

Université de Mons-Hainaut
Faculté des Sciences
Service de Zoologie

**Biogéographie et écologie des Bourdons (Hymenoptera,
Apidae) des départements de Lozère et d'Aveyron
(France, Massif Central)**

Directeur de mémoire:

Prof. P. Rasmont

Mémoire présenté par
Sébastien Patiny
en vue de l'obtention du diplôme de
Licencié en Sciences zoologiques
Grade légal

Année académique 1994-1995

*Pour l'enfant amoureux de cartes et d'estampes,
L'univers est égal à son vaste appétit.
est grand à la clarté des lampes!
est petit!*

*Ah! que le monde
Aux yeux du souvenir que le monde*

(Charles Baudelaire, Le voyage.)

Table des matières

1	Remerciements	3
2	Introduction.	5
2.1	Localisation géographique et particularités géophysiques de la région.	7
2.1.1	Localisation géographique.	7
2.1.2	Hydrographie	7
2.1.3	Le relief	8
2.1.4	Aperçu géologique.	9
2.1.5	Les climats	11
2.1.6	La végétation	12
2.2	Cadre systématique	13
2.3	Les classifications écologiques.	15
2.3 1	Classifications écologiques selon Pittioni & Schmidt(1942), Moczar (1953) et Dylewska (1957)	16
2.3 2	Classification écologique selon Reinig, 1972	17
2.3 3	Classification écologique selon Rasmont (1988)	20
2.4	Distributions et aires biogéographiques de répartition des bourdons présents dans la région.	22
2.4 1	Groupe des espèces eurosibériennes	23
2.4 2	Groupe des espèces holoméditerranéennes	25
2.4 3	Groupe des espèces Médioeuropéennes	26
2.4 4	Groupe des espèces montanes, boréales ou boréo-montanes	27
2.4 4 1	Espèces boréo-montanes	27
2.4 4 2	Espèces montanes.	27
2.4 5	Groupe des espèces atlantiques.	28
2.4 6	Groupe des espèces pontoméditerranéenne.	28
2.4 7	"Groupe" des espèces endémiques.	28
3	Matériel et méthodes	29
3.1	Origine et particularités des données	29
3.2	Traitement préliminaires des données.	32
3.3	Traitement statistique des données.	33
3.4	Méthodes d'estimation de la diversité spécifique.	35
3.5	Cartographie	38
4	Résultats	39
4.1	Données utilisées	39
4.2	Groupes écologiques obtenus par l'analyse statistique	43
4.2 1	Analyse des dendrogrammes.	43
4.2 2	Résultats de l'analyse en correspondance principale.	52
4.2 3	Tableau comparatif des groupes obtenus par les différentes méthodes statistiques.	56

4.3	Indices de diversité	57
4.4	Statut écologiques des espèces dans les différentes sous régions décrites.	61
4.5	Cartographie	63
5	Discussion	67
5.1	Eléments structurant la faune dans la région Lozère-Aveyron	67
5.2	Structure faunique et diversité.	72
5.2 1	Centres de diversité et diversité régionale.	79
5.3	A propos de la diversité	81
5.3 1	Diversité locale et partage des ressources	81
5.3 2	Diversité et biogéographie.	86
6	Résumé et conclusions	93
7	Bibliographie	99
7.1	Logiciels.	104

L'auteur tient à adresser ses plus vifs remerciements au Pr P.Rasmont pour ses conseils, la qualité de son enseignement et sa patience, sans lesquels la réalisation de ce travail aurait été impossible.

Le professeur C.Gaspar a permis l'utilisation des données de la Banque de données de Gembloux. Qu'il soit remercié de sa collaboration à l'existence de ce travail.

Les remarques et les commentaires du Prof. J.-C. Verhaeghe et du Dr J.-J. Cuvelier, ont souvent permis à l'auteur de bâtir sa réflexion, et de progresser rapidement dans son ouvrage, qu'ils en soient remerciés.

M. Ir Y.Barbier par son soutien et sa fantastique disponibilité a largement contribué à la construction de ce travail, l'auteur tient à lui exprimer toute sa gratitude.

M. E. Druart a souvent aidé à ne pas s'égarer dans les méandres de certains logiciels. Qu'il en soit remercié..

L'auteur a utilisé les données collectées par de nombreuses personnes : le Pr. R. Delmas, le Dr. J. Hamon, Le Dr. J.-P. Hébrard, le Pr. F. Leclant et M. R. Wahis, que leur travail reçoive ici sa juste reconnaissance.

M. C. Wonville (Gembloux) et les membres du service d'entomologie de l'I.R.S.N.B., ont été d'une aide précieuse lors des recherches bibliographiques, l'auteur les en remercie.

L'auteur remercie également les membres du jury, qui ont acceptés de lui consacrer leur temps précieux.

Des remerciements tout particuliers à M. J-F.Godeau, condisciple et ami dont l'aide et le soutien furent souvent précieux. L'auteur tient aussi a remercier vivement pour leur soutien de chaque jour, MM. X. Simon et F. Debaille.

Enfin l'auteur remercie toutes les personnes qui par les gestes ou les mots les plus simples ont un jour plus ou moins contribués à la naissance de ce travail.

2.

Introduction

La faune des bourdons (Hymenoptera, Apidae) de France est relativement bien connue (Delmas, 1976; Rasmont, 1988). Si on la compare à ce qui est connu des autres pays d'Europe occidentale et centrale (Allemagne, Westfalie : Pittioni et Schmidt, 1942; Reinig, 1972, 1973, 1976; les îles britanniques : Alford, 1975, Williams, 1989; la Scandinavie : Liken, 1973; Espagne : Ormosa Gallego, 1984, 1986), elle est probablement la plus riche en espèces.

On doit s'interroger sur les raisons de cette richesse particulière. Toutefois, comme le territoire de ce pays est trop vaste, pour être étudié ici, on a choisi ici de se restreindre à une zone particulière : les départements de l'Aveyron et de la Lozère, au sud-ouest du Massif Central. Cette zone a déjà été étudiée par Delmas (1976) et par Rasmont (1988, 1989), ce dernier auteur a montré que cette région possède une diversité élevée. C'est ce qui justifie l'intérêt tout particulier porté ici, à ces deux départements.

Après avoir esquissé une ébauche cartographique de la faune des bourdons de ces départements, on tentera de comprendre les origines de la diversité de celle-ci. Rasmont (1989) explique la diversité spécifique de la région par des caractéristiques climatiques. À la lumière de nouvelles informations, on vérifiera la validité de ces hypothèses. Par ailleurs, on établira si les affinités écologiques et biogéographiques, ne fournissent pas de meilleures hypothèses.

2.1. Localisation géographique et particularités géophysiques de la région

2.1.1. Localisation géographique

Le territoire étudié ici est celui des deux départements français de Lozère et d'Aveyron. Ceux-ci sont situés dans le sud de la France (au sud du Massif central). Les départements voisins sont au sud, le Gard et l'Hérault, au nord le Cantal et la Haute Loire, et respectivement, le Tarn et l'Ardèche à l'ouest et à l'est (carte 1).

2.1.2. Hydrographie

De nombreux cours d'eau parcourent cette région qui se partage entre trois bassins versants de grande importance. L'extrême nord-est de la région est occupé par le bassin de la Loire. La partie sud et sud-est de la région est arrosée par les hauts cours de l'Orb, de l'Hérault, du Gard et de l'Ardèche (rivière affluent du Rhône); cours d'eau appartenant au bassin de la Méditerranée. Le centre de l'Aveyron est parcouru par la Truyère (le plus au nord), le Lot, l'Aveyron, le Tarn et l'Agout (le plus au sud), tous affluents de la Gironde, et donc appartenant au bassin atlantique.

2.1.3.

Le relief

Le centre de la région est occupé par les causses, formés de hauts plateaux descendant des points culminants situés dans les régions montagneuses du Nord-Est (Margeride et Aubrac 1469m), de l'Est (Cévennes 1567m) et du Sud (Montagne noire 1210m). Les causses sont nombreux et souvent morcelés en régions plus petites portant des noms régionaux, ce qui peut être source de confusions. Les principaux causses de la région sont du nord au sud : le Causse de Séverac et le Causse de Sauveterre situés aux bas des contreforts de l'Aubrac, le Causse Méjean, le Causse Noir et le Causse du Larzac (Lumaret, 1978) (carte 2). Un Causse moins connu, situé au nord de la ville de Rodez est étudié ici, il s'agit du Causse du Comtal. Au nord-est, les monts de l'Aubrac sont formés de montagnes anciennes aux sommets arrondis, ressemblant beaucoup aux Monts d'Auvergne. Au sud-est la barrière des Cévennes marque brusquement la fin du Massif Central et le début de la grande plaine méditerranéenne (Rouire & Rousset, 1973; Cartes I.G.N., 58 & 65) (Carte 2).

2.1.4.

Aperçu géologique

Les roches composant le socle géologique de la région forment une mosaïque d'origines et d'époques différentes. (carte 3).

Des sédiments métamorphisés du Primaire (Cambrien, Silurien, Permien) constituent l'essentiel du Rouergue, du Ségala et du Lézou (à l'ouest, partie centrale de l'Aveyron). Les Cévennes (à l'est) reposent également sur des sédiments cambriens. La montagne noire (au sud, hors du territoire de l'étude) est un massif sédimentaire du primaire qui enferme en son centre des granites métamorphisés du Cambrien. Des sédiments du Cambrien et du Silurien bordent le sud de l'Aubrac et de la Margeride (BRGM, 1980) et circonscrivent le massif du Mont Lozère (Rouire & Rousset, 1973).

Des granites Carbonifères métamorphisés forment le socle de l'Aubrac et de la Margeride (Rouire & Rousset, 1973). En Lozère, des noyaux granitiques des mêmes époques forment les reliefs du Mont Lozère et du haut vignais (près du Vigan). Ces granites occupent donc une grande partie de la région.

Du sud de l'Aubrac à l'extrême sud du département aveyronnais, le long de la frontière départementale séparant la Lozère et l'Aveyron, des calcaires Jurassiques forment la région des grands causses (Rouire & Rousset, 1973; BRGM, 1980). Les causses s'étendent tout au long de l'axe nord-sud dessiné par la frontière départementale de la Lozère et de l'Aveyron. Le plus nordique est situé au dessus de Rodez, il s'agit du Causse du Comtal (qui comprend le Causse de Lanhac), tandis que le plus méridional est le Larzac. Entre ces deux extrémités, les plus grands causses sont, du nord au sud, le Causse de Séverac et le Causse de Sauveterre (entre le Lot et l'Aveyron), le Causse Méjean et le Causse Noir (au nord de la Dourbie, affluent du Tarn) (carte 2).

Les groupes géologiques les plus récents sont basaltiques et datent du Tertiaire et du Quaternaire. Ces basaltes proviennent de l'activité récente de volcans peu connus, certains ont été localisés sur les rives actuelles du Lot (Rouire & Rousset, 1973). Ces basaltes recouvrent les versants ouest et est des montagnes de Margeride et d'Aubrac.

2.1.5. Les climats;

L'Aubrac, les causses, et le Rouergue, ne diffèrent pas uniquement par la géologie ou le relief, mais aussi par le climat. Le nord-est souffre d'un climat froid : le dégel y est tardif et une légère variation climatologique y permettrait le maintien de glaciers, malgré la faible altitude (par rapport aux Alpes) (Rouire & Rousset, 1973). Les causses sont des milieux steppiques dont le climat est chaud et sec en été et froid en hiver. Les parties ouest et sud-est de la région bénéficient toute l'année d'un climat chaud, sub-méditerranéen (Lumaret, 1978). La transition entre ces deux climats est assez nette. La zone de transition est représentée physiquement par les contreforts des montagnes d'Aubrac. La différence entre les températures moyennes vraies sont comprises entre 2 et 6 °C au mois de janvier et entre 3 et 5 °C au mois de juillet (Lumaret, 1968) (carte 4, 5, 6). Ensuite du bas des montagnes d'Aubrac jusqu'au Larzac la température augmente progressivement, tandis que la pluviosité diminue (Carte de végétation, 58, 65).

2.1.6. La végétation

La hêtraie occupe les versants ouest des monts d'Aubrac, influencés par les courants atlantiques froids et humides (carte de végétation n°58). Sur les sommets cette formation est morcelée et réduite à quelques lambeaux épars, séparés par de grandes pâtures destinées à l'élevage des bovins.

Le Rouergue (c'est à dire le centre de l'Aveyron, y compris le Ségalas et le Lévezou), qui bénéficie d'influences sub-méditerranéennes, est caractérisé par les séries du chêne pubescent (au sud) et du chêne pédonculé (au nord). L'activité agricole y est plus diversifiée. Les cultures céréalières, les pâturages et la vigne se partagent ce territoire.

Les Cévennes qui accueillent, notamment, les séries du chêne vert, bénéficient d'une forte influence sub-méditerranéenne. En de nombreux endroits des Cévennes, on peut observer de vastes châtaigneraies autrefois exploitées (jusqu'aux environs de 1950) et le plus souvent laissées à l'abandon. Sur le Causse du Larzac, auquel on s'intéresse principalement ici, l'activité agricole est très réduite, et le causse sert quasi-exclusivement de pâturage aux ovins et aux caprins (pour la production fromagère de Roquefort).

2.2. Cadre systématique

Les bourdons appartiennent à la sous-famille des Bombinae qui forme, avec les Apinae et les Meliponinae, la famille des Apidae, regroupant des abeilles ayant une vie sociale complexe. Dans la sous-famille des Bombinae, l'on distingue deux tribus qui sont les *Euglossini*, d'une part, et les *Bombini* d'autre part. Les *Euglossini* ont une distribution Néotropicale, il ne sont donc pas concernés par cette étude. Les *Bombini*, par contre, sont largement représentés dans tout le Paléarctique.

Les *Bombini* comprennent le seul genre *Bombus*, au sein duquel on distingue des espèces sociales (groupe des *Bombus* Latreille, 1802) formant des nids comportant une reine et des ouvrières. Ces colonies peuvent être annuelles (sous nos latitudes) ou permanentes (climats tropicaux) avec plusieurs reines (Sakagami & Zucchi, 1965; Sakagami & al. 1967; Sakagami, 1976; Michener & Amir, 1977; in Rasmont, 1988.). Certaines autres espèces sont parasites inquilines (groupe des *Psithyrus* Lepeletier, 1832).

Les bourdons sont dispersés jusqu'à des latitudes très nordiques. On les trouve dans toute la péninsule scandinave ainsi qu'aux étages alpins et subalpins (Liken, 1973). Sous nos latitudes à climat tempéré, l'auteur a observé des bourdons maintenant une activité jusqu'au mois de novembre en Belgique et jusqu'au mois de décembre dans la région de Perpignan (France); cette résistance aux rigueurs du

climat est permise grâce à un système de thermorégulation performant (Heinrich, 1979), et à une isolation thermique efficace grâce à une épaisse toison.

La classification à laquelle on se réfère ici, est celle de Rasmont (1995) inspirée de Williams (1991, 1995) et Richards (1968). On reconnaîtra donc au sein du genre *Bombus* un ensemble de 19 sous-genres.

Pour la détermination des bourdons, on a principalement eu recours à la "*Clef des Bombinae ouest-paléarctiques*" (Rasmont, Verhaeghe & Quaranta en préparation) et aux illustrations présentées par Pittioni (1938), en utilisant toutefois d'autres ouvrages comme auxiliaires (Liken 1973; Alford, 1975; Rasmont, 1984; Rasmont & al., 1986).

2.3. Les classifications écologiques

Les bourdons n'ont pas tous les mêmes préférences écologiques. Il existe des espèces préférant un couvert végétal dense, d'autres habitant plus volontiers des milieux ouverts dépourvus de toute végétation arborescente. L'altitude et les conditions écologiques influencent aussi le comportement écologique des espèces.

De nombreux auteurs se sont préoccupés de la classification des bourdons en groupes écologiques (Pittioni, 1938, 1940; Pittioni & Schmidt, 1942; Moczar, 1953; Dylweska, 1957; Reinig, 1972; Rasmont, 1988).

2.3.1. Classifications écologiques selon Pittioni & Schmidt(1942), Moczar (1953) et Dylewska (1957)

Le tableau I est proposé par Reinig (1972), il s'agit de la comparaison de plusieurs classifications écologiques établies par Pittioni & Schmidt (1942), Moczar (1953), Dylewska (1957).

Tableau I. Résumé des classifications écologiques de Pittioni & Schmidt (1942), Moczar (1953 et Dylewska (1957). D'après Reinig (1972)

Espèces	Stenèce orophile	Hylophile stenèce	Hylophile -euryèce	Hypereuryèce intermédiaire	Eremophile euryèce	Eremophile stenèce
<i>B.(Rhodobombus) mesomelas</i> Gerstaecker, 1869	++++	++	-	-	-	-
<i>B.(Pyrobombus) pyrenaeus</i> Pérez, 1879	+++	++	-	-	-	-
<i>B.(Pyrobombus) pratorum</i> (L., 1761)	-	++++	++	-	-	-
<i>B.(Pyrobombus) hypnorum</i> (L., 1758)	-	++++	-	-	-	-
<i>B.(Kallobombus) soroeensis</i> (Fabricius, 1793)	-	++++	-	-	-	-
<i>B.(Alpigenobombus) wurfleini</i> Radoszkowski, 1859	-	++++	-	-	-	-
<i>B.(Pyrobombus) jonellus</i> (Kirby, 1802)	-	++++	-	-	-	-
<i>B.(Megabombus) gerstaeckeri</i> Morawitz, 1882	-	++	-	-	-	-
<i>B.(Pyrobombus) haematurus</i> Kriechbaumer, 1870	-	++	-	-	-	-
<i>B.(Thoracobombus) schrencki</i> Morawitz, 1881	-	+++	-	-	-	-
<i>B.(Melanobombus) sichelii</i> Radoszkowski, 1859	-	+++	-	-	-	-
<i>B.(Thoracobombus) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	-	-	++++	-	-	-
<i>B.(Megabombus) hortorum</i> (L., 1761)	-	-	++++	-	-	-
<i>B.(Subterraneobombus) distinguendus</i> Morawitz, 1869	-	-	++++	-	-	-
<i>B.(Thoracobombus) ruderarius</i> (Müller, 1776)	-	++	++	-	-	-
<i>B.(Thoracobombus) humilis</i> (Illiger, 1806)	-	-	+++	-	++	-
<i>B.(Bombus) lucorum</i> (L., 1761)	-	-	+++	-	+++	-
<i>B.(Melanobombus) lapidarius</i> (L., 1758)	-	-	-	++++	-	-
<i>B.(Rhodobombus) pomorum</i> Vogt, 1911	-	-	-	++++	-	-
<i>B.(Thoracobombus) sylvarius</i> (L., 1761)	-	-	-	++++	-	-
<i>B.(Bombus) terrestris</i> (L., 1758)	-	-	-	+++	++	-
<i>B.(Thoracobombus) muscorum</i> (L., 1793)	-	-	-	-	++++	-
<i>B.(Megabombus) ruderatus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	-	++++	-
<i>B.(Megabombus) argillaceus</i> (Scopoli, 1763)	-	-	-	-	++	-
<i>B.(Subterraneobombus) subterraneus</i> (L., 1758)	-	-	++	-	+++	-
<i>B.(Confusibombus) confusus</i> Schenck, 1859	-	-	++	-	+++	-
<i>B.(Cullumanobombus) serrisquama</i> Morawitz, 1888	-	-	-	-	++	-
<i>B.(Laesobombus) laesus</i> Morawitz, 1875	-	-	-	-	-	++++
<i>B.(Subterraneobombus) fragrans</i> (Pallas, 1771)	-	-	-	-	-	+++
<i>B.(Thoracobombus) zonatus</i> Smith, 1854	-	-	-	-	-	++
<i>B.(Thoracobombus) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	-	++	-	-	-	+++

2.3.2. Classification écologique selon Reinig, 1972

Reinig (1972), développant le concept de syntopie et d'allotopie, crée des groupes d'espèces fidèles entre elles. La classification qu'il propose, repose sur une étude statistique de la faune, ce qui confère un grand intérêt à cette étude (la première du genre pour les bourdons). Il définit quatre groupes d'espèces : la forêt ("*Waldarten*"), les milieux anthropiques ("*parkähnliche Geländes*"), les lisières ("*Waldrand arten*"), et les milieux ouverts ("*Offenen geländes*").

