

# **Les Alpes vaudoises, un havre de diversité pour les bourdons (*Bombus* Latreille, Apidae) = Diversity of bumblebees (*Bombus* Latreille, Apidae) in the alps of the canton Vaud (Switzerland)**

Autor(en): **Pradervand, Jean-Nicolas / Pellissier, Loic / Rossier, Leila**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **84 (2011)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-403021>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## Les Alpes vaudoises, un havre de diversité pour les bourdons (*Bombus* Latreille, Apidae)

### Diversity of bumblebees (*Bombus* Latreille, Apidae) in the alps of the canton Vaud (Switzerland)

JEAN-NICOLAS PRADERVAND<sup>1\*</sup>, LOIC PELLISSIER<sup>1</sup>, LEILA ROSSIER<sup>1</sup>, ANNE  
DUBUIS<sup>1</sup>, ANTOINE GUISAN<sup>1</sup> & DANIEL CHERIX<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Département d'Écologie et d'Évolution, Université de Lausanne, Bâtiment Biophore, CH-1015 Lausanne, Suisse.

<sup>2</sup> Musée de Zoologie, Place de la Riponne 6-CP, CH-1014 Lausanne, Suisse.

\* Corresponding author: Jean-Nicolas Pradervand, Département d'Écologie et d'Évolution, Université de Lausanne, Bâtiment Biophore, CH-1015 Lausanne, Suisse; Fax +41 21 692 42 65; E-mail: Jean-Nicolas.Pradervand@unil.ch

*Diversity of bumblebees (Bombus Latreille, Apidae) in the alps of the canton Vaud (Switzerland).* — Bumblebees (*Bombus*: Apidae) are insects familiar to the public but poorly studied due to their difficult identification. Switzerland provides shelter for 41 bumblebee species (including *Psithyrus*). A high proportion of these species are present in the mountainous environments of the Alps of the canton Vaud. A sampling including more than 200 open meadows of this region along an altitudinal gradient from 1000 m to 3000 m, allowed us to highlight the high bumblebee species diversity of the study area. 31 out of the 41 Swiss species are present in the area. Moreover, more than ten species are often found within a single site. Bumblebee species can have different ecological preferences, causing a species turnover along the altitude, and it is easily possible to distinguish between some high or low altitude species. Despite the large diversity of the area, several species are known to be strongly affected by agricultural practices and are becoming very rare in the study area. It would thus be important to take conservation measures to protect these very efficient pollinators.

Keywords: *Bombus*, distribution, Switzerland, canton Vaud.

#### INTRODUCTION

Les bourdons sont des pollinisateurs fréquents de nombreuses espèces végétales et jouent, par conséquent, un rôle important au sein des écosystèmes (Rasmont 1988; Williams 1986). Au niveau mondial, ces insectes appartenant aux genres *Bombus* et *Psithyrus* se rencontrent presque partout, à l'exception de l'Afrique subsaharienne et de l'Australie, avec une diversité maximale dans la zone Paléarctique. Une des raisons de cette vaste distribution réside dans la grande tolérance de ces organismes aux conditions climatiques difficiles, principalement une forte résistance au froid. En effet, leur surface corporelle réduite par rapport à leur volume leur permet de limiter les pertes de chaleur et d'être actifs à des températures où peu d'autres insectes le sont (Goulson 2003, Heinrich 2004). Sous nos latitudes, les bourdons peuvent donc occuper un grand nombre d'habitats différents et, comparés à d'autres insectes, présenter une amplitude écologique relativement large.

Plusieurs études portant sur les facteurs qui conditionnent la distribution des bourdons nous indiquent que les contraintes climatiques jouent un rôle essentiel

dans leur distribution. En effet, les espèces peuvent présenter des niches climatiques plus ou moins étendues avec différents optimums (Williams *et al.* 2007). Dans un travail effectué dans la Vallée de l'Eyne (Pyrénées françaises), Iserbyt *et al.* (2008) ont montré que la composition en espèces changeait de manière importante le long du gradient altitudinal, mais que chaque espèce de bourdon présentait néanmoins une amplitude altitudinale relativement étendue. Williams *et al.* (2007) quant à eux, démontrent que, bien que le climat reste un facteur important, les populations d'espèces aux limites géographiques ou écologiques de leur niche climatique peuvent tout de même subsister localement si les ressources florales sont suffisantes.

En complément aux facteurs abiotiques et aux ressources, plusieurs études ont suggéré que des facteurs biotiques, comme la compétition, pouvaient influencer les assemblages de bourdons. Cependant, ces résultats diffèrent suivant les régions étudiées (Fitzpatrick *et al.* 2007; Williams 2005). Aux États-Unis, les communautés d'espèces semblent influencées par des relations de compétition trophique entre-elles. Seules des espèces présentant des proboscis (pièce buccale en forme de tube) de longueurs différentes et donc collectant des ressources distinctes peuvent cohabiter (Pyke 1982). En revanche, une telle compétition n'a pas pu être mise en évidence au sein des communautés européennes (Williams *et al.* 2007; Rasmont *et al.* 2006). Néanmoins, l'abondance en ressources florales d'un site semble influencer la richesse des communautés. En Europe, les zones riches en ressources florales comptent généralement entre 6 et 11 espèces de bourdons, voire même 16 pour les sites les plus riches (Goulson *et al.* 2008). La disponibilité des ressources florales à proximité de la zone de nidification a été mise en évidence comme étant un facteur très important pour le maintien des espèces aux limites de leur distribution altitudinale ou latitudinale (Williams *et al.* 2007). Finalement, alors que certaines espèces de bourdons sont polytrophes et se nourrissent sur de nombreuses espèces de fleurs, les espèces oligotrophes nécessitent la présence de plantes particulières. Les espèces monotrophes se nourrissent exclusivement d'une plante hôte, comme *Bombus gerstaeckeri* lié au genre *Aconitum*. Ces différents niveaux de spécialisation impliquent qu'une grande quantité de ressources florales ainsi qu'une forte diversité en espèces végétales soient disponibles, échelonnées sur l'ensemble de la saison, pour maintenir une communauté riche en bourdons.

L'intensification de l'agriculture avec l'abandon des techniques extensives a fortement réduit la diversité et l'abondance des ressources florales en Europe, et par conséquent également en Suisse. La forte pression exercée sur les milieux naturels par l'utilisation de pesticides, de fertilisants, tend à réduire la diversité en habitats potentiels, impliquant une baisse de la richesse spécifique de ces habitats (Müller *et al.* 2004). L'utilisation intensive des sols semble donc être un des facteurs principal de la diminution des bourdons en Europe directement, ou indirectement via l'appauvrissement des communautés végétales (Fitzpatrick *et al.* 2007; Williams & Osborn 2009). En effet, la diversité des bourdons dans des milieux de cultures intensives est significativement plus basse qu'en milieux ouverts semi-naturels (Goulson *et al.* 2006). Généralement moins touchés que les milieux de basse altitude, les milieux montagnards restent des refuges importants pour les bourdons, notamment dans les Alpes. La Suisse abrite d'ailleurs 41 des 199 espèces de bourdons connues de la zone paléarctique, et parmi ces espèces, plus de 75 % se retrouvent en milieux montagnard à subalpin (Williams 2008; Amiet 1996).

Le but de ce travail est de répertorier les différentes espèces présentes dans les Alpes vaudoises en présentant leur distribution, leur abondance et quelques-unes de leurs caractéristiques écologiques. Les genres *Bombus* et *Psithyrus* sont en effet encore mal connus en Suisse et, malgré l'énorme travail de Félix Amiet (Amiet 1996), il reste encore de nombreuses lacunes quant aux distributions ou à l'écologie de ces espèces. En se basant sur un échantillonnage aléatoire stratifié (Hirzel & Guisan 2002), nous sommes en mesure de donner une vision concrète des peuplements de bourdons des Alpes vaudoises. Nous discutons aussi de la diversité de ces espèces en fonction de l'altitude.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### *Zone d'étude*

La zone d'étude se situe dans les Alpes vaudoises et s'échelonne entre 1000 m et 3120 m d'altitude, au sommet du massif des Diablerets, pour une superficie de 700 km<sup>2</sup> (Fig. 1). Cette zone est très diversifiée au regard de sa végétation et des types de milieux s'y trouvant. En plus de l'habituel gradient altitudinal et de sa succession de milieux comme les forêts mixtes, les forêts de conifères, puis les différents types de pâturages et pelouses, il faut aussi citer la présence de marais d'importance nationale et de tourbières. La zone d'étude compte de nombreuses zones de réserve plus ou moins strictes. L'impact humain est varié; très important dans certaines zones de basse altitude (1000 m), comme aux alentours de Château d'Oex où les prairies de fauche très exploitées dominent, il devient plus léger en montant en altitude, lorsque ces prairies de fauche laissent place à des pâturages saisonniers plus extensifs.

### *Échantillonnage*

Les données ont été récoltées en suivant un échantillonnage aléatoire stratifié (Hirzel & Guisan 2002) selon l'altitude, la pente et l'exposition. Les stations se trouvent uniquement en milieu ouvert (prés, pâturages, pelouses, éboulis). En 2009 et 2010, 202 stations ont pu être échantillonnées, entre juin et septembre. Cet échantillonnage s'est effectué durant les périodes réunissant les conditions de vol les plus optimales pour les insectes, soit: une température supérieure à 17 °C (13 °C en haute altitude), un minimum de vent, au minimum 80 % d'ensoleillement et entre 10h et 17h (cf. Pollard & Yates 1993). Les points ont été visités à raison d'une fois toutes les trois semaines, soit un total de 2 à 5 passages suivant l'altitude. Sur chaque point, nous avons capturé tous les bourdons «à vue» dans une zone de 2'500 m<sup>2</sup> pendant une période de 45 minutes. Certains points, faisant partie de l'échantillonnage mais n'ayant pas pu être visités plusieurs fois ont été ajoutés aux données pour les cartes de distribution uniquement. Sur tous les points, un inventaire de la végétation a été réalisé, permettant ainsi de déterminer l'alliance végétale de la station.

