

THESE DE DOCTORAT  
présentée en vue de l'obtention du  
grade de Docteur en Sciences  
biologiques

Ecologie des bourdons  
montagnards  
(Hymenoptera,  
Apidae) : topographie,  
biotopes, climat

Stéphanie ISERBYT  
Université de Mons  
Faculté des Sciences  
Laboratoire de Zoologie

Sous la direction de  
Monsieur le Professeur  
Pierre RASMONT  
Université de Mons





THESE DE DOCTORAT  
présentée en vue de l'obtention du grade de  
Docteur en Sciences biologiques



Ecologie des bourdons  
montagnards  
(Hymenoptera, Apidae) :  
topographie, biotopes,  
climat

Stéphanie ISERBYT  
Université de Mons  
Faculté des Sciences  
Laboratoire de Zoologie

Sous la direction de  
Monsieur le Professeur  
Pierre RASMONT  
Université de Mons



Faculté  
des Sciences

Jury de thèse :

Prof. Marc Dufrêne (MRW - DGRNE)  
Dr. Igor Eeckhaut (Université de Mons)  
Prof. André Pornon (Université Paul Sabatier)  
Dr. Michael Terzo (Université de Mons)  
Prof. Ruddy Wattiez (Université de Mons)

Décembre 2009



**Iserbyt S. 2009.** *Ecologie des bourdons montagnards (Hymenoptera, Apidae) : topographie, biotopes, climat.* Thèse de doctorat, Université de Mons, 274 p.

**Résumé :** La vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales) est l'un des sites les plus riches au monde en espèces de bourdons (genre *Bombus*). Certaines espèces, rares ou en régression à l'échelle continentale sont particulièrement abondantes et bien représentées sur le territoire de cette commune. Le présent travail vise à identifier les facteurs écologiques qui déterminent la distribution et l'abondance exceptionnelle des espèces du genre *Bombus* à Eyne.

La compréhension de la structure de cette communauté s'est articulée autour de quatre directions principales : (1) caractériser la composition et la structure de la communauté, (2) évaluer l'importance du contexte paysager par rapport à deux autres sites (Nohèdes et Parc National des Pyrénées occidentales), (3) estimer l'effet de la déprise agricole sur la faune et (4) déterminer l'impact du climat sur la faune.

L'altitude, la diversité en ressources florales ainsi que l'hétérogénéité en habitats sont autant de paramètres qui peuvent permettre la survie et la coexistence d'un grand nombre d'espèces de bourdons. La structure de la communauté des bourdons d'Eyne a été mise en rapport avec les composantes descriptives de la végétation du biotope (formations végétales, classes "CORINE biotopes") et la composante fonctionnelle du biotope (composition en ressources florales) pour déterminer quelles caractéristiques paysagères peuvent expliquer l'importante richesse spécifique en bourdons rencontrée à Eyne. Les résultats soulignent l'importance de l'hétérogénéité des éléments fonctionnels étagés en fonction de l'altitude, pour expliquer en grande partie cette richesse spécifique. Toutefois, l'importance de cet élément paysager ne peut être généralisé à d'autres sites des Pyrénées (Nohèdes et Parc National des Pyrénées) avec des compositions spécifiques proches.

La photo-interprétation des missions aériennes de 1953 et 2000 a permis d'établir la dynamique de l'occupation des sols et de quantifier le phénomène de déprise agricole à Eyne. La corrélation spatiale entre les structures agro-pastorales et la présence des espèces de bourdons a montré que la richesse spécifique a bénéficié de la déprise agricole et que les pratiques agro-pastorales peuvent maintenir à court terme la richesse observée. Cependant si la dynamique négative de la déprise agricole perdure, l'enfrichement des surfaces peut altérer la richesse faunique en défavorisant les espèces de pelouses et de prés de fauche.

L'impact des variations climatiques annuelles sur la composition spécifique a également été déterminé. Les résultats soulignent le fait que les simples variations climatiques interannuelles structurent de façon significative la communauté. L'impact que peuvent avoir les successions des années sèches et chaudes sur la faune suggère que le réchauffement climatique risque d'altérer profondément la richesse faunique.

**Mots clés :** Ecologie du paysage, Bourdons, Climat, Déprise agricole, Biotopes.

## Remerciements

Il est toujours délicat de remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué à l'aboutissement de ce travail de recherche. Que ceux qui ne sont pas mentionnés ne m'en tiennent pas rigueur.

Je tiens à remercier tout d'abord mon directeur de thèse, Pierre Rasmont. Je ne serais pas arrivée jusque là sans son aide. Je le remercie pour ses conseils, sa disponibilité et son investissement.

Je tiens à remercier messieurs André Pornon (Université Paul Sabatier, Toulouse) et Marc Dufrière (MRW– DGRNE, Système d'information sur la biodiversité) d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je remercie également les autres membres du jury de l'Université de Mons, messieurs Igor Eeckhaut, Michael Terzo et Ruddy Wattiez, pour avoir pris le temps d'examiner ce document.

Je remercie les membres de ma commission d'encadrement de thèse, messieurs Yvan Barbier, Pierre Gillis et Jean-Claude Verhaeghe, pour s'être assurée du bon déroulement de celle-ci.

Je remercie tous les membres du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Mons. Je ne serais certainement pas arrivé sans le soutien de mes collègues (Audrey Coppée, Thibaut De Meulemeester, Jean-François Godeau, Thomas Lecocq, Patrick Lhomme, Dr. Denis Michez, Dorothee Roelants, Maryse Vanderplanck). Je tiens à remercier plus particulièrement Xavier Simon pour son aide et ses conseils qui m'ont été très utiles jusqu'aux dernières lignes de ce manuscrit.