Cette classification est reprise ici sous la forme synthétique présentée par Rasmont (1988). Le second groupe d'espèces de milieux anthropiques n'y est pas mentionné mais il n'a que peu d'intérêt ici. Les classifications présentées précédemment (Pittioni & Schmidt, Moczar, Dylewska) ont été établies sur une base cartographique, c'est à dire que des espèces partageant la même aire de répartition sont considérées comme faisant partie d'un même groupe. Dans l'étude menée par Reinig, les groupes sont établis sur la base d'une matrice de fidélité entre espèces ("*Syntopie*").

La fidélité d'une espèce fictive **A** pour une espèce fictive **B**, est définie par le rapport entre le nombre d'observations conjointes des espèces **A** et **B** et la somme des observations de l'espèce **A** seule.

		A	
		1	0
B	1	a	b
	0	c	d

Si dans le tableau précédent, A et B sont des espèces et si les 1 représentent la présence de l'espèce et les zéros son absence. Alors, a, est le nombre d'observations des deux espèces dans le même milieu; b et c, sont les observations d'une des deux espèces en dehors de la présence de l'autre; finalement, d, représente l'absence des deux espèces.

La fidélité de l'espèce A pour l'espèce B est, alors, calculée par: $F_{(A,B)} = a/(a+c)$.

groupe forestier ("Wald Biotope").

- *Bombus (Alpigenobombus) wurfleini* Radoszkowski, 1859
- *Bombus (Pyrobombus) hypnorum* (L., 1758)
- *Bombus (Pyrobombus) pratorum* (L., 1761)
- *Bombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli, 1763)

Groupe des lisières ("Walrand Biotope").

- *Bombus (Bombus) terrestris* (L., 1758)
- *Bombus (Bombus) lucorum* (L., 1761)
- *Bombus (Melanobombus) lapidarius* (L., 1758)
- *Bombus (Kallobombus) soroensis* (Fabricius, 1793)
- *Bombus (Megabombus) hortorum* (L., 1761)
- *Bombus (Megabombus) ruderatus* (Scopoli, 1763)
- *Bombus (Rhodobombus) pomorum* (Panzer, 1805)
- *Bombus (Thoracobombus) sylvarum* (L., 1761)
- *Bombus (Thoracobombus) ruderarius* (Müller, 1776)
- *Bombus (Thoracobombus) humilis* Illiger, 1806

groupe des milieux ouverts ("Offenen Geländes").

- *Bombus (Confusibombus) confusus* Schenck, 1859
- *Bombus (Subterraneobombus) subterraneus* (L., 1758)
- *Bombus (Thoracobombus) veteranus* (Fabricius, 1793)
- *Bombus (Thoracobombus) muscorum* (L., 1793)
- *Bombus (Laesobombus) laesus* Morawitz, 1875

2.3.3. Classification écologique selon Rasmont (1988)

A partir d'une analyse en composantes principales de la répartition des bourdons dans la région du Languedoc-Roussillon (France), Rasmont (1988) dégage des "Classes" et des "sous-classes" écologiques qui se présentent comme suit:

"Classe" écologique forestière (végétation haute)

A rapprocher des "Wald-Arten" de Reinig (1972), et des "Stenök hyllophiles" de Pittioni & Schmidt (1942).

- *Bombus (Asthonipsithyrus) bohemicus* Seidl, 1837
- *Bombus (Fernaldaepsithyrus) sylvestris* (Lepeletier, 1832)

- *Bombus (Alpigenobombus) wurfleini* Radoszkowski, 1859
- *Bombus (Bombus) lucorum* (L., 1761)
- *Bombus (Bombus) cryptarum* (Fabricius, 1775)
- *Bombus (Pyrobombus) hypnorum* (L., 1758)
- *Bombus (Pyrobombus) pratorum* (L., 1761)
- *Bombus (Pyrobombus) jonellus* (Kirby, 1802)
- *Bombus (Kallobombus) soroeensis* (Fabricius, 1793)

"Classe" écologique de lisière.

A rapprocher des "Waldrand-Arten" de Reinig (1972).
cette "Classe" comprend deux "sous-classe":

"sous-classe" des lisières forestières

Correspondant au "Euryök-Hylophil" de Pittioni et Schmidt (1942).

- *Bombus (Allopsithyrus) maxillosus* Klug, 1817
- *Bombus (Fernaldaepsithyrus) quadricolor* (Lepeletier, 1832)
- *Bombus (Bombus) magnus* Vogt, 1911
- *Bombus (Megabombus) hortorum* (L., 1761)
- *Bombus (Thoracobombus) veteranus* (Fabricius, 1793)
- *Bombus (Thoracobombus) ruderarius* (Müller, 1776)
- *Bombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli, 1763)

"sous-classe" de lisières ouvertes.

Correspondant aux "Hypereuryök intermediäre" de Pittioni et Schmidt (1942).

- *Bombus (Psithyrus) rupestris* (Fabricius, 1793)
- *Bombus (Asthonipsithyrus) vestalis* (Fourcroy, 1785)
- *Bombus (Metapsithyrus) campestris* (Panzer, 1801)
- *Bombus (Allopsithyrus) barbutellus* (Kirby, 1802)
- *Bombus (Fernaldaepsithyrus) norvegicus* (Sparre-Schneider, 1918)
- *Bombus (Bombus) terrestris* (L., 1758)
- *Bombus (Melanobombus) lapidarius* (L., 1758)
- *Bombus (Rhodobombus) pomorum* (Panzer, 1805)
- *Bombus (Thoracobombus) humilis* (Illiger, 1806)
- *Bombus (Thoracobombus) sylvarum* (L., 1761)

"Classe" écologique de terrain ouverts (végétation basse).

Correspond aux "Arten des offenen geländes" de Reinig (1972) et aux "euryök" et "Stenök-
eremophiles" de Pittioni et Schmidt (1942).

- *Bombus (Cullumanobombus) cullumanus* (Kirby, 1802)
- *Bombus (Confusibombus) confusus* Schenck, 1859
- *Bombus (Megabombus) ruderatus* (Scopoli, 1763)
- *Bombus (Subterraneobombus) subterraneus* (L., 1758)
- *Bombus (Thoracobombus) muscorum* (L., 1793)
- *Bombus (Laesobombus) laesus* Morawitz, 1875

2.4. Distributions et aires biogéographiques de répartition des bourdons présents dans la région

On peut caractériser la région étudiée en établissant une ventilation des espèces de la faune selon leur appartenance à des distributions biogéographiques classiques (De Lattin, 1967) : distributions eurosibériennes, holoméditerranéennes, médioeuropéennes, boréo-montanes, pontoméditerranéennes, atlantiques ou endémiques. Voici une liste des espèces de France, groupée en fonction de leur type

de répartition ("*Verbreitungstypen*"). Les localisations géographiques sont données selon Rasmont (1983).

2.4.1. Groupe des espèces eurosibériennes

Ces espèces, au sens de De Lattin (1967), s'étendent dans toute la partie nord de la région paléarctique, des côtes de l'Atlantique aux rivages du détroit de Bering, on parlera suivant leur expansion propre d'espèces Sibériennes ou Eurosibériennes.

- * ***B. (Psithyrus) rupestris*** (Fabricius, 1793)
Toute l'Europe, à l'exception du nord des îles Britanniques, du nord de la Fennoscandie et de l'ex-U.R.S.S.. Anatolie, Transcaucasie, Caucase, nord de l'Iran.
- * ***B. (Athonipsithyrus) bohemicus*** Seidl, 1837
Toute l'Europe, manque à basse altitude dans les régions méditerranéennes. Ouest de l'Anatolie, Caucase.
- * ***B. (Metapsithyrus) campestris*** (Panzer, 1801)
Toute l'Europe au sud du 62ème parallèle. Anatolie, Transcaucasie, Caucase.
- * ***B. (Allopsithyrus) barbutellus*** (Kirby, 1802)
Europe Occidentale et Centrale jusqu'au 61ème parallèle, centre de l'Ex-U.R.S.S., Tatras, Balkan, nord-Est Anatolie, Caucase.
- * ***B. (Fernaldaepsithyrus) sylvestris*** (Lepelletier, 1832)
Toute l'Europe. Manque à basse altitude dans les régions méditerranéennes, au sud de l'Ex-U.R.S.S., et à l'extrême nord dans les régions arctiques. Ouest de l'Anatolie.
- B. (Fernaldaepsithyrus) norvegicus*** (Sparre-Schneider, 1918)
Distribution semblable à celle de son hôte *B. hypnorum*. Europe occidentale et Centrale, Fennoscandie, nord-Ex-U.R.S.S. Manque dans les Pyrénées et à basse altitudes dans les régions méditerranéennes.
- * ***B. (Bombus) lucorum*** (L., 1761)
Toute l'Europe au Nord du 47ème parallèle. Manque à basse altitude dans les régions méditerranéennes.
- * ***B. (Bombus) cryptarum*** (Fabricius, 1775)
Massif Central, Alpes, Belgique, Allemagne, Pologne, Autriche, N-Italie, Tchécoslovaquie, Balkans, Scandinavie, nord Iran, Anatolie, Caucase.
- * ***B. (Pyrobombus) hypnorum*** (L., 1758)
Fennoscandie, nord de la Russie, Europe Occidentale et Centrale (manque dans les îles Britanniques et à basse altitude dans les régions méditerranéennes).
- * ***B. (Pyrobombus) pratorum*** (L., 1761)
Toute l'Europe à l'exception du sud de la péninsule ibérique, Tatras, Anatolie, Transcaucasie, Caucase.
- * ***B. (Pyrobombus) jonellus*** (Kirby, 1802)
Îles Britanniques, Allemagne, Belgique, Pays-Bas, nord de la France, Massif Central, Monts Cantabriques, Alpes, Balkans, Carpathes, Tatras, nord ex-U.R.S.S.

* Présence dans les départements de Lozère ou d'Aveyron.

- * ***B. (Megabombus) hortorum*** (L., 1761)
Toute l'Europe, manque à basse altitude dans les régions méditerranéennes, Anatolie, Transcaucasie, Caucase, nord de l'Iran.
- B. (Subterraneobombus) distinguendus*** Morawitz, 1869
Europe au Nord du 45ème parallèle, ex-U.R.S.S. Au nord du 50ème parallèle.
- * ***B. (Thoracobombus) veteranus*** (Fabricius, 1793) :
Europe, du Sud de la Fennoscandie aux Alpes et de la Bretagne à l'Oural. Ex-U.R.S.S. entre le 50ème et le 60ème parallèle. Manque dans les îles britanniques et les régions méditerranéennes.
- * ***B. (Thoracobombus) ruderarius*** (Müller, 1776)
Europe. Manque dans la péninsule ibérique (sauf Cantabriques), au nord de la Fennoscandie et à basse altitude dans les régions méditerranéennes. Ex-U.R.S.S. entre les 50ème et 60ème parallèles. Anatolie, Transcaucasie, Caucase, N-Iran, Algérie, Tunisie.
- * ***B. (Thoracobombus) humilis*** Illiger, 1806
Toute l'Europe, jusqu'au nord de l'Iran. Ex-U.R.S.S. jusqu'à la Nouvelle Zemble.
- * ***B. (Thoracobombus) pascuorum*** (Scopoli, 1763)
Toute la région de la Nouvelle Zemble à la péninsule ibérique, et du Nord de la Fennoscandie à la Sicile.

La distribution de *B.muscorum*, ne permet de la classer dans aucun des groupes de cette classification.

- * ***B. (Thoracobombus) muscorum*** (L., 1763)
Toute l'Europe excepté le nord de la Fennoscandie.

2.4.2. Groupe des espèces holoméditerranéennes

Ces espèces peuvent s'étendre dans toute l'Europe, la partie Nord-Ouest de l'Afrique (le Maghreb), jusqu'au sud de la Scandinavie vers le nord et dans le proche et le moyen-Orient vers l'Est.

- B. (Asthonipsithyrus) vestalis*** (Fourcroy, 1785)
Toute l'Europe au Sud du 55ème parallèle, Afrique du nord, Caucase, Anatolie, nord Iran.
- B. (Allopsithyrus) maxillosus*** Klug, 1817
Sud-est de la France, Europe centrale, Afrique du nord, Caucase, nord Iran.
- * ***B. (Bombus) terrestris*** (L., 1758)
Toute l'Europe à l'exception du nord de la Fennoscandie. Afrique du nord, Turquie, Transcaucasie, Caucase.
- * ***B. (Melanobombus) lapidarius*** (L., 1758)
Toute l'Europe, à l'exception de la Fennoscandie, du nord de l'U.R.S.S. et du Sud de l'Italie. Monts Atlas.
- B. (Megabombus) argillaceus*** (Scopoli, 1763)
Sud Espagne, sud est-France, nord de l'Italie, Autriche, Hongrie, Turquie, sud ex-U.R.S.S., Transcaucasie, Caucase, nord de l'Iran.

* Présence dans les départements de Lozère ou d'Aveyron.

- * ***B. (Megabombus) ruderatus*** (Scopoli, 1763)
Europe à l'exception du nord de la Fennoscandie, des Balkans, du nord de l'Italie, du sud-est de la France et du sud de l'U.R.S.S. Sud de l'Italie, Afrique du nord.
- * ***B. (Subterraneobombus) subterraneus*** (L., 1758)
Europe. A l'exception du nord de l'Irlande, de l'Ecosse et de la Fennoscandie. Monts Cantabriques.
- * ***B. (Thoracobombus) sylvarum*** (L., 1761)
Europe du sud de la Fennoscandie à la Sicile et de l'Espagne à l'est de l'Anatolie.

2.4.3. Groupe des espèces médioeuropéennes

Ce groupe n'a pas été proposé par De Lattin, qui parle d'espèces adriato- ponto-méditerranéennes ou caspiennes, mais aucun de ces groupes ne recouvre des distributions comprenant l'Europe de l'Ouest, de l'Est et la partie Occidentale du continent asiatique, il s'agit donc d'une aire caspienne élargie vers l'Ouest ou d'une aire pontoméditerranéenne étirée vers l'Est. Par médioeuropéen, on désigne donc ici des espèces originaires de l'Europe centrale entre l'Espagne et les états baltes.

- * ***B. (Fernaldaepsithyrus) quadricolor*** (Lepeletier, 1832)
Europe des Monts Cantabriques jusqu'au Caucase.
- * ***B. (Confusibombus) confusus*** Schenck, 1859
Europe jusqu'à la Mer Noire à l'exception des îles britanniques, de la Fennoscandie, du nord de l'ex-U.R.S.S. et du sud de la péninsule ibérique.
- * ***B. (Kallobombus) soroensis*** (Fabricius, 1793)
Europe des Pyrénées jusqu'aux Balkans, Carpathes, Anatolie, Transcaucasie, Caucase, nord de l'Iran.
- * ***B. (Rhodobombus) pomorum*** (Panzer, 1805)
Du nord de la France à l'Anatolie, la Transcaucasie, le Caucase et le nord de l'Iran. Ex-U.R.S.S. au sud du 57ème parallèle.

2.4.4. Groupe des espèces montanes, boréales ou boréo-montanes

Ce groupe comprend des espèces ayant le plus souvent des répartitions disjointes d'un massif de montagne à l'autre ou boréales et devenant montagnardes au Sud, il s'agit donc de la réunion des répartitions d'altitudes ("*Verbreitung des Orealen*") et des répartitions artico-alpines ("*Arktoalpine*") proposées par De Lattin (1967).

* Présence dans les départements de Lozère ou d'Aveyron.

2.4.4.1.

Espèces boréo-montanes

B. (*Fernaldaepsithyrus*) *flavidus* Eversman, 1852
Fennoscandie, nord de l'ex-U.R.S.S., Alpes, Balkans, Pyrénées.

* **B. (*Alpigenobombus*) *wurfleini*** Radoszkowski, 1859
Anatolie, Transcaucasie, Caucase, nord de l'Iran, Alpes, Tatras, Carpathes, Balkans, Pyrénées, Fennoscandie, Oural.

B. (*Alpinobombus*) *alpinus* (L., 1758)
Fennoscandie, Alpes, Balkans, Carpathes.

B. (*Pyrobombus*) *monticola* Smith, 1849
Angleterre, Ecosse, Irlande, Massif Central, Alpes, Balkans, Apennins, Pyrénées, Fennoscandie.

B. (*Melanobombus*) *sicheli* Radoszkowski, 1859
Ex-U.R.S.S., Alpes, Pyrénées, Alpes, nord-est de l'Anatolie, Transcaucasie, Caucase, Balkans.

2.4.4.2.