### *Identification des espèces*

La détermination a été effectuée à l'aide de la clé pour les *Bombus* de Suisse (Amiet 1996), se basant sur la systématique de Williams (1994). Une nouvelle systématique existe depuis 2007 (Cameron *et al.* 2007) mais elle n'a pas encore été



Fig. 1: Zone d'échantillonnage.

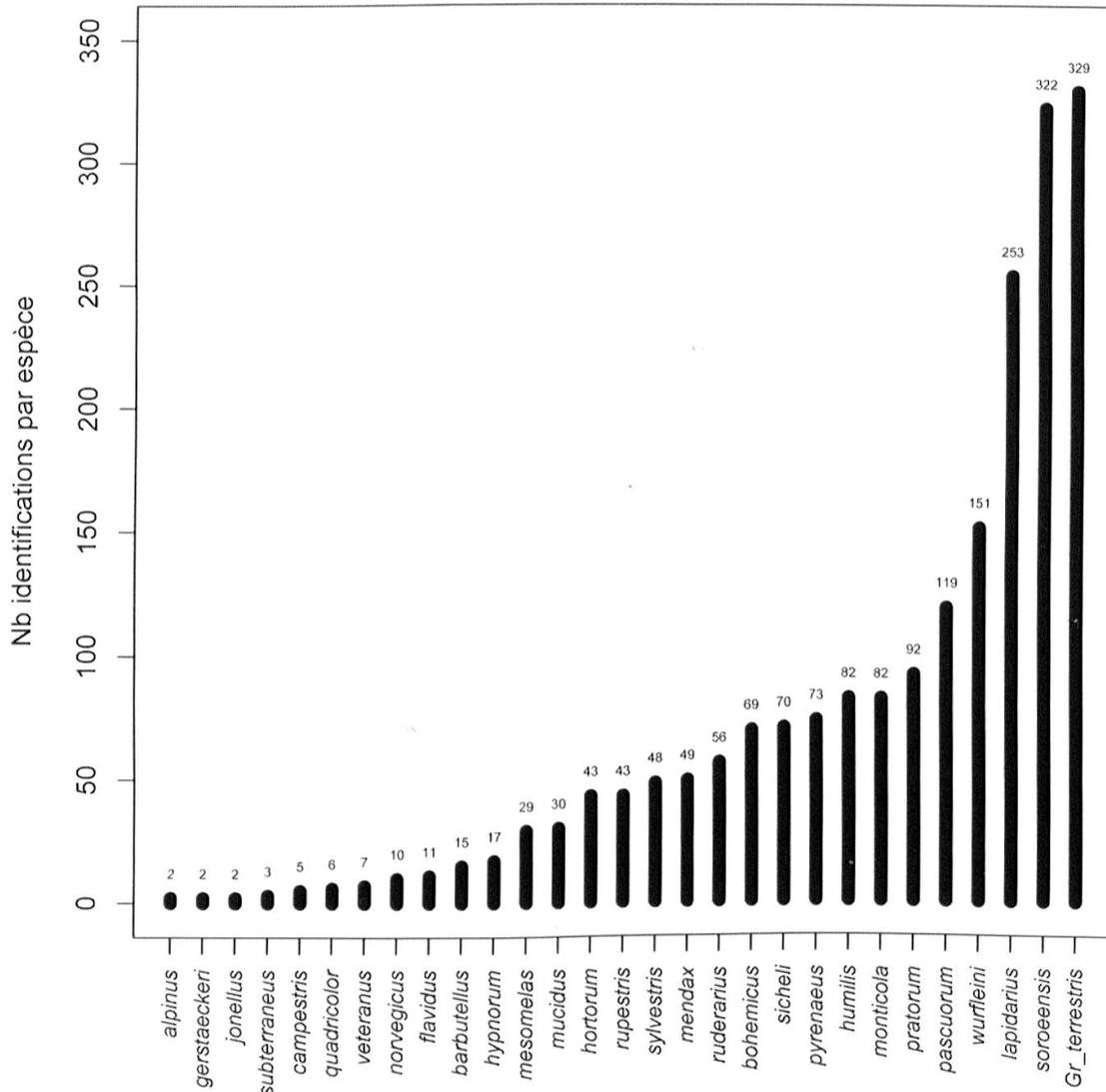


Fig. 2: Nombre d'individus identifiés pour chaque espèce pour l'ensemble du jeu de données.

adoptée par le CSCF (Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel, [www.cscf.ch](http://www.cscf.ch)). Cette systématique classe les *Psithyrus* comme un sous-genre de *Bombus*. Pour des raisons de simplicité, nous conserverons dans cet article la nomenclature utilisée par Amiet (1996) dans sa clé de détermination. Bien que tous les individus aient été déterminés, nous avons choisi de conserver les *Bombus* s.str en tant que groupe en raison de la détermination parfois incertaine des ouvrières âgées et souvent abimées (Amiet 1996). Dans la suite de cet article, ils sont regroupés sous l'appellation groupe terrestres (Gr. *terrestris*). Ce groupe est constitué, dans les Alpes vaudoises, de trois espèces *B. lucorum*, *B. terrestris* et *B. cryptarum*. *B. magnus* faisant également partie du groupe terrestres, n'a été trouvé quant à lui qu'une seule fois en Suisse, dans le Jura. Il n'est apparemment pas présent dans les Alpes vaudoises.

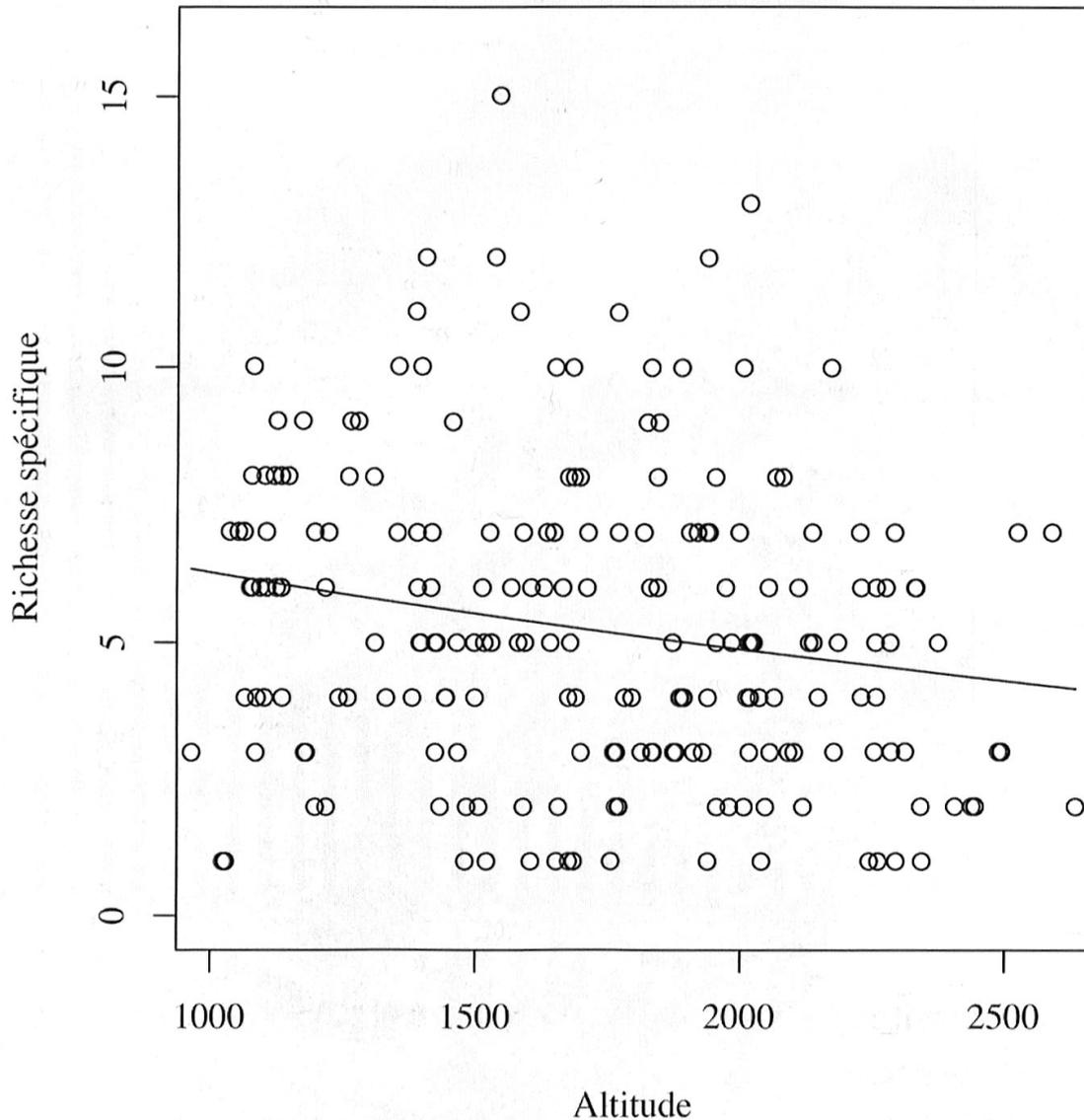


Fig. 3: Diversité en espèces en fonction de l'altitude. La ligne continue représente la régression linéaire du nombre d'espèces, calculée à partir d'un GLM.