Je remercie les nombreux étudiants (Khalid Belkheir, Lionel Blondiau, Matthias Bouzin, Patrick Coppens, Emilie Delattre, Eve-Anne Durieux, Létifa Ghoul, Matthias Gosselin, Céline Marchetti, Romain Moerman, Benoît Namur, Christophe Parys, Manuel Podrecca, Arnaud Séché, Mélinda Vandenberghe, Sonia Viart) qui ont aidé à compiler les données tout au long de ces années de thèse.

Cette recherche a été soutenue par le Fonds National de la Recherche Scientifique, la Commune d'Eyne (M. le Maire Alain Bousquet) la Réserve Naturelle d'Eyne (Michel Baracetti, Rosmarijn Staats), la Réserve Naturelle de Nohèdes (Robin Letscher, Alain Mangeot) et le Parc National des Pyrénées occidentales (Jean-Pierre Besson, Philippe Bricault, Pierre Lapenu, Eric Sourp, Jean-Guillaume Thiebault).

Personnellement, je n'aurais bien vécu cette aventure si je n'avais pu compter sur mon entourage. Ma reconnaissance s'adresse à Deborah Lanterbecq et Olivia Ponchau qui m'ont épaulée et ont eu le don de me booster dans les périodes difficiles. J'adresse des remerciements tous particuliers à ma famille. Je dédie ce travail à mon fils (Célian) et à mes parents (Claudine et Marc) qui m'ont soutenu jusqu'au bout.

# Table des matières

<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>1</b>
Biodiversité.....	1
Ecologie du paysage.....	2
Conservation de la biodiversité.....	3
Déprise agricole.....	5
Les Pyrénées.....	5
Problématique de la thèse.....	7
Les bourdons.....	7
Problématique de la thèse.....	9
Plan de thèse.....	13
<b>CHAPITRE I. The remarkable diversity of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus) in the Eyne Valley (France, Pyrénées-Orientales).....</b>	<b>15</b>
<b>CHAPITRE II. Faunistique des bourdons (Hymenoptera : Apoidea) de la vallée de Nohèdes (France, Pyrénées-Orientales) et des zones limitrophes.....</b>	<b>49</b>
<b>CHAPITRE III. La faune des bourdons (Hymenoptera : Apidae) du Parc National des Pyrénées occidentales et des zones adjacentes.....</b>	<b>63</b>
<b>CHAPITRE IV. Structure de la communauté des bourdons (Hymenoptera : Apidae) de la vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales).....</b>	<b>93</b>
<b>CHAPITRE V. Effets des approches fonctionnelle ou descriptive de la végétation du biotope sur des communautés de bourdons des Pyrénées.....</b>	<b>129</b>
<b>CHAPITRE VI. Etude prospective par photo-interprétation de l'impact de la déprise agricole sur la faune des bourdons (Hymenoptera : Apidae) d'une commune des Pyrénées-Orientales.....</b>	<b>163</b>
<b>CHAPITRE VII. Impact de la variation climatique sur la faune des bourdons (Hymenoptera : Apidae) de montagne.....</b>	<b>193</b>
<b>DISCUSSION GENERALE.....</b>	<b>226</b>
Communauté des bourdons d'Eyne.....	228
Caractéristiques écologiques du paysage.....	229
Influence des caractéristiques écologiques du paysage sur les communautés de Nohèdes et du Parc National des Pyrénées.....	234
Impact de la déprise agricole sur la communauté d'Eyne.....	236
Impact des variations climatiques sur la communauté d'Eyne.....	238
<b>PERSPECTIVES.....</b>	<b>240</b>
<b>REFERENCES.....</b>	<b>242</b>
<b>ERRATA.....</b>	<b>272</b>

---

# **Introduction**

---



# INTRODUCTION

## Biodiversité

La biodiversité est un concept complexe qui peut être perçu comme :

- une simple expression désignant la variabilité du monde vivant (Noss 1990) ;
- une entité mesurable. Précurseur de l'utilisation du terme biodiversité, le terme diversité a des fondements scientifiques et est régi par des règles dérivées de la théorie de l'information (Shannon & Weaver 1963). Ainsi, des indices mathématiques (Rasmont *et al.* 1990) ont émergé pour mesurer la richesse spécifique ;
- un instrument socio-politique vis-à-vis du grand public et considéré comme un synonyme de "*conservation de la nature*" (Bowman 1993).

Ce n'est que suite à la prise de conscience de l'extinction des espèces au cours des dernières décennies du XX<sup>ème</sup> siècle que le terme biodiversité a été défini, à la Convention de Rio de Janeiro de 1992, comme: "*La variabilité des organismes vivants de toutes origines y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces (diversité génétique) et entre les espèces (diversité spécifique) ainsi que celle de l'écosystème (diversité écosystémique).*".

Les espèces perçues comme des "*unités de la biodiversité*" permettent de qualifier et de quantifier la biodiversité (Claridge *et al.* 1997). La richesse en espèces qui peut être déterminée pour l'ensemble des taxons est l'unité de mesure la plus courante, à tel point qu'on a tendance à assimiler abusivement biodiversité et richesse spécifique (Lévêque & Mounoulou 2001). Cependant, la biodiversité présente d'autres intérêts que le simple nombre d'espèces (Huston 1994). La présence d'espèces, leur abondance et leur rôle dans le fonctionnement d'un écosystème sont autant d'aspects de la biodiversité qui ne peuvent être résumés par une seule valeur. Les assemblages locaux d'espèces et les préférences spécifiques pour un type de biotope doivent être pris en compte dans la notion de biodiversité (Noss *et al.* 1997, Jeanneret *et al.* 2003a). Constamment changeante, la biodiversité doit être considérée comme un processus dynamique. Elle ne se limite pas à l'échelle d'un biotope mais elle est reliée à la diversité des éléments du paysage.

