., en préparation).
- Pittioni, B., 1937b.** Bestäubung und Nektarraub beim Gelben Eisenhut (*Aconitum vulparia* Rchb.). *Aus der Heimat, Stuttgart*, 50 (7-8): 209-213. (In Rasmont et al., en préparation).
- Pittioni, B. & R. Schmidt, 1942.** Die Bienen des südöstlichen Niederdonau. I: Apidae, Podaliriidae, Xylocopidae und Ceratinidae. *Niederdonau, Natur und Kultur*, 19: 1-69. (In Rasmont et al., en préparation).
- Plowright, C.M.S. et Plowright, R.C., 1997.** The advantage of short tongues in bumble bees (*Bombus*) – Analyses of species distributions according to flower corolla depth, and of working speeds on a white clover. *The Canadian Entomologist*, 129: 51-59.
- Pouvreau, A., 1990.** Sur le marquage des sources de nourriture chez les bourdons. *Actes colloq. Insectes sociaux*, 6: 83-90.
- Pyke, G.H., 1982.** Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology*, 63: 555-573.
- Ranta, E., 1983.** Foraging differences in bumblebees. *Ann. Ent. Fenn*, 49: 17-22.
- Ranta, E. & H. Lundberg, 1980.** Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. *Oikos*, 35:298-302.
- Ranta, E. & K. Vespsäläinen, 1981.** Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. *Oikos*, 36: 28-34.
- Ranta, E., Teräs, I. & H. Lundberg, 1981.** Phenological spread in flowering bumblebee-pollinated plants. *Ann. Bot. Fennici*, 18: 229-236.
- Ranta, E. & M. Tiainen, 1982.** Structure in seven bumblebee communities in eastern Finland in relation to resource availability. *Holarct. Ecol.*, 5, 7pp.
- Rasmont, P., 1988.** Monographie écologique et zoogéographique des Bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). *Thèse de doctorat, Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat, Gembloux*, 309 + LXII pp.
- Rasmont, P., 1989.** Centres de richesse et centre de pauvreté de la faune des Bourdons de France (Hymenoptera, Apidae). Théorie d'Inouye contre théorie de Ranta et Vespsäläinen. In: J. de Beaufort et H. Maurin " *L'Utilisation des Inventaires informatisés d'Invertébrés pour l'Identification et la Surveillance d'Espaces de grand Intérêt faunistique*", Paris, novembre 1987, ca 12 PP.