### *Analyses statistiques*

La relation entre l'altitude et la diversité en espèces a été générée avec un modèle linéaire généralisé (Nelder & Wedderburn 1972) suivant une distribution de Poisson. Les boxplots (Fig. 5) des espèces en fonction de l'altitude ainsi que les histogrammes (Fig. 2) ont été compilés avec le logiciel R (R Development Core Team, 2010). Finalement, les cartes de répartition et de diversité ont été réalisées avec le logiciel ArcGIS (ESRI, 2008).

### RÉSULTATS

Au total, 2020 individus provenant de 202 relevés ont été déterminés, soit 444 mâles et 1576 femelles. Les analyses statistiques ont été effectuées sur les relevés où ont pu être effectués plusieurs passages pendant la saison d'activité. Au total,

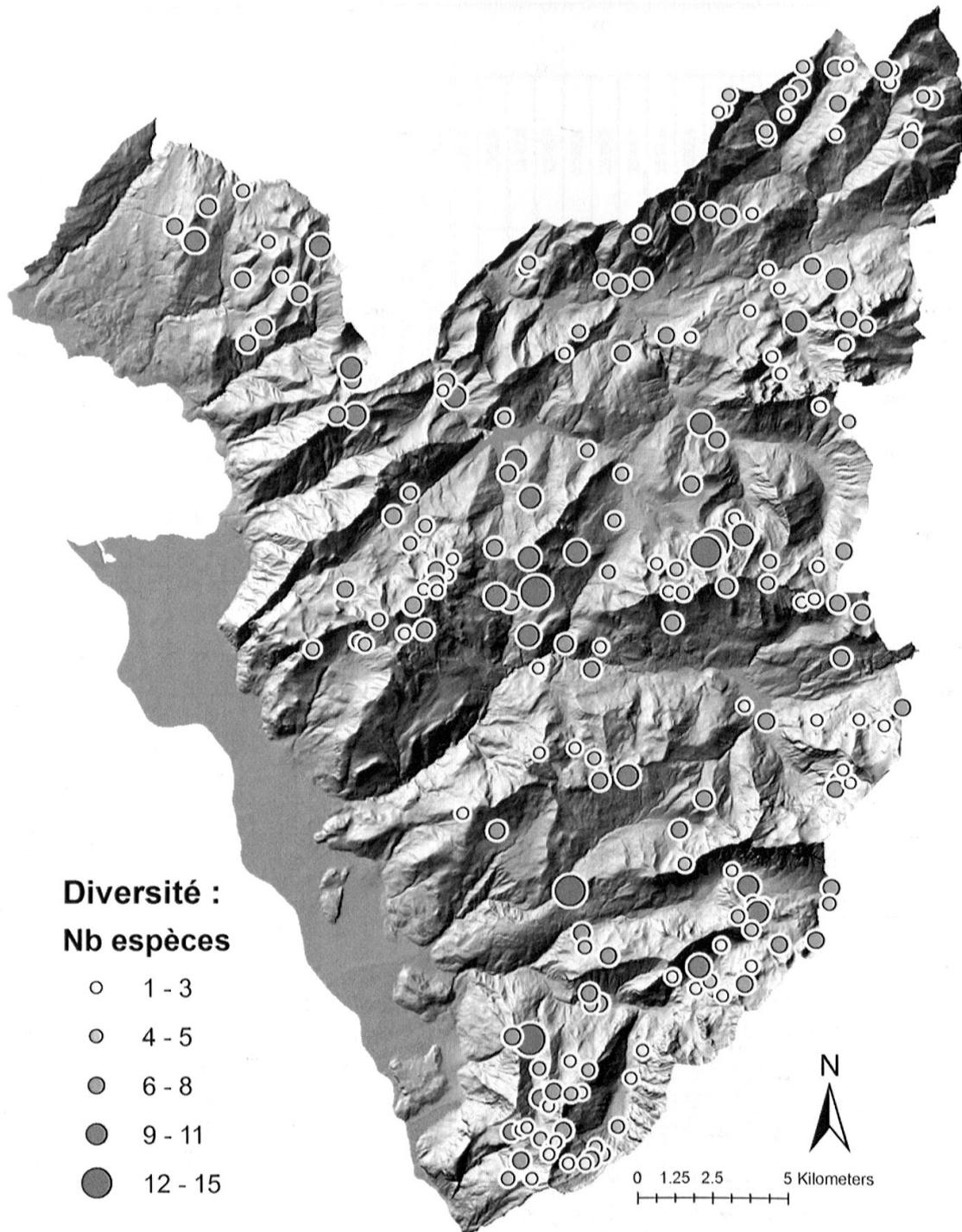


Fig. 4: Diversité en espèces dans la zone d'étude.

31 espèces ont été déterminées. Deux espèces, *B. lapidarius* et *B. soroensis* et le groupe des *Gr. terrestris* se partagent le 45 % des observations (Fig. 2). Le groupe *terrestris* représente 16 % des observations. Parmi les trois espèces qui le composent dans notre zone, *B. terrestris* et *B. lucorum* ont été observés à part égale chez les femelles et composent la majorité des espèces de ce groupe. Il y a cependant une grande différence au niveau des mâles avec une majorité de *B. lucorum*. *B. crypta-*

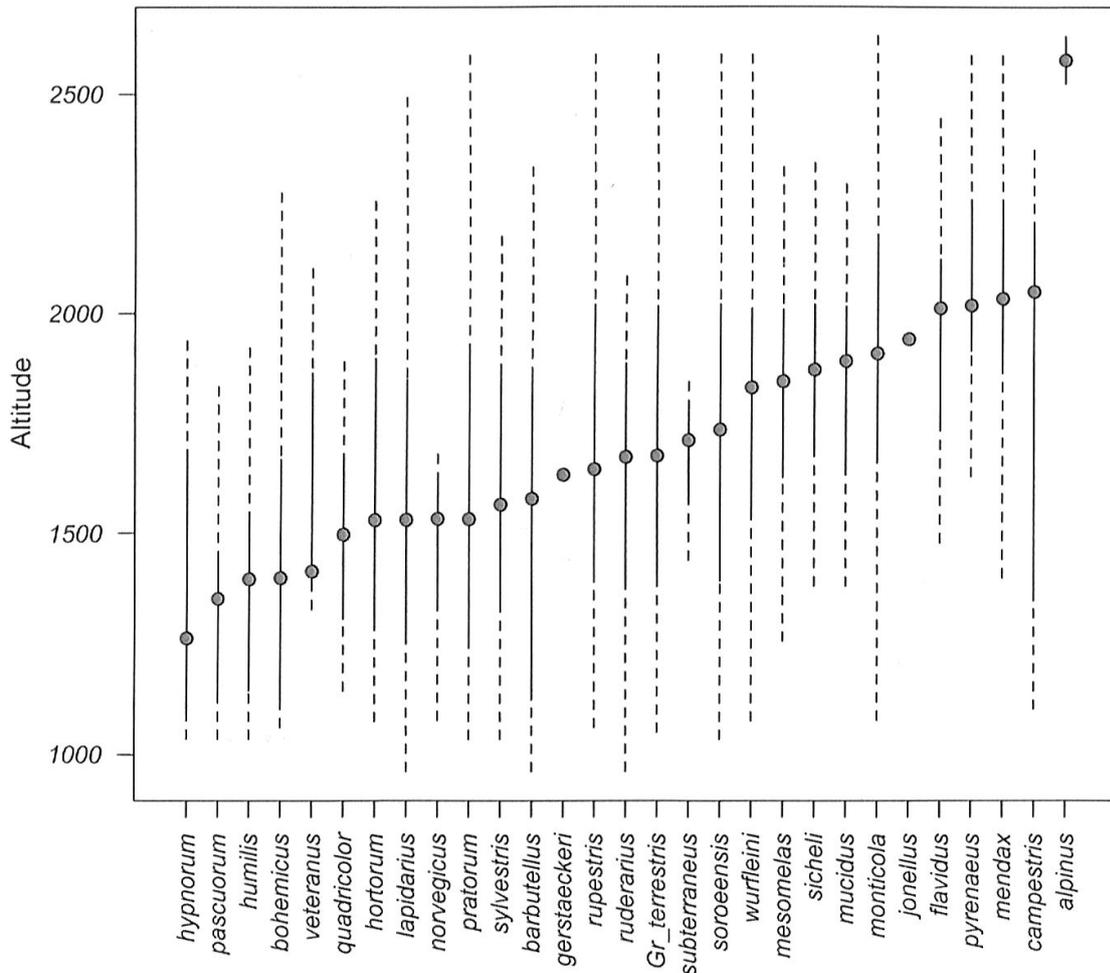


Fig. 5: Répartition altitudinale des espèces dans la zone d'étude, le point représente la médiane altitudinale, la ligne discontinue le quartile supérieur et inférieur, la ligne continue les deux quartiles entre 25 % et 75 %.

*rum*, la troisième espèce de ce groupe est, quant à elle, beaucoup moins fréquente. *B. soroensis* représente à lui seul 16 % des observations et *B. lapidarius* 12 % des observations. Les espèces inquilines, soit parasites d'autres *Bombus*, représentent au total 10% des observations. Un certain nombre d'espèces rares sont aussi présentes dans la zone d'étude, comme *B. jonellus*, *B. veteranus* ou *B. norvegicus*.

#### Diversité et altitude

Les stations présentent une grande variation quant à leur richesse en espèces, allant de 1 à 15 espèces (Figs 3 et 4). La moyenne se situe autour de 6 espèces par relevé et diminue à partir de 1500m. Nous constatons que la diversité des bourdons décroît de manière significative avec l'altitude (GLM sur l'altitude, Estimation =  $-2.5e-4$ , p-value = 0.001). Cette diminution est particulièrement marquée à partir de 2000 m, soit dès le milieu alpin. Les milieux de basse altitude sont en moyenne les plus riches tandis que la tranche altitudinale présentant les stations avec le plus de diversité se situe entre 1500 et 2000 mètres d'altitude dans le subalpin. En effet, plusieurs prairies alpines de la zone d'étude abritent entre 10 et 15 espèces. La Fig. 4 montre les zones à haute richesse spécifique des Alpes vaudoises. Ces dernières

Tab. 1: Tableau récapitulatif du nombre d'observations (n), des valeurs tirées des boxplots, ainsi que des deux Listes Rouges.