Noss (1990) propose une définition hiérarchique de la biodiversité articulée autour de trois composantes fondamentales que sont la composition (éléments présents), la structure (organisation des éléments) et le fonctionnement (processus qui affecte la présence et l'organisation des éléments). Ce système hiérarchique implique des interactions entre les différentes composantes. La qualité ou la quantité d'une composante à un niveau a un effet direct sur la qualité ou la quantité d'une composante de niveau inférieur. Par exemple, un changement de la structure du paysage (composante structurelle) peut résulter d'un changement de l'occupation des sols (composante fonctionnelle), affecter la composition spécifique (composante liée à la composition) et altérer les processus écologiques (composante fonctionnelle) (Michel 2006).

## Ecologie du paysage

Pour un écologiste, le paysage est une configuration spatiale d'éléments à une échelle pertinente pour le processus écologique que l'on considère. Autrement dit, le paysage peut se définir comme *"un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème ; il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée en grande partie par les activités humaines. (Burel & Baudry 2000)"*.

L'écologie du paysage est une discipline récente qui met en relation les structures spatiales et les processus écologiques pour permettre de comprendre les causes et les conséquences de la transformation du paysage (Décamps 2004). Elle intègre des concepts théoriques de distribution des espèces tels que : la théorie des niches (Hutchinson 1957, Chase & Leibold 2003), la théorie biogéographique ou théorie des équilibres dynamiques (Mac Arthur & Wilson 1967), la théorie neutre de la biodiversité (Hubbell 2001), la théorie des métapopulations (Levins 1970, Gilpin & Hanski 1991, Hanski *et al.* 1994).

L'écologie du paysage repose sur trois considérations (Michel 2006) :

- la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des systèmes écologiques pour évaluer la biodiversité (Jeanneret *et al.* 2003b). Une mosaïque d'éléments de différentes natures peut caractériser un même écosystème, c'est le cas de la mosaïque de cultures au sein du paysage agricole ;
- la prise en compte de l'activité anthropique comme une partie intégrante des systèmes écologiques. L'homme affecte l'ensemble des paysages et des écosystèmes de façon directe par l'exploitation des ressources et l'utilisation accrue des surfaces (agriculture, urbanisation) ou de façon indirecte par notamment les changements climatiques qu'il sous-tend (Burel & Baudry 2000) ;

- la prise en compte de l'espace et du temps à proprement parler. L'histoire du paysage permet une meilleure compréhension des processus écologiques et des mécanismes évolutifs des paysages (Burel & Baudry 2000).

La diversité des éléments du paysage (composition) et la complexité de leurs relations spatiales sont les deux paramètres qui caractérisent un paysage (Burel & Baudry 2000). Ces éléments peuvent être étudiés à différentes échelles (locale, régionale, continentale) suivant l'objet de l'étude, desquelles dépendent les résultats (Farina 2006). Les changements d'utilisation de la terre et de l'occupation des sols sont des composantes majeures de ce que l'on appelle la transformation du paysage (Lévêque & Mounoulou 2001). Les paysages d'aujourd'hui ont évolué principalement selon deux processus : l'urbanisation et l'intensification agricole d'une part et la déprise agricole d'autre part (Farina 2006). Ces deux processus bien que très différents induisent tous deux la perte de biotopes et la fragmentation du paysage qui sont sans aucun doute les composantes majeures du changement paysager. La fragmentation d'un milieu est une forme de destruction qui se caractérise par une diminution de la surface d'un élément du paysage suite à un morcellement en de petites surfaces isolées ou simplement par la rupture d'une continuité (Burel & Baudry 2000). La fragmentation affecte la taille des populations en augmentant le risque d'extinction (Tilman *et al.* 1994). La perte de biotopes et la fragmentation du paysage sont parmi les principales menaces qui pèsent sur la biodiversité (par exemple : Saunders *et al.* 1991, Tschardtke *et al.* 2002, Vandewoestijne *et al.* 2005).

## Conservation de la biodiversité

Depuis l'émergence des principes de l'écologie du paysage, il y a eu un intérêt croissant pour les paysages agricoles. L'impact des pratiques agricoles sur la biodiversité a fait récemment l'objet d'une revue bibliographique traitant notamment de l'usage des espèces comme indicateurs de la biodiversité (Buchs 2003). L'impact des changements du paysage sur la biodiversité et les processus écologiques qui en découlent ont suscité un grand intérêt pour de nombreux taxons (par exemple : Tschardtke *et al.* 2002, Benton *et al.* 2003, Collinge *et al.* 2003 et Vandewoestijne *et al.* 2005 pour les papillons ; Kleijn & Sutherland 2003, Schweiger *et al.* 2005 et Kleijn & Langevelde 2006 pour les arthropodes en général; Meyer *et al.* 2008 pour les syrphes ; Donald *et al.* 2001, 2002 pour les oiseaux ; Michel 2006 pour les rongeurs).

Si l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage est essentielle pour maintenir la diversité spécifique (Tews *et al.* 2004), la perte d'hétérogénéité contribue à la perte de biotopes propices à beaucoup d'espèces (Benton *et al.* 2003). Les perturbations liées à l'évolution de l'agriculture sont considérées comme des menaces à l'encontre de la biodiversité (Solbrig 1991, Krebs *et al.* 1999, Hendrickx *et al.* 2007). Les changements de la production céréalière, par exemple, sont considérés comme l'une des causes du déclin de nombreuses espèces d'oiseaux (Donald *et al.* 2001). De même, la diminution de la surface des prairies et l'intensification de leur utilisation pour le pâturage ont aussi entraîné une diminution des populations d'oiseaux (Donald *et al.* 2002). Comme pour les oiseaux, le déclin de la diversité en papillons (par exemple : Tscharrntke *et al.* 2002, Collinge *et al.* 2003, Vandewoestijne *et al.* 2005) et en abeilles (Biesmeijer *et al.* 2006, Kleijn *et al.* 2007, Murray *et al.* 2009) en Europe est également attribuable aux changements des pratiques agricoles. La perte de biotopes propices à de nombreuses espèces résulte du remembrement, de l'augmentation des surfaces parcellaires et de la diminution des prairies permanentes.