- Rasmont, P., 1998.** Rapport préliminaire sur la faune des bourdons (Hymenoptera, Bombinae) des Pyrénées-Orientales; réserves de la Massane et du Vallon v'Eyne. *Université de Mons-Hainaut, Mons, 17 + II pp.*
- Rasmont, P. & Mersch, P., 1988.** Première estimation de la dérive faunique chez les Bourdons de la Belgique (Hymenoptera, Apidae) *Annls Soc. r.Zool. Belg.*, 118 (2): 141-147.
- Rasmont P., Durieux E.-A., Iserbijt S. & M. Baracetti**, sous presse. *Why are there so many bumblebees species in Eyne (France, Pyrénées-Orientales)?* Proceeding of the first specialists' Meeting on Insect Pollination in Greenhouses. Soesterberg, The Netherlands, 29 September to 3 October 1999. 3 dact. pp.
- Rasmont P., Verhaeghe J.-C., Rasmont R. & M. Terzo**, en préparation. *West-Palaearctic Bumblebees*. Apollo, Stenstrup, 400 + 40 pp.
- Reinig, W.F., 1970.** Ökologische Studien an mittel- und südosteuropäischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802; Hym., Apidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 60: 1-56. (In Rasmont et al., en préparation).
- Renkonen, O., 1938.** Statistisch – ökologische . Untersuchungen über die terrestrische Kä Jerwelt des finnischen Bruchmoore. *Ann. Zool. Soc. Zool Bot. Fenn. Vanamo*, 6(1): 1-231. (In Josens & Meerts, 2000).
- Rey, A., 1991.** *Le Robert dictionnaire d'aujourd'hui*. Dictionnaires Le Robert, Paris, 1444 + LXV pp.
- Rousseau, S., 1994.** *Les relations coadaptives des Aconits (Ranunculaceae, Aconitum L.) de Belgique et des Pyrénées avec leurs bourdons pollinisateurs (Hymenoptera, Apidae, Bombinae)*. Mémoire de fin d'étude, Université de Mons-Hainaut, Mons, 52 + 21 pp.
- Rholf, F. J., 1993.** NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System Versio 1.80. Applied Biostatistics Inc., New York, 241 + VII.
- Ruszkowski, A., 1969a.** Rosliny pokarmowe trzmiela parkowego – *Bombus hypnorum* (L.) i jego znaczenie gospodarcze [Food plants of *Bombus hypnorum* (L.) and its economical importance]. *Pamiętnik Pulawski*, 36: 321-338. (In Rasmont et al., en préparation).
- Ruszkowski, A., 1969b.** Rosliny pokarmowe trzmiela rudego – *Bombus agrorum* (F.) i jego znaczenie gospodarcze [Food plants of *Bombus agrorum* (L.) and its economical importance]. *Pamiętnik Pulawski*, 36: 385-409. (In Rasmont et al., en préparation).
- Ruszkowski, A., 1969c.** Rosliny pokarmowe i znaczenie gospodarcze trzmieli z podrodzaju – *Subterraneobombus* Vogt [Food plants and economical importance of bumblebees from the subgenus *Subterraneobombus* Vogt]. *Pamiętnik Pulawski*, 37: 411-428. (In Rasmont et al., en préparation).
- Ruszkowski, A., 1970a.** Rosliny pokarmowe trzmieli z podrodzajów *Pratobombus* Vogt i *Soroensibombus* Vogt (Hym., Apidae) [Food plants of the bumblebee species from subgenera *Pratobombus* Vogt and *Soroensibombus* Vogt (Hym., Apidae)]. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 40(1): 191-209. (In Rasmont et al., en préparation).

- Ruszkowski, A., 1970b.** Rosliny pokarmowe i znaczenie gospodarce trzmiela rudoszarego – *Bombus sylvarum* (L.) szarego – *B. equestris* (F.) i rudonogiego – *B. ruderarius* (Müll.) [Food plants and economical importance of bumblebees from the species *Bombus sylvarum* (L.), *B. equestris* (F.) and *B. ruderarius* (Müll.)]. *Pamiętnik Pulawski*, Suppl. 37: 3-32. (In Rasmont et al., en préparation).
- Ruszkowski, A., 1970c.** Rosliny pokarmowe i znaczenie gospodarce trzmieli z podrodzajów *Pomobombus* Vogt i *Confusibombus* Ball [Food plants and economical importance of bumblebees from subgenera *Pomobombus* Vogt and *Confusibombus* Ball.]. *Pamiętnik Pulawski*, Suppl. 37: 33-42. (In Rasmont et al., en préparation).
- Ruszkowski, A., 1970d.** Rosliny pokarmowe trzmiela kamiennika *Bombus lapidarius* (L.) i jego znaczenie gospodarcze [Food plants of *Bombus lapidarius* (L.) and its economical importance]. *Pamiętnik Pulawski*, Suppl. 37: 43-60. (In Rasmont et al., en préparation).
- Ruszkowski, A., 1974.** Rosliny pokarmowe i znaczenie gospodarce trzmieli z podrodzaju *Agrobombus* Vogt. [Food plants and economical importance of some bumblebees from subgenus *Agrobombus* Vogt]. *Pamiętnik Pulawski*, Suppl. 58: 5-26. (In Rasmont et al., en préparation).
- Siegel, S. & N. J. Jr Castellan, 1988.** *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill International edition, New York, 399 pp.
- Sladen, F.W.L., 1912.** The humble-bee, its life history and how to domesticate it. Macmillan, London, 283pp. (In Rasmont et al., en préparation).
- Slobodchikoff, C.N., Schulz W.C., 1980.** Measures of niche overlap. *Ecology*, 61(5) : 1051 – 1055 [extrait]
- Soltz, R. L, 1987.** Interspecific competition and resource utilization between bumblebees. *The Southwestern Naturalist*, 32(1) : 39-52.
- Steffny, H., A. Kratochwil & A. Wolf, 1984.** Zur Bedeutung verschiedener Rasengesellschaften für Schmetterlinge (*Rhopalocera*, *Hesperiidae*, *Zygaenidae*) und Hummeln (*Apidae*, *Bombus*) im Naturschutzgebiet Taubergießen (Oberrheinebene). *Natur und Landschaft*, 59(11): 435-443. (In Rasmont et al., en préparation).
- Svensson, Bo G., 1979.** Patrolling behaviour of bumble bee males in a subalpine/alpine Area, Swedish Lapland. *Zoon*, 7: 67-94. (In Rasmont et al., en préparation).
- Teräs, I, 1976a.** Flower visits of bumblebees, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. *Ann. Zool. Fennici*, 13: 200-232.
- Teräs, I, 1976b.** Flower visits of bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae) during one day in northeastern Finland. *Notulae Entomol.*, 65: 129-135.
- Teräs, I, 1985.** Food plants and flowers visits of bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. *Acta Zoologica Fennica*, 179: 1-120.
- Thorp, R.W., D.S. Horning Jr & L. L. Dunning., 1983.** *Bumblee Bees and Cuckoo Bees of California* (*Hymenoptera* : *Apidae*). University of California Press, Berkeley, 79 pp. (In Rasmont et al., en préparation).

