

Découverte du bourdon des mousses – *Bombus muscorum* (Linnaeus, 1758) – dans la Grande Cariçaie

SOPHIE GIRIENS^{1,2}, DIMITRI BÉNON^{1,2}, ANTOINE GANDER³ &
CHRISTOPHE PRAZ¹

¹ Université de Neuchâtel, Institut de Biologie, Rue Emile-Argand 11, CH-2000 Neuchâtel

² Info Fauna, Centre suisse de la cartographie de la faune, Passage Maximilien de Meuron 6, CH-2000 Neuchâtel

³ Association de la Grande Cariçaie, Chemin de la Cariçaie 3, CH-1400 Cheseaux-Noréaz
sophie.giriens@gmail.com; dimitri.b3non@gmail.com; christophe.praz@unine.ch; a.gander@grande-cariçaie.ch

Abstract: Discovery of the moss carder bee, *Bombus muscorum* (Linnaeus, 1758) in the Grande Cariçaie Nature Reserve, western Switzerland. – The moss carder bee (*Bombus muscorum*) was discovered in two sites of the Grande Cariçaie nature reserve south of Lake Neuchâtel. This threatened bumblebee at the European level is known from the wetlands of the north-east of Switzerland, but had not been observed in Western Switzerland for 60 years. The study of pollen preference of this species indicated a preference for Fabaceae, which constituted half of all pollen collected. In 2016, a nest of *B. muscorum* was discovered in the Cudrefin reserve. It was located in floodable *Carex elata* sedgeland and situated on top of a tuft of *Carex elata*, which, in view of its height from the ground, was undoubtedly completely submerged during the flood of June 2016. The bumblebees, however, continued to develop their colony although no sexual individuals appear to have been produced. The density of colonies of *B. muscorum* seems low in the Grande Cariçaie and the future of this emblematic species is discussed.

Résumé: Le bourdon des mousses (*Bombus muscorum*) a été découvert en 2015 et 2016 sur deux sites de la Grande Cariçaie au sud du lac de Neuchâtel. Ce bourdon menacé à l'échelle européenne est présent dans les milieux humides du nord-est de la Suisse, mais n'a plus été mentionné en Suisse romande depuis près de 60 ans. D'après une étude des préférences polliniques, l'espèce a une prédilection pour la famille des Fabacées qui constitue près de la moitié de tout le pollen utilisé. Un nid de bourdon des mousses a été découvert dans la réserve de Cudrefin (VD) en 2016. Il était situé dans une prairie inondable à grandes laiches (*Carex elata*) et placé à l'extrémité d'un touradon de *Carex* qui a vraisemblablement été entièrement submergé durant la crue de juin 2016. Malgré cela, les occupants du nid ont poursuivi le développement de la colonie, même si aucun individu sexué ne semble avoir été produit à la fin de la saison. La densité des nids de *B. muscorum* semble faible et l'avenir de cette espèce sur le site de la Grande Cariçaie est discuté.

Zusammenfassung: Entdeckung der Mooshummel *Bombus muscorum* (Linnaeus, 1758) in der Grande Cariçaie (NE). – Die Mooshummel (*Bombus muscorum*) wurde im Naturschutzgebiet Grande Cariçaie am Südufer des Neuenburgersees zum ersten Mal entdeckt und zwar an zwei verschiedenen Fundorten. Diese europaweit gefährdete Art ist aktuell aus nordostschweizerischen Flachmooren bekannt, während sie in der Westschweiz seit 60 Jahren nicht mehr gefunden wurde. Gemäss Pollenanalyse bevorzugt die Mooshummel Pollen von Schmetterlingsblütlern (Fabaceae), der fast die Hälfte des analysierten Materials ausmacht. In einem zuweilen überfluteten Grossegegnried (*Carex elata*) konnte

2016 im Schutzgebiet Cudrefin (VD) ein Mooshummelnest gefunden werden. Es befand sich auf einem Bult der Steifen Segge (*Carex elata*), wo es sich während der Flut vom Juni 2016 zweifellos unter Wasser befunden haben muss. Trotzdem gelang es der betroffenen Hummelkolonie, fortzubestehen, allerdings wohl ohne Geschlechtstiere zu produzieren. Die Dichte der Mooshummelnester scheint gering zu sein in der Grand Carrière, weshalb wir uns über die Zukunft dieser Art in diesem Gebiet Gedanken machen.