La biodiversité menacée est en voie de régression rapide (Lévêque & Mounoulou 2001). L'urbanisation, l'intensification des systèmes de production et l'abandon des pratiques agropastorales traditionnelles ont bouleversé et altéré les équilibres écologiques existants (Burel & Baudry 2000, Farina 2006). En modifiant directement ou indirectement les écosystèmes, les activités humaines ont un impact notable sur la biodiversité (Lévêque & Mounoulou 2001). Cependant, les mécanismes par lesquels les activités humaines provoquent la disparition des espèces sont très diversifiés (Lévêque & Mounoulou 2001). Les scénarios du changement climatique (*Global Warming*) et d'affectation des terres (*Global Change*) prédisent, d'ici 2100, de profonds changements de la biodiversité dans certaines régions (Myers *et al.* 2000, Sala *et al.* 2000). C'est dans ce contexte qu'est apparue la biologie de la conservation dont l'un des buts est de développer les bases scientifiques de la préservation de la biodiversité (Soulé 1985). Cette discipline s'appuie sur la biogéographie, l'écologie, l'écologie du paysage, la biologie et la génétique des populations. Elle a comme enjeu d'identifier les espèces menacées d'extinction, d'estimer les menaces s'exerçant sur ces espèces et d'établir des stratégies de conservation pour assurer leur survie à long terme.

Si les changements liés à l'intensification de l'agriculture conduisent à une perte de diversité dans les paysages, la transformation des écosystèmes liée à une diminution des activités humaines peut conduire au même phénomène. Cependant, contrairement à l'intensification agricole, l'impact de la déprise agricole sur la biodiversité est souvent mentionné (Farina 2006) mais assez peu étudié.

## Déprise agricole

Les zones de productions agricoles se sont transformées profondément après la Deuxième Guerre Mondiale suite à l'arrivée des machines, à l'utilisation d'engrais et au développement de l'irrigation et du drainage (Mignon 1992). La mécanisation de l'agriculture devait permettre une amélioration de niveau de vie des campagnes mais elle n'a bénéficié réellement qu'aux régions déjà les plus avantagées, les plaines (Pitié 1979). Les zones de hautes montagnes n'en profitèrent guère. Suite probablement à l'industrialisation et à la mécanisation de l'agriculture, on assista à un déplacement durable des habitants vers les villes (Pitié 1979). Sans en être directement la cause, la déprise agricole est liée à cet exode rural.

La déprise agricole peut se définir comme une diminution de la pression agricole sur un territoire donné. Les changements qu'elle induit font référence à un état antérieur de l'espace. Elle est caractérisée par une régression par rapport à une occupation jadis plus importante de l'espace agricole. Elle peut présenter de multiples états mais dans nos régions, elle conduit inexorablement à l'enfrichement des surfaces suite à l'abandon total des activités agro-pastorales ou à une fragmentation de la surface suite à l'abandon partiel de celles-ci (Burel & Baudry 2000).

La déprise agricole provoque un bouleversement écologique et une modification du paysage dans de nombreuses régions françaises et plus particulièrement dans les massifs montagneux. Dans la montagne, l'agriculture s'est concentrée sur les meilleures terres, au fond des vallées irriguées ; les pentes étant pour l'essentiel utilisées pour le pastoralisme quand elle ne furent pas simplement abandonnées (Burel & Baudry 2000). D'après une mission sénatoriale française publiée en octobre 2002, l'agriculture française régresse dans la plupart des massifs montagneux confrontée à d'importants surcoûts liés au climat et à l'isolement. La chaîne des Pyrénées n'échappe pas à ce phénomène.

## Les Pyrénées

Les Pyrénées constituent un espace montagnard qui forme une barrière géographique séparant la péninsule ibérique du reste de l'Europe continentale. La chaîne orientée est-ouest s'étend en longueur sur plus de 430 km depuis la Mer Méditerranéenne jusqu'au Golfe de Gascogne. En largeur, la chaîne s'étend au maximum sur 150 km. Les Pyrénées culminent à 3404 m d'altitude au Pic d'Aneto (Espagne, Province de Huesca).

L'espace pyrénéen est défini et délimité administrativement par la loi Montagne (1985) comme suit : "*Le massif pyrénéen est délimité par les zones montagnardes et les zones qui sont immédiatement contiguës et qui forment avec elle une entité géographique, économique et sociale (Article 5L n°85-30)*".

Les Pyrénées françaises couvrent une superficie de 19.000 km<sup>2</sup> et traversent d'est en ouest six départements: l'Aude, les Pyrénées-Orientales, l'Ariège, la Haute-Garonne, les Hautes-Pyrénées et les Pyrénées-Atlantiques. Les hauts sommets (plus de 3000 m) se situent principalement dans le département des Hautes-Pyrénées. Les vallées des Pyrénées sont en général étroites, orientées nord-sud et particulièrement encaissées (plus de 2000 m de dénivelé) à proximité de la frontière franco-espagnole.