Espèces montanes

B. (*Mendacibombus*) *mendax* Gerstaecker, 1859
Alpes, Pyrénées.

B. (*Pyrobombus*) *pyrenaeus* Pérez, 1879
Pyrénées, Alpes, Tatras, Balkans.

B. (*Pyrobombus*) *brodmannicus* Vogt, 1909
Sud des Alpes, Anatolie, Transcaucasie, Caucase.

B. (*Megabombus*) *gerstaeckeri* Morawitz, 1882
Pyrénées, Alpes, Balkans, Caucase.

B. (*Rhodobombus*) *mesomelas* Gerstaecker, 1859
Cantabriques, Pyrénées, Alpes, Apennins, Tatras, Carpathes, Balkans, Turquie, Transcaucasie, Caucase, nord de l'Iran.

B. (*Mucidobombus*) *mucidus* Gerstaecker, 1859
Alpes, Apennins, Carpathes, Pyrénées, Yougoslavie.

2.4.5.

Groupe des espèces atlantiques

De Lattin (1967) propose une distribution Atlantoméditerranéenne, centrée sur le détroit de Gibraltar avec d'éventuelles expansions vers l'Est du continent européen, dans le cas qui nous préoccupe il s'agit plutôt de distributions centrées sur l'Ouest du continent lui-même, présentant des élargissements vers l'Est.

* **B. (*Bombus*) *magnus*** Vogt, 1911
Iles Britanniques, Belgique, Pays-bas, Allemagne, Fennoscandie, Haute-Savoie, Pologne, Tchécoslovaquie, Massif Central, Pyrénées, Monts Cantabriques.

* Présence dans les départements de Lozère ou d'Aveyron.

* ***B. (Cullumanobombus) cullumanus*** (Kirby, 1802)

Sud-est Angleterre, France, Pays-bas, Belgique, nord Allemagne, Danemark, sud de la Suède, Transcaucasie, nord-est de l'Anatolie, nord de l'Iran, est de la Pologne, Hongrie, Caucase, nord de l'Iran, Espagne.

2.4.6. Groupe des espèces pontoméditerranéenne

Il s'agit d'une distribution pontoméditerranéenne, tel que De Lattin (1967) l'a proposée, mais un peu plus étendue vers l'Ouest et ne montant pas vers les latitudes nordiques.

* ***B. (Laesobombus) laesus*** Morawitz, 1875

Sud de l'ex-U.R.S.S., Afrique du nord, méditerranéenne, sud de la France, Balkans, Roumanie, sud-est de la Pologne, Anatolie, Transcaucasie, Caucase.

2.4.7. "Groupe" des espèces endémiques

B. (Asthonipsithyrus) perezii (Schulthess, 1886)

Endémique de Corse

B. (Thoracobombus) inexpectatus (Tkalcu, 1963)

Endémique Cantabriques et Alpes

* Présence dans les départements de Lozère ou d'Aveyron.

3.

Matériel et méthodes

3.1. Origine et particularités des données

Le matériel étudié au long de ce travail ne provient pas d'une seule récolte mais est constitué, pour partie, des données de la banque de données faunique de Gembloux et Mons. Ces données sont le résultats des collectes de différents récolteurs, cités dans le tableau II. L'autre partie du matériel étudié est le fruit d'une récolte entreprise par l'auteur avec l'aide de M. J.-F. Godeau dans la région des Montagnes d'Aubrac (nord-est de la région étudiée) durant tout le mois de juillet 1994. Ces données sont donc étalées dans le temps et dans l'espace.

Tableau II. Origine des données

Collections étudiées	Spécimens	Données
Origine inconnue	14	4
Prof. R. Delmas (E.N.S.A.M., Montpellier)	2180	664
Dr. G. Delvare (Montpellier)	26	12
F.S.A.Gx (Gembloux)	7	7
Prof. J. Hamon (Gaillard)	14	7
Prof. J.-P. Hébrard (Marseille)	1	1
Prof. F. Leclant (E.N.S.A.M., Montpellier)	234	70
Museum National d'Histoire Naturelle (Paris)	9	7
Oberösterreichischen Landesmuseum (Linz)	3	3
Prof. P. Rasmont (Mons)	795	276
Dr. W. F. Reinig (Z.S.S.M., München)	425	105
Université de Mons-Hainaut	21	13
R. Wahis (Gembloux)	2	2
J.-F. Godeau & S. Patiny (données originales)	1917	805
TOTAL	5648	1976

Les récoltes ayant été menées par des auteurs différents à des moments différents, l'échantillonnage n'est donc pas homogène. Certaines parties de la région sont mieux échantillonnées que d'autres. En outre, chaque récolteur, ayant poursuivi des buts propres, a eu une tendance naturelle à consigner, lors de l'étiquetage, les renseignements qui lui semblaient les plus importants. C'est ainsi, par exemple, que le professeur R. Delmas a largement contribué à l'accumulation des données utilisées dans ce travail. Toutefois, étant donné que ses centres d'intérêt étaient plus systématiques qu'écologiques, ses récoltes sont mal localisées géographiquement, sans notation d'altitudes et sans observations écologiques. Cet échantillonnage est cependant important car il signale la présence dans la région d'espèces relativement

rare, ainsi, grâce à ces données, *B.muscorum* ou *B.hypnorum* ont été relevés plusieurs fois.

Les données utilisées recouvrent 144 localités dispersées dans les départements de la Lozère et de L'Aveyron. Ces 144 localités recouvrent 67 carrés kilométriques (d'un kilomètre de côté) du système U.T.M. (Universel Transverse de Mercator). 45 spécimens n'ont toutefois pu être localisés, on ne peut que les attribuer à la région.

Ce type d'échantillonnage, ne nous permet pas d'affirmer qu'une espèce est absente d'un des endroits visités par les récolteurs. Par contre, la présence observée d'une espèce sur un site est une observation fiable. Il y a donc une différence importante de fiabilité entre l'observation négative (absence) et positive (présence). Ceci a une grande importance pour la méthodologie statistique. Nous y reviendrons.

3.3. Traitement statistique

3.3.1. Traitement préliminaires des données

En vue du traitement statistique, les données montrant une trop grande imprécision de localisation ont été écartées. Toutes les données qui ne sont pas localisées au kilomètre n'ont pas été utilisées pour l'étude statistique. Les carrés dans lesquels on a pas observé au moins trois espèces ont aussi été jugés insuffisamment échantillonnés. En effet, dans un milieu normal d'Europe Occidentale, non méditerranéen, on trouve toujours au moins trois espèces parmi les plus ubiquistes (par exemple : *B.terrestris*, *B.lapidarius*, *B.pascuorum*).

Ces données, ainsi épurées au mieux de leurs imprécisions, ont été consignées dans une matrice de présence-absence, c'est à dire un tableau de chiffres exprimant la présence, ou l'absence d'une espèce sur un site, codées par 1 (présence certifiée) ou 0 (absence probable).

3.3.2. Méthodes d'analyses

Pour le traitement statistique des données, on a utilisé le logiciel NTSYS-PC version 1.8 (Rohlf, 1993). Ceci permet d'établir des groupements entre les différentes espèces en les représentant sous forme de graphiques bidimensionnels appelés **dendrogrammes**. Ces représentations seront très utiles par la suite afin de

comprendre la manière dont se structure la faune dans la région. Six dendrogrammes sont établis sur base de la matrice de présence-absence, pour obtenir ce résultat, on utilise ici deux coefficients de calcul de distances :

- coefficient de Jaccard, 1908 : $a/(n-d)$.
 - a**, correspond à la présence conjointe des espèces.
 - n**, correspond à la somme des observations.
 - d**, correspond à l'absence des deux espèces.

- coefficient de Dice, 1945 : $2a/(2a+b+c)$.
 - a**, correspond à l'observation conjointe des deux espèces.
 - b** et **c** expriment la présence d'une seule des deux espèces.

La matrice de distance obtenue est traitée selon trois méthodes d'établissement de liens entre les espèces. Ces méthodes sont toutes mathématiquement rigoureuses et diffèrent entre elles par la partie de l'information qu'elles négligent. En effet, l'établissement de dendrogrammes, consiste à représenter en deux dimensions un espace polydimensionnel, cela provoque donc, logiquement une perte d'informations (P.Rasmont, comm.pers.). Les méthodes utilisées ici sont l'UPGMA, le lien complet et le lien simple

L'**analyse en correspondances principales** de la matrice de présence-absence (par NTSYS-PC 1.8) permet de grouper les stations dans un espace réduit délimité par des axes. Les axes évaluent une distance écologique entre les groupes et entre les membres d'un groupe. Le long d'un axe représentant l'altitude (par exemple), les espèces de basse altitude seront très éloignées (sur l'axe) des espèces de haute altitude.

Au contraire de la célèbre A.C.P. qui part seulement de matrice de variance ou de variance-covariance, l'A.C. (Analyse en Correspondance principale) est capable d'utiliser tous types de matrices de distances ou de similarité. Dans la présente étude, la matrice utilisée est une matrice de distance construite sur base du coefficient de distance de Dice.

3.3.3. Méthodes d'estimation de la diversité spécifique

On émet ici l'hypothèse que la faune de la région est très diversifiée. Pour confirmer cette hypothèse, il aura recours à l'utilisation d'indices mathématiques permettant de quantifier cette diversité. Par diversité, on entend ici, la diversité spécifique.

Les indices utilisés sont ceux de Shannon-Weaver, de Hurlbert (1971), et l'indice de rareté cumulée (Rasmont & al., 1990).

- L'indice de Shannon-Weaver, permet d'exprimer la diversité en utilisant une unité d'information, le bit. Cet indice exprime la quantité d'information nécessaire à la description de la faune d'un milieu. Si une seule espèce domine la faune locale, la quantité d'information nécessaire pour l'exprimer, est faible. Par contre un milieu dont la diversité spécifique est élevée, nécessite une grande quantité d'information pour sa description (J.-C. Verhaeghe, comm.pers).

Indice de Shannon-Weaver

$$I_{Ch} = - \sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

avec $p_i = N_i / N$,
 N_i = nombre de spécimens de l'espèce i
 et N = nombre total de spécimens de la station

Unité = Bit

- L'indice de Hurlbert (1971) exprime une espérance mathématique. Il permet d'estimer le nombre d'espèces espérées lors de la capture aléatoire d'un nombre donné d'individus. Dans un milieu ayant une grande diversité spécifique, la probabilité d'une récolte riche en espèces est élevée, et l'espérance de Hurlbert en rendra compte.

Indice de Hurlbert

$$E_{(100)} = \sum [1 - (C_{(100)} - N_i / C_{(100)})]$$

avec $C_{(100)} = (N!) / ((100!) \cdot (N-100)!)$
 N et N_i identiques à la formule précédente

il existe une formule approchée :

$$E_{(100)} \approx [1 - (N - N_i / N)^{100}]$$

unité = espèce / spécimen / 100 captures

- Indice de rareté cumulée (Rasmont & al., 1990). Cet indice donne une importance particulière aux espèces rares, par conséquent, il sera élevé lorsque la faune d'un site est originale par rapport à l'ensemble de la faune régionale. Cet indice permet donc de mettre en évidence l'originalité d'un site par rapport à l'ensemble d'une région. Dans le cas présent, cet indice a été calculé pour les différentes régions par rapport au effectifs récoltés pour l'ensemble de la Gaule (France, Bénélux et régions limitrophes).

Les indices de diversité sont calculés pour l'ensemble de la région et pour trois groupes de 6 carrés U.T.M. décakilométriques. Les stations visitées peuvent être groupées selon certaines modalités, aussi, vu le nombre de stations

visitées par les différents récolteurs, on a choisi de ne calculer les indices de diversités que d'un nombre limité de stations, représentant chacun une sous-région particulière (en l'occurrence, l'Aubrac, le Larzac, le Causse du Comtal). Les indices de diversité ont donc été calculés pour trois fois six carrés U.T.M. décakilométriques choisis au sein de chaque groupe de stations. Cette surface de six carrés U.T.M. n'a pas été choisie par hasard, mais elle correspond au périmètre représentant au mieux chaque sous région. Afin de fournir des points de comparaison supplémentaires, les populations de carrés U.T.M. de Cerdagne (France, Pyrénées atlantiques) et de Belgique (Gembloux) ont fait l'objet des mêmes calculs.

Indice de rareté cumulée

$$R_n = 1/n_i$$

n_i étant le nombre de spécimens observés pour l'espèce i
dans le territoire de comparaison

$$\text{unité} = \text{espèce}^{-1}$$

3.4. Cartographie

Toutes les données ont été gérées au moyen du logiciel Microbanque Faune Flore (Rasmont & al., 1993). Elles ont ensuite été cartographiées au moyen du logiciel Carto Fauna Flora (Barbier & Rasmont, en préparation). Les cartes qui sont présentées ont été numérisées par l'auteur et par J.-F. Godeau à partir des celles de Lumaret (1978). La numérisation a été effectuée au moyen d'une table de numérisation (Genius, GT-1212 A), grâce au programme d'acquisition Tablet (Rasmont, 1994).

Les cartes ainsi élaborées représentent par des points les sites où a été récoltée chaque espèce. elles représentent donc la matrice traitée statistiquement. Le fond de carte décrit le relief (Carte n°2), ce qui permet d'apprécier une éventuelle répartition en fonction de l'altitude. Finalement, les courbes isothermes des températures moyennes vraies de janvier et de juillet (Cartes n°4, n°5), sont présentées sur un fond de carte à la même échelle afin de pouvoir apprécier l'influence des températures moyennes sur la répartition des espèces.

Dans toutes les interprétations des statistiques, les cartes de répartition régionales se révéleront être des auxiliaires précieux, auxquels il sera souvent fait appel.

4.

Résultats

4.1.

Données utilisées

Le tableau III et IV donnent un aperçu de la richesse spécifique de la faune des Apidae dans la région étudiée, il reprend l'ensemble des espèces qui ont été observées, et pour chacune de ces espèces le nombre de spécimens collectés et le nombre de données (c'est à dire le nombre de récoltes dans des conditions bio écologiques différentes, p.ex : stations différentes, fleurs visitées différentes.).

Tableau III. Liste des espèces collectées

	Spécimens	Données
<i>B. (Psithyrus) rupestris</i> (Fabricius, 1793)	92	34
<i>B. (Asthonipsithyrus) bohemicus</i> Seidl, 1837	12	6
<i>B. (Metapsithyrus) campestris</i> (Panzer, 1801)	3	2
<i>B. (Allopsithyrus) barbutellus</i> (Kirby, 1802)	18	11
<i>B. (Fernaldaepsithyrus) quadricolor</i> (Lepelletier, 1832)	6	5
<i>B. (Fernaldaepsithyrus) sylvestris</i> (Lepelletier, 1832)	9	7
<i>B. (Confusibombus) confusus</i> Schenck, 1859	53	26
<i>B. (Bombus) terrestris</i> (L., 1758)	209	85
<i>B. (Bombus) lucorum</i> (L., 1761)	204	88
<i>B. (Bombus) cryptarum</i> (Fabricius, 1775)	99	50
<i>B. (Bombus) magnus</i> (Vogt, 1911)	77	40
<i>B. (Alpigenobombus) wurfleini</i> Radoszokowski, 1859	212	68
<i>B. (Pyrobombus) hypnorum</i> (L., 1758)	2	2
<i>B. (Pyrobombus) pratorum</i> (L., 1761)	120	70
<i>B. (Pyrobombus) jonellus</i> (Kirby, 1802)	54	27
<i>B. (Pyrobombus) lapidarius</i> (L., 1758)	1301	243
<i>B. (Cullumanobombus) cullumanus</i> (Kirby, 1802)	42	20
<i>B. (Kallobombus) soroensis</i> (Fabricius, 1793)	425	175
<i>B. (Megabombus) ruderatus</i> (Scopoli, 1763)	281	74
<i>B. (Megabombus) hortorum</i> (L., 1761)	202	112
<i>B. (Subterraneobombus) subterraneus</i> (L., 1758)	170	79
<i>B. (Rhodobombus) pomorum</i> (Panzer, 1805)	448	117
<i>B. (Thoracobombus) sylvarum</i> (L., 1761)	482	180
<i>B. (Thoracobombus) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	28	10
<i>B. (Thoracobombus) ruderarius</i> (Müller, 1776)	250	135
<i>B. (Thoracobombus) muscorum</i> (L., 1793)	2	2
<i>B. (Thoracobombus) humilis</i> Illiger, 1806	268	120
<i>B. (Thoracobombus) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	507	155
<i>B. (Laesobombus) laesus</i> Morawitz, 1875	71	33
Total	5648	1976

Tableau IV. Contribution des récolteurs S.Patiny & J.-F.Godeau

	Données de la banque de données de Gembloux et Mons		Récoltes de S.Patiny et J.-F.Godeau	
	spécimens	données	spécimens	données
<i>B.rupestris</i> (Fabricius, 1793)	62	28	30	6
<i>B.bohemicus</i> (Seidl, 1837)	12	6	-	-
<i>B.campestris</i> (Panzer, 1801)	3	2	-	-
<i>B.barbutellus</i> (Kirby, 1802)	18	11	-	-
<i>B.quadricolor</i> (Richards, 1928)	1	1	5	4
<i>B.sylvestris</i> (Lepeletier, 1832)	9	7	-	-
<i>B.confusus</i> (Schenck, 1859)	46	19	7	7
<i>B.terrestris</i> (L., 1758)	203	82	6	3
<i>B.lucorum</i> (L., 1761)	73	34	131	54
<i>B.cryptarum</i> (Fabricius, 1776)	40	23	59	27
<i>B.magnus</i> (Vogt, 1911)	63	26	14	14
<i>B.wurfleini</i> (Radoszokowski, 1859)	77	20	135	48
<i>B.hypnorum</i> (L., 1758)	2	2	-	-
<i>B.pratorum</i> (L., 1761)	80	43	40	27
<i>B.jonellus</i> (Kirby, 1802)	30	13	24	14
<i>B.lapidarius</i> (L., 1758)	718	124	583	119
<i>B.cullumanus</i> (Kirby, 1802)	36	17	6	3
<i>B.soroensis</i> (Fabricius, 1793)	194	46	231	129
<i>B.ruderatus</i> (Dalla torre, 1882)	281	74	-	-
<i>B.hortorum</i> (L., 1761)	120	66	82	46
<i>B.subterraneus</i> (L., 1758)	104	50	66	29
<i>B.pomorum</i> (Panzer, 1805)	375	71	73	46
<i>B.sylvarum</i> (L., 1761)	297	111	185	69
<i>B.veteranus</i> (Fabricius, 1793)	28	10	-	-
<i>B.ruderarius</i> (Mueller, 1776)	145	58	105	77
<i>B.muscorum</i> (Fabricius, 1793)	1	1	1	1
<i>B.humilis</i> (Illiger, 1806)	207	86	62	34
<i>B.pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	435	107	72	48
<i>B.laesus</i> (Morawitz, 1875)	71	33	-	-
Total	3731	1171	1917	805

Il y a donc 29 espèces de bourdons sur un territoire ayant une surface de l'ordre de 13 900 km (un peu plus de 2% du territoire de la France continentale), alors que pour tout le territoire français, on estime à 46 le nombre d'espèces présentes. 63% des espèces de France sont donc réunies dans ces deux départements (Lozère et Aveyron). La Cerdagne (région pyrénéenne partagée entre la Catalogne espagnole et les Pyrénées orientales française) qui présente également une diversité très importante, compte 77% des bourdons de France sur son territoire. A l'opposé, la Corse n'est colonisée que par 17% des espèces de la faune des bourdons de France (Rasmont, 1989).