Keywords: bumblebees, conservation, Switzerland, pollen preferences, nesting biology

INTRODUCTION

Bombus muscorum (Linnaeus, 1758), aussi appelé le bourdon des mousses, est une espèce eurasiatique qui peuple les habitats de plaines marécageuses inondables, en bord de mer ou de lac. Cette espèce est considérée comme fréquente dans les milieux maritimes mais se fait beaucoup plus rare dans les régions continentales (Rasmont & Iserbyt 2010–2013, Mahé 2015).

Comme les autres bourdons, *B. muscorum* a un cycle de vie annuel. Sa phénologie est légèrement plus tardive que celle de *B. pascuorum* (Scopoli, 1763), une espèce proche très répandue (Edwards & Jenner 2005). Les reines volent de mi-avril à juin, avec un pic en mai, les ouvrières volent de juin à septembre et les mâles apparaissent majoritairement début août. L'espèce a la particularité de construire son nid au-dessus du sol, dans la végétation surélevée, un buisson ou un amas de litière, adaptation très utile dans les habitats susceptibles d'être inondés. La colonie est considérée comme relativement petite avec 40 à 120 ouvrières au maximum (Løken 1973, von Hagen 1994, Edwards & Jenner 2005). Comme les autres espèces du sous-genre *Thoracobombus*, les larves sont nourries selon la méthode des «pocket makers» (Goulson 2010), c'est-à-dire qu'au lieu d'être nourries progressivement une à une comme chez les «pollen-storers», les ouvrières déposent un sac de pollen et de nectar à proximité des larves pour qu'elles s'y nourrissent collectivement. Sa langue est de taille moyenne à longue, avec une longueur moyenne de 7,8 mm pour les ouvrières et de 10,4 mm pour les reines (Pekkarinen 1979). Une autre particularité importante de cette espèce est la faible surface de son aire de nourrissage. En effet, de tous les bourdons dont on a étudié la distance à laquelle les ouvrières s'éloignent du nid, *B. muscorum* possède la plus courte. Elles ne s'éloigneraient en moyenne qu'à 55 m du nid et au maximum à 125 m (Walther-Hellwig & Frankl 2000).

En Suisse, *B. muscorum* était autrefois largement distribué sur le Plateau ainsi que dans la plaine du Rhône valaisanne. D'après les données anciennes (InfoFauna 2017), il semble que l'espèce pouvait maintenir des populations dans des milieux secs en Suisse, probablement en raison d'une offre en fleurs favorable. Actuellement, l'espèce se cantonne dans les grandes surfaces marécageuses de plaine du nord-est du pays (Infofauna 2017). Elle ne trouve probablement pas de milieux favorables dans les roselières, trop pauvres en fleurs. En Suisse romande, les dernières données remontent à plus de soixante ans et concernent quelques captures effectuées près de Lausanne par Jacques de Beaumont. Dans les régions limitrophes à la Suisse, l'espèce est présente en Allemagne (Wildbienen-Kataster 2017) et a été récemment observée dans la vallée du Druegon près de Frasne (E. Dufrière, A. Müller et C. Praz, données non publiées).

Cet article présente la découverte de *B. muscorum* sur le site de la Grande Cariçaie, une grande surface marécageuse du sud du lac de Neuchâtel connue pour contenir environ un quart de la faune et la flore de Suisse (AGC 2017). Les préférences florales sont documentées au moyen d'une analyse pollinique et la découverte d'un nid permet d'entrevoir un autre aspect de sa biologie. Le futur de cette espèce en Suisse romande est également discuté.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'identification morphologique s'est faite sous une loupe binoculaire. De l'ADN a aussi été prélevé sur une patte de l'individu de Cheyres pour confirmer son identification à l'aide du barcode ADN. Le séquençage a été effectué à l'Université de Neuchâtel en utilisant les primers LepF1 et LepR1 et le protocole de barcoding ADN. La séquence du gène mitochondrial cytochrome oxidase I (COI) a été déposée sur BOLD (www.boldsystems.org). Deux des trois spécimens se trouvent à l'Université de Neuchâtel et le dernier est déposé au Musée de zoologie de Lausanne.

