

Approche intégrative dans la systématique de taxons complexes : bourdons et abeilles fossiles

Thibaut DE MEULEMEESTER

Promoteur:
Professeur Pierre Rasmont

Thèse soumise pour l'obtention du
grade de Docteur en Sciences

Jury spécifique de thèse:
Prof. Pierre Gillis (UMONS, *président*)
Prof. Igor Eeckhaut (UMONS, *secrétaire*)
Prof. A. Murat Aytekin (Hacettepe University, Turquie)
Dr. Denis Michez (UMONS)
Prof. Jacques-Marie Pasteels (ULB)

Mons – Décembre 2011

A Lucie

*Au Dr. Andrea Cardini, au
Dr. Kevin de Queiroz, et au
Prof. Brigit Schlick-Steiner.
Pour le fil conducteur tissé
lors de cette thèse.*

Table des matières

Résumé général	vii
Remerciements	xi
Publications	xiii
1. Cadre général	1
2. Limites méthodologiques en systématique	4
2.1. <i>Délimitation de taxons cryptiques</i>	4
2.2. <i>Integrative taxonomy</i>	11
2.3. <i>Attribution de spécimens de collections et de fossiles</i>	13
3. Bourdons	17
3.1. <i>Ecologie</i>	17
3.2. <i>Systématique des bourdons</i>	19
4. Fossiles d'abeilles	29
5. Développement des méthodes en <i>integrative taxonomy</i>	31
5.1. <i>Phéromones sexuelles</i>	31
5.2. <i>Morphométrie géométrique</i>	34
6. Objectifs de la thèse	39
7. Etudes des phéromones sexuelles chez les bourdons	40
8. Détection de taxons cryptiques inconnus par morphométrie géométrique	44
9. Apports à la systématique des <i>Bombus s. str.</i>	49
10. Apports à la systématique des fossiles d'abeilles	54
11. Conclusions	58
12. Perspectives	61
12.1. <i>Étude du matériel typique</i>	61
12.2. <i>Développement d'un outil d'identification assisté par ordinateur</i>	63
12.3. <i>Évolution de la forme d'aile des abeilles</i>	64
12.4. <i>Interactions génotype/phénotype</i>	65
Références	66
Document I	
Document II	
Document III	
Document IV	
Document V	
Document VI	
Annexes	
Annexe I	
Annexe II	

Résumé général

De Meulemeester, T. (2011) Approche intégrative dans la systématique de taxons complexes: les bourdons et les abeilles fossiles. *UMONS*. XXXpp.

La distinction des espèces sur base de leur morphologie est parfois très problématique. En effet, des espèces biologiquement bien distinctes peuvent être morphologiquement identiques. Lorsque des espèces sont, ou ont été, classées au sein d'un seul taxon nominal parce qu'elles sont morphologiquement indistinguables, elles sont considérées comme espèces cryptiques.

Des méthodes alternatives à la morphologie (telles que les analyses chimiques, bioacoustiques, biomoléculaires, etc...) se sont révélées utiles et efficaces pour délimiter les espèces cryptiques. Cependant, appliquées indépendamment, ces méthodes peuvent toutes présenter certaines limites. Afin de délimiter une espèce en tant qu'entité biologique concrète, de récentes études ont montré la pertinence d'appliquer une approche globale, basée sur la confrontation d'arguments issus de plusieurs disciplines: l'*integrative taxonomy*. Tout en revendiquant la confrontation de multiples arguments, l'*integrative taxonomy* met également en avant la nécessité d'inclure la morphologie comme source incontournable de caractère. Dans les cas de taxons cryptiques, de nouvelles méthodes d'analyses comme la morphométrie géométrique permet de palier au faible pouvoir discriminant de la morphologie.

Au cours de cette thèse, l'approche d'*integrative taxonomy* a été appliquée dans la clarification de la systématique des bourdons du sous-genre *Bombus s. str.*. Ce sous-genre présente une systématique très confuse et inclus de nombreuses espèces cryptiques. Les caractères étudiés sur les mâles du sous-genre sont la morphologie externe, la forme des ailes par géométrie morphométrique, et les sécrétions labiales céphaliques. Ces caractères sont ensuite confrontés à une phylogénie moléculaire récemment établie.

De nouveaux outils méthodologiques ont été développés afin de permettre l'application de cette approche. Premièrement, un protocole simplifié pour l'analyse des sécrétions céphaliques a été mis au point. Ce protocole facilite un échantillonnage plus large tant en nombre de spécimens qu'en origine géographique.

Deuxièmement, une procédure de discrimination de taxons cryptiques par morphométrie géométrique a été proposée. Cette procédure permet d'appliquer l'analyse des formes dans une approche exploratoire. De plus, elle permet l'analyse de spécimens pour lesquels aucune source d'information alternative à la morphologie n'est disponible. Grâce à cette procédure, les spécimens de collections entomologiques ainsi que les fossiles d'abeilles peuvent être étudiés.