Espèces	Liste Rouge <sup>1</sup>	Liste Rouge <sup>2</sup>	Observation la plus basse [m]	Quartile inférieur (<=25%)	Médiane	Quartile supérieur (>75)	Observation la plus haute [m]
<i>Bombus hypnorum</i> (n=17)		LC	1036.3	1091.2	1263.8	1677.4	1937.3
<i>Bombus pascuorum</i> (n=119)		LC	1036.3	1133.1	1352.6	1443.7	1831.5
<i>Bombus humilis</i> (n=82)	VU		1036.3	1146.9	1396.85	1543.4	1919.7
<i>Psithyrus bohemicus</i> (n=69)		NT	1063.5	1119.8	1400.25	1664.7	2275.5
<i>Bombus veteranus</i> (n=7)	VU		1330.8	1392	1415.9	1839.5	2100.8
<i>Psithyrus quadricolor</i> (n=6)		NT	1146.9	1309.8	1498.1	1678.6	1884.9
<i>Bombus hortorum</i> (n=43)		LC	1077.2	1292.95	1530.8	1891.65	2255
<i>Bombus lapidarius</i> (n=233)		LC	963	1263.8	1532.05	1843.9	2492.2
<i>Psithyrus norvegicus</i> (n=10)		NT	1079.9	1331.7	1534.7	1620.2	1678.6
<i>Bombus pratorum</i> (n=92)		LC	1036.3	1260.6	1534.7	1905.2	2588.9
<i>Psithyrus sylvesteris</i> (n=48)		NT	1036.3	1330.45	1567.2	1861.6	2170.5
<i>Psithyrus barbuelius</i> (n=15)		NT	963	1126.45	1580.9	1866.15	2329.9
<i>Bombus gerstaeckeri</i> (n=2)		VU	1634.8	1634.8	1634.8	1634.8	1634.8
<i>Psithyrus rufescens</i> (n=43)		EN	1063.5	1394.3	1647.7	2016.2	2588.9
<i>Bombus ruderalsis</i> (n=56)		VU	963	1394.3	1675.5	1884.9	2080.6
<i>Gr. terrestris</i> (n=329)		-	1052.8	1396.6	1678.6	2013.85	2588.9
<i>Bombus subterraneus</i> (n=3)		EN	1443.7	1578.45	1713.2	1778.5	1843.8
<i>Bombus sorocensis</i> (n=22)		EN	1036.3	1396.6	1796.65	2017.6	2588.9
<i>Bombus wuflleini</i> (n=151)		EN	1078.4	1539.05	1830.2	1990.95	2588.9
<i>Bombus mesomelas</i> (n=29)		VU	1260.6	1629.1	1843.9	2005.1	2329.9
<i>Bombus sichelii</i> (n=70)		VU	1385.3	1686.7	1869.65	2016.2	2339.7
<i>Bombus mucidus</i> (n=30)		VU	1385.3	1634.8	1888.5	2011.9	2291.4
<i>Bombus monticola</i> (n=82)		NT	1079.9	1670.1	1905.2	2160.15	2632.4
<i>Bombus jonellus</i> (n=2)		EN	1937.3	1937.3	1937.3	1937.3	1937.3
<i>Psithyrus flavidus</i> (n=11)		NT	1482.3	1748.4	2007.1	2118.9	2443.2
<i>Bombus pyrenaicus</i> (n=73)		NT	1629.1	1911.1	2013.85	2257	2588.9
<i>Bombus mendax</i> (n=49)		VU	1403.9	1866.15	2029.9	2239.05	2588.9
<i>Psithyrus campestris</i> (n=5)		LC	1105.7	1352.6	2046.6	2184.2	2373.1
<i>Bombus alpinus</i> (n=2)		EN	2524	2524	2578.2	2632.4	2632.4
Total espèces : 29 (+2)							
Total individus : 2020							

<sup>1</sup> Liste Rouge de Armit (1994), <sup>2</sup> Liste Rouge de Kosior et al. (2007)

semblent bien réparties sur toute la région d'étude. On notera cependant que ces centres de richesse se situent toujours à moyenne altitude, autant sur les versants nord que sud.

### Répartition altitudinale des espèces

Les espèces sont réparties de façon assez uniforme le long du gradient altitudinal (Fig. 5; Tab. 1). On distingue trois groupes: les espèces dont les observations

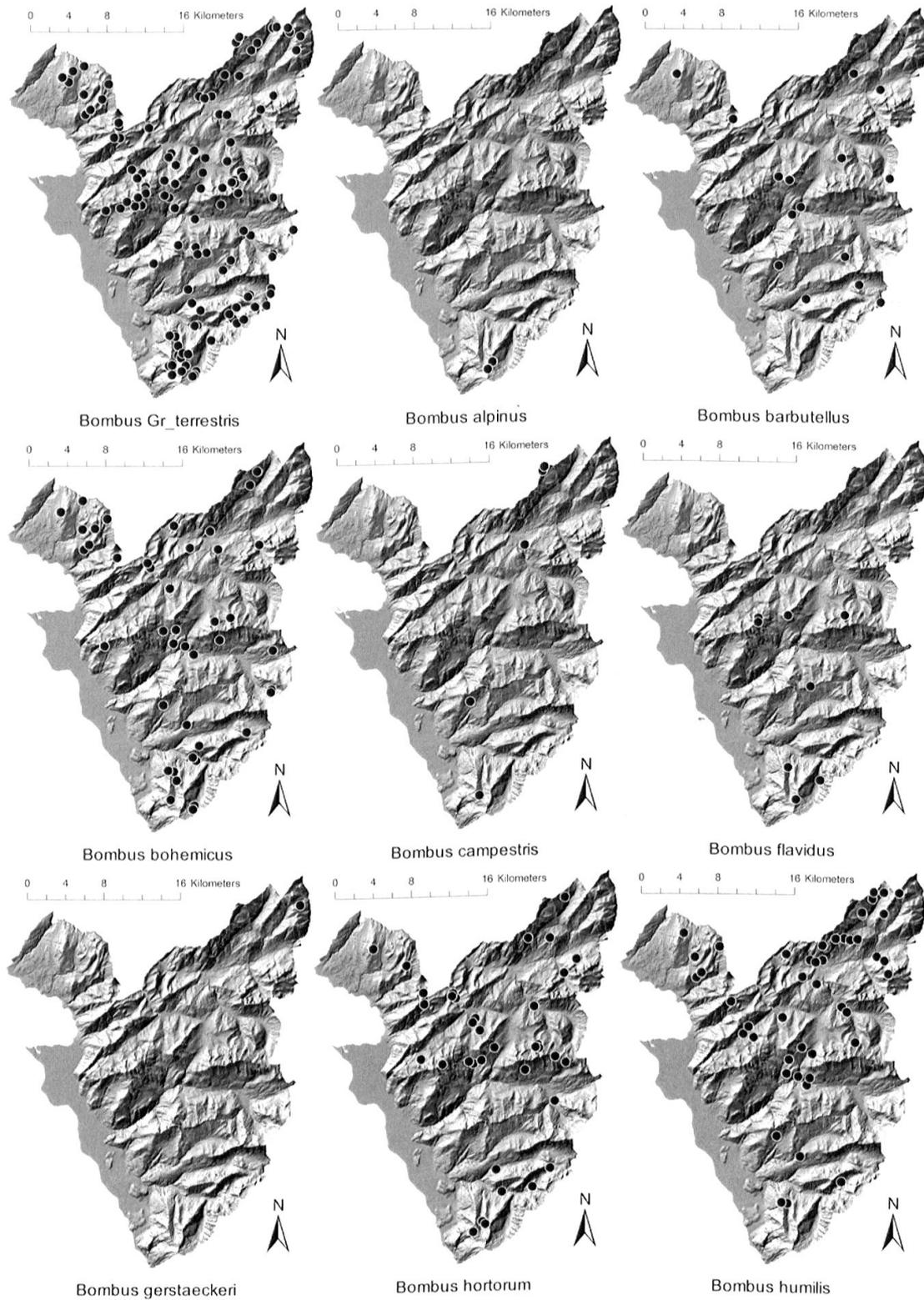
n'ont pas de limite altitudinale distincte, les espèces de basse altitude comme *B. hypnorum*, *B. pascuorum*, ou *B. humilis*, présentes sur la gauche du graphique, et les espèces de haute altitude comme *B. alpinus*, *B. mendax*, ou *B. pyrenaeus*, présentes sur la droite du graphique. Cette différence de préférences altitudinales est d'ailleurs bien visible sur les cartes de répartition des espèces (Figs 6–34). Ainsi certaines espèces, comme *B. hypnorum* sont rarement trouvées en milieu alpin, d'autres sont peu fréquentes en milieu montagnard, comme *B. mendax* et la probabilité de les trouver sur une même station est faible. Toutefois, la plupart des espèces présentent une large tolérance altitudinale qui leur permet de se retrouver à des altitudes variables.