Les Pyrénées présentent une forte originalité par leur situation géographique et leur climat. Une opposition nette existe entre la partie est, sous influence méditerranéenne (climat de type IV selon Walter & Lieth 1960) et la partie ouest des Pyrénées, sous influence océanique (climat de type V selon Walter & Lieth 1960). Localement, des conditions climatiques particulières, comme à Eyne, s'observent au cœur de la Cerdagne (Pepin & Kidd 2006). Celle-ci présente sur son territoire une végétation sub-méditerranéenne sur les coteaux exposés au sud (Mosse 2005).

Le cloisonnement des vallées, la rigueur des conditions climatiques (aridité, humidité, nivrosité), les effets de versants et d'expositions associés à la géologie et à la géomorphologie sont autant de facteurs de biodiversité qui conditionnent le patrimoine floristique et faunistique des Pyrénées. La faune et la flore font l'objet d'une protection dans la partie centrale des Pyrénées par le Parc National des Pyrénées occidentales. A cela s'ajoute, le Parc Naturel Régional des Pyrénées catalanes (Décret n°2004-57) composé de nombreuses réserves (9) dans le département des Pyrénées-Orientales (dont les réserves naturelles de Nohèdes et d'Eyne ; Mosse 2005). Les zones de montagnes des Pyrénées sont peu propices à une grande urbanisation (Milz 2004, Killmayer 2008). En montagne, les activités agro-pastorale et sylvicole continuent de structurer le paysage et l'économie.

La montagne est une zone principalement utilisée pour sa ressource en herbe. A l'heure actuelle, le pastoralisme se confine pourtant dans les zones difficiles d'accès où les grandes cultures n'ont pas leur place (Killmayer 2008). L'enfrichement des zones de montagne suite au recul du pastoralisme (AGRESTE 2005) n'est pas dû à la seule diminution du pastoralisme mais, de façon très générale, à la déprise agricole. Actuellement, le pastoralisme est l'un des derniers modes d'exploitation agricole des montagnes françaises y compris les Pyrénées (Milz 2004).

Le pastoralisme dans les Pyrénées n'est pas uniforme, il y a une disparité est-ouest dans la répartition des exploitations agricoles (Killmayer 2008):

- à l'ouest, comme dans les Pyrénées-Atlantiques, le pastoralisme atlantique se caractérise par un grand nombre d'exploitations orientées vers la production laitière. Plus de la moitié des exploitations pastorales se situent sur le département des Pyrénées-Atlantiques (CAPA 2009) ;
- au centre, comme dans les Hautes-Pyrénées, le pastoralisme continental se caractérise par un nombre d'exploitations moins important et orientées vers la production viandeuse ;
- à l'est, comme dans les Pyrénées-Orientales, le pastoralisme méditerranéen se caractérise par un faible nombre d'exploitations pastorales.

La surface agro-pastorale utilisée en montagne est très faible (2750 km<sup>2</sup> ; CAPA 2003). Dans les territoires accidentés du massif, l'exploitation forestière prend économiquement le pas sur le pastoralisme (Bazin 1999).

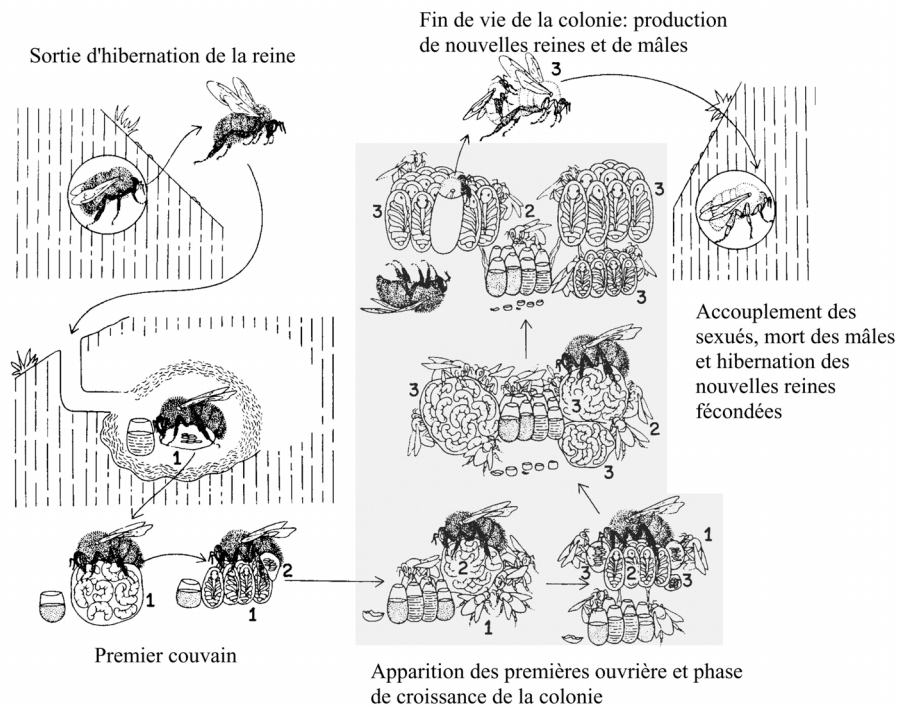
## Problématique de la thèse

### Les bourdons

Les bourdons (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latreille 1802) sont des insectes sociaux de la super famille des Apoïdes qui ressemblent, par leur mode de vie, à l'abeille domestique, *Apis mellifera* L. Les colonies de bourdons se distinguent de celles de l'abeille domestique par le nombre d'individus produit et par le cycle de vie. Alors que l'abeille domestique forme des colonies avec plusieurs dizaines de milliers d'individus, l'ordre de grandeur chez les bourdons n'est que d'une centaine d'individus (Alford 1975). Chez l'abeille domestique, les colonies sont pluriannuelles. A la fin de l'été, il y a une scission de la colonie originelle en deux petites colonies (essaimage). Chez les bourdons, les colonies sont annuelles (Fig. 1), avec une phase de vie solitaire qui n'existe pas chez l'abeille domestique.