Il est, de plus, très intéressant de constater qu'aucune des espèces considérées n'est rare dans la région (mis à part *B.hypnorum* et *B.muscorum*) : toutes,

même celles qui sont les plus rares dans d'autres régions (*B.confusus*, *B.cullumanus*, *B.laesus*, *B.pomorum*, *B.subterraneus*, *B.veteranus*), sont localement bien représentées (voir tableau III).

4.2. Groupes écologiques obtenus par l'analyse statistique

On présente dans ce chapitre les résultats obtenus à partir du traitement de la matrice de présence-absence des espèces de bourdons dans les différents carrés U.T.M., par des méthodes de groupements (dendrogrammes) et par des méthodes d'ordination (Analyse en correspondance principale : A.C.)

4.2.1. Analyse des dendrogrammes.

Pour parvenir à ses fins (établir des groupes d'espèces en fonction de leurs affinités écologiques), on utilise les dendrogrammes construits par la méthode UPGMA et par celle du lien complet. Les dendrogrammes utilisant la méthode du lien simple, présentant un fort phénomène de "chaînage", seules quelques espèces sont groupées. Les dendrogrammes construits par cette méthode du lien simple, ne sont donc utilisés que pour confirmer les groupes observés sur les dendrogrammes établis selon d'autres méthodes.

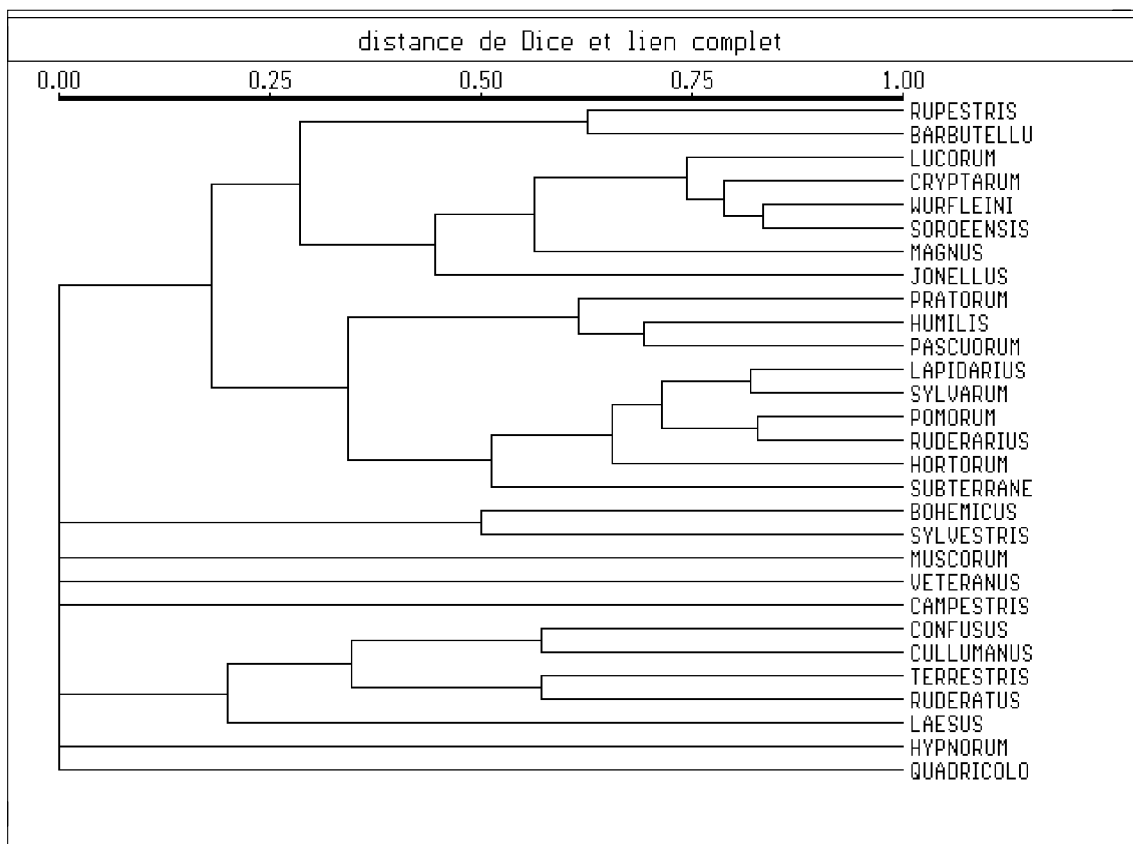


Figure 1. Dendrogramme des affinités biogéographiques des bourdons de Lozère et d'Aveyron. Matrice de similarité de Dice, méthode du lien complet

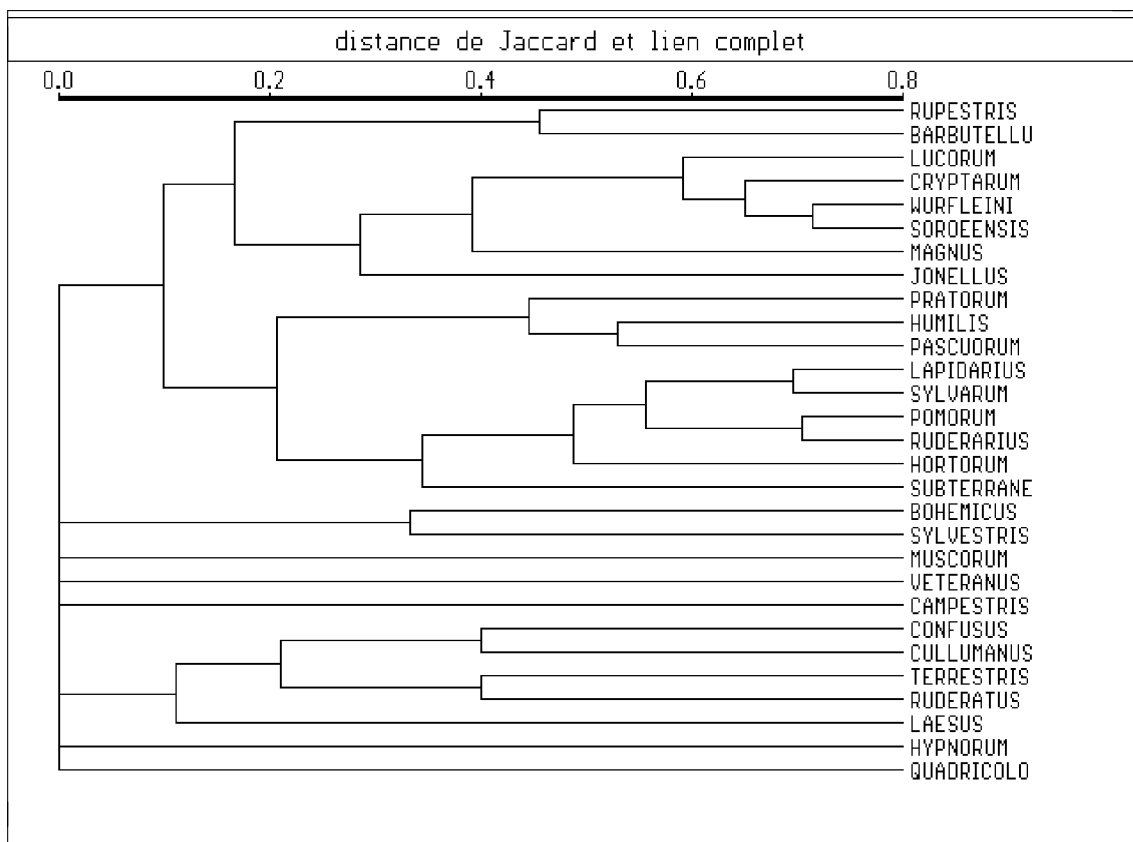


Figure 2. Dendrogramme des affinités biogéographiques des bourdons de Lozère et d'Aveyron. Matrice de similarité de Jaccard, méthode du lien complet

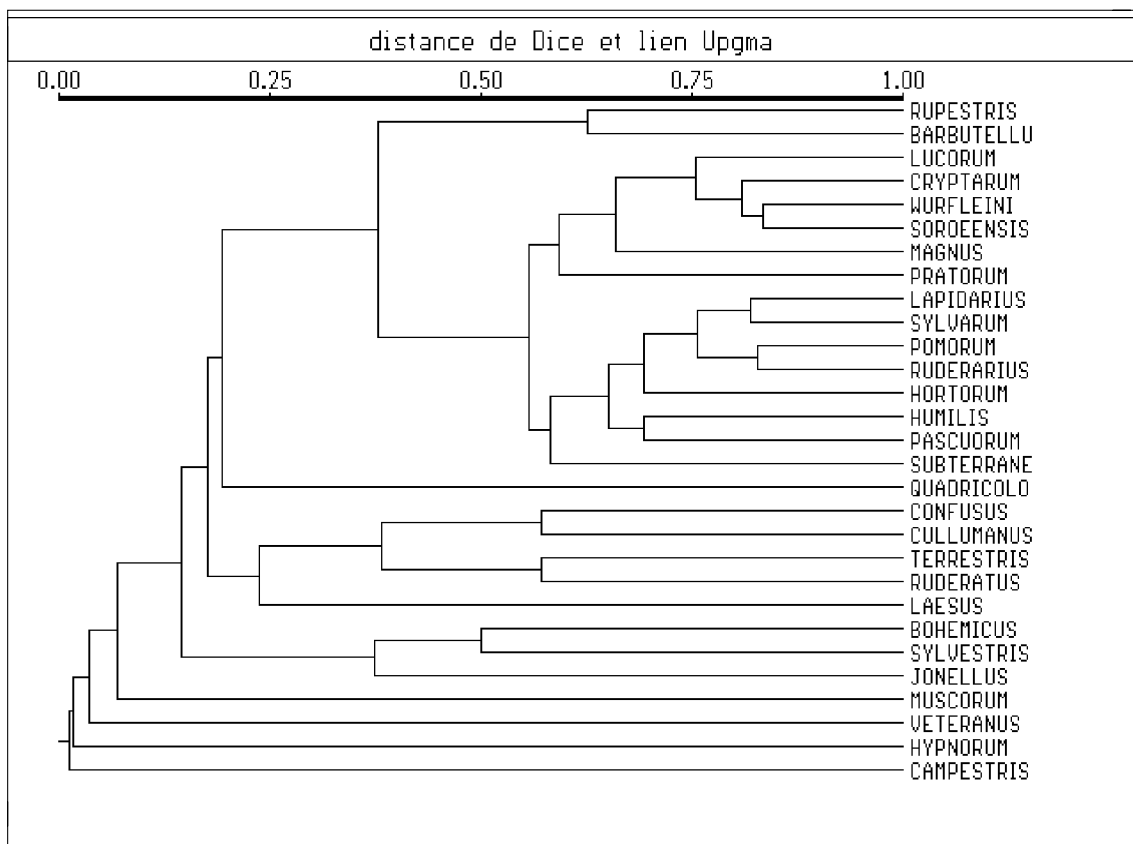


Figure 3. Dendrogramme des affinités biogéographiques des bourdons de Lozère et d'Aveyron. Matrice de similarité de Dice, méthode UPGMA

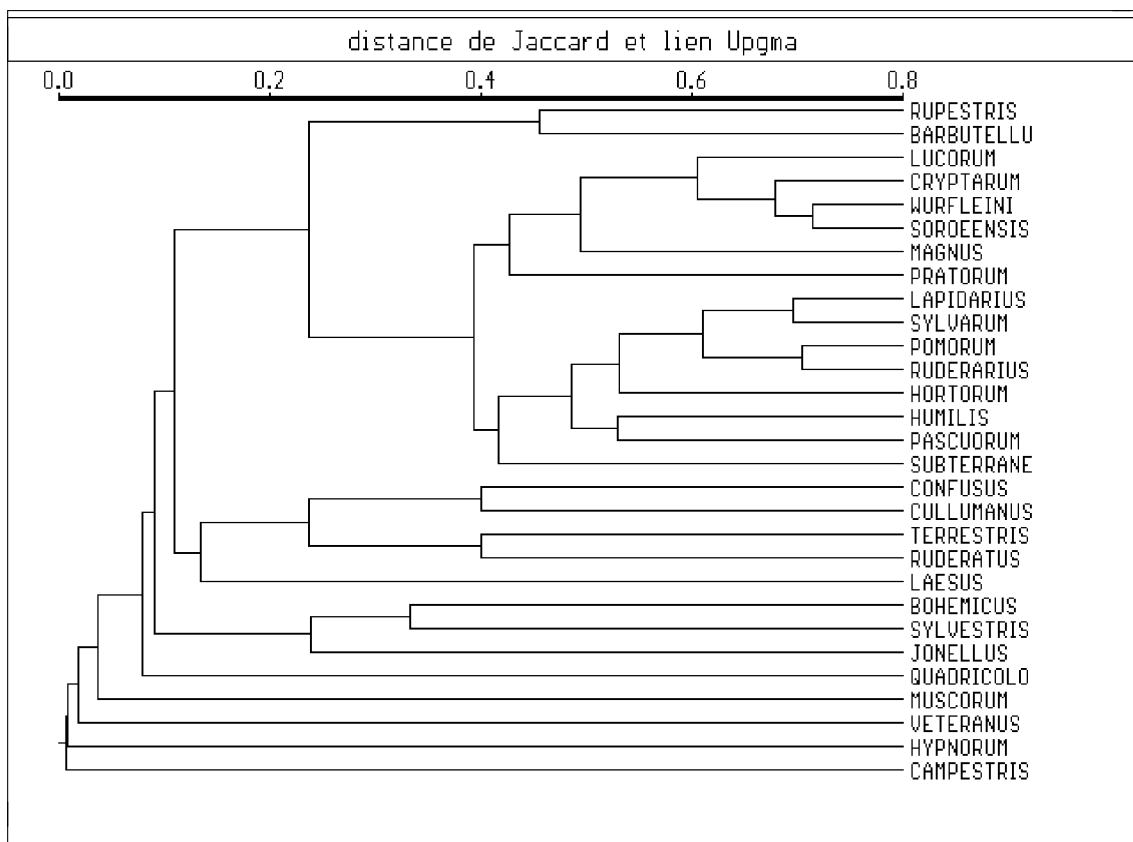


Figure 4. Dendrogramme des affinités biogéographiques des bourdons de Lozère et d'Aveyron. Matrice de similarité de Jaccard, méthode UPGMA

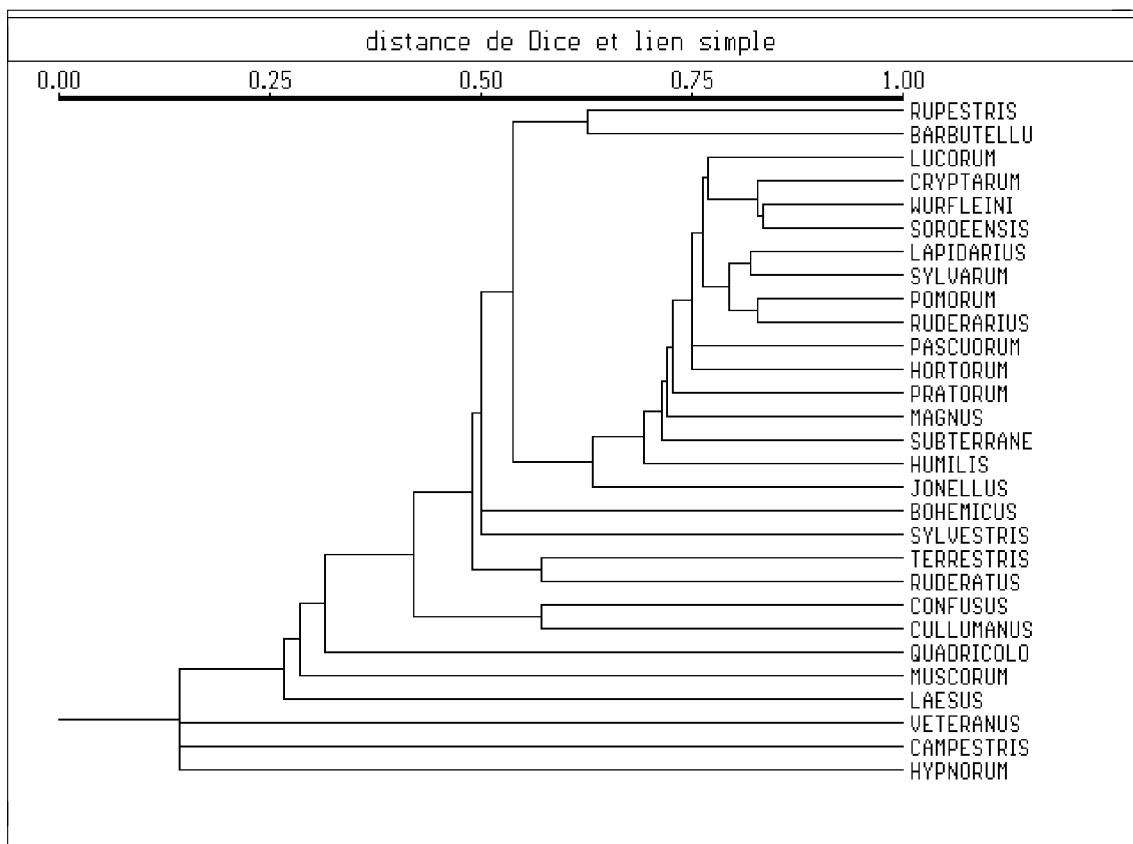


Figure 5. Dendrogramme des affinités biogéographiques des bourdons de Lozère et d'Aveyron. Matrice de similarité de Dice, méthode du lien simple