## DISCUSSION

La région des Alpes vaudoises est très riche et diversifiée tant au niveau des milieux naturels que plus anthropogéniques. Cette diversité du paysage permet à la région de servir de refuge à bon nombre d'espèces menacées voire disparues en plaine ou d'espèces boréo-alpines retranchées dans l'arc alpin depuis les dernières glaciations. Le présent travail met en évidence la diversité des Alpes vaudoises qui n'abritent pas moins de 76 % des espèces de bourdons de Suisse, entre 1000 m et 3000 m d'altitude. La plupart des espèces observées sont bien représentées. Deux espèces (*B. soroeensis*, *B. lapidarius*) forment la majorité des observations, avec le groupe *terrestris*. La prévalence des espèces de notre zone d'étude peut être comparée avec celle mise en évidence dans deux autres études européennes en France et en Pologne. Cependant, les fréquences des espèces recensées dans notre zone d'étude sont relativement différentes de celles des études effectuées en France (Iserbyt 2009) ou en Pologne (Goulson *et al.* 2007), étant donné les différences d'échantillonnage et d'altitude. En Pologne, l'échantillonnage s'est fait sur 32 sites de plus grande surface et à partir de 400 m d'altitude, tandis qu'en France, l'échantillonnage démarre plus haut en altitude et se base sur des données de musée et de terrain. Quelques comparaisons peuvent tout de même être faites pour les espèces les plus fréquentes. *B. soroeensis* est en règle générale abondant, représentant 15 % des espèces échantillonnées dans les montagnes de Pologne (Goulson *et al.* 2008), 9 % dans la Vallée de L'Eyne (Iserbyt *et al.* 2008) et enfin 16 % dans les Alpes vaudoises. *B. lucorum* représente une part importante des observations de La Vallée de L'Eyne (19 %) et de Pologne (13 %). Il est également bien représenté dans notre zone d'étude. D'autres espèces montrent quant à elles une grande variation de fréquence entre les régions d'études, probablement dues à des différences de latitudes, d'altitude, ou de continentalité. On citera comme exemple *B. pascuorum* très abondant en Pologne (27 % des observations) pour seulement 3 % dans la Vallée de L'Eyne et 6 % pour les Alpes vaudoises.

### *Préférences écologiques des espèces*

Nous traiterons ici des préférences écologiques des espèces quant à l'altitude et aux milieux dans lesquels nous les avons trouvées. Pour chaque espèce, les observations représentent le nombre total d'individus capturés, les occurrences indiquent le nombre de sites occupés et la médiane de l'altitude des observations est désignée par l'abréviation «méd. obs.». Les références aux listes rouges proviennent de deux sources: La Liste Rouge des Apidae de Suisse (Amiet 1994) et la Liste Rouge de



Figs 6–14: Cartes de distribution des espèces.

Kosior *et al.* (2007), basée sur l'Europe de l'Est et l'Europe centrale. Le détail pour chaque espèce se trouve dans le Tab. 1. La nomenclature des alliances végétales a été reprise de Delarze *et al.* (1998).

### ***Mendacicombus* Skorikov, 1914**

Ce sous-genre ne comporte qu'une espèce en Suisse: *B. mendax*. Cette espèce est présente en altitude (méd. obs.: 2030 m), soit dans le sud-est de la zone d'étude. C'est l'une des espèces supportant les conditions climatiques les plus sévères. Elle est présente préférentiellement dans les gazons alpins et les crêtes de type *Elyinion*, *Caricion-ferruginae*, *Thlaspion-rotundifolii* ou *Poion-alpinae*. Bien distribuée (28 occurrences pour 49 observations), elle n'est toutefois pas fréquente.

### ***Mucidobombus* Krüger, 1920**

La Suisse compte une seule espèce de ce sous-genre présente en altitude (méd. obs.: 1889 m): *B. mucidus*. Sans pour autant être rare, cette espèce reste peu fréquente, avec 25 occurrences pour 30 observations. Elle affectionne entre autre le *Seslerion*, le *Caricion-firmae*.

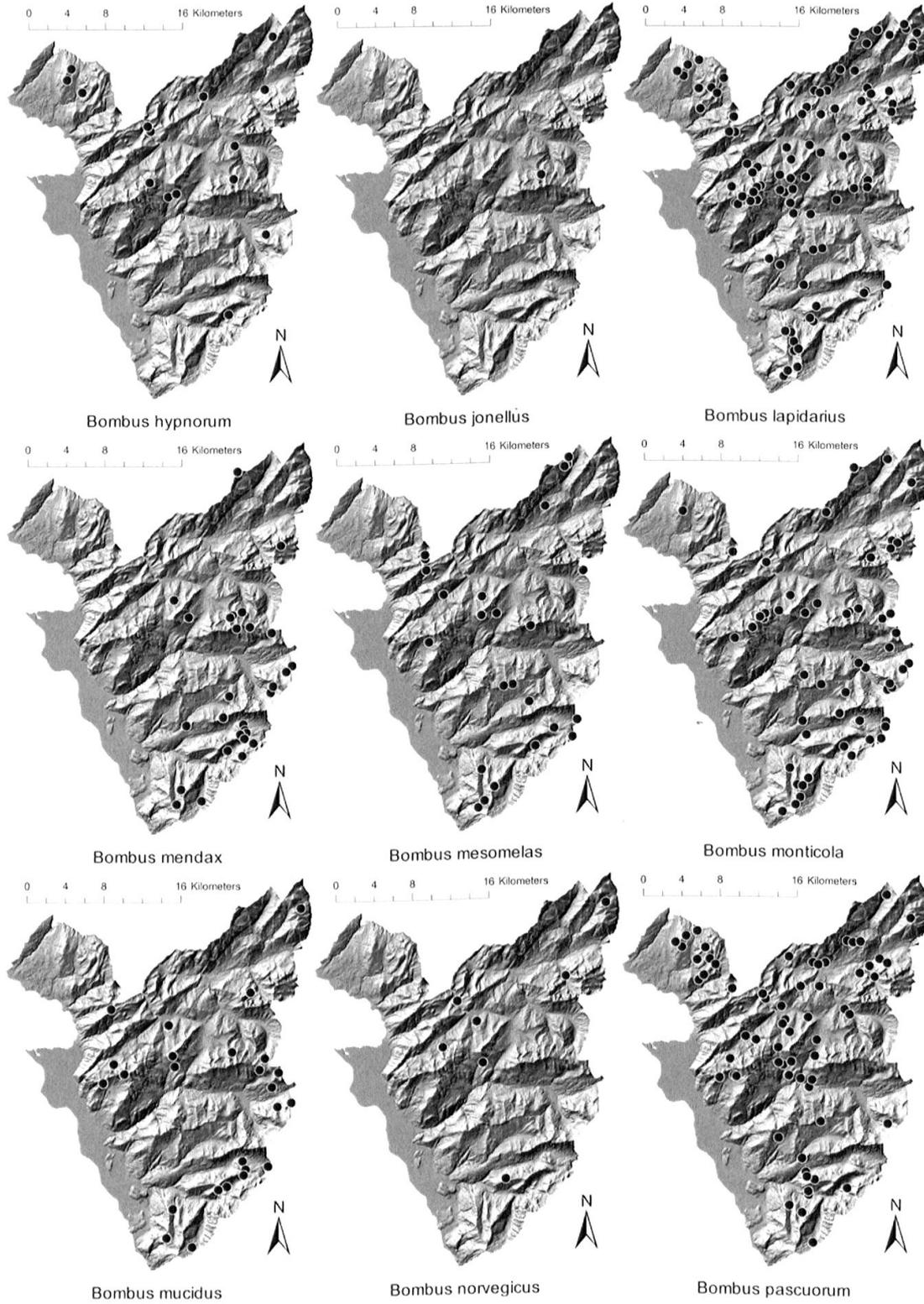
### ***Psithyrus* Lepeletier, 1832**

Ce sous-genre comporte 9 espèces en Suisse, dont 8 sont présentes dans les Alpes vaudoises. Ces espèces, pratiquant toutes l'inquilinisme obligatoire parasitent le nid d'autres espèces de bourdons (Lhomme 2009). Elles ne produisent pas d'ouvrières et ne récoltent pas de pollen comme les *Bombus*, mais utilisent leur hôte pour élever leur couvain. Les *Psithyrus* étaient considérés précédemment comme un genre séparé des *Bombus* (Lepeletier, 1832). Cependant, ils sont à considérer actuellement comme un groupe monophylétique, sous-genre de *Bombus* (Cameron *et al.* 2007). Les espèces inquilines sont plus fréquentes dans les régions de montagnes où les conditions climatiques sont généralement plus stressantes qu'en plaine, ou alors lorsque l'on monte le long du gradient latitudinal (Iserbyt 2009). Notre zone d'étude ne fait pas exception à cette règle avec une diversité et un pourcentage important de *Psithyrus*. En parallèle, la richesse en espèces inquilines témoigne de la bonne santé d'une zone. En effet, de mauvaises conditions écologiques ne permettraient pas aux espèces parasitées de supporter cette charge supplémentaire et limiteront la densité de *Psithyrus* (Roulston & Goodell 2011).

*Psithyrus barbutellus* parasite les colonies de *B. hortorum*, *B. hypnorum*, et probablement *B. ruderarius*. (Amiet 1994; Iserbyt 2009). Cette espèce de montagne (méd. obs.: 1580 m) est peu abondante avec 15 observations pour 15 occurrences dans les Alpes vaudoises. Elle se rencontre principalement dans les pâturages de moyenne altitude de type *Cynosurion*

*Psithyrus bohemicus* est l'espèce inquiline la plus fréquente avec 42 occurrences dans la zone d'étude pour 69 observations. Ce parasite de *B. lucorum* affectionne les pâturages et prairies peu engraisés de moyenne altitude (méd. obs.: 1400 m) de type *Cynosurion* ou *Mesobromion*.

*Psithyrus campestris* a été observé 5 fois, pour 5 occurrences dans l'échantillonnage. Aucune femelle n'a été trouvée. Il est donc difficile d'affirmer avec certitudes ses préférences écologiques, les mâles étant moins liés aux milieux que les



Figs 15–23: Cartes de distribution des espèces.

femelles (Kraus *et al.* 2009). Nous remarquons d'ailleurs sur la Fig. 5 que l'amplitude altitudinale de l'espèce est très large. Elle doit probablement se calquer sur les distributions de ses hôtes: *B. pascuorum*, *B. humilis*, *B. ruderarius*, *B. pratorum*, et *B. pomorum*. Elle devrait fréquenter les pâturages de basse et moyenne altitude. Cette espèce est considérée comme peu fréquente par Amiet (1994).