- Tkalcü, B., 1974.** Beitrag zur Kenntnis der Hummelfauna der französischen Basses-Alpes (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae). *Acta Rerum naturalium Musei nationalis Slovenici Bratislava*, 20: 167-186. (In Rasmont et al., en préparation).
- Williams, P.H., 1991.** The bumble bees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 60(1): 1-204. (In Rasmont et al., en préparation).
- Williams, P.H., 1994.** Phylogenetic relationships among bumble bees (*Bombus* Latr.) a reappraisal of morphological evidence. *Systematic entomology*, 19: 327-344. (In Rasmont et al., en préparation).
- Whittaker, R.H., Levins, S.A., Root, R.B., 1973.** Niche, habitat and ecotope. *Am. Nat.*, 107: 321-338.
- Yalden, P.E., 1983.** The pollen collected by *Bombus lucorum* (L.) (Hym., Apidae) in the Peak District, England. *Entomologist's Monthly Magazine*, 119: 105-109. (In Rasmont et al., en préparation).

Annexe B

Tableau B. Coordonnées des bourdons sur les trois premiers axes

Espèces	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>gerstaeckeri</i>	2,711	0,272	0,317
<i>hortorum</i>	0,993	0,254	-0,231
<i>humilis</i>	-0,582	0,871	0,461
<i>lapidarius</i>	-0,653	0,914	0,177
<i>lucorum</i>	-0,261	-0,154	-0,448
<i>mendax</i>	1,158	-0,256	0,171
<i>mesomelas</i>	-0,369	0,147	0,507
<i>monticola</i>	-0,344	-1,971	0,693
<i>mucidus</i>	-0,466	-0,101	1,218
<i>pascuorum</i>	-0,262	0,587	-0,383
<i>pratorum</i>	-0,324	-0,335	-1,357
<i>pyrenaeus</i>	-0,210	-1,047	-0,386
<i>runderarius</i>	-0,251	-0,079	-0,009
<i>sicheli</i>	-0,254	-0,748	0,408
<i>soroensis</i>	-0,408	-0,121	-0,881
<i>subterraneus</i>	-0,339	0,507	-0,011
<i>sylvarum</i>	-0,641	1,008	0,452
<i>terrestris</i>	-0,246	0,105	-0,364
<i>wurflenii</i>	0,749	0,148	-0,335