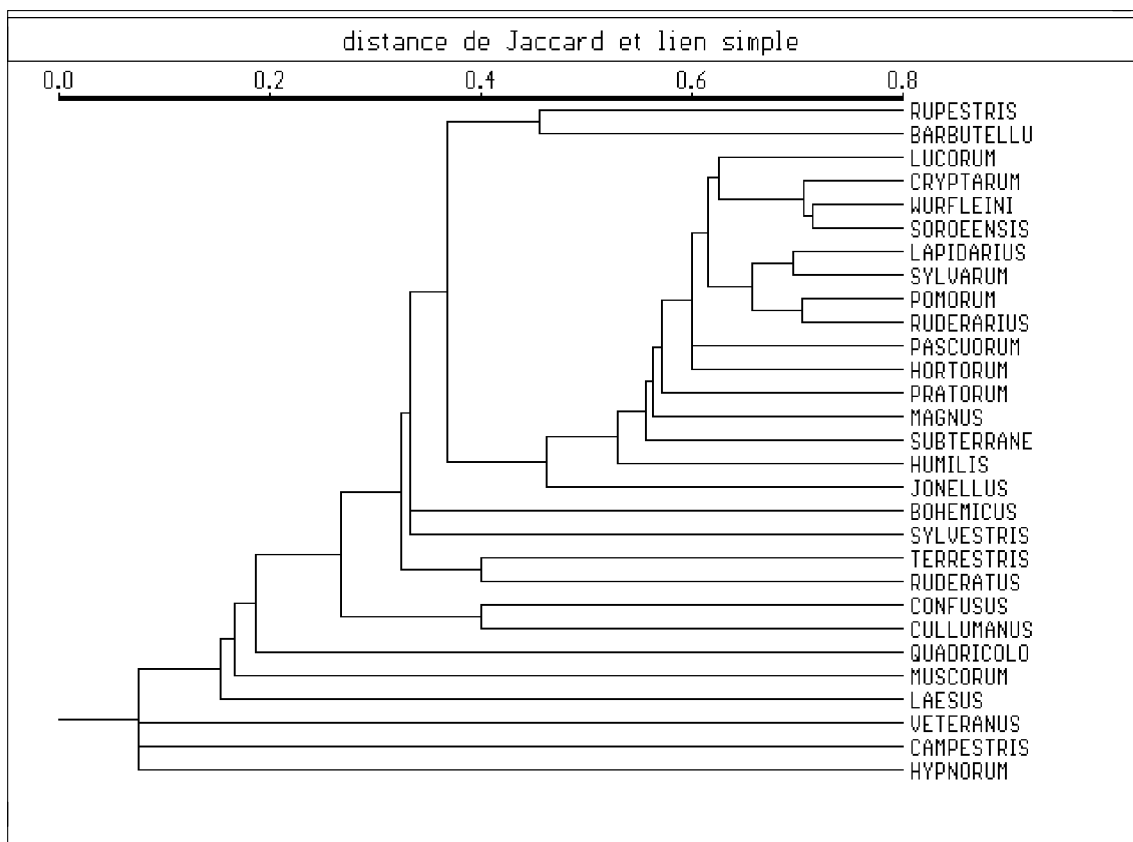


Figure 6. Dendrogramme des affinités biogéographiques des bourdons de Lozère et d'Aveyron. Matrice de similarité de Jaccard, méthode du lien simple

Des dendrogrammes présentés précédemment (Fig. 1-6), on retient les groupes d'espèces, cités ici. Pour plus de facilités, on désigne chacun de ces groupe par un nom inspiré de leur distribution géographique apparente.

Groupe de l'Aubrac

B.lucorum
B.cryptarum
B.wurfleini
B.soroensis
B.magnus
(*B.pratorum*)
(*B.jonellus*)

Groupe des espèces ubiquistes

B.lapidarius
B.sylvarum
B.pomorum
B.ruderarius
B.hortorum
B.humilis
B.pascuorum
B.subterraneus
(*B.pratorum*)

Groupe de l'Aveyron

B.confusus
B.cullumanus
B.terrestris
B.ruderatus
B.laesus

Groupe des espèces peu courantes (*)

B.muscorum
B.veteranus
B.hypnorum

Dans la classification précédente, ne figure pas les psithyrus que leur mode de vie parasitaire contraint à être dépendants d'un hôte particulier, restreignant ainsi leur distribution aux milieux qui leur sont favorables et où leur hôte est présent.

(*) Ce groupe d'espèces peu courantes est un artefact, ces espèces ne sont groupées que parce qu'elles ne sont pas suffisamment représentées et donc leur relative absence du milieu les condamne à se côtoyer dans les différents dendrogrammes présentés.

Les espèces écrites entre parenthèses, ne sont pas toujours observées au sein du même groupe mais dans l'un ou dans l'autre selon les méthodes de calcul ou de lien utilisées. Elles ont été assignées au groupe auquel elles appartiennent le plus souvent.

Cette méthode permet de grouper des stations en fonction des espèces qui les fréquentent. Donc de créer des groupes de stations caractérisés par des espèces de bourdons. On considère que des espèces font partie d'un même groupe, lorsqu'elles caractérisent un même groupe de stations.

La figure 7, représente les vecteurs propres des axes. La figure 8, représente la projection des stations dans un espace réduit à deux axes.

Trois groupes de stations peuvent être observés sur la figure 7. D'une part des stations situées au Nord-Est, dans le carré U.T.M. EK (carte 2), caractérisées par des bourdons tels que *B.wurfleini*, *B.lucorum*, *B.cryptarum*, *B.magnus*, *B.pratorum*, *B.soroensis* (carte 2 et cartes de distribution de ces espèces). Un second groupe de carrés U.T.M. de la partie chaude de l'Aveyron, représentée par des stations situées dans le carré U.T.M. EJ, semblent former un groupe distinct caractérisé par *B.confusus*, *B.laesus*, *B.cullumanus*, *B.terrestris*, *B.ruderatus* (carte 2 et cartes de distributions de ces espèces). Le troisième groupe comprend un grand nombre de stations sans affinités géographiques particulières. Les vecteurs propres caractérisant ces stations sont conduits par *B.pascuorum*, *B.hortorum*, *B.humilis*, *B.ruderarius*, *B.lapidarius*, *B.subterraneus*, *B.pomorum*, *B.sylvarum*.

On peut considérer que les espèces citées forment des noyaux d'espèces caractéristiques de certaines stations. Il considère donc que ces espèces partagent les mêmes affinités écologiques.

Un quatrième groupe composé d'espèces relativement rares dans la région peut être dégagé de l'analyse des dendrogrammes ainsi d'ailleurs que de l'A.C.. Il sera discuté plus loin du crédit à accorder à ce groupe, constitué des espèces *B.veteranus* (carte 30), *B.hypnorum* (carte 19), *B.muscorum* (carte 32).

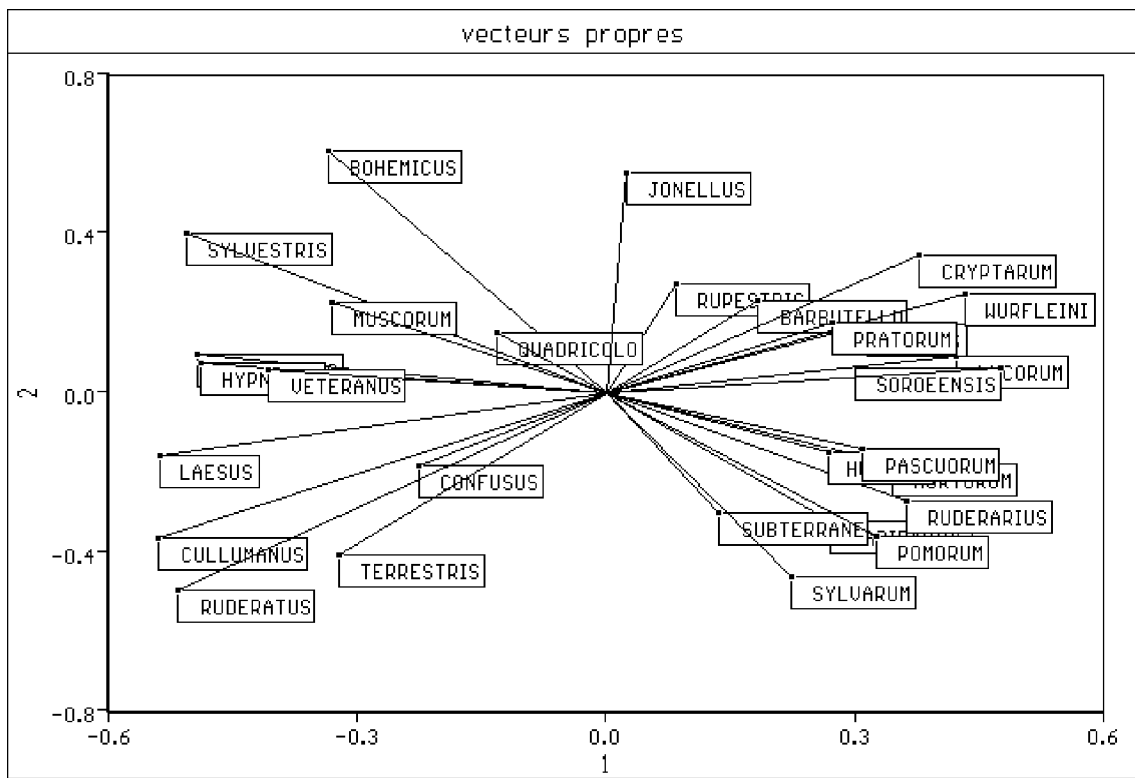


Figure 7. Diagramme de dispersion des vecteurs propres (espèces de bourdons) des 2 premiers axes de l'espace réduit

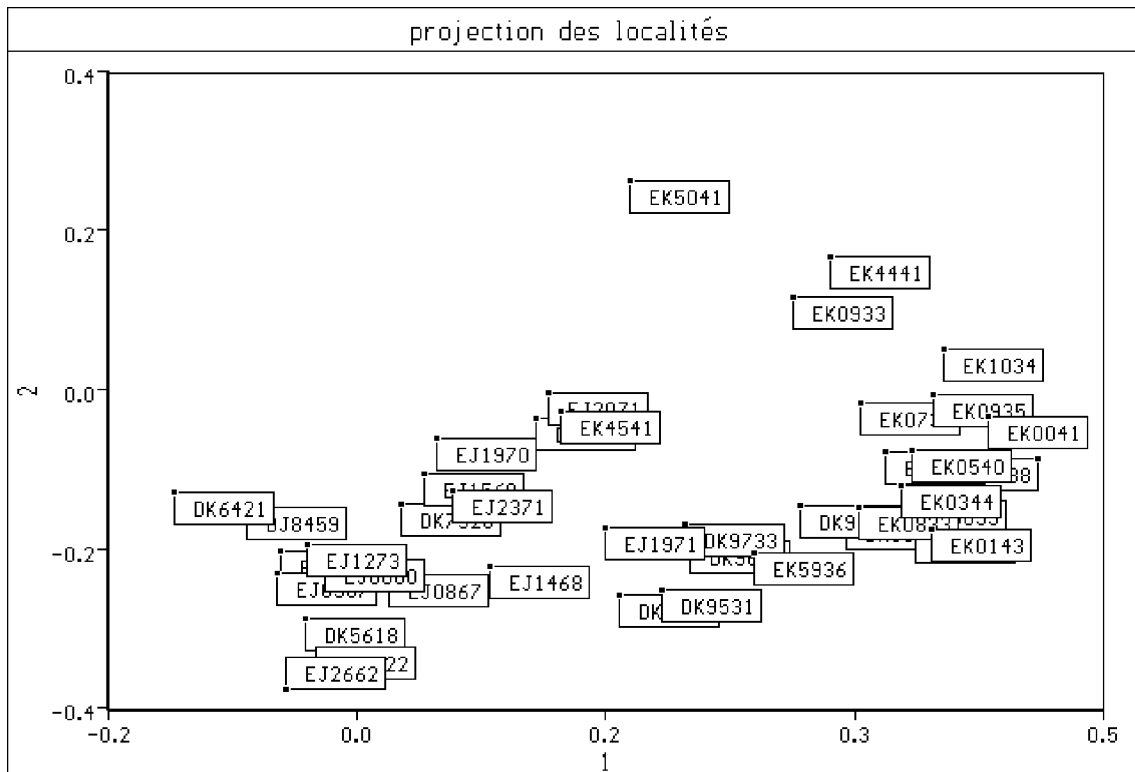


Figure 8. Diagramme de dispersion des carrés UTM (1km de côté) le long des 2 premiers axes de l'espace réduit

4.2.3. **Tableau comparatif des groupes obtenus par les différentes méthodes statistiques**

Tableau V. tableau comparatif des groupes obtenus par l'étude des dendrogrammes et de l'analyse en correspondance principale

Espèces	groupe d'après l'A.C.	groupes déduits des dendrogrammes
<i>B.confusus</i> <i>B.terrestris</i> <i>B.cullumanus</i> <i>B.ruderatus</i> <i>B.laesus</i>	Aveyron chaud Aveyron chaud Aveyron chaud Aveyron chaud Aveyron chaud	groupe de l'Aveyron groupe de l'Aveyron groupe de l'Aveyron groupe de l'Aveyron groupe de l'Aveyron
<i>B.lucorum</i> <i>B.cryptarum</i> <i>B.magnus</i> <i>B.wurfleini</i> <i>B.pratorum</i> <i>B.jonellus</i> <i>B.soroensis</i>	nord est nord est nord est nord est nord est nord est nord est	groupe de l'Aubrac groupe de l'Aubrac groupe de l'Aubrac groupe de l'Aubrac groupe de l'Aubrac groupe de l'Aubrac groupe de l'Aubrac
<i>B.lapidarius</i> <i>B.hortorum</i> <i>B.subterraneus</i> <i>B.pomorum</i> <i>B.sylvarum</i> <i>B.ruderarius</i> <i>B.humilis</i> <i>B.pascuorum</i>	Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes	Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes Ubiquistes
<i>B.veteranus</i> <i>B.hypnorum</i> <i>B.muscorum</i>	groupe 4 groupe 4 groupe 4	espèces rares espèces rares espèces rares

4.3.

Indices de diversité

Tableau VI. Effectifs des différentes régions et sous-régions ayant fait l'objet du calcul d'indices de diversité

Espèce	Lozère- Aveyron Nind	Aubrac Nind	Larzac Nind	Comtal Nind	Cerdagne DH 20 Nind	Gembloux FS 10 Nind	Gaule Nind
<i>B. rupestris</i>	92	31	14		67	1	1433
<i>B. vestalis</i>						5	486
<i>B. bohemicus</i>	12	1			145	9	1585
<i>B. campestris</i>	3				21	3	738
<i>B. barbutellus</i>	18	18				3	275
<i>B. quadricolor</i>	6	5			54		290
<i>B. flavidus</i>					39		262
<i>B. sylvestris</i>	9			1	160	24	2041
<i>B. norvegicus</i>					2		167
<i>B. confusus</i>	53	7	15	12	39		589
<i>B. mendax</i>					24		1288
<i>B. terrestris</i>	209	6	138	11	19	191	12228
<i>B. lucorum</i>	204	141	3	1	200	86	7375
<i>B. cryptarum</i>	99	33				1	1433
<i>B. magnus</i>	77	22	1		6		895
<i>B. wurfleini</i>	212	150			165		3150
<i>B. hypnorum</i>	2		1		12	104	2869
<i>B. pratorum</i>	120	45	19	1	139	532	12738
<i>B. pyrenaeus</i>					127		1169
<i>B. monticola</i>					36		805
<i>B. jonellus</i>	54	43					718
<i>B. lapidarius</i>	1301	593	206	187	176	210	11611
<i>B. sicheli</i>					211		1898
<i>B. cullumanus</i>	42	6	12	9	4		100
<i>B. soroensis</i>	425	248			179	2	3787
<i>B. ruderatus</i>	281	1	217	8	16		4273
<i>B. hortorum</i>	202	87	29	3	225	115	7780
<i>B. gerstaeckeri</i>					88		251
<i>B. subterraneus</i>	170	72	47	1	92	1	1191
<i>B. pomorum</i>	448	86	93	2			1196
<i>B. mesomelas</i>					249		2066
<i>B. sylvarum</i>	482	188	147	14	118		3745
<i>B. veteranus</i>	28	2				2	4132
<i>B. ruderarius</i>	247	114	25	5	710	19	5168
<i>B. muscorum</i>	2	1					1762
<i>B. humilis</i>	269	64	83	5	131		4099
<i>B. pascuorum</i>	507	82	78	4	209	594	17616
<i>B. mucidus</i>					132		885
<i>B. laesus</i>	71		66		1		167
Total	5655	2084	1194	264	3796	1902	124261
<i>Nombre d'espèces</i>	29	25	18	15	32	18	

Tableau VII. Indices de diversité calculés pour les différentes régions et sous-régions

Localisation des stations	I(Shannon) (bits)	Hurlbert nb. espèces espéré par 100 spécimens	Rareté cumulée (Spécimens ⁻¹)
Gembloux <small>FS10</small>	2,67	9,59	0,012
Cerdagne <small>DH20</small>	4,31	23,38	0,047
Aubrac <small>DK93 DK94 EK03 EK04 EK13 EK14</small>	3,43	16,85	0,027
Larzac <small>EJ06 EJ07 EJ16 EJ17 EJ26 EJ27</small>	3,28	14,00	0,023
Comtal <small>DK51 DK52 DK61 DK62 DK71 DK72.</small>	1,77	10,86	0,015
Lozère + Aveyron	3,91	19,95	0,036

Le grand nombre de stations ayant fait l'objet de collectes ne permet pas de calculer les indices de diversité de chacune d'elles. De plus, nombreuses sont les stations, qui situées dans la même partie de la région, accueillent une faune similaire. Les indices de diversité sont donc calculés pour des ensembles de six carrés U.T.M. décakilométriques représentant chaque groupe de stations. Afin de pouvoir comparer la région et les sous-régions étudiées à d'autres, les mêmes indices de diversités ont été calculés pour un carré U.T.M. décakilométrique représentatif de la région de Gembloux et de la Cerdagne (France, Pyrénées Atlantiques).