L'application de l'approche d'*integrative taxonomy* dans la systématique des *Bombus s. str.* a rendu possible l'évaluation des caractères diagnostiques chez les bourdons. Sur base de nos résultats, il apparaît important de ne pas définir les espèces sur base d'un seul argument. En effet, aucun caractère diagnostique absolu n'a encore été observé. Utilisés seuls, chacun des caractères diagnostiques jusqu'à présent utilisés peuvent être inappropriés pour la délimitation de certaines espèces.

À partir de la confrontation des arguments morphométriques et chimiques, une hypothèse de différents scénarios évolutifs lors des processus de spéciations des bourdons est proposée. En effet, certaines espèces cryptiques sympatriques montrent une forte divergence de la composition de leurs sécrétions céphaliques, associée à une faible différenciation de leur morphologie. Pour ces espèces, le modèle d'évolution des sécrétions céphaliques par saut évolutif est proposé. À l'inverse, d'autres espèces sont clairement distinguables par leur morphologie mais partagent une composition identique de leurs sécrétions céphaliques. Pour ces espèces, le modèle d'évolution graduelle des sécrétions céphalique est proposé.

Enfin, l'analyse morphométrie géométrique des ailes a permis une classification taxonomique objective et fiable de trois fossiles d'abeilles. Les fossiles sont un

exemple emblématique des limites de l'*integrative taxonomy*. Dans l'étude de ces spécimens, la morphologie externe est souvent la seule source d'information disponible. Les études effectuées lors de cette thèse montrent le potentiel de la morphométrie géométrique en paléontologie des abeilles.

Mots clés: *Integrative taxonomy*; Espèces cryptiques; *Bombus*; Fossiles; Phéromones sexuelles; Geometric morphometrics, Caractères diagnostiques, Spéciation.

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier l'initiateur de ce projet de doctorat, le Professeur Pierre Rasmont. Je le remercie de m'avoir accueilli au Laboratoire de Zoologie depuis ces 5 dernières années et de m'avoir communiqué sa passion pour la zoologie à travers les nombreux voyages que nous avons effectués ensemble. Je lui suis reconnaissant de m'avoir laissé l'indépendance nécessaire à mon épanouissement.

Je tiens également à remercier le Dr. Denis Michez pour m'avoir guidé et soutenu tout au long de mes recherches. Je le remercie pour ses conseils judicieux et pour sa faculté à me pousser au bout de mes réflexions scientifiques et politiques. Enfin, je lui témoigne ma gratitude pour avoir participé à cette magnifique aventure que fût notre voyage en Sibérie. J'espère que ces quatre années ne sont que le début d'une longue collaboration.

Merci aussi au Professeur Ahmet Murat Aytekin (Ankara, Turquie) pour m'avoir apporté toute sa connaissance de la morphométrie géométrique ainsi que pour sa supervision attentive de mes recherches. De nos rencontres et longues discussions est née une vraie amitié.

Je remercie les Professeurs Igor Eeckhaut et Jacques-Marie Pasteels (Bruxelles, Belgique) d'avoir accepté de participer à mon jury de thèse. Ils ont tous les deux suivi mes travaux depuis le début et m'ont apporté une grande aide dans leur réalisation. Je remercie également le Professeur Pierre Gillis d'avoir si chaleureusement accepté cette invitation, d'avoir pris de son temps pour se replonger dans le monde des abeilles, ainsi que pour le soutien qu'il m'a toujours accordé.

Merci à mes plus proches collaborateurs pour la confiance qu'ils m'ont faite. Ces collaborations m'ont nourri et enrichi scientifiquement. Leurs travaux restent pour moi une source d'inspiration. Merci à John Ascher (New-York, USA), Michael Boulvin (Mons, Belgique), Sydney Cameron (Illinois, USA), Julien Claude (Montpellier, France), Bryan Danforth (Ithaca, USA), Michael Engel (Kansas, USA), Pascal Gerboux (Mons, Belgique), et Irena Valterova (Prague, République Tchèque), Un merci particulier est adressé à Paul Williams (Londres, Royaume-Uni) pour ses commentaires précieux et son aide constante lors de ces derniers mois.

De même, je remercie tous les membres et collaborateurs du laboratoire de zoologie de l'Université de Mons. La science est avant tout collaborative et nos discussions ont été d'une grande valeur dans mes réflexions. Merci à Yvan Barbier, Audrey Coppée, Laurent Crépin, Dimitri Evrard, Matthias Gosselin, Stéphanie Iserbyt, Xavier Simon, Michael Terzo, Maryse Vanderplanck, et évidemment à Thomas Lecocq et Patrick Lhomme. Merci aussi aux étudiants et mémorants et en particulier à Pili, Myriam, Létifa, et Matthias qui m'ont fait confiance pour leur mémoire et avec qui j'ai pu explorer d'autres voies de la *morphometrics*.