*Psithyrus flavidus* est un parasite de *B. monticola* et *B. jonellus*. Cette espèce rare est présente dans 8 relevés situés autour de 2000 m d'altitude (méd. obs.: 2007 m), pour un total de 11 observations. C'est l'espèce de *Psithyrus* la plus alpine de notre échantillonnage. Elle est présente dans les mêmes types de milieux que *B. mendax* et *B. monticola*, soit les gazons alpins et les crêtes de type *Elynon*, *Caricion-ferruginae* ou *Poion-alpinae*.

*Psithyrus norvegicus* est une espèce rare (7 occurrences pour 10 observations) parasitant *B. hypnorum*. Elle est présente principalement en moyenne altitude (méd. obs.: 1534 m) dans les pâturages plus ou moins engraisés de type *Cynosurion* ou *Mesobromion*.

*Psithyrus quadricolor* est une espèce rare (5 occurrences pour 5 observations), malgré l'abondance de son hôte *Bombus soroeensis*. Elle est présente dans le même type de milieu que *P. barbutellus*. La médiane des observations se situe à 1581 m.

*Psithyrus rupestris* est une espèce fréquente (25 occurrences pour 43 observations) parasitant *B. lapidarius*, *B. sichelii*, *B. sylvarum* et *B. pascuorum*. Elle est présente en moyenne altitude (méd. obs.: 1648 m) dans divers milieux, comme le *Caricion-ferruginae* ou le *Nardion*, mais aussi le *Poion-alpinae*. Parasitant une grande diversité d'hôtes comme des espèces de basse ou moyenne altitude (*B. lapidarius*) ou de haute altitude comme *B. sichelii*. Cette espèce possède une large amplitude altitudinale.

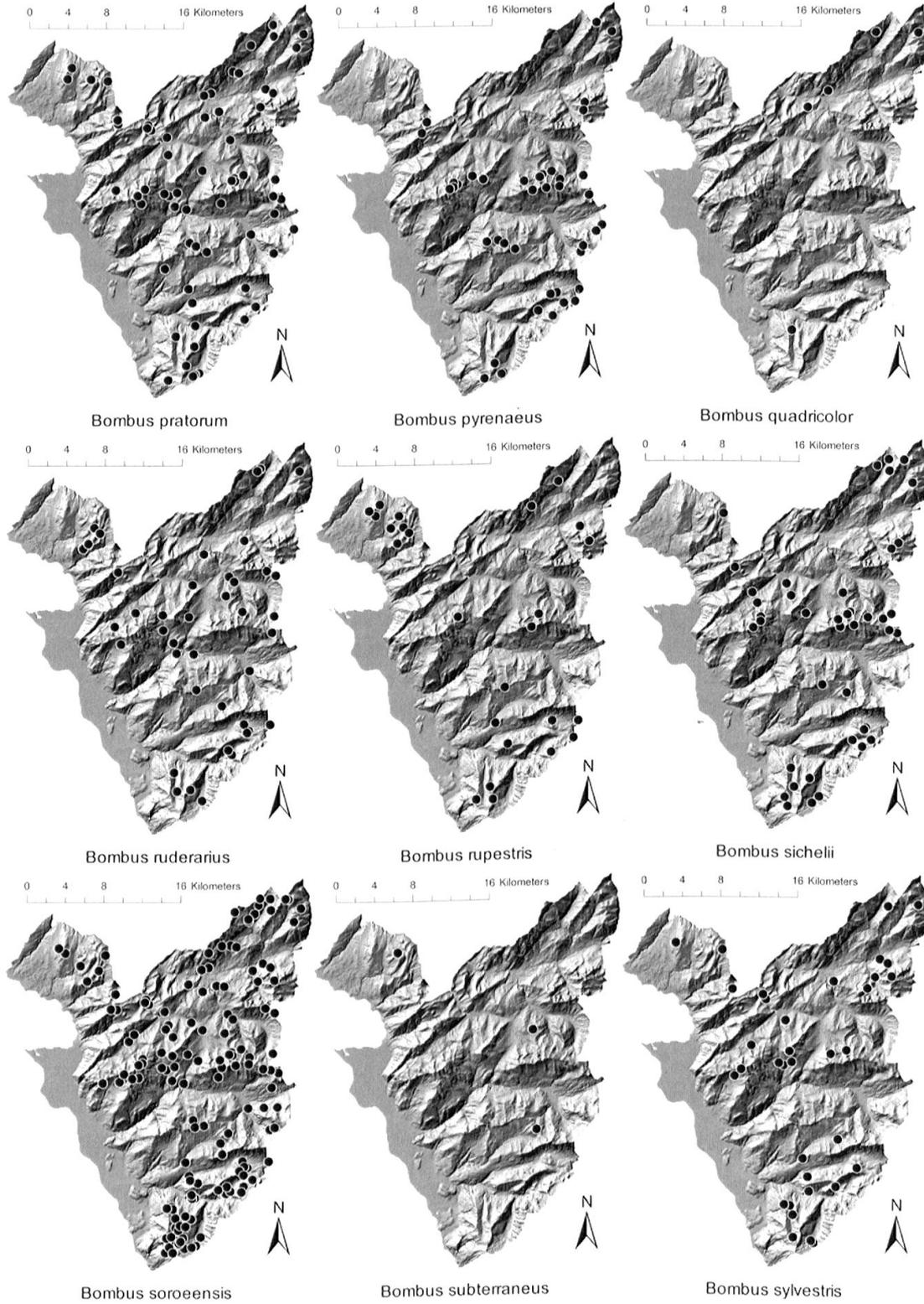
*Psithyrus sylvestris* est la deuxième espèce la plus fréquente de *Psithyrus* après *P. bohemicus*. On la trouve en effet dans 35 relevés de moyenne altitude (méd. obs.: 1567 m), principalement dans les pâturages de type *Cynosurion*, *Nardion*, mais aussi dans le *Poion-alpinae* ainsi que le *Seslerion*, pour un total de 48 individus récoltés sur 35 sites. C'est un parasite obligatoire de *B. pratorum* et *B. jonellus*.

### ***Thoracobombus* Dalla Torre, 1880**

Ce sous-genre comprend sept espèces en Suisse, dont quatre sont présentes dans la zone d'étude.

*Bombus humilis* est une espèce typique de basse altitude (méd. obs.: 1397 m), très similaire à *B. pascuorum* tant au niveau morphologique qu'écologique. *B. humilis* fréquente principalement les pâturages de basse altitude de type *Cynosurion*, *Mesobromion*, *Nardion*, mais aussi *Polygono-trisetion*. Contrairement à *B. pascuorum*, cette espèce est considérée comme vulnérable (VU) dans les deux listes rouges citées. Moins fréquent que son congénère, il n'y a cependant pas de grosses différences au niveau des effectifs (de l'ordre de  $\frac{1}{3}$ ) dans la zone d'étude (46 occurrences pour 82 observations) entre les deux espèces qui sont toutes deux fréquentes en basse altitude.

*Bombus pascuorum* est très proche écologiquement de *B. humilis*, il est cependant présent dans des milieux plus variés, bien que son amplitude altitudinale soit moins grande. Majoritairement en basse altitude (méd. obs.: 1352 m). Il est fréquent dans la zone d'étude (119 individus récoltés sur 65 sites).



Figs 24–32: Cartes de distribution des espèces.

*Bombus ruderarius* est une espèce de moyenne altitude (méd. obs.: 1676 m). Elle est bien représentée dans la zone d'étude (41 occurrences pour 56 observations) et se trouve principalement dans des pâturages de type *Nardion* et *Cynosurion*, ainsi que dans le *Seslerion*.

*Bombus veteranus* est une espèce rare, considérée comme vulnérable (VU) au niveau Suisse (Amiet 1994). La zone d'étude compte 7 occurrences et 7 observations pour cette espèce qui ne cesse de régresser en Suisse. Présente plutôt en basse altitude (méd. obs.: 1416 m), elle n'affecte pas un type de milieu en particulier et a été trouvée dans des milieux allant du *Polygono-trisetion* au *Nardion* en passant par le *Seslerion*.

### **Megabombus Dalla Torre, 1880**

Ce sous-genre comprend quatre espèces en Suisse dont deux sont présentes dans la zone d'étude.

*Bombus gerstaeckeri* est un spécialiste ne collectant que le pollen du genre *Aconitum*. Vivant plutôt en moyenne montagne, c'est une espèce très localisée. Elle n'a été trouvée que sur une prairie de la zone d'étude, de type *Polygono-trisetion*. (1 occurrence pour 2 observations), dans un petit vallon en dessus de Rougemont. Il est cependant possible que d'autres occurrences de cette espèce très localisée aient été ratées en raison de l'échantillonnage non dirigé.

*Bombus hortorum* est une espèce de moyenne altitude (méd. obs.: 1531 m) relativement fréquente dans la zone d'étude (36 occurrences pour 43 observations). Elle est présente préférentiellement dans les pâturages de type *Cynosurion* ou *Nardion*, mais aussi dans le *Caricion-firmae*.

### **Rhodobombus Dalla Torre, 1880**

Ce sous-genre comprend deux espèces pour la Suisse, dont une seule est présente dans la zone d'étude.

*Bombus mesomelas* est une espèce d'altitude (méd. obs.: 1844 m) qui, sans être fréquente reste bien représentée (25 occurrences pour 29 observations). Cette espèce se trouve dans les pâturages de type *Cynosurion* ou *Nardion*, mais aussi dans le *Caricion-firmae*. Elle fait partie des onze espèces de bourdons présentes dans la Liste Rouge de 1994 et est considérée comme vulnérable.