L'impression générale de diversité est confirmée par la valeur élevée des indices de Shannon-Weaver et de Hurlbert. Quatre régions ont une diversité élevée, mise en évidence par les valeurs des indices de Shannon-Weaver et de Hurlbert. Ces régions sont la Cerdagne (Rasmont, 1989), l'Aubrac, le Larzac et plus globalement l'ensemble de la région de Lozère et d'Aveyron. La rareté cumulée dans les stations de l'Aubrac et du Larzac est élevée (par rapport à la valeur calculée pour le Causse du Comtal), ce qui dénote de l'originalité de ces faunes au sein de la région.

L'attention est particulièrement retenue par l'indice de rareté cumulée. En effet, si les valeurs des indices de Shannon-Weaver et de Hurlbert, dénotent une diversité élevée dans l'ensemble de la région (comparable à celle de la Cerdagne qui est la région la plus diversifiée de France), confirmant ce qui était avancé en introduction, la rareté cumulée (Rasmont & al., 1990) montre une originalité

particulièrement élevée pour au moins deux groupes de stations, le Larzac et l'Aubrac.

Le Causse du Comtal est caractérisé par des indices de diversité faibles (la rareté cumulée y est également faible). C'est à dire qu'un grand nombre des espèces caractérisant le Causse du Comtal sont principalement des espèces largement répandues dans l'ensemble de la Gaule, et donc également dans les autres groupes de stations. Toutefois, il faut noter, que ce milieu est le seul (parmi les cinq présentés dans le tableau V) où des espèces rares (voir rarissimes) dans la Gaule telles que *B. cullumanus* ou *B. confusus* dominant. L'originalité de ce milieu ne réside donc pas dans sa diversité, mais dans la structure de la communauté de bourdons qui y vit. Cette communauté est dominée par *B. lapidarius*, mais de nombreuses autres espèces beaucoup plus rares en Europe (*B. cullumanus*, *B. confusus*, *B. sylvarum*, *B. ruderatus*) jouent un rôle important au sein de cette faune. La Cerdagne, l'Aubrac, le Larzac sont donc des milieux particulièrement intéressants par le nombre d'espèces qui s'y côtoient. Le Comtal, lui, tire une originalité particulière de la rareté des espèces qui l'habitent et du rôle écologique joué par ces espèces au sein de la communauté.

Les graphes de 1 à 4 représentent les faunes de la région et des différentes sous-régions. Les espèces y sont représentées en fonction de leur effectif respectif.

4.4. Statut écologiques des espèces dans les différentes sous régions décrites

Les ressources d'un milieu sont partagées entre les différents taxons, sur base des aptitudes morphologiques et écologiques de ces taxons. Les ressources accessibles par les bourdons ne sont pas infinies, et de nombreux facteurs morphologiques et écologiques interviennent, structurant les communautés en espèces principales et satellites (Hanski, 1982; Inouye, 1977a, 1977b, 1978, 1979, 1980). Le tableau VIII présente le partage de la faune régionale et des faunes locales, en espèces principales et satellites. Les espèces y sont dites principales lorsque leur effectif égale ou dépasse 3% des captures dans le milieu envisagé (Hanski, 1982).

Tableau VIII. Partage de la faune régionale en espèces principales et satellites selon la règle d'Hanski (1982)

	Lozère et Aveyron		Aubrac		Larzac		Comtal	
	Nind	%nind	Nind	%nind	Nind	%nind	Nind	%nind
<i>B. rupestris</i>	92	1,63	31	1,49	14	1,17		
<i>B. bohemicus</i>	12	0,21	1	0,05				
<i>B. campestris</i>	3	0,05						
<i>B. barbutellus</i>	18	0,31	18	0,86				
<i>B. quadricolor</i>	6	0,10	5	0,24				
<i>B. sylvestris</i>	9	0,16					1	0,38
<i>B. confusus</i>	53	0,94	7	0,33	15	1,26	12	4,54
<i>B. terrestris</i>	209	3,70	6	0,29	138	11,55	11	4,16
<i>B. lucorum</i>	204	3,60	141	6,76	3	0,25	1	0,38
<i>B. cryptarum</i>	99	1,75	33	1,58				
<i>B. magnus</i>	77	1,36	22	1,05	1	0,08		
<i>B. wurfleini</i>	212	3,74	150	7,19				
<i>B. hypnorum</i>	2	0,03			1	0,08		
<i>B. pratorum</i>	120	2,12	45	2,16	19	1,59	1	0,38
<i>B. jonellus</i>	54	0,95	43	2,06				
<i>B. lapidarius</i>	1301	23,00	593	28,33	206	17,25	187	70,83
<i>B. cullumanus</i>	42	0,74	6	0,29	12	1,00	9	3,41
<i>B. soroeensis</i>	425	7,51	248	11,90				
<i>B. ruderatus</i>	281	4,96	1	0,05	217	18,17	8	3,03
<i>B. hortorum</i>	202	3,57	87	4,17	29	2,42	3	1,13
<i>B. subterraneus</i>	170	3,00	72	3,45	47	3,93	1	0,38
<i>B. pomorum</i>	448	7,92	86	4,13	93	7,78	2	0,75
<i>B. sylvarum</i>	482	8,52	188	9,02	147	12,23	14	5,30
<i>B. veteranus</i>	28	0,49	2	0,10				
<i>B. ruderarius</i>	247	4,37	114	5,47	25	2,09	5	1,89
<i>B. muscorum</i>	2	0,03	1	0,05				
<i>B. humilis</i>	269	4,75	64	3,07	83	6,95	5	1,89
<i>B. pascuorum</i>	507	8,96	82	3,93	78	6,53	4	1,51
<i>B. laesus</i>	71	1,25			66	5,52		
Total	5655		2084		1194		264	

4.5. Cartographie

Toutes ces espèces ne sont pas réparties de manière uniforme sur l'ensemble du territoire étudié. Ce truisme à la base de la biogéographie, permet de détecter les préférences écologiques des espèces par le simple examen de leur distribution.

Ainsi qu'il a déjà été dit, la cartographie a deux buts principaux dans ce travail, d'une part, on s'en sert d'outil d'interprétation des résultats des statistiques. La cartographie assure la jonction entre la réalité observée sur le terrain lors des récoltes et l'image de cette réalité construite grâce aux méthodes statistiques.

??

Que peut-on retenir de l'examen des cartes de répartition régionales ?

- Un groupe de sept espèces, peut être dégagé : il s'agit d'animaux principalement récoltés en Lozère, et dont la répartition semble être confinée dans les régions les plus froides. *Bombus wurfleini* (carte 18) et *Bombus jonellus* (carte 21) sont les cas les plus frappants, ils n'ont été observés que dans la moitié nord du département de la Lozère, région où le climat est particulièrement froid (en toute saison, voir cadre géographique et cartes climatiques). *B.wurfleini* est de plus la seule espèce montane de la région, cette espèce n'existe que dans la zone dans laquelle l'altitude est supérieure à 1200m (Rasmont et al., 1985; Reinig & Rasmont, 1986), et l'auteur l'a observé au niveau des points culminants, ce qui confirme l'hypothèse de Rasmont. Cinq autres espèces semblent affectionner les mêmes milieux, il s'agit de *B.lucorum* (carte 15), *B.cryptarum* (carte 16), *B.magnus* (carte 17), *B.pratorum* (carte 20), *B.soroensis* (cartes 24). Quelques spécimens de ces espèces ont été récoltés en Aveyron, dans des milieux ne connaissant pas les conditions écologiques décrites ci-dessus pour *B.wurfleini* ou *B.jonellus*. Mais alors, dans tout les cas, le nombre de spécimens récoltés a été très faible. A titre d'exemple, *B.soroensis* compte 2 individus récoltés en Aveyron (en altitude, sur des stations souffrant d' un climat froid).
- Un groupe de 3 espèces est surtout représenté au sud de l'Aveyron. *B.terrestris* (carte 14), *B.laesus* (carte 35), *B.ruderatus* (carte 25) sont représentés dans cette partie de la région, respectivement par 79%, 97%, et 81% des effectifs totaux de ces espèces. Cette partie de la région bénéficie d'un climat chaud et sec, influencé par la proximité du climat méditerranéen.
- Deux autres espèces sont présentes quasi-exclusivement dans la partie aveyronnaise du territoire : *B.cullumanus* (carte 23) et *B.confusus* (carte 13). Toutefois, ces espèces ne semblent pas partager les mêmes préférences que les trois espèces envisagées précédemment, en effet *B.confusus* et *B.cullumanus* sont relativement rares en tout les points du territoire. Elles se dispersent en petites populations sur tout le territoire de l'Aveyron. Ces espèces semblent affectionner particulièrement les causses, ces milieux où les arbres sont rares et où la végétation est très ouverte, herbacée ou arbustive. *B.confusus* ainsi que *B.cullumanus* ont été observés principalement sur le Causse du Comtal et sur le Causse du Larzac. A la différence de *B.cullumanus*, *B.confusus* est connu de plusieurs stations lozériennes situées dans l'Aubrac. Tous les biotopes peuplés par ces animaux et visités à l'occasion de la présente étude, sont caractérisés par une végétation sèche dépourvue d'arbres.

- La majorité des autres espèces présentes dans la région ne semblent pas afficher de préférences nette. On trouve ces espèces, *B.lapidarius* (carte 22) étant la plus abondante, dans tout les sites qui ont été visités. Si, de prime abord, on peut avoir l'impression que ces espèces forment des agrégats en certains points de la carte, il s'agit d'un artefact. Certaines parties de la région ont été plus étudiées que d'autres, ce qui donne une impression visuelle d'abondance particulière. Ces espèces sont présentes dans la majorité des sites visités, sans que l'on puisse les cantonner dans des sous-régions présentant des conditions écologiques particulières. Ces espèces seront donc qualifiées ici d'ubiquistes : *B.lapidarius* (carte 22), *B.hortorum* (carte 26), *B.subterraneus* (carte 27), *B.pomorum* (carte 28), *B.sylvarum* (carte 29), *B.ruderarius* (carte 31), *B.humilis* (carte 33), *B.pascuorum* (cartes 34).

5. Discussion

5.1. Eléments structurant la faune dans la région Lozère-Aveyron

Comme on l'a vu au chapitre précédent, la faune n'est pas totalement homogène, des éléments interviennent pour la structurer. Dans un premier temps, au cours de cette discussion, on va s'attacher à déterminer quels sont les éléments agissant sur la structure régionale de la faune. Pour arriver à ces fins on aura recours, aux résultats des trois méthodes de traitement des données exposés ci dessus (les dendrogrammes, l'A.C., la cartographie)

Le long de l'axe 1 de l'A.C., les stations sont groupées selon leur type de végétation. Les stations caractérisées par des espèces de bourdons de milieux ouverts ou (Reinig, 1972; Rasmont, 1988) éremophiles (Pittioni & Schmidt, 1942) - stations du Larzac- sont situées sur la partie négative de l'axe et à l'entours du zéro (Figure 7,8, carte 2). Les stations caractérisées par des espèces de lisières ou par des espèces forestières (Reinig, 1972; Rasmont, 1988) sont réparties le long de l'axe 1, entre les valeurs 0,2 à 0,5. La composante 1 de l'A.C. représente donc les types de végétation des différentes stations, elle sépare les paysages les plus ouverts (valeurs négatives et proches de zéro de l'axe 1), des milieux les plus boisés (de 0,2 à 0,5 sur l'axe 1).

La deuxième composante de l'A.C. sépare nettement les stations de l'Aubrac, c'est à dire des stations d'altitudes élevées, souffrant d'un climat froid (carte des isothermes et carte 2), de l'ensemble des autres stations. Le long de l'axe deux de

l'A.C. les stations sont réparties des plus chaudes (valeurs négatives de l'axe 2) au plus froides (valeurs positives de l'axe 2). Les espèces de bourdons caractérisant les stations froides sont des espèces forestières eurosibériennes ou montanes (graphe 2 et 6, tableau V). Les stations chaudes sont caractérisées par des espèces méditerranéennes, atlantiques ou médioeuropéennes de milieux ouverts (graphe 3 et 6, tableau V).

Les espèces principales (tableau VI) de l'Aubrac (en dehors des espèces de lisières, dont on discutera plus loin.), sont : *B.lucorum*, *B.cryptarum*, *B.wurfleini* (cartes de distribution de ces espèces). Soit deux espèces forestières (Rasmont, 1988) et une espèce de lisières forestières. Les espèces caractéristiques et les espèces principales (Hanski, 1982; Ranta, 1983) des communautés de la région, sont donc typiquement forestières (Reinig, 1972; Rasmont, 1988) ou Hylophiles (Pittioni & Schmidt, 1942). Il est intéressant de remarquer que les stations de l'Aubrac (carré U.T.M. EK, carte 2) sont aussi les seules à accueillir *B.wurfleini*, seule espèce montane de la région. Cette espèce n'est que très rarement observée sous l'altitude de 1200m (Rasmont & al., 1985; Reinig & Rasmont, 1986).

Dans le groupe caractérisé par les espèces forestières ou de lisières (comme nous l'avons vu plus haut), l'axe 2 sépare très nettement les stations du nord-est caractérisées par des espèces forestières, d'un grand nombre d'autres stations apparemment marquées de la présence d'espèces, plus ubiquistes, de lisières : *B.lapidarius*, *B.hortorum*, *B.pascuorum*, *B.humilis*, *B.ruderarius*, *B.sylvarum*, *B.pomorum*, *B.subterraneus* (cartes de répartitions de ces espèces). A ce niveau, les stations du Causse du Comtal sont assez particulières, vu qu'elles sont essentiellement habitées par les espèces ubiquistes sus-citées, ainsi que quelques autres appartenant aux autres groupes (milieux ouverts et forêt), *B.confusus*, *B.cullumanus*, *B.terrestris*, *B.ruderatus*, *B.lucorum* (cartes de répartitions de ces espèces).

Les espèces principales du Larzac (tableau VI) sont (en dehors des espèces ubiquistes) des espèces de milieux ouverts comme *B.terrestris*, *B.ruderatus*, *B.laesus* (cartes de distributions de ces espèces). Dans le groupe de stations caractérisé par des espèces de lisières, les espèces principales sont *B.lapidarius*, *B.sylvarum*, *B.terrestris*, *B.ruderatus*, *B.confusus*, *B.cullumanus* (cartes de distributions de ces espèces). Dors et déjà on peut remarquer que beaucoup des espèces principales de ce dernier groupe de stations sont des espèces largement répandues en Aveyron (bien que certaines soient très rares dans les régions limitrophes).

Ces deux axes sont les seuls envisageables, car après application du modèle dit du "bâton brisé", il apparaît que quelque soit la méthode de calcul utilisée dans l'A.C., les autres axes ont une valeur statistique plus faible.

Le tableau IX présente une comparaison entre les classifications précédentes exposées dans l'introduction de ce travail et celle que nous venons d'établir par l'analyse des résultats de l'A.C. et des dendrogrammes.

Tableau IX. Tableau comparatif des classifications écologiques de différents auteurs dont celle établie ici pour la région de Lozère et d'Aveyron.

Espèces	Pittioni & Schmidt (1942)	Reinig (1972)	Rasmont (1988)	groupes observés par l'auteur
<i>B.confusus</i>	Er.er	Champs	Ouverts	Larzac
<i>B.terrestris</i>	Er.er	Lisières	L.ouvertes	Larzac
<i>B.cullumanus</i>			Ouverts	Larzac
<i>B.ruderatus</i>	Er.er	Lisières	Ouverts	Larzac
<i>B.laesus</i>	Er.St	Champs	Ouverts	Larzac
<i>B.lucorum</i>	Hy.Er	Lisières	Forestière	Aubrac
<i>B.cryptarum</i>			Forestière	Aubrac
<i>B.magnus</i>			L.forêt	Aubrac
<i>B.wurfleini</i>	Hy.St	Forestier	Forestière	Aubrac
<i>B.pratorum</i>	Hy.St	Forestier	Forestière	Aubrac
<i>B.jonellus</i>	Hy.St		Forestière	Aubrac
<i>B.soroensis</i>	Hy.St	Forestier	Forestière	Aubrac
<i>B.lapidarius</i>	Hyp.int	Lisières	L.ouvertes	Ubiquistes
<i>B.hortorum</i>	Hy.Er	Lisières	L.forêt	Ubiquistes
<i>B.subterraneus</i>	Er.er	Champs	Ouverts	Ubiquistes
<i>B.pomorum</i>	Hyp.int	Lisières	L.ouvertes	Ubiquistes
<i>B.sylvarum</i>	Hyp.int	Lisières	L.ouvertes	Ubiquistes
<i>B.ruderarius</i>	Hy.Er	Lisières	L.forêt	Ubiquistes
<i>B.humilis</i>	Hy.Er	Lisières	L.ouvertes	Ubiquistes
<i>B.pascuorum</i>	Hy.Er	Forestier	L.forêt	Ubiquistes
<i>B.veteranus</i>	Er.St	Champs	L.forêt	rare
<i>B.hypnorum</i>	Hy.St	Forestier	Forestière	rare
<i>B.muscorum</i>	Er.er	Champs	Ouverts	rare

5.2. Structure faunique et diversité

Comme les résultats obtenus et présentés précédemment tendent à le montrer, les espèces sont, aux exceptions près (*B.wurfleini*, *B.jonellus*, *B.cullumanus*, *B.confusus*, p.ex????) présentes dans tous les milieux, ce qui permet à l'auteur de parler de la faune de Lozère et d'Aveyron?????????????????. Cependant au niveau local des différences sont observables quant à la structure prise par la faune. La faune régionale homogène, est donc composée de plusieurs faunes locales, différentes par leur structure écologique. On peut donc envisager la diversité selon deux échelles (Blondel, 1986; Wilson, 1993):

- Une échelle régionale, envisageant l'importance de la présence de plusieurs écosystèmes au sein de la région.
- Une échelle sub-régionale, afin de comprendre la diversité et la structure des communautés au sein des différents écosystèmes.

La Lozère et l'Aveyron partagent donc une faune commune, dont la structure varie suivant les conditions écologiques locales (notamment la température et la végétation).