Les mâles et les ouvrières meurent à la fin de l'été. Seules les jeunes reines fécondées passent l'hiver dans une chambre d'hibernation (*hibernaculum*). Elles émergent au printemps et cherchent un site favorable à la fondation d'une colonie. Après avoir choisi l'emplacement adéquat, la reine pond ses premiers oeufs qui donnent les premières ouvrières, une vingtaine de jours plus tard. Au cours de cette phase solitaire, la reine s'occupe seule du couvain. Après l'émergence des premières ouvrières, la reine se consacre entièrement à la ponte et la construction

de cellules pour le couvain. Les autres tâches sont laissées aux ouvrières. Il existe un partage des tâches entre ouvrières. Les plus grandes (*butineuses*) s'occupent de la récolte de nourriture et de la thermorégulation du nid tandis que les plus petites (*intranidales*) travaillent dans le nid. Le nombre d'ouvrières et la taille du nid augmentent. Dans le courant de l'été, à des époques différentes selon la phénologie des espèces, un changement se produit, les colonies produisent des sexués. Cette étape est la dernière phase de la vie de la colonie. Les sexués quittent le nid et s'accouplent. Seules les jeunes reines fécondées hibernent, tous les autres individus meurent avant la fin de l'été.



**Figure 1. Cycle de vie d'une colonie de bourdons (d'après Heinrich 1979).** La zone grise représente la phase sociale du cycle, la phase du développement de la colonie.

La vie d'une colonie de bourdons se caractérise par une dynamique sociale au cours de laquelle à un individu isolé succède un groupe "social". Vivre en société a un coût énergétique élevé (Heinrich 1979). Les bourdons dépendent de deux sources de nourriture : le pollen et le nectar. Le pollen est principalement une source de protéines pour la croissance des larves, alors que le nectar est une source d'énergie (Heinrich 1979). Les bourdons doivent approvisionner suffisamment la colonie pour s'assurer qu'elle aie en tout temps assez de nourriture. La disponibilité en nourriture est vraisemblablement un élément important qui limite la taille des populations des bourdons en milieu naturel. Cependant, la croissance des nids peut être affectée par des facteurs différents selon les phases du cycle. Les phases cruciales du cycle sont : l'hibernation des femelles, la fondation, le développement de la colonie, la production des sexués, la parade nuptiale et l'accouplement des sexués (Alford 1975, Heinrich 1979). La grande variabilité du succès reproductif des colonies de bourdons,



c'est-à-dire la capacité des colonies à produire des sexués, en milieu naturel est encore très mal expliquée (par exemple : Alford 1975, Pelletier 2003). A l'exception de l'effet de la disponibilité des ressources, on en connaît relativement peu de choses (Pelletier 2003). L'impact du climat sur les insectes est connu depuis longtemps (température létale ; Uvarov 1931). La température et l'humidité, en particulier, sont connues pour affecter directement la mortalité, le taux de ponte et le temps de développement des larves (Chapman 1999). En milieu naturel, le succès reproductif des colonies lié aux aléas climatiques et à la disponibilité des ressources structure les communautés de bourdons.

## Problématique de la thèse

Les apoïdes dont les bourdons, sont très utilisés comme modèles pour les études sur la biodiversité car ils sont les principaux pollinisateurs de nos cultures (Buchmann & Nabhan 1996). En tant que principaux agents de la pollinisation, les apoïdes constituent un élément clé dans la majorité des écosystèmes terrestres. Indispensables à la survie de nos espaces naturels, ils régressent pourtant. La littérature qui concerne leur déclin et les causes de celui-ci ne manque pas (par exemple : Ghazoul 2005, Rasmont *et al.* 2005, Biesmeijer *et al.* 2006, Hendrickx *et al.* 2007, Murray *et al.* 2009, Patiny *et al.* 2009). Les causes, encore mal comprises, sont certainement multiples et résultent des activités humaines (par exemple : Frankham *et al.* 2002, Buchmann & Ascher 2005, Biesmeijer *et al.* 2006, Klein *et al.* 2007, Müller *et al.* 2006, Ahrné 2008, Kremen *et al.* 2007).

Pour réaliser leur cycle de vie, la plupart des espèces utilisent des sites de nidification, de butinage, de reproduction et d'hibernation dispersés à l'échelle du paysage (Westrich 1996, Calabuig 2000, Kremen *et al.* 2002, Potts *et al.* 2003, Westphal *et al.* 2003). L'organisation spatio-temporelle de ces sites suggère que l'effet local des pratiques agricoles peut être négligeable en comparaison aux effets à l'échelle du paysage (Weibull *et al.* 2003, Kremen *et al.* 2002). Cependant, l'homogénéisation du paysage agricole cultivé induit une fragmentation des biotopes sauvages propices aux espèces. Elle entrave la dispersion des individus (Saunders *et al.* 1991) et altère la taille des populations (Pimm *et al.* 2001, Tilman *et al.* 2001, Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999, Kremen *et al.* 2002). Ces populations fragmentées sont par conséquent plus sensibles aux phénomènes d'extinctions (Brook *et al.* 2008).

Les menaces sur les populations sont associées, d'une part, aux facteurs déterministes liés à l'activité humaine (altération des ressources, destruction et fragmentation des biotopes, changement climatique, pollution) et, d'autre part, aux facteurs stochastiques liés à la taille réduite de la population (Frankham *et al.* 2002). Les perturbations catastrophiques telles que les aléas climatiques (Ranta &

Vepsäläinen 1981, Thomas *et al.* 2004a, Dormann *et al.* 2008) ou l'altération drastique de la disponibilité des ressources (Bowers 1985) en sont les deux exemples types.