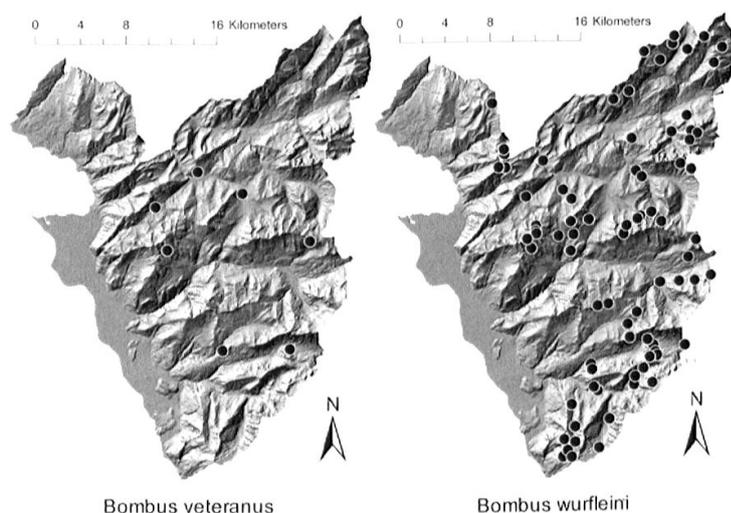
### **Kallobombus Dalla Torre, 1880**

Ce sous-genre ne comprend qu'une seule espèce, bien représentée en Suisse: *B. soroeensis*.

Cette espèce très fréquente se trouve quasiment à toutes les altitudes, son altitude de prédilection se situant autour de 1700 m (méd. obs.: 1737 m). Elle a été observée dans 138 relevés pour un total de 322 observations. Elle est par conséquent présente dans toutes sortes de milieux et il est difficile de déterminer ses préférences écologiques. C'est une espèce très généraliste, limitée cependant aux régions de montagne.

### **Alpinobombus Skorikov, 1914**

Ce sous-genre comporte une espèce en Suisse: *B. alpinus*.



Figs 33–34: Cartes de distribution des espèces.

Cette espèce rare dans la zone d'étude semble avoir une répartition proche du Valais, bien que le nombre d'observations (2 occurrences pour 2 observations) soit insuffisant pour vérifier ce genre d'affirmation. Présent dans deux relevés, les 2 observations proviennent de hautes altitudes (méd. obs.: 2578 m) dans un *Elynion* et un *Thlaspion-rotundifolii*.

### ***Subterraneobombus* Vogt, 1911**

Ce sous-genre comprend deux espèces en Suisse, dont une seule présente dans les Alpes vaudoises.

*Bombus subterraneus* est une espèce rare (EN) dans les Alpes vaudoises (3 occurrences pour 3 observations) présente dans les pâturages de moyenne altitude (méd. obs.: 1713 m). Ils ont été observés dans des milieux de type *Nardion* et *Cynosurion*. Cependant, comme pour *P. campestris* seul des mâles ont été observés, limitant les conclusions pouvant être tirées quant à leurs milieux de prédilection.

### ***Alpigenobombus* Skorikov, 1914**

Ce sous-genre ne comporte qu'une espèce en Suisse, bien présente dans les Alpes vaudoises: *B. wurfleinii*.

*Bombus wurfleini* fait partie des espèces d'altitude (méd. obs.: 1830 m) mais présente tout de même une amplitude altitudinale importante. Elle est présente dans de nombreux milieux différents avec cependant une préférence pour les *Nardion* et le *Poion-alpinae*, tout en étant présent dans le *Cynosurion*, le *Seslerion*, ou l'*Arrhenaterion* (79 occurrences pour 151 observations).

### ***Pyrobombus* Dalla Torre, 1880**

Ce sous-genre comporte cinq espèces en Suisse toutes présentes dans la zone d'étude.

*B. hypnorum* est une espèce de basse altitude (méd. obs.: 1264 m) qui tout en étant régulièrement observée n'est pas très abondante dans la zone d'étude (15

occurrences pour 15 observations). C'est une espèce typique des lisières, observées dans les pâturages avoisinant des milieux boisés, dans notre cas, principalement en bordure de *Cynosurion*.

*B. jonellus* est une espèce rare et localisée pour la zone d'étude. Seules deux femelles ont été capturées sur un seul point d'échantillonnage et il existe relativement peu de données pour cette espèce en Suisse. Cette espèce montagnarde est typique des milieux de type *Abieti-Fagenion* ou des landes à Ericaceae où elle peut trouver *Vaccinium myrtillus* (Rasmont 1988; Benton 2006).

*B. monticola* est une espèce affectionnant particulièrement les hautes altitudes bien que présentant une amplitude altitudinale étendue (méd. obs.: 1905 m). Elle est relativement abondante dans la zone d'étude (55 occurrences pour 82 observations) et se trouve dans toutes sortes de milieux, allant de l'*Elynion* au *Nardion* en passant par le *Caricion-firmae* et le *Poion-alpinae*.

*B. pratorum* est une espèce bien représentée dans la zone d'étude avec 65 occurrences pour un total de 92 individus. Cette espèce de moyenne altitude (méd. obs.: 1535 m) peut cependant être trouvée en haute montagne en raison de ses préférences altitudinales larges. C'est une espèce qui se trouve souvent dans des milieux de type *Nardion* ou *Caricion-firmae*, mais qui peut aussi se rencontrer dans un *Elynion* ou un *Polygono-trisetion*.

*B. pyrenaeus* est, avec *B. mendax*, une des espèces typique de haute altitude (méd. obs.: 2014 m). Cette espèce fréquente (42 occurrences pour 73 observations) est typique du *Nardion*, du *Poion-alpinae* ou de l'*Elynion*.

### ***Bombus* Latreille, 1802**

Ce sous-genre comprend quatre espèces en Suisse, dont trois sont présentes dans les Alpes vaudoises. Les auteurs ont choisi de garder les *Bombus* s.str. groupés en raison de leur détermination parfois douteuse, principalement dans les cas d'individus petits ou vieux. Ce groupe se compose de *Bombus lucorum*, l'espèce la plus abondante, de *Bombus terrestris*, et finalement de *Bombus cryptarum* l'espèce la plus rare. Les *Bombus* s.str représentent 329 individus sur 115 relevés. Présents dans toute la zone d'étude, tant en basse qu'en haute altitude, ils font partie des espèces relativement ubiquistes.

### ***Melanobombus* Dalla Torre, 1880**

Ce sous-genre comprend deux espèces en Suisse, bien présentes dans les Alpes vaudoises.

*B. lapidarius* est très fréquent dans la zone d'étude avec 322 observations pour 90 occurrences. Cette espèce de moyenne altitude (méd. obs.: 1532 m) se trouve dans toutes sortes de milieu, avec une préférence pour l'*Arrhenaterion* et le *Mesobromion*.

*B. sichelii* est une espèce d'altitude (méd. obs.: 1870 m) fréquente et bien présente dans la zone d'étude (42 occurrences pour 70 observations). Elle est présente dans de nombreux milieux mais principalement dans le *Nardion*, le *Caricion-firmae* ou le *Cynosurion*.

*Diversité en espèces*

La diversité présente dans les Alpes vaudoises (31 espèces) est très élevée et nettement supérieure à celle observée dans les montagnes du sud de la Pologne (23 espèces) (Goulson *et al.* 2008) mais similaire à celle des Pyrénées où différentes études ont mis en évidence une diversité spécifique allant de 30 à 36 espèces (Iserbyt *et al.* 2008; Iserbyt 2009). En règle générale ces résultats correspondent aux régions les plus riches d'Europe. Cependant, l'échantillonnage aléatoire bien que très performant pour obtenir une vision globale des espèces et de leur distribution ne donne généralement pas une liste exhaustive des espèces présentes. Ainsi la découverte de certaines espèces très spécialisées comme *B. muscorum* vivant dans des tourbières ou *B. sylvarum* vivant en plaine pourrait être favorisée par un échantillonnage complémentaire dirigé n'excluant pas les milieux humides, forestiers, ou de plus basse altitude.

La différence de richesse spécifique entre les différentes altitudes (pic de diversité à moyenne altitude et perte de diversité aux points les plus hauts) semble avoir deux causes: le climat et l'impact humain. Généralement, la diversité décroît de manière linéaire avec l'altitude, particulièrement après 2000 m. Cette diminution est attribuée aux conditions climatiques devenant plus stressantes. Cependant, les prairies les plus riches de la zone d'étude ne se situent pas aux altitudes les plus basses, mais dans la tranche altitudinale intermédiaire. En effet, les prairies situées en basse altitude sont souvent pâturées et engraisées en début et fin de saison; elles sont donc généralement beaucoup moins riches en ressources florales et par conséquent en bourdons (Müller *et al.* 2004; Maurer *et al.* 2006). Hartfield & LeBuhn (2007) ont montré qu'une pâture excessive pouvait également faire baisser la diversité d'espèces de bourdons présentes sur un site.

C'est donc aux altitudes intermédiaires où l'impact humain est moins marqué que dans la zone montagnarde et le climat plus clément que dans la zone alpine, qu'on retrouvera les sites les plus riches en espèces. C'est également à ces altitudes que peuvent cohabiter les espèces des basses et hautes altitudes.