Ces individus ne transportaient pas de pollen, toutefois les préférences polliniques de *B. muscorum* ont été étudiées grâce à 14 spécimens de musée (4 du Musée d'Histoire Naturelle de la ville de Berne, 3 de l'Université de Neuchâtel, 3 du Muséum d'Histoire Naturelle de la ville de Genève, 3 de la collection entomologique de l'EPF de Zürich et 1 spécimen du Musée d'histoire naturelle de la ville de Neuchâtel), selon la méthode de Westrich et Schmidt (1987). L'identification du pollen a été effectuée par Katharina Bieri, du Biologisches Institut für Pollenanalyse, et les pourcentages qui ont résulté ont été pondérés avec la quantité de pollen présente sur la corbicule.

Un nid de *B. muscorum* a été découvert fin août 2016 par Antoine Gander (Association de la Grande Cariçaie, AGC), non loin du lieu de capture des ouvrières dans la réserve de Cudrefin (VD). En septembre, quelques ouvrières étaient encore actives et le nid a été prélevé et étudié en laboratoire le 14 octobre après cessation de toute activité.

RÉSULTATS

Morphologie et identification

Bombus muscorum est un bourdon brun-jaune au thorax orangé (Fig. 1). Il est morphologiquement très proche de *Bombus humilis* (Illiger, 1806) et *Bombus pascuorum*. Une identification sur le terrain est difficile en raison de l'abondance et la variabilité de ces deux espèces proches. Des critères morphologiques peuvent permettre une reconnaissance des femelles sur le terrain ou sur photo, bien qu'un examen en laboratoire soit souhaitable. Les mâles ne peuvent pas être reconnus sur le terrain.

Femelles et ouvrières:

- La pilosité du thorax et de l'abdomen, à l'exception du tergite 6, est entièrement brun-jaune, sans un seul poil noir, en particulier sur les tergites 1–4 et sous la tégula; dans la zone de vol de *B. muscorum* en Suisse, *B. pascuorum* et *B. humilis* ont

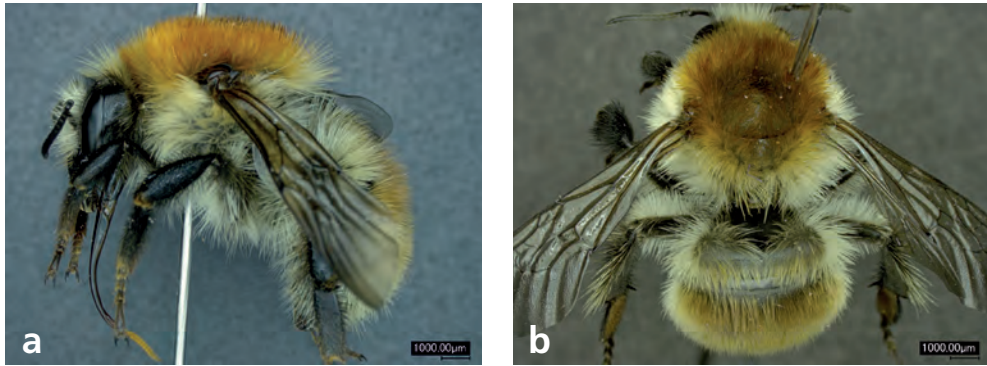


Fig. 1. Vue de profil (a) et dorsale (a) de l'ouvrière récoltée dans la réserve de Cheyres (FR). (Photo Christophe Praz)

presque toujours au moins quelques poils noirs sous la tégula; de rares spécimens de ces deux espèces du Valais et du bassin lémanique (mais la majorité des spécimens au Tessin) sont également dépourvus de tout poil noir, ce qui n'est dans la règle pas le cas dans le site de la Grande Cariçaie et au nord de la Suisse.

- Les longues soies de la base du tergite 6 sont noires même au centre du tergite, comme chez *B. humilis*; chez *B. pascuorum*, ces soies sont claires, parfois sombres latéralement uniquement.
- La pilosité du thorax est courte, rase et régulière; chez les deux espèces voisines, la pilosité est plus longue et irrégulière, avec quelques poils dépassant nettement les autres. Ce critère peut être vu sur le terrain ou sur photo, mais une comparaison directe est souhaitable.
- Il existe quelques différences au niveau de la ponctuation et de la structure (Mauss 1987, Rasmont et Terzo 2010) mais ces critères sont difficiles et ne sont pas nécessaires dans la majorité des cas.

Mâles:

- La pilosité est semblable aux femelles, mais la variation chez *B. humilis* est telle que seul l'examen des génitalia en laboratoire permet une identification certaine (Amiet 1996).