Tableau C. Coordonnées des plantes sur les trois premiers axes

Genres	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>Aconitum</i>	2,211	0,189	0,184
<i>Adenostyles</i>	-0,328	-0,951	-0,317
<i>Campanula</i>	-0,484	-0,241	-1,465
<i>Carduus</i>	-0,497	0,387	0,878
<i>Centaurea</i>	-0,628	0,923	0,266
<i>Chamaespartium</i>	-0,560	0,698	0,305
<i>Cirsium</i>	-0,247	0,414	-0,369
<i>Delphinium</i>	1,217	0,366	-0,398
<i>Echium</i>	-0,249	0,358	-0,195
<i>Epilobium</i>	-0,385	-0,262	-1,193
<i>Eryngium</i>	-0,311	-0,970	-0,461
<i>Galeopsis</i>	-0,515	0,950	0,531
<i>Genista</i>	-0,419	0,351	-0,188
<i>Gentiana</i>	0,211	-0,741	-0,561
<i>Geranium</i>	-0,430	-0,478	-1,451
<i>Helianthemum</i>	-0,388	-0,064	0,248
<i>Hypericum</i>	-0,224	-0,124	-0,770
<i>Jasione</i>	-0,343	-2,162	0,289
<i>Knautia</i>	-0,595	0,809	0,038
<i>Lathyrus</i>	-0,398	0,415	-0,104
<i>Linaria</i>	-0,380	-0,360	-1,701
<i>Lotus</i>	-0,589	0,442	0,317
<i>Melampyrum</i>	-0,331	0,307	-0,896

Tableau Cbis. Coordonnées des plantes sur les trois premiers axes (suite)

Genres	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>Minuartia</i>	-0,422	-2,836	1,197
<i>Oxytropis</i>	-0,056	-0,346	0,563
<i>Pedicularis</i>	-0,063	-1,277	0,066
<i>Phyteuma</i>	-0,018	-0,639	-0,575
<i>Potentilla</i>	-0,404	-2,658	0,977
<i>Prunella</i>	0,331	0,254	-0,562
<i>Rhinanthus</i>	0,045	0,224	-0,402
<i>Rhododendron</i>	-0,079	-0,850	0,079
<i>Rubus</i>	-0,389	-0,386	-1,993
<i>Sedum</i>	-0,461	-0,924	-0,688
<i>Senecio</i>	-0,337	-1,519	-0,266
<i>Sideritis</i>	-0,433	-0,428	1,088
<i>Stachys</i>	-0,088	0,522	-0,274
<i>Taraxacum</i>	-0,226	-1,151	0,394
<i>Thymus</i>	-0,269	-1,404	0,320
<i>Trifolium</i>	-0,191	-0,180	0,294
<i>Vicia</i>	-0,295	0,484	-0,261

Tableau D. Contribution des bourdons aux trois premiers axes

Espèces	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>gerstaeckeri</i>	0,581	0,008	0,016
<i>hortorum</i>	0,078	0,007	0,008
<i>humilis</i>	0,027	0,083	0,033
<i>lapidarius</i>	0,034	0,091	0,005
<i>lucorum</i>	0,005	0,003	0,031
<i>mendax</i>	0,106	0,007	0,005
<i>mesomelas</i>	0,011	0,002	0,040
<i>monticola</i>	0,009	0,423	0,075
<i>mucidus</i>	0,017	0,001	0,233
<i>pascuorum</i>	0,005	0,038	0,023
<i>pratorum</i>	0,008	0,012	0,289
<i>pyrenaeus</i>	0,003	0,119	0,023
<i>ruerarius</i>	0,005	0,001	0,000
<i>sicheli</i>	0,005	0,061	0,026
<i>soroensis</i>	0,013	0,002	0,122
<i>subterraneus</i>	0,009	0,028	0,000
<i>sylvarum</i>	0,033	0,111	0,032
<i>terrestris</i>	0,005	0,001	0,021
<i>wurflenii</i>	0,044	0,002	0,018