Dans l'analyse statistique présentée ici, un grand groupe d'espèces ubiquistes est digne d'un intérêt particulier. Ces espèces ont été récoltées abondamment dans un grand nombre de stations fort différentes. Certaines de ces espèces (*B.lapidarius* et *B.sylvarum*, par exemple) sont des espèces principales (Hanski, 1982; Ranta, 1981 f, g; Rasmont, 1982) dans des milieux très différents comme le Larzac et l'Aubrac (voir cadre géographique dans l'introduction). Les espèces de ce groupe appartiennent toutes (à deux exceptions près) au groupe des espèces de lisières (Reinig, 1972; Rasmont, 1988). Blondel (1986) et Rasmont (1988), s'interrogeait sur le crédit à accorder au groupe des espèces de lisières, se demandant s'il ne s'agissait pas plutôt d'espèces ayant un spectre écologique large. Au vu de l'apparente indifférence de ces espèces quant au milieu qu'elles colonisent, on peut effectivement considérer ces espèces comme des espèces opportunistes ayant un spectre écologique très large qui leur permet de coloniser des milieux parfois radicalement différents (le Larzac et l'Aubrac, p.ex). Toutefois, il faut nuancer ces affirmations. *B.lapidarius*, *B.pascuorum*, semblent, effectivement coloniser tout les milieux sans exprimer aucune préférence. Les autres espèces ubiquistes dans la région, ne peuvent faire l'objet d'une telle généralisation, aussi préfère-t-on ici se rapporter à la classification de Rasmont (1988), qui envisage au sein de la "classe" des espèces de lisières deux "sous-classes". Cette classification semble plus généralisable que celles obtenues par l'auteur ou proposée par Reinig (1972).

Les deux autres groupes dégagés de l'étude de l'auteur, sont composés d'espèces aux préférences écologiques marquées. Contrairement aux espèces ubiquistes discutées précédemment, ces espèces n'ont le statut d'espèce principale que dans les milieux répondant le mieux à leurs exigences écologiques.

Dans le Larzac les espèces principales sont : *B.terrestris*, *B.ruderatus*, *B.laesus*, *B.lapidarius*, *B.subterraneus*, *B.pomorum*, *B.sylvarum*, *B.humilis* et *B.pascuorum*. Les trois premières espèces sont des espèces caractéristiques du Larzac, les autres font partie des espèces ubiquistes, caractéristiques du cause du Comtal.

Dans l'Aubrac, les espèces principales sont : *B.lucorum*, *B.cryptarum*, *B.wurfleini*, *B.lapidarius*, *B.soroensis*, *B.hortorum*, *B.subterraneus*, *B.pomorum*,

B.sylvarum, *B.ruderarius*, *B.humilis*, *B.pascuorum*, *B.lucorum*, *B.cryptarum*, *B.wurfleini* et *B.soroensis*, sont des espèces caractéristiques des milieux d'Aubrac.

Les espèces principales du Comtal sont : *B.lapidarius*, *B.sylvarum*, *B.terrestris*, *B.ruderatus*, *B.confusus*, *B.cullumanus*.

Il semble que dans les milieux où les conditions écologiques sont très particulières, la diversité est très élevée et que de surcroît (comme le remarque Rasmont, 1989) le nombre d'espèces principales (Hanski, 1982) est également plus élevé. Le Causse du Comtal où l'aspect de la végétation est très varié et les conditions climatiques jamais aussi extrêmes que sur le Larzac ou dans l'Aubrac, accueille une faune fortement dominée par une espèce (*B.lapidarius*, représentant 70,83% des espèces récoltées dans six carrés U.T.M. décakilométriques de la région), et dans une moindre proportion, 5 autres espèces : *B.sylvarum*, *B.terrestris*, *B.confusus*, *B.cullumanus*, *B.ruderatus*. Toutefois, comme cela a été précisé précédemment, certaines de ces 5 espèces (*B.cullumanus*, *B.confusus*) sont des espèces rares dans les régions limitrophes, ce qui confère un intérêt particulier à cette partie de la région.

La coexistence d'écosystèmes radicalement différents au sein de la même région est un facteur déterminant de la diversité régionale. Cette diversité écologique de la région permet à la faune régionale d'être diversifiée, chaque espèce trouvant son milieu de prédilection. Au niveau de chaque sous-région, on observe une communauté d'espèces caractéristiques et d'un certain nombre d'espèces ubiquistes.

Les groupes observés dans la région, correspondent bien aux préférences écologiques des différentes espèces, observées par les auteurs précédents (tableau IX). A la lumière de ces résultats, dans chaque milieu, les espèces caractéristiques, sont celles qui trouvent dans ce milieu les conditions écologiques optimales pour leur développement. Les espèces dont les préférences écologiques sont contrariées dans le milieu, n'atteignent jamais le statut d'espèces principales, mais restent toujours peu abondantes. La faune régionale homogène est donc composée de faunes locales, différentes par l'abondance relative des espèces en leur sein. Ce partage du territoire régional s'effectue selon les paramètres écologiques majeurs des milieux : la température, le type de végétation. Au niveau local, d'autres paramètres interviennent pour structurer les communautés (faunes locales, partageant une même structure) (Wilson, 1993).

Le groupe des espèces rares proposé ici rassemble, comme son nom l'indique des espèces dont l'échantillonnage pour la région est faible ou très faible. Les méthodes statistiques que nous avons utilisées groupent les espèces en fonction de leur présence conjointe sur certains sites, ainsi, des espèces partageant le même territoire seront groupées. Dès lors des espèces rares mais observées dans les mêmes

milieux seront groupées, alors que vu le faible nombre de données, cette impression de groupement peut être simplement dû au hasard. Nous observons sur plusieurs dendrogrammes, dans les résultats de l'A.C., et dans la cartographie, que *B.muscorum* et *B.veteranus* (avec aussi des affinités pour *B.laesus*) sont fort proches. Malgré que comme nous l'avons vu ces espèces sont représentées par un faible nombre de données, ce groupe est assez cohérent vu qu'il est composé d'espèces éremophiles, de plus si *B.veteranus* est selon Pittioni une espèce éremophile sténotopique, selon Rasmont (1988) cette espèce appartient à la "sous-classe" des lisières forestières (ce qui tend à mettre en doute sa position d'espèce éremophile sténotopique). *B.muscorum* quant à lui, est selon Pittioni & Schmidt (1942), une espèce éremophile eurytopique et selon Rasmont (1988), cette espèce appartient à la "classe" des espèces de milieux ouverts. Bref à la lumière de ces différents avis, il semble très possible que ces animaux fréquentent les mêmes milieux. Ce qui précède n'est que déductions et suppositions, il serait souhaitable de vérifier que ces espèces, dans la région qui nous intéresse, fréquentent généralement les mêmes milieux.

B.hypnorum est apparemment associé aux deux espèces dont il a été discuté ci avant. Cependant si l'on pouvait, malgré qu'un doute subsiste immanquablement, admettre que ces espèces partagent quelques affinités, le même bon sens pousse à croire qu'en aucun cas *B.hypnorum* ne puisse partager le territoire des deux autres espèces. Il est en effet très improbable qu'une espèce Hylophile sténotopique (selon Pittioni & Schmidt, 1942) partage le milieu d'espèces éremophiles.

5.2.1. Centres de diversité et diversité régionale

On peut parler d'une faune régionale, car la plupart des espèces sont présentes dans tout les milieux. Toutefois, comme on s'est efforcé de le montrer, les espèces caractéristiques sont plus abondantes (elles peuvent même être principales) dans les milieux répondant le mieux à leurs exigences écologiques. Les faunes locales (particulières par l'abondance de certaines espèces) peuvent être envisagée comme des îles (Bowers, 1985; Blondel, 1986; Mc Arthur & Wilson in Wilson, 1993), à partir desquelles un flux migratoire colonise les milieux environnants. Mc Arthur & Wilson envisage, pour expliquer la colonisation des îles, le continent le plus proche (ou la grande île), comme un réservoir d'espèces susceptibles de coloniser les îles voisines. Les populations insulaires, dans ce modèles, sont soumises à un taux d'extinction, provoquant le cas échéant l'extinction de ces populations. Lorsque le taux migratoire est supérieur au taux d'extinction, la population insulaire est stable (cela dépend entre autres de la taille de l'île et de son éloignement par rapport au continent).

Dans la région, on peut considérer les communautés locales comme étant à la fois des populations "continentales" et "insulaires". Les espèces principales, dont les populations locales sont importantes peuvent migrer vers les autres régions, et ainsi entretenir les faibles populations qui les représentent dans les autres sous-région. Dans chaque sous-région, les espèces caractéristiques des autres sous-régions, sont représentées par des effectifs faibles, comparables aux populations insulaires du modèle de Mc.Arthur & Wilson.

La diversité écologique régionale est donc très importante pour fournir une explication à la diversité spécifique, vu que chaque milieu particulier est susceptible de se comporter comme un "continent" pouvant enrichir les faunes avoisinantes et donc contribuer à l'existence d'une faune régionale diversifiée.

5.3. A propos de la diversité

5.3.1. Diversité locale et partage des ressources

La faune de la région présente une richesse spécifique importante (voir les indices de diversité, chapitre, 3.3) vu qu'elle comporte 63% des espèces de la faune des bourdons de France. Les indices de diversité calculés en différents points de la région confirment cette première impression. L'espérance de Hurlbert lors d'une prise aléatoire de 100 spécimens est de 19,95 (lors de la capture aléatoire de 100 spécimens on peut donc s'attendre à trouver entre 19 et 20 des 46 espèces françaises). L'indice de Shannon-Weaver est, lui aussi, élevé pour la région : 3,91 bits. En plus d'être nombreuses, les espèces sont donc bien représentées dans la région (l'indice de Shannon-Weaver étant une proportion entre la faune locale et la faune régionale). La diversité d'habitats est grande dans la région : sols calcaire ou volcaniques, végétations forestière ou quasi-steppique. Toutefois, la gamme d'altitudes est assez réduite (de 200 m à 1699 m) et on a vu que ceci explique en partie la diversité spécifique régionale.

Au niveau sub-régional la diversité peut s'expliquer par différents mécanismes de partage des ressources (Hanski, 1982a, 1982b; Inouye, 1977a, 1977b, 1978, 1979, 1980; Pekkarinen, 1984; Ranta, 1981 b, c, d, e, 1983; Rasmont, 1989; Têras, 1976a, 1976b, 1983). Les bourdons dépendent directement des ressources énergétiques que représentent les fleurs (Heinrich, 1976). Dès lors les espèces ont une propension naturelle à utiliser ces ressources au maximum. Cependant tout les bourdons n'utilisent pas toutes les ressources disponibles. Plusieurs facteurs contribuent au partage des ressources.

La longueur du proboscis est le premier de ces facteurs (Inouye, 1977a, 1977b, 1978, 1979, 1980) limitant l'accès de certaines espèces à certaines plantes en fonction de la profondeur de la corolle de ces dernières. Si il semble que l'on ne puisse pas prétendre à un partage de la faune sur, l'unique base de la longueur des pièces buccales (Ranta 1981b; Hanski, 1982a, 1982b), la taille de celles-ci rendent malgré tout difficile l'exploration de certaines plantes. Des espèces à longue langue sont moins efficaces sur des plantes à corolles courtes, alors que des espèces à langue courte ne peuvent accéder directement aux fleurs à corolles longues (Inouye, 1980; Ranta 1983). La longueur des pièces buccales explique donc partiellement le partage des ressources et par conséquent la coexistence de nombreuses espèces.

Le climat de la région étudiée semble jouer, lui aussi, rôle non négligeable dans le partage des ressources entre les espèces. Ainsi, un climat "catastrophique" semble propice à l'existence d'une faune diversifiée (Ranta 1981a; Rasmont, 1989, Corbet, 1990). Un climat qui permet l'élimination aléatoire d'un grand nombre d'individus contribue au relâchement de la compétition et permet aux colonies survivantes de se trouver devant une abondance de ressource. Il est important toutefois de remarquer que ces phénomènes n'empêchent pas certaines espèces d'être dominantes (en nombre) au sein de la faune, celle-ci se partageant en espèces principales et satellites (Hanski, 1982). Toutefois, lorsque de tels mécanismes de partage des ressources interviennent, les espèces principales sont plus nombreuses mais moins abondantes que dans les milieux où le partage des ressources se fait moins bien.

Le Larzac, dont le climat est instable (Rasmont, 1989) répond à la théorie de Ranta (1981a). Lors de fortes pluies, de grêles soudaines ou d'autres événements météorologiques, un grand nombre d'individus est éliminé et la concurrence pour les maigres ressources est relâchée.

Dans l'Aubrac par contre, la végétation est plus riche que sur le Larzac, alors que le climat y est aussi imprévisible (des brouillards froids peuvent se former en plein mois de juillet, immobilisant un grand nombre d'espèces) l'abondance relative des ressources n'en est donc que plus grande.

La structure de la faune du Causse du Comtal confirme ce qu'on avance ici. En effet, ce causse n'a pas une flore particulièrement intéressante pour les bourdons, et le climat n'y est pas particulièrement catastrophique. Par conséquent, la compétition entre les espèces est élevée, ce qui se traduit par une faune peu diversifiée, largement dominée par *B.lapidarius* et où peu d'espèces peuvent être élevées au rang d'espèces principales (Hanski, 1982). La faune du Causse du Comtal est dominée par des espèces ubiquistes banales pour la région (*B.lapidarius*, *B.sylvarum*, *B.pomorum*).

Au niveau sub-régional, il semble indispensable que des événements interviennent pour empêcher la monopolisation des ressources par quelques espèces. L'abondance des ressources n'est synonyme de diversité faunique que si il existe des mécanismes permettant de diminuer la concurrence interspécifique.

A l'échelle sub-régionale, d'autres facteurs peuvent influencer la diversité (Banaszak, 1987). La présence de ressources lors de l'établissement du nid, les conditions climatiques de l'environnement sont (p.ex) des facteurs pouvant influencer la diversité, ou expliquer des variations de diversité d'une année à l'autre (Teräs, 1983). Des facteurs physique comme l'abondance de sites de nidification peut influencer très fortement la diversité spécifique (Barbier & al., 1990; Dufrêne & al., 1990; Rasmont & al., 1990).

5.3.2. Diversité et biogéographie

Au niveau régional d'autres facteurs peuvent expliquer la diversité de la faune. La faune qui nous intéresse est composée d'espèces d'origines biogéographiques différentes, tout semble se passer comme si la région était l'intersection de différents ensembles dont les objets seraient les espèces. On peut expliquer la grande diversité par la simple constatation de ce phénomène d'intersection. Un grand nombre d'espèces partagent la même aire de répartition et sont proposées à la "sélection écologique" des milieux, les espèces y trouvant les conditions nécessaires à leur prospérité s'y établissent. On peut penser que plus il y d'aires de répartition qui se rencontrent plus le nombre d'espèces susceptibles de s'établir sur le territoire est grand. La faune de la région est composée de 29 espèces provenant (dans les proportions exprimées par le graphique n° 6) de six types de distribution ("*Verbreitungstypen*") différents et qui trouvent dans le Sud du Massif central les conditions nécessaires à leur développement.

En certains points particuliers de convergence des types de distributions, la diversité spécifique est élevée. Ceci permet qu'un grand nombre d'espèces aient accès aux différents milieux proposés par la région (Williams, 1991). Par conséquent, un grand nombre d'espèces vont se disputer, en fonction de leurs préférences écologiques, les ressources disponibles. La diversité pourrait donc résulter d'un processus de compétition des espèces pour les ressources (Inouye, 1977a, 1977b, 1978; Ranta, 1981 a, b, c, d, e, f, g; Hanski, 1982; Pekkarinen, 1984) qui leur sont offertes par les différents milieux. Cette diversité serait probablement différente si le biotope étudié était situé dans une région dont une des aires biogéographiques de répartition serait exclue. Ou si les ressources et les conditions écologiques proposées par le milieu étaient différentes.

Peut-on expliquer la diversité de la faune de ces milieux par les affinités biogéographiques des espèces qui la composent? Comment peut-on expliquer la rareté ou l'absence de certaines espèces au sein de ces régions de fortes diversité?

Pour répondre à la première de ces questions, on peut faire appel aux données disponibles dans la littérature (Rasmont, 1989; Williams, 1991), ou à son expérience propre.

En Cerdagne, la diversité faunique et écologique de cette région est discutée par Rasmont (1989). La Cerdagne (France, Pyrénées Atlantiques) possède une faune plus riche encore que celle de la région qui nous intéresse, en effet ce territoire regroupe 77% des espèces de France continentale, originaires (comme les espèces de la faune de Lozère-Aveyron, graphes 6 et 7) de toutes les aires de distributions existant au niveau du Paléarctique occidental. Cette faune diversifiée colonise des milieux variés, selon Rasmont (1989), la diversité écologique en plus d'une diversité climatique, justifierait la diversité faunique. La position géographique de la Cerdagne est probablement déterminante pour expliquer l'établissement d'une faune diversifiée. Alors que, comme on l'a expliqué plus haut, les mécanismes de partage des ressources et l'abondance de ces ressources, constituent des mécanismes de maintien de la diversité.

Au Maroc, où l'auteur a pu récolter cette année, la diversité écologique est énorme allant des sapinières humides du Rif jusqu'aux ergs sahariens. On y trouve une diversité étonnante de grands Apoïdes (Anthophoridae, Megachilidae). Pourtant le Maroc n'est habité que par quelques espèces de bourdons : *Bombus terrestris*, *Bombus ruderatus*, *Bombus vestalis*, *Bombus laesus* et *Bombus lapidarius*; ces deux dernières très peu abondantes. L'on peut penser que la compétition avec de nombreuses espèces d'anthophores (plus de 100) réduit les possibilités de colonisation du territoire marocain par les bourdons. Cependant en France de nombreux milieux comptent dans leur faune bourdons et anthophores en égale quantité. Le nombre de ces espèces pour la France est de 46 pour les bourdons et de 41 pour les anthophores (*Anthophorini* (39 spp) + *Habropodini* (2 spp)). La seule explication valable pour expliquer la faible diversité spécifique des bourdons au Maroc est que cette région est située à l'extrémité d'un gradient décroissant d'abondance partant de l'Asie centrale et s'achevant au îles Canaries (une seule espèce de bourdon : *B.canariensis*).

Dans une étude de la faune du Cachemire (Asie, Himalaya), Williams (1991) établit une relation entre la proximité du centre de distribution d'une espèce et l'abondance de cette espèce dans la faune locale. Selon Williams, lors de perturbations du milieu provoquant une réduction de la faune, ce sont les espèces qui sont les plus proches de leur centre de distribution qui se maintiennent le mieux, il

s'agit d'une application du modèle de la lentille de Gorodkov (1986a, b). Williams, (1988) signale la même relation entre l'abondance d'une espèce et la proximité de son centre de distribution, pour la faune des îles britanniques).