Habitat

Une ouvrière de *B. muscorum* (Fig. 1) a été découverte le 28 juillet 2015 dans la Grande Cariçaie, plus précisément dans la réserve de Cheyres (FR), dans le cadre d'un stage de monitoring de la végétation effectué par Sophie Giriens pour l'Association de la Grande Cariçaie (AGC). Deux nouvelles ouvrières ont par la suite été capturées le 17 juin 2016, également dans le cadre du même stage, cette fois dans la réserve de Cudrefin (VD).

Avec ses 700 hectares de marais, la Grande Cariçaie est le plus grand ensemble marécageux lacustre de Suisse. Ce site a été peu prospecté pour les abeilles sauvages jusqu'en 2015, où une étude effectuée par l'organe de gestion des réserves naturelles (AGC) a pu ajouter environ 80 espèces à la vingtaine déjà connue dans les réserves.

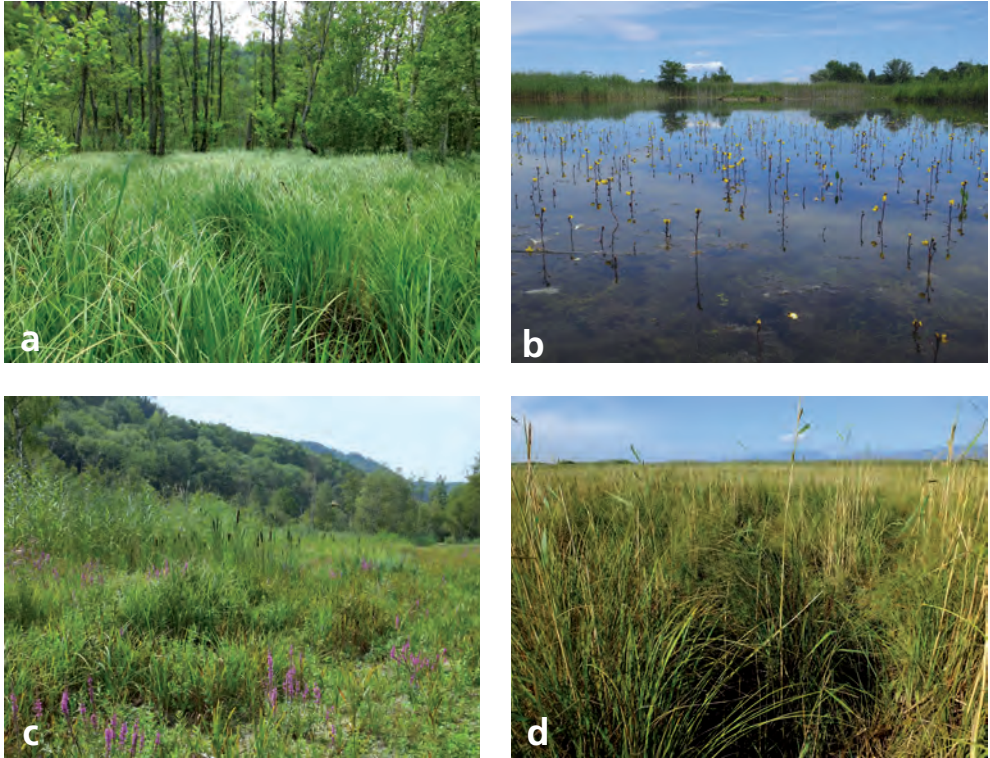


Fig. 2. **a:** Prairie à grandes laiches; **b:** Etang peu profond; **c:** Milieu de transition dans la réserve de Cheyres. **d:** Prairie à grandes laiches dans la réserve de Cudrefin (Photos AGC, Sophie Giriens)

Ainsi, le manque de prospection et la difficulté d'accès du marais expliquent peut-être l'absence d'observation de *B. muscorum* jusqu'à aujourd'hui. Il est très probable que l'espèce ait toujours été présente sur le site, ou dans la plaine marécageuse du Seeland à proximité, sans être détectée.

La réserve de Cheyres, dans le canton de Fribourg, possède 77 hectares de marais sur les 256 au total. Elle présente une mosaïque de milieux très divers: prairies à grande laiche (*Carex elata*) parfois embroussaillées, prairies à marisque (*Cladium mariscus*), prairies à choin (*Schoenus* sp.) plus sèches, étangs peu profonds et roselières terrestres où se trouvent de nombreuses espèces végétales rares (Fig. 2a–c). Le marais est entretenu de deux manières principales, d'abord par le décapage des roselières, c'est-à-dire la création d'étangs peu profonds qui se referment après 30 ans, et aussi par le fauchage des marais non-boisés effectué tous les quatre ans.