Durant ces années de thèse, j'ai rencontré de nombreux collègues entomologistes. Je tiens à remercier particulièrement le Prof. Johan Rudolph Justus van Asperen de Boer (Amsterdam, Pays-Bas), le Dr. Willem Hogenes (Amsterdam, Pays-Bas), le Prof. Arkady S. Lelej (Vladivostok, Russie), et le Dr. David Notton (Londres, Royaume-Uni) de m'avoir accueilli chez eux ou dans leur établissement et de m'avoir si gentiment donné accès à leurs collections entomologiques. Merci beaucoup à Pinar Barkan, Fatih Dikmen et Ceren Sagdic (Ankara, Turquie), au Prof. Andreas Bertsch (Berlin, Allemagne), au Dr. Alexander M. Byvaltsev (Novossibirsk, Russie), au Dr. Aislinn Deenihan (Limerick, Irlande), à Andrej Gogala et Peter Kozmus (Ljubljana, Slovénie), au Dr. Sarah D. Kocher (Cambridge, USA), au Dr. Timofey V. Levchenko (Moscou, Russie), et au Dr. Maxim Y. Proshchalykin (Vladivostok, Russie) pour leur aide si précieuse et amicale.

Merci à Maité Todesco, Thomas Plotiau et Aurélie Lambert, Julien Leblud, Miloud Nichane, Tiffany Mathy, et Céline Vanderplanck, les compagnons de route avec qui ce projet à commencé et avec qui, j'en suis sûr, les prochains continueront.

Et parce qu'on ne dit jamais assez que sans eux, sans elles... J'ai une pensée pour tous les amis, pour Pol, Denis et Edu, Béné et Dimitri, Claire et Xavier, Magalie, Alain, et Freddy. Leur amitié, leur patience, leurs joies et leurs rires sont une aventure humaine exceptionnelle. Merci à toute ma famille, à Véronique, Philippe, Aline, Mathilde et Antoine, à Guillaume, et à mes parents Véronique et Modeste, qui m'ont toujours entouré et soutenu dans tout ce que j'ai entrepris. Ils sont présents à chaque pas et à chaque étape. Merci à Charlotte qui à partagé les meilleurs moments, mais aussi les doutes pendant ce travail. Par sa présence et sa patience, elle m'a permis d'aller jusque au bout du chemin en gardant toute ma motivation et ma passion pour la science.

Publications

Document I – De Meulemeester T, Gerbaux P, Boulvin M, Coppée A, and Rasmont P. 2011. A simplified protocol for bumble bee species identification by cephalic secretion analysis. *Insectes Sociaux* **58**: 227-236. IF=1.43

Document II – De Meulemeester T, Michez D, Aytekin AM, Engel MS, Claude J, and Rasmont P. submitted. Revealing cryptic biological diversity by geometric morphometrics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. IF=9.77

Document III – De Meulemeester T, Michez D, Williams PH, Aytekin AM, Valterova I, and Rasmont P. submitted. Species diagnostic characters among bumblebees. (Hymenoptera, Apidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. IF=2.32

Document IV – De Meulemeester T, Michez D, Ascher JS, and Rasmont P. in prep. Morphological diagnostics for bumble bees in subgenus *Bombus* s. str. (Hymenoptera, Apidae, Bombus) using wing shape geometric morphometrics. *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*. IF=0.70

Document V – Michez D, De Meulemeester T, Rasmont P, Nel A, and Patiny S. 2009. New fossil evidence of the early diversification of bees: *Paleohabropoda oudardi* from the French Paleocene (Hymenoptera, Apidae, Anthophorini). *Zoologica Scripta* **38**: 171-181. IF=2.49

Document VI – De Meulemeester T, Michez D, Aytekin AM, and Danforth BN. 2012. Taxonomic affinity of halictid bee fossils (Hymenoptera: Anthophila) based on geometric morphometrics analyses of wing shape. *Journal of Systematic Palaeontology*: (in press). IF=3.84

Annexe I – Rasmont P, Coppée A, Michez D, and De Meulemeester T. 2008. An overview of the *Bombus terrestris* (L. 1758) subspecies (Hymenoptera: Apidae). *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)* **44**: 243-250. IF=0.93

Annexe II – De Meulemeester T, Aytekin AM, Cameron S, and Rasmont P. 2011. Nest architecture and species status of the bumble bee *Bombus (Mendacibombus) shaposhnikovii* (Hymenoptera: Apidae: Bombini). *Apidologie* **42**: 301-306. IF=2.23