La position géographique d'une région semble donc déterminante quant au nombre d'espèces qui peuvent coloniser les différents milieux de cette région. En Cerdagne toutes les influences biogéographiques d'Europe occidentale se rencontrent (graphe 5, 7) et l'on remarque que la faune y est très diversifiée (Rasmont, 1989). On l'a vu, les influences biogéographiques de la faune marocaine sont au nombre de deux (méditerranéenne, pontoméditerranéenne). Or la faune marocaine comporte peu d'espèces de bourdons. Williams (1991), arrive à une conclusion proche de celle exposée ici. Il met en relation la proximité du centre de répartition et la faible probabilité d'extinction de l'espèce. ??????????L'auteur ne s'intéresse pas directement ici à l'extinction de populations d'une espèce donnée mais à l'existence de nombreuses espèces dans un milieu donné. Si un grand nombre d'espèces peuvent coloniser un milieu du fait de la proximité de populations voisines importantes, il est probable que si les conditions écologiques le permette la diversité régionale sera élevée.

Enfin, d'autres facteurs peuvent être invoqués pour expliquer la présence ou l'absence d'une espèce sur un territoire, par exemple, on sait que les glaciations et les événements écologiques violents en général, sont importants quant à leur intervention dans la répartition des espèces (Reinig, 1937; Blondel, 1986; Lang, 1994). L'établissement d'une glaciation diminue fortement la surface habitable (Reinig, 1937; Lang, 1994) par les espèces, du fait des transformations climatiques qu'elle entraîne. Durant les glaciations, les climats froids (polaires, toundrales) descendent aux latitudes bénéficiant actuellement de climats tempérés. Les espèces qui vivent habituellement sous des climats tempérés, sont chassées par l'avancée des glaces, vers des "refuges". Les refuges sont les zones de climats chauds et tempérés réduites (en Europe, au pourtour méditerranéen). Ces phénomènes interviennent dans l'apparition de disjonctions, la formation de populations en expansion (Reinig 1937, 1939, 1969; Lang, 1994). Lorsque la glaciation prend fin, les climats tempérés et continentaux (p.ex) se rétablissent dans leurs anciennes frontières, permettant la réexpansion de la flore et de la faune des refuges glaciaires. Ces événements modifient simplement les aires de répartition, ainsi les espèces une fois libérées de leur contraintes climatiques se lancent à la conquête des territoire perdus dans le passé à partir de leur position refuge.

Les glaciations peuvent agir sur la faune selon deux grandes voies. D'une part une espèce est chassée vers un seul refuge. D'autres part, une espèce est chassée vers des refuges distincts, dans ce dernier cas des phénomènes de vicariance et de spéciation allopatrique (au sein de populations différentes) peuvent apparaître

(Reinig, 1937, 1939). Au delà de ces phénomènes évolutifs, il ne faut pas voir dans les faunes des refuges glaciaires, une concentration de la faune précédente sur un territoire réduit, mais plutôt une réduction des aires de répartitions des espèces en différents refuges. Ainsi, l'on peut examiner le cas particulier de *B.lapidarius* (Reinig, 1969), la sous espèce nominale (la plus répandue en Europe) de cette espèce est originaire du Sud de la péninsule balkanique et ne possède pas de refuge sur le littoral du Sud de la France, alors qu'il s'agit d'une des espèces les plus banales à l'heure actuelle; cette espèce n'était donc apparemment pas présente dans les refuges glaciaires de la France continentale, voici donc une différence importante entre la faune réfugiée et la faune postglaciaire. Ces considérations sur les événements des âges glaciaires, permettent facilement d'expliquer des phénomènes de colonisations de milieux. Mais, si il ne faut pas y voir une explication de la forte diversité de certains milieux, le mécanisme de recolonisation est néanmoins intéressant pour illustrer l'importance de la biogéographie dans l'explication de la diversité. Car il montre clairement que les différentes faunes proviennent d'une rencontre entre différentes espèces lancées à la conquête de nouveaux territoires. Les fortes diversités régionales résultent de la rencontre d'animaux ayant des aires de répartitions distinctes, en des endroits propices à chacun d'eux.

6.

Résumé et conclusions

Pour expliquer la diversité de la faune des bourdons (Hymenoptera, Apidae) de la région de Lozère et d'Aveyron (France, Massif Central), on a entrepris une étude des préférences écologiques et des affinités biogéographiques des espèces présentes dans la région. Les résultats de ces études conduisent à tirer plusieurs conclusions permettant d'expliquer la diversité de la région, et peut être applicables à d'autres régions dans le cadre d'autres études.

Dans une région donnée au sein de laquelle la faune est homogène, le partage des ressources entre les espèces joue un rôle déterminant dans la diversité faunique de la région. Le partage des ressources se fait selon trois critères essentiels :

- L'abondance des ressources est un des facteurs pouvant expliquer la diversité locale. Un milieu où les ressources sont sur-abondantes permet un relâchement de la compétition interspécifique et donc une diversité élevée. Cependant, il n'est pas certain que de tels milieux existent, les ressources disponibles étant souvent un facteur limitant. L'abondance des ressources semble favoriser l'abondance de quelques espèces au détriment des autres. Les ressources disponibles dans le milieu ne peuvent donc pas être considérées comme une explication, valable à elle seule, de la diversité locale.

- La longueur des pièces buccales, restreint les possibilités d'exploitations de certaines ressources par certaines espèces. Un proboscis trop court ou trop long peut diminuer l'efficacité du travail d'une espèce pour avoir accès aux ressources offertes par un type de fleur (corolle longue, ou corolle courte).
- La diminution du nombre de concurrents par des phénomènes climatiques violents (orage, grêle, inondation), contribue au relâchement de la concurrence, par l'élimination aléatoire des individus de toutes les espèces. Chaque spécimen survivant, se trouve alors face à une grande quantité de ressources peu exploitées.

Ces conditions écologiques permettent d'expliquer **comment** une faune diversifiée peut exister et se maintenir dans une région donnée. On tente aussi ici de comprendre **pourquoi** certains milieux accueillent une faune très diversifiée, alors que d'autres milieux aux conditions écologiques parfois au moins aussi favorables, accueillent une faune moins diversifiée. L'étude des types de distribution des espèces a permis d'arriver à la conclusion qu'il existe des milieux géographiquement privilégiés. Ces milieux privilégiés sont situés au point d'intersection (ou de convergence) des aires de distribution de nombreuses espèces. Cette situation géographique particulière, permet qu'un grand nombre d'espèces différentes aient accès aux ressources disponibles dans les différents milieux de la région. A ce niveau régional interviennent, alors, les mécanismes écologiques de maintien de la diversité cités plus haut.

Finalement, sur un plan toujours biogéographique, on envisage brièvement l'effet des glaciations sur les faunes, et les éclaircissements que ces phénomènes pourraient apporter au problème posé par la diversité. Les glaciations peuvent expliquer bon nombre de mouvements des populations, par exemple : l'expansion de certaines espèces, la disparition de certaines espèces, les disjonctions des aires de répartition, les phénomènes de diversité par l'intersection des aires de distributions de différentes espèces.

La diversité résulte donc de la conjonction de phénomènes écologiques et biogéographiques. Les uns permettant le maintien des espèces en une faune homogène et diversifiée, les autres étant nécessaires à l'existence de la diversité au niveau de la région considérée. On ne peut pas établir de lois qui permettraient d'expliquer de manière rigoureuse et systématique la diversité de tous les milieux. Cependant l'étude de la diversité amène à mieux comprendre une variété de mécanismes permettant aux diverses espèces de coloniser les différents milieux. La connaissance de la diversité et des mécanismes qui la régissent est un des points fondamentaux de l'écologie. Cette connaissance permet de quantifier la réelle influence de l'évolution des différents paramètres écologiques, sur les populations.

L'étude de la diversité est un domaine vaste et capital, dans cette étude, on n'a pu envisager qu'un territoire réduit et on n'a pu tester qu'un nombre réduit des paramètres permettant d'expliquer la diversité locale ou régionale. Afin de mieux comprendre les mécanismes menant à l'existence de milieux très diversifiés en certaines espèces, il serait souhaitable de pouvoir étudier d'autres milieux, d'autres taxons et d'envisager d'autres paramètres écologiques ou biogéographiques.

- Alford, D.V., 1975. *Bumblebees*. Davis-Poynter, London, XII + 352 pp., 16 pls.
- Banaszak, J., 1987. Diversity and density of pollinating insects (*Apoidea*) in the agricultural landscape of Rumania. *Bulletin Entomologique de Pologne*. 57 :747-766.
- Barbier, Y. & P., Rasmont, en préparation. Carto Fauna Flora version β. Université de Mons-Hainaut.
- Barbier, Y., P Rasmont, R., Wahis, 1990. Aperçu de la faune des Hyménoptères Vespiformes de deux terrils du Hainaut occidental (Belgique). *Notes fauniques de Gembloux*. 21 : 23-38.
- Blondel, J., 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson collection d'écologie : 20.
- Bowers, M.A., 1985. Bumble bee colonization, extinction, and reproduction in subalpine meadows in northeastern Utah. *Ecology*. 66 : 914-927.
- Corbet, S.A., 1990. Pollination and the weather. *Israël Journal of Botany*. 39 : 13-30.
- De Lattin, G., 1967. *Grundriss der zoogeographie*. Gustav Fischer Verlag Jena. 602 pp.
- Dufrêne, M., P., Anrys, Y., Barbier, & P., Rasmont, 1990. Comparaison des taxocénoses de Carabides de terrils et de milieux semi-naturels. *Notes fauniques de Gembloux*. 21 : 59-66.
- Dupias, G. & D. Lavergne, 1968. Aurillac. *Carte de la végétation de la France*. n°65. C.N.R.S. éd..
- Dupias, G. & G. Cabaussel, 1966. Rodez. *Carte de la végétation de la France*. n°65. C.N.R.S. éd..
- Dylewska, M., 1957. The distribution of the species of genus *Bombus* Latr. in Poland. *Acta Zoologica cracoviensia.*, 2 : 259-278.
- Gorodkov, K.B., 1986a. Three-dimensional climatic model of the potential range and some of its characteristics. II. *Entomological review*, 65(2) : 1-18 (article original en russe dans *Entomologicheskoye Obozrenye*, 1986(1) : 81-95.
- Gorodkov, K.B., 1986b. Three-dimensional climatic model of the potential range and some of its characteristics. I. *Entomological review*, 65(2) : 19-35 (article original en russe dans *Entomologicheskoye Obozrenye*, 1985(2) : 295-310.
- Hanski, I., 1982. Communities of bumblebees : testing the core-satellite species hypothesis. *Annales Entomologici Fennici*, 19 : 65-73.
- Hanski, I., 1982. Structures in bumblebee communities. *Ann. Zool. Fennici*. 19 : 319-326.
- Heinrich, B., 1976. Resource partitioning among some eusocial insects : Bumblebees. *Ecology*. 57 : 874-889.
- Inouye, D., 1977a. Species Structure of bumblebees communities in North America and Europe. pp. 35-49 In : Mattson, W.J., *The role of Arthropods in forest ecosystems*. Springer, Berlin-Heidelberg-New york.

- 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.
- Inouye, D., 1979.** Patterns of corolla tube length of bumblebee flowers from two continents. *IV th international symposium on pollination*. D.W.Inouye department of zoology, University of Maryland, college Park, Maryland 20742, USA.
- Inouye, D., 1980.** The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by Bumblebees. *Oecologia*. 45 : 192-201.
- Lang, G., 1994.** *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse*. Gustav Fisher Verlag, Jena, Stuttgart, New York. 462 pp.
- Lumaret, J.-P., 1978.** *Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France*. Thèse, Université des Sciences et des Techniques du Languedoc, Montpellier, tome I, 254 pp., 6 annexes; Tome II, 88 cartes.
- Lundberg, H. & E. Ranta, 1980.** Habitat and food utilization in a subarctic bumblebee community. *Oikos* 35 : 303-310.
- Liken, A., 1973.** Studies on Scandinavian Bumble Bees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 20(1) : 1-218.
- Michelin, 1993.** *Gorge du Tarn Cévennes Languedoc*. Michelin éd. 13.
- Ministère de l'industrie, 1980.** *Carte Géologique de la France et de la marge continentale à l'échelle de 1/1 500 000*. Bureau de Recherches Géologiques et Minières.
- Pekkarinen, A., I. Teräs, J., Viramo & J.Paatela, 1981.** Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae : *Bombus* and *Psithirus*) in eastern Fennoscandia. *Notulae Entomologicae*, 61 : 71-89.
- Pekkarinen, A., 1984.** Resource partitioning and coexistence in bumblebees (Hymenoptera, Bombinae). *Annales Entomologici Fennici*, 50 : 97-107.
- Pittioni B. & R.Schmidt, 1942.** Die bienen des südöstlichen Niederdonau. I : Apidae, Podaliriidae, Xylocopidae, und Ceratinidae. *Niederdonau, Natur und Kultur*, 19 : 1-69.
- Ranta, E. & H. Lundberg, 1981.** Resource utilization by bumblebee queens, workers and males in a subarctic area. *Holarct. Ecol.* 4 : 145-154.
- Ranta, E. & H., Lundberg, 1980.** Resource partitioning in bumblebees : the significance of differences in proboscis length. *Oikos* 35 : 298-302
- Ranta, E. & K., Vespäläinen, 1981.** Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. *Oikos* 36 : 28-34.
- Ranta, E. & M. Tiainen, 1982.** Structure in seven bumblebee communities in eastern Finland in relation to resource availability. *Holarct. Ecol.* 5.

- Ranta, E., 1981.** Structure of bumblebee communities in Northern Europe. *Thèse*, Departement of zoology, University of Helsinki, 8 pp. (avec la copie de 7 autres articles de Ranta & al.)
- Ranta, E., 1982.** Species structure of North European bumblebee communities. *Oikos* 38.
- Ranta, E., 1983.** Foraging differences in bumblebees. *Ann. Ent. Fenn.* 49 : pp. 17-22.
- Ranta, E., H., Lundberg, & I., Teräs, 1981.** Patterns of resource utilization on two Fennoscandian bumblebee communities. *Oikos* 36 : 1-11.
- Rasmont, P. J.-C., Verhaeghe, & M., Quaranta, 1994.** Clef des *Bombinae* ouest paléarctique. *Manuscrit*. 115 pp.
- Rasmont, P., 1983.** Catalogue commenté des Bourdons de la région ouest paléarctique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). *Notes fauniques de Gembloux*, 7 : 1-72.
- Rasmont, P., 1984.** Les bourdons du genre *Bombus* Latreille *sensu stricto* en Europe occidentale et centrale (Hymenoptera, Apidae). *Spixiana*. 7(2) : 135-160.
- Rasmont, P., 1985.** *Alpigenobombus wurfleini* (Radoszkowski, 1859) (Hymenoptera, Apidae, Bombini) le bourdon des montagnes. *Documents pour un atlas zoogéographique du Languedoc-Roussillon*. 30.
- Rasmont, P., 1988.** Monographie écologique et zoogéographique des Bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). *Thèse*. Faculté des Sciences agronomiques de l'Etat de Gembloux (Belgique). 309 pp.(79 cartes), 62 annexes.
- Rasmont, P., 1989.** Centre de richesse et centres de pauvreté de la faune des bourdons de France (Hymenoptera, Apidae). Théorie d'Inouye contre Théorie de Ranta & Vespalainen. *Sécrétariat de la Faune et de la Flore*. 215-225.
- Rasmont, P., 1994.** *Tablet*. Université de Mons Hainaut. Logiciel non publié.
- Rasmont, P., E., Andreas, J., Banaszak, & G., van der Zanden, 1995.** Hymenoptera Apoidea Gallica. Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bulletin de la société entomologique de France*. 100 (hors série) : 1-98.
- Rasmont, P., Y., Barbier, & A., Empain, 1994.** Microbanque Faune Flore 3.2. Université de Mons Hainaut & Jardin Botanique de Meise.
- Rasmont, P., Y., Barbier, & A., Pauly, 1990.** Faunistique comparée des Hyménoptères Apoïdes de deux terrils du Hainaut occidental. *Notes fauniques de Gembloux*. 21 : 39-58.
- Rasmont, P., A., Scholl, R., De Jonghe, E., Obrecht, & A., Adamski, 1986.** Identité et variabilité des mâles de bourdons du genre *Bombus* Latreille *sensu stricto* en Europe occidentale et centrale (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). *Revue suisse zool.* T.93 (3) : p. 661-682.
- Reinig, W.F., & P. Rasmont, 1988.** Beitrag zur Kenntnis des Berghummel *Alpigenobombus wurfleini* (Radoszkowski, 1859) (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). *Spixiana, München*, 11(1) : 37-67.
- Reinig, W.F., 1937.** *Die Holarktis. Ein betrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Floregebiete*. Gustav Fisher, Jena, 124 pp..

- Reinig, W.F., 1939.** Die evolutinsmechanismen, erläutert an den Hummeln. *Zoologischer Anzeiger*, suppl. 12 : 170-206.
- Reinig, W.F., 1970.** Bastardierungszonen und Mischpopulationen bei Hummeln (*Bombus*) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*) (Hymenoptera, Apidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 59 : 1-89.
- Reinig, W.F., 1972.** Ökologische Studien an mittel- und südeuropäischen Hummeln (*Bombus* Latr., 1802; Hym., Apidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 60 : 1-56.
- Rohlf, J. F., 1993.** *Ntsys-PC version 1.8. Numerical and multivariate analysis system.* Applied biostatistics, Inc.
- Rouire, J. & C. Rousset, 1973.** Causses Cévennes Aubrac. *Guides géologiques régionaux.* Masson & Cie éd. 185 pp.
- Teräs I., 1978.** The activity of social wasps (Hymenoptera, Vespidae) at low temperatures. *Annales Entomologici Fennici.* 44 : 101-104.
- Teräs, I., 1976b.** Bumblebees, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae), on red clover in south Savo, Finland. *Annales Agriculturae Fenniae.* 15 : 107-127.
- Teräs, I., 1976.** Flower visits of bumblebees, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. *Annales Entomologici Fennici*, 13 : 200-232.
- Teräs, I., 1983.** Estimation of bumblebees densities (*Bombus*, Hymenoptera). *Acta entomologica Fennica*, 42 : 103-113.
- Williams, P. H., 1989.** Why are there so many species at Dungeness? *Botanical journal of the Linnean society*, 101 : 31-44.
- Williams, P. H., 1991.** The bumblebees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera : Apidae, Bombini). *Bulletin British Museum (Natural History. Entomology series.* 60(1) : 204 pp..
- Wilson, E. O., 1993.** La diversité de la vie. *Odile Jacob éd.* Sciences. 496 pp..