Kremen *et al.* (2007) ont proposé un modèle qui décrit les interactions entre les abeilles et l'écosystème (Fig. 2). Dans cet organigramme, une multitude de facteurs interviennent, dont la disponibilité spatio-temporelle des ressources biotiques et trophiques et le changement d'utilisation du territoire. Ces deux facteurs constituent le canevas du présent travail.

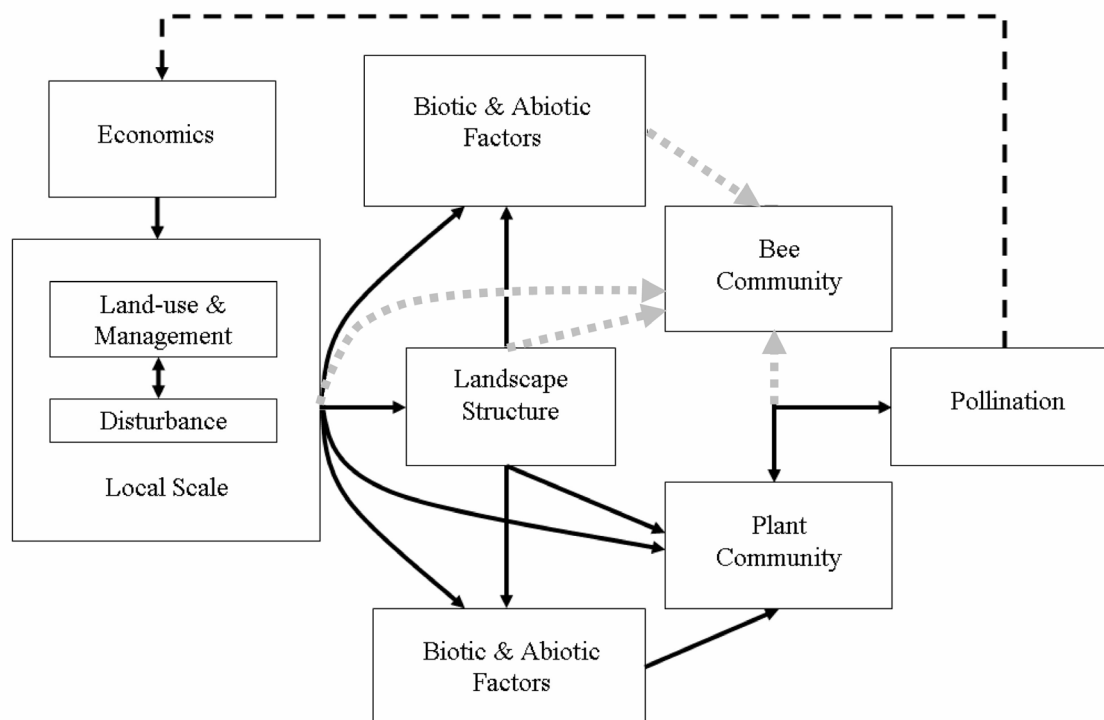


Figure 2. Impact du changement d'utilisation du territoire sur la diversité des abeilles (d'après Kremen *et al.* 2007). En pointillés gris, les interactions étudiées dans le présent travail.

Depuis une vingtaine d'année, le déclin de nombreuses espèces de bourdons en Europe est à ce point préoccupant (par exemple : Rasmont & Mersch 1988, Osborne & Corbet 1994, Carvell 2002, Goulson *et al.* 2005, Rasmont *et al.* 2005; Williams 2005, Benton 2006, Biesmeijer *et al.* 2006, Williams *et al.* 2007, Goulson *et al.* 2008, Williams *et al.* 2009, Williams & Osborne 2009), qu'il est urgent de comprendre quels sont les éléments qui structurent une communauté riche en espèces pour déterminer ceux qui pourraient enrayer le déclin. Dans les écosystèmes montagnards (Rasmont 1988), les bourdons sont l'un des groupes de pollinisateurs les plus nombreux en comparaison aux autres apoïdes. Leur thermorégulation endotherme leur permet de rester actifs à de basses températures (Heinrich, 1979). Par leur importance dans le fonctionnement des écosystèmes montagnards, les bourdons constituent un modèle biologique de choix.

La commune montagnarde d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales) abrite 32 espèces de bourdons sur les 46 que compte la France continentale (Rasmont *et al.* 2000). Au vu de l'importante richesse spécifique sur une si faible superficie (20,18 km<sup>2</sup>), il est intéressant de se demander ce qui structure une telle communauté. La richesse spécifique des bourdons d'Eyne, inchangée depuis un demi-siècle (Kruseman 1958, Delmas 1976, Rasmont *et al.* 2000), semble indiquer que les causes de cette diversité sont structurelles et permanentes. Pourtant, les fortes contraintes environnementales dans les écosystèmes montagnards ne devraient pas permettre une telle stabilité de la faune.

Le présent travail porte principalement sur la faune des bourdons d'Eyne. Il intègre les trois composantes fondamentales de la biodiversité (composition, structure, fonctionnement) et propose de répondre aux questions suivantes :

- Quelle est la composition de la communauté des bourdons d'Eyne?

Avant toute étude écologique à proprement parler, il est indispensable de connaître la composition de la communauté que l'on étudie. La faune des bourdons de la vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales) a été étudiée de façon détaillée durant plusieurs années pour établir la liste des espèces présentes, estimer la richesse du site, déterminer les préférences d'altitude, de biotopes et les choix floraux des différentes espèces.

- Quelles caractéristiques écologiques du paysage structurent la communauté des bourdons ?