Tableau E. Contribution des plantes aux trois premiers axes

Genres	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>Aconitum</i>	0,805	0,008	0,011
<i>Adenostyles</i>	0,001	0,009	0,001
<i>Campanula</i>	0,001	0,000	0,023
<i>Carduus</i>	0,018	0,015	0,112
<i>Centaurea</i>	0,063	0,187	0,022
<i>Chamaespartium</i>	0,001	0,002	0,001
<i>Cirsium</i>	0,001	0,004	0,004
<i>Delphinium</i>	0,008	0,001	0,002
<i>Echium</i>	0,001	0,004	0,002
<i>Epilobium</i>	0,014	0,009	0,256
<i>Eryngium</i>	0,003	0,040	0,013
<i>Galeopsis</i>	0,008	0,036	0,016
<i>Genista</i>	0,003	0,003	0,001
<i>Gentiana</i>	0,002	0,028	0,023
<i>Geranium</i>	0,001	0,002	0,029
<i>Helianthemum</i>	0,001	0,000	0,001
<i>Hypericum</i>	0,000	0,000	0,008
<i>Jasione</i>	0,001	0,060	0,002
<i>Knautia</i>	0,014	0,035	0,000
<i>Lathyrus</i>	0,001	0,001	0,000
<i>Linaria</i>	0,000	0,001	0,017
<i>Lotus</i>	0,011	0,008	0,006
<i>Melampyrum</i>	0,001	0,001	0,010
<i>Minuartia</i>	0,002	0,098	0,025
<i>Oxytropis</i>	0,000	0,003	0,010
<i>Pedicularis</i>	0,000	0,023	0,000
<i>Phyteuma</i>	0,000	0,017	0,020
<i>Potentilla</i>	0,003	0,160	0,031
<i>Prunella</i>	0,005	0,004	0,030
<i>Rhinanthus</i>	0,000	0,009	0,041
<i>Rhododendron</i>	0,000	0,071	0,001
<i>Rubus</i>	0,001	0,002	0,076
<i>Sedum</i>	0,001	0,005	0,004
<i>Senecio</i>	0,000	0,013	0,001
<i>Sideritis</i>	0,012	0,016	0,147
<i>Stachys</i>	0,000	0,004	0,002
<i>Taraxacum</i>	0,001	0,031	0,005
<i>Thymus</i>	0,001	0,052	0,004
<i>Trifolium</i>	0,006	0,008	0,030
<i>Vicia</i>	0,009	0,032	0,013

Tableau F. Qualité de représentation des bourdons sur les trois premiers axes

Espèces	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>gerstaeckeri</i>	0,904	0,009	0,012
<i>hortorum</i>	0,366	0,024	0,020
<i>humilis</i>	0,137	0,306	0,086
<i>lapidarius</i>	0,117	0,228	0,009
<i>lucorum</i>	0,047	0,016	0,138
<i>mendax</i>	0,640	0,031	0,014
<i>mesomelas</i>	0,085	0,013	0,161
<i>monticola</i>	0,018	0,583	0,072
<i>mucidus</i>	0,042	0,002	0,20
<i>pascuorum</i>	0,025	0,125	0,053
<i>pratorum</i>	0,026	0,028	0,452
<i>pyrenaeus</i>	0,014	0,356	0,048
<i>ruerarius</i>	0,089	0,009	0,000
<i>sicheli</i>	0,020	0,173	0,052
<i>soroensis</i>	0,051	0,005	0,239
<i>subterraneus</i>	0,074	0,165	0,000
<i>sylvarum</i>	0,157	0,388	0,078
<i>terrestris</i>	0,050	0,009	0,109
<i>wurflenii</i>	0,244	0,010	0,049