En Europe, et en Suisse, la diversité des bourdons tend à se réduire. Certaines espèces très spécialisées ne se trouvent plus qu'en de rares endroits alors que d'autres ont déjà totalement disparu. Certaines mesures simples permettraient de limiter cette baisse de diversité en réduisant l'impact de l'activité humaine sur les espèces de bourdons. En effet, il y a deux causes principales au déclin des bourdons en Europe: premièrement le nombre limité de sites de nidification qui peut être amélioré par la plantation de haies, et le maintien de zones extensives en bordure de cultures (Goulson *et al.* 2007). Deuxièmement, la réduction des ressources florales qui semble être le facteur principal de déclin (Goulson *et al.* 2007). Pour faire vivre la colonie, les ouvrières doivent avoir accès à du nectar, leur source principale de nourriture, pendant toute la durée de la saison d'activité. Cela se fait sans problème dans le cas de prairies extensives et bien sûr dans les écosystèmes naturels, mais ce n'est plus le cas dans les zones de cultures plus intensives, encore moins dans le cas de monocultures. Ces dernières peuvent apporter beaucoup de ressources mais sur une durée très limitée (comme par exemple le colza). Ces deux phénomènes, bien que moins importants en montagne qu'en plaine, ne sont cependant pas à négliger dans notre zone d'étude et doivent être pris en compte pour favoriser la diversité, spécialement entre 1000 m et 1300 m, dans les zones les plus exploitées.

## CONCLUSION

Cette étude permet pour la première fois d'avoir une vue d'ensemble des peuplements de bourdons (diversité et densité) dans les Alpes vaudoises et permet d'entrer dans l'univers de ces espèces encore mal connues. Une telle démarche mériterait d'être étendue au niveau Suisse afin de préciser les exigences écologiques des espèces présentes ainsi que leur statut. Certaines espèces comme *B. veteranus* sont en constante régression depuis quelques années sans que l'on en comprenne les causes (F. Amiet, com. pers.). D'autres espèces, sensibles aux changements agricoles sont aussi en régression. Il serait donc intéressant de mettre à jour la Liste Rouge des bourdons de Suisse au vu des connaissances actuelles, ainsi que des critères de classification les plus récents (IUCN, 2001). Cela permettrait en effet de voir quelles sont les espèces en régression, nécessitant des mesures de protection, et quelles sont celles qui, au contraire sont en extension.

## REMERCIEMENTS

Nous souhaitons remercier les personnes qui nous ont aidés lors de la collecte des données sur le terrain: Alexander Von-Ungern-Sternberg, Vanessa Rion, Valery Uldry, Virginie Favre, Sara Giovannetina, Saskia Godat, Christian Purro, et Aurore Gelin. Le musée de zoologie (Lausanne) pour la mise à disposition de locaux, de matériel et leurs conseils avisés. Les projets BIOASSEMBLE et ECO-CHANGE qui ont permis le financement de la campagne de terrain. Finalement, nos sincères remerciements vont à F. Amiet pour les échanges et nombreux conseils lors de la détermination des spécimens.

## RÉSUMÉ

Les bourdons (*Bombus*: Apidae) sont des insectes bien connus du grand public mais relativement peu étudiés notamment à cause de leur identification parfois difficile. En Suisse, 41 espèces (*Psithyrus* compris) sont présentes. La plupart de ces espèces se trouvent dans les milieux montagnards des Alpes vaudoises. Un échantillonnage de plus de 200 prairies dans cette région, entre 1000 m et 3000 m d'altitude, nous a permis de mettre en évidence une diversité élevée de la zone d'étude abritant 31 des 41 espèces présentes en Suisse. De plus, il n'est pas rare de voir une dizaine d'espèces cohabiter sur le même site. Cependant, les préférences écologiques de ces différentes espèces varient fortement entre elles. De fortes variations, notamment concernant leurs optimums le long du gradient altitudinal permettent, par exemple, de distinguer les espèces montagnardes ou alpines. Malgré la grande richesse spécifique de la zone, certaines espèces connues pour être plus sensibles aux changements agricoles y sont très peu fréquentes suggérant une diminution des effectifs. Ces observations soulignent l'importance de prendre des mesures pour la conservation de ces pollinisateurs très efficaces.

## BIBLIOGRAPHIE

- Amiet, F. 1994. Rote Liste der gefährdeten Bienen der Schweiz. — Rote Listen der gefährdeten Tierarten der Schweiz. Bern: Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft 38: 44.
- Amiet, F. 1996. Hymenoptera Apidae, 1. Teil. — Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. Insecta Helvetica (Fauna) 12: 98 pp.
- Benton, T. 2006. Bumblebees. — Harper Collins Publishers, London. 580pp.
- Cameron, S.A., Hines, H.M. & Williams, P.H. 2007. A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). — Journal of the Linnean Society 91: 161–188.
- Delarze, R., Gonseth, Y. & Galland, P. 1998. Guide des milieux naturels de Suisse. — Delachaux et Niestlé. 413pp.
- ESRI 2008. ArcGIS Desktop: Release 9.2. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fitzpatrick, U., Murray, T.E., Paxton, R.J., Breen, J., Cotton, D., Santorum, V. & Brown, M.J.F. 2007. Rarity and decline in bumblebees: a test of causes and correlates in the Irish fauna. — Biological Conservation 136:185–194.
- Goulson, D. 2003. Bumblebees: their behaviour and ecology. — Oxford University Press on Demand, 248 pp.

- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B. & Ellis, J.S. 2006. Biotope associations and the decline of bumblebees (*Bombus* spp.). — *Journal of Insect Conservation* 10: 95–103.
- Goulson, D., Lye, G.C. & Darvill, B. 2007. Decline and conservation of bumble bees. — *Annual Review of Entomology* 53: 191–208
- Goulson, D., Lye, G.C. & Darvill, B. 2008. Diet breadth, coexistence and rarity in bumblebees. — *Biodiversity and Conservation* 17: 3269–3288.
- Hatfield, R.G. & LeBuhn, G. 2007. Patch and landscape factors shape community assemblage of bumblebees, *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae), in montane meadows. — *Biological Conservation* 139: 150–158.
- Heinrich, B. 2004. Bumblebee economics. — Harvard University Press, 288 pp.
- Hirzel, A. & Guisan, A. 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. — *Ecological Modelling* 157: 331–341.
- IUCN 2001. IUCN Red List Categories: Version 3.1. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 23 pp.
- Iserbyt, S., Durieux, E.A. & Rasmont, P. 2008. The remarkable diversity of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*) in the Eyne Valley (France, Pyrénées-Orientales). — *Annales de la Société Entomologique de France* 44(2): 211–242.
- Iserbyt, S. 2009. La faune des bourdons (Hymenoptera: Apidae) du Parc Naturel des Pyrénées occidentales et des zones adjacentes. — *Annales de la Société Entomologique de France* 45(2): 217–244.
- Kosior, A., Celary, W., Olejniczak, P., Fijal, J., Krol, W., Solarz, W. & Plonka, P. 2007. The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. — *Oryx* 41: 79–88.
- Kraus, F.B., Wolf, S. & Moritz, R.F.A. 2009. Male flight distance and population substructure in the bumblebee *Bombus terrestris*. — *Journal of Animal Ecology* 78: 247–252.
- Lhomme, P. 2009. L'inquinisme chez les bourdons. — *OSMIA* n° 3.
- Maurer, K., Weyand, A., Fischer, M. & Stöcklin, J. 2006. Old cultural traditions, in addition to land use and topography, are shaping plant diversity of grasslands in the Alps. — *Biological Conservation* 130: 438–446.
- Müller, P., Giisewell, S. & Edwards, P.J. 2004. Impact of soil conditions and agricultural use on the plant species diversity of Alpine pastures. — *Land use systems in grassland dominated regions: proceedings of the 20th General Meeting of the European Grassland Federation, Luzern, Switzerland, 21–24 June 2004*, p. 281.
- Nelder, J.A., & Wedderburn, R.W.M. 1972. Generalized linear models. — *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)* 135: 370–384.
- Pollard, E. & Yates, T.J. 1993. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. — Chapman & Hall, London, 288 pp.
- Pyke, G.H. 1982. Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. — *Ecology* 63: 555–573.
- Rasmont, P. 1988. Monographie écologique et zoogéographique des bourdons de France et de Belgique (Hymenoptera, Apidae, Bombinae). — *Faculté des Sciences agronomiques de l'État, Gembloux*. 309+1xi pp.
- Rasmont, P., Pauly, A., Terzo, M., Patiny, S., Michez, D., Iserbyt, S., Barbier, Y. & Haubruge, E. 2006. The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. — *Status of the World's Pollinators*. Food and Agriculture Organisation of the United Nations (eds), Rome 18.
- R Development Core Team. 2010. *A language and environment for statistical computing*. — R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rhoulston, T. & Goodell, K. 2011. The Role of Resources and Risks in Regulating Wild Bee Populations. — *Annual Review of Entomology*. 56: 293–312.
- Williams, P.H. 2005. Does specialization explain rarity and decline among British bumblebees? A response to Goulson *et al.* — *Biological Conservation* 122: 33–43.
- Williams, P.H. 2007. The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. — *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 97–118.
- Williams, P.H., Colla, S. & Xie, Z. 2009. Bumblebee Vulnerability: Common Correlates of Winners and Losers across Three Continents. — *Conservation Biology* 23: 931–940.
- Williams, P.H. 1986. Environmental change and the distributions of British bumble bees (*Bombus* Latr.). — *Bee World* 67: 50–61.
- Williams, P.H. 1994. Phylogenetic relationships among bumble bees (*Bombus* Latr.): a reappraisal of morphological evidence. — *Systematic Entomology* 19: 327–344.

- Williams, P.H. 2008. Why are there so many species of bumble bees at Dungeness? — *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 31–44.
- Williams, P.H., Araùjo, M.B. & Rasmont, P. 2007. Can vulnerability among British bumblebee (*Bombus*) species be explained by niche position and breadth? — *Biological Conservation* 138: 493–505.
- Williams, P.H. & Osborne, J.L. 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. — *Apidologie* 40: 367–387.

(received August 19, 2010; accepted May 6, 2011)