La perception que le scientifique a du paysage ne correspond pas forcément à ce que le taxon étudié perçoit. Pour déterminer à quelles caractéristiques écologiques du paysage les bourdons sont sensibles, les relations qui existent entre les bourdons et l'aspect fonctionnelle (ressources florales) ou les aspects plus structurels et descriptifs du biotope (formations végétales, classification "CORINE biotopes") ont été étudiés. Les structures clefs du paysage ont des implications profondes en conservation de la nature et dans la gestion de la biodiversité. Dès lors que plusieurs espèces coexistent dans un même espace, des interactions négatives telle que la compétition peuvent intervenir (Blondel 1995, Rosenzweig 2004). Cependant, à l'échelle d'une communauté, une ségrégation dans l'espace ou des préférences écologiques différentes peuvent permettre de diminuer la concurrence spécifique et d'expliquer la richesse en espèces (Olesen & Jordano 2002, Kneitel & Chase 2004, Westphal *et al.* 2006). Qu'en est-il à Eyne ?

Les approches multi-échelles sont devenues de plus en plus communes dans les recherches en écologie du paysage (Bergman *et al.* 2004). Il est intéressant de se demander si les caractéristiques paysagères importantes à Eyne sont généralisables à d'autres sites pyrénéens qui présentent un pool faunistique relativement semblable (Nohèdes, Parc National des Pyrénées)? Comme pour le site d'Eyne, il a été indispensable au préalable de cette analyse de déterminer la composition de la communauté de ces deux sites.

- La déprise agricole caractéristique, entre autres des paysages pyrénéens, a-t-elle ou aura-t-elle un impact sur la communauté ?

La conversion d'une agriculture intensive vers une agriculture extensive suite à la déprise agricole pourrait être, à Eyne, l'une des explications de la remarquable richesse spécifique. L'abondance de terrains ouverts propices à de nombreuses espèces de bourdons (Rasmont 1988, Benton 2006) peut permettre à celles-ci de trouver une disponibilité des ressources indispensables à leur présence (sites de nidification, de butinage, de reproduction ou d'hibernation ; Bowers 1985, Osborne & Corbet 1994, Kevan 1999, Carvell 2002, Williams 2005). Cependant, comme évoqué précédemment, les changements de l'utilisation de la terre et de l'occupation des sols constituent une menace pour la biodiversité. Il est donc utile de se demander si l'exceptionnelle richesse spécifique rencontrée à Eyne peut perdurer à plus ou moins long terme.

- L'instabilité climatique qui règne dans la zone d'étude est-elle un élément pouvant expliquer l'exceptionnelle richesse ?

L'importance des paramètres climatiques sur les insectes est connue depuis longtemps (Uvarov 1931). La température et l'humidité affectent directement la mortalité et indirectement la disponibilité en nourriture et le taux de parasitisme. Pour les insectes sociaux, l'impact des conditions climatiques sur la colonie doit être plutôt faible suite à l'homéostasie de celle-ci (Heinrich 1979, Pelletier 2003). Qu'en est-il ?

Les aléas climatiques fréquents dans les Pyrénées pourraient jouer un rôle important dans la structure de la communauté. Le risque accru d'extinction mis en évidence par Thomas *et al.* (2004b) suite au réchauffement climatique est-il à craindre à plus ou moins long terme pour la faune d'Eyne ?

## Plan de thèse

La thèse est construite sur base d'articles scientifiques et s'articule autour de sept chapitres :

- Chapitre I.** La composition de la communauté des bourdons d'Eyne. Les résultats sont présentés dans l'article : "**The remarkable diversity of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*) in the Eyne Valley (France, Pyrénées-Orientales)**" (article publié aux *Annales de la Société entomologique de France*).
- Chapitre II.** La composition de la communauté des bourdons de Nohèdes. Les résultats sont présentés dans l'article : "**Faunistique des bourdons (Hymenoptera : Apoidea) de la vallée de Nohèdes (France, Pyrénées-Orientales) et des zones limitrophes)**" (article publié aux *Notes fauniques de Gembloux*).
- Chapitre III.** La composition de la communauté des bourdons du Parc National des Pyrénées occidentales. Les résultats sont présentés dans l'article : "**La faune des bourdons (Hymenoptera : Apidae) du Parc National des Pyrénées occidentales et des zones adjacentes**" (article publié aux *Annales de la Société entomologique de France*).
- Chapitre IV.** Les caractéristiques écologiques du paysage qui déterminent l'abondance et la distribution des espèces de bourdons. Les résultats sont présentés dans l'article : "**Structure de la communauté des bourdons (Hymenoptera: Apidae) de la vallée d'Eyne (France, Pyrénées-Orientales)**" (article en préparation).
- Chapitre V.** Comparaison des caractéristiques paysagères d'Eyne avec les autres sites pyrénéens. Les résultats sont présentés dans l'article : "**Effets des approches fonctionnelle ou descriptive de la végétation du biotope sur des communautés de bourdons des Pyrénées**" (article en préparation).
- Chapitre VI.** Estimation des effets de la déprise agricole sur la faune des bourdons d'Eyne. Les résultats sont présentés dans l'article : "**Etude prospective par photo-interprétation de l'impact de la déprise agricole sur la faune des bourdons (Hymenoptera : Apidae) d'une commune des Pyrénées-Orientales**" (article en préparation).
- Chapitre VII.** Impact des variations climatiques sur la richesse spécifique des bourdons d'Eyne. Les résultats sont présentés dans l'article : "**Impact de la variation climatique annuelle sur la faune des bourdons (Hymenoptera : Apidae) de montagne**" (article en préparation).

La thèse est complétée par une synthèse, une discussion générale qui met en lumière les principaux résultats obtenus.