Tableau G. Qualité de représentation des plantes sur les trois premiers axes

Genres	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>Aconitum</i>	0,964	0,007	0,007
<i>Adenostyles</i>	0,021	0,179	0,020
<i>Campanula</i>	0,015	0,004	0,138
<i>Carduus</i>	0,105	0,063	0,326
<i>Centaurea</i>	0,210	0,454	0,038
<i>Chamaespartium</i>	0,041	0,064	0,012
<i>Cirsium</i>	0,017	0,049	0,039
<i>Delphinium</i>	0,082	0,007	0,009
<i>Echium</i>	0,016	0,033	0,010
<i>Epilobium</i>	0,059	0,027	0,565
<i>Eryngium</i>	0,028	0,269	0,061
<i>Galeopsis</i>	0,071	0,240	0,075
<i>Genista</i>	0,036	0,025	0,007
<i>Gentiana</i>	0,018	0,223	0,128
<i>Geranium</i>	0,031	0,039	0,359
<i>Helianthemum</i>	0,055	0,001	0,022
<i>Hypericum</i>	0,029	0,009	0,343
<i>Jasione</i>	0,014	0,575	0,010
<i>Knautia</i>	0,167	0,309	0,001
<i>Lathyrus</i>	0,047	0,051	0,003
<i>Linaria</i>	0,020	0,018	0,397
<i>Lotus</i>	0,073	0,041	0,021
<i>Melampyrum</i>	0,017	0,015	0,128
<i>Minuartia</i>	0,010	0,447	0,800
<i>Oxytropis</i>	0,001	0,032	0,086
<i>Pedicularis</i>	0,001	0,485	0,001
<i>Phyteuma</i>	0,000	0,111	0,090
<i>Potentilla</i>	0,012	0,504	0,068
<i>Prunella</i>	0,033	0,019	0,095
<i>Rhinanthus</i>	0,002	0,046	0,146

Tableau Gbis. Qualité e représentation des plantes sur les trois premiers axes (suite)

Genres	Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>Rhododendron</i>	0,006	0,648	0,006
<i>Rubus</i>	0,014	0,014	0,377
<i>Sedum</i>	0,026	0,106	0,059
<i>Senecio</i>	0,029	0,584	0,018
<i>Sideritis</i>	0,040	0,040	0,255
<i>Stachys</i>	0,002	0,062	0,017
<i>Taraxacum</i>	0,009	0,226	0,026
<i>Thymus</i>	0,024	0,666	0,035
<i>Trifolium</i>	0,039	0,034	0,091
<i>Vicia</i>	0,084	0,225	0,066

Annexe C

Tableau H. Mesures des profondeurs de corolle

Genres	Nombre de corolles mesurées	Médianes (mm,)	Min,-max, (mm,)
<i>Aconitum napellus</i>	10	23,20	17,9-25,2
<i>Aconitum vulparia</i>	10	15,00	14,5-20,2
<i>Anthyllis vulneraria</i>	10	8,60	7,8-9,4
<i>Campanula glomerata</i>	10	12,30	10,3-13,5
<i>Campanula rotundifolia</i>	10	12,80	11,3-15,0
<i>Carduus carlinoides</i>	10	14,85	12,4-17,4
<i>Carduus nutans</i>	10	17,60	16,0-19,2
<i>Centaurea jacea</i>	10	13,75	13,0-15,0
<i>Chamaespartium sagittale</i>	10	2,95	2,2-3,0
<i>Lathyrus pratensis</i>	10	4,90	4,1-5,5
<i>Echium sp.</i>	10	9,20	8,8-10,0
<i>Eryngium bourgatii</i>	10	3,50	2,70-4,50
<i>Genista tinctoria</i>	10	3,00	2,60-3,70
<i>Knautia sp.</i>	10	7,35	5,0-9,9
<i>Melampyrum pratense</i>	10	11,15	9,7-12,2
<i>Oxytropis halleri</i>	10	9,75	8,4-11,4
<i>Oxytropis pyrenaica</i>	10	6,20	5,5-6,7
<i>Pedicularis pyrenaica</i>	10	10,80	9,4-11,6
<i>Prunella grandiflora</i>	10	15,25	11,5-15,9
<i>Rhinanthus mediterraneus</i>	10	12,70	11,3-13,5
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	10	11,15	10,0-12,6
<i>Sideritis.hyssopifolia.</i>	10	7,75	7,3-8,2
<i>Taraxacum sp.</i>	10	5,00	4,0-6,0
<i>Thymus sp.</i>	10	3,00	3,0-3,9
<i>Trifolium montanum</i>	10	3,00	2,9-3,7
<i>Trifolium pratense</i>	10	9,95	9,1-10,6
<i>Trifolium repens</i>	10	3,50	2,9-4,8
<i>Vicia onobrychioides</i>	10	8,70	8,4-9,5
<i>Vicia incana</i>	10	5,70	5,3-6,2