La réserve de Cudrefin, dans le canton de Vaud, possède quant à elle 60 hectares de marais sur les 249 au total. Elle offre des milieux apparemment plus homogènes, mais plusieurs groupements de végétaux sont présents et s'ordonnent en fonction de la fréquence des inondations. Les parties les moins inondées sont des prairies à molinie (*Molinia caerulea*) ainsi que des prairies à choin (*Schoenus* sp.) et les parties souvent inondées forment de grandes surfaces de prairies à grande laiche (*Carex elata*) (Fig. 2d). L'absence de dune littorale dans le lac permet à l'eau d'avancer loin dans les

terres au moment des crues. Les marais non-boisés sont fauchés chaque trois ans et les prairies sont également pâturées par des vaches de race Highland cattle, connues pour leur efficacité à lutter contre l'embroussaillage. En 2015 et en 2016, les vaches étaient présentes chaque année, mais elles ne le seront que de manière alternée dès 2017.

Etude pollinique

Peu d'informations existent quant aux préférences polliniques de *B. muscorum* (voir Kleijn & Raemakers 2008). Comme sa langue

est de taille moyenne à longue, l'espèce récolte plus efficacement le nectar sur des fleurs à corolles profondes. Les spécimens attrapés sur le terrain n'avaient pas de pollen, mais l'ouvrière de Cheyres a été capturée sur *Utricularia vulgaris*, une plante aquatique carnivore dont les fleurs jaunes dépassent de l'eau (Fig. 2b). Elle se nourrissait probablement du nectar présent au fond de l'épéron. Les deux autres ouvrières de Cudrefin ont été observées inactives par mauvais temps sur des plants de consoude (*Symphytum officinale*).

Pour en savoir davantage sur le spectre pollinique de *B. muscorum*, nous avons analysé le pollen présent sur la corbicule de spécimens de musée de Suisse et des pays

Tab. 1. Pollen récolté sur 14 spécimens (3 reines, 11 ouvrières) de *B. muscorum*. Ces individus proviennent de Suisse (6) ou proche des frontières en France (4), Autriche (2) et Allemagne (2).

Famille	Sous-famille/tribu	Genre	Pourcentage
Hypericaceae		<i>Hypericum</i>	29.1
Fabaceae		<i>Lotus</i>	11.9
Fabaceae		<i>Astragalus</i>	11.0
Fabaceae		<i>Anthyllis</i>	7.1
Lamiaceae	Autres		6.1
Fabaceae	Indéterminé		5.7
Boraginaceae	Autres		5.4
Indéterminé			5.4
Lamiaceae	Nepetoideae		5.1
Fabaceae		<i>Trifolium</i>	5.1
Fabaceae		<i>Vicia/Lathyrus</i>	5.0
Ericaceae			1.7
Fabaceae		<i>Onobrychis</i>	1.0
Convolvulaceae			0.4

Tab. 2. Phénologie des plantes susceptibles d'avoir un intérêt pour *B. muscorum* dans la Grande Cariçaie pendant l'activité de la colonie de mai à septembre. Le pic de floraison est indiqué d'un X (observations consignées par Christian Clerc et Samuel Jordan de l'AGC).

	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre
<i>Symphytum officinale</i> L.	X	x			
<i>Iris pseudacorus</i> L.	X	x			
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	X	x			
<i>Scutellaria galericulata</i> L.		X	x		
<i>Utricularia vulgaris</i> L.		X			
<i>Stachys palustris</i> L.		X			
<i>Lythrum salicaria</i> L.		x	X	X	
<i>Pedicularis palustris</i> L.			x	X	
<i>Lycopus europaeus</i> L. s.l.			x	X	
<i>Succisa pratensis</i> Moench				X	X

limitrophes et l'avons fait identifier (Tab. 1). Ces résultats montrent une préférence marquée pour la famille des Fabaceae (46.8%), suivi des Hypericaceae (29.1%), des Lamiaceae (11.2%) et des Boraginaceae (5.4%). Le chiffre concernant le genre *Hypericum* est un peu biaisé car il correspond à trois individus collectés tardivement le même jour sur un seul site, au moment de la floraison de la plante; il suggère cependant que *B. muscorum* peut se nourrir sur des fleurs moins adaptées à sa morphologie lorsqu'elles sont localement abondantes (Løken 1973).

Ce résultat atteste une nouvelle fois du rôle majeur que joue les Fabaceae dans le régime pollinique de nombreux bourdons. Cependant, cette famille de plante est largement absente du *Caricetum elatae*, milieu dans lequel le nid de *B. muscorum* a été retrouvé à la Grande Cariçaie. Considérant que la réserve de Cudrefin soit entièrement entourée par de la forêt et que cette espèce est connue pour ne s'éloigner qu'à faible distance de son nid, il existe encore une part d'ombre concernant les ressources florales ayant permis à l'espèce de se maintenir dans cette zone de la Grande Cariçaie.

Les plantes qui se retrouvent régulièrement dans ce milieu sont surtout des représentants de la famille des Lamiaceae (*Stachys palustris*, *Scutellaria galericulata*, *Lycopus europeaeus*), ainsi que des Iridaceae (*Iris pseudacorus*), des Lentibulariaceae (*Utricularia vulgaris* et *intermedia*), des Caprifoliaceae (*Succisa pratensis*) et des Boraginaceae (*Symphytum officinale*). Étrangement, ces plantes ne ressortent que peu voire pas du tout de l'analyse pollinique. De plus, bien que la phénologie de ces différentes plantes-hôtes potentielles semble couvrir l'ensemble de la période de vol de *B. muscorum* (Tab. 2), le nombre de plantes observées sur le site était extrêmement faible. *B. muscorum* devait donc probablement utiliser des ressources auxiliaires, notamment dans les milieux de transitions comme les bords de chemins ou les lisières de forêt.

Nid dans la réserve de Cudrefin

Fin août 2016, un nid a été découvert au centre d'un touradon de *Carex elata*. Il était constitué de mousse agglomérée, formant un «coussin» dense, avec son point le plus haut à 31 cm au-dessus du sol. Deux galeries d'entrée étaient visibles, l'une au nord, l'autre au sud-ouest. Des ouvrières allaient et venaient en utilisant uniquement l'entrée nord (Fig. 3).

Une fois le nid décortiqué, nous avons observé que l'épaisseur de mousse était de 3 cm avant d'atteindre un premier groupe de cellules. Celui-ci était très abîmé, car attaqué par des champignons et d'autres parasites, et écrasé par les vaches qui pâturaient dans la zone, mais nous avons tout de même pu distinguer environ 17 cellules de petites tailles (ouvrières ou mâles). La plupart des cellules contenaient des individus morts dont la cuticule n'était pas encore sclérotisée (corps blanc). La reine a été retrouvée morte non loin de ce groupe de cellules. Étonnamment, un deuxième amas de cire a été découvert en-dessous du premier. Nous estimons qu'il contenait environ 10 cellules, mais la cire était âgée et le tout formait une masse presque lisse (Fig. 4).

L'existence de ce deuxième groupe de cellules nous fait penser que le développement de la colonie a peut-être été interrompu à un certain moment du cycle de vie. Les bourdons ont-ils été dérangés ou chassés, pour ensuite reconstruire le nid et de nouvelles cellules ? Mais quelle serait alors la cause du dérangement ? La mise en relation de la variation du niveau du lac de Neuchâtel et de l'altitude exacte du nid, effectuée



Fig. 3. **a**: Aspect général du nid; **b**: Détail de l'entrée nord et de la couche de mousse; **c** et **d**: Ouvrières à l'entrée du nid. (Photos D. Bénon)

par l'Association de la Grande Cariçaie, nous permet d'affirmer qu'une crue a inondé la zone pendant presque une semaine en juin 2016. Au maximum de cette crue, le niveau d'eau était à 35 cm au-dessus du sol le 20 juin, alors que le sommet du nid découvert culminait à 31 cm (Fig. 5). Il est donc probable que le nid contenant un premier groupe de cellules ait été entièrement inondé et que la reine ait survécu pour reconstruire d'autres cellules plus tard. Les deux ouvrières capturées au repos par mauvais temps non loin du nid semblent corroborer cette hypothèse: le nid était probablement inondé à ce moment et les ouvrières avaient vraisemblablement trouvé refuge à l'extérieur. Si le nid avait été accessible, les ouvrières auraient logiquement dû s'y trouver. On peut donc supposer que la reine, qui a été retrouvée morte dans le nid en septembre, a également survécu à la crue hors du nid et a continué le développement de la colonie après la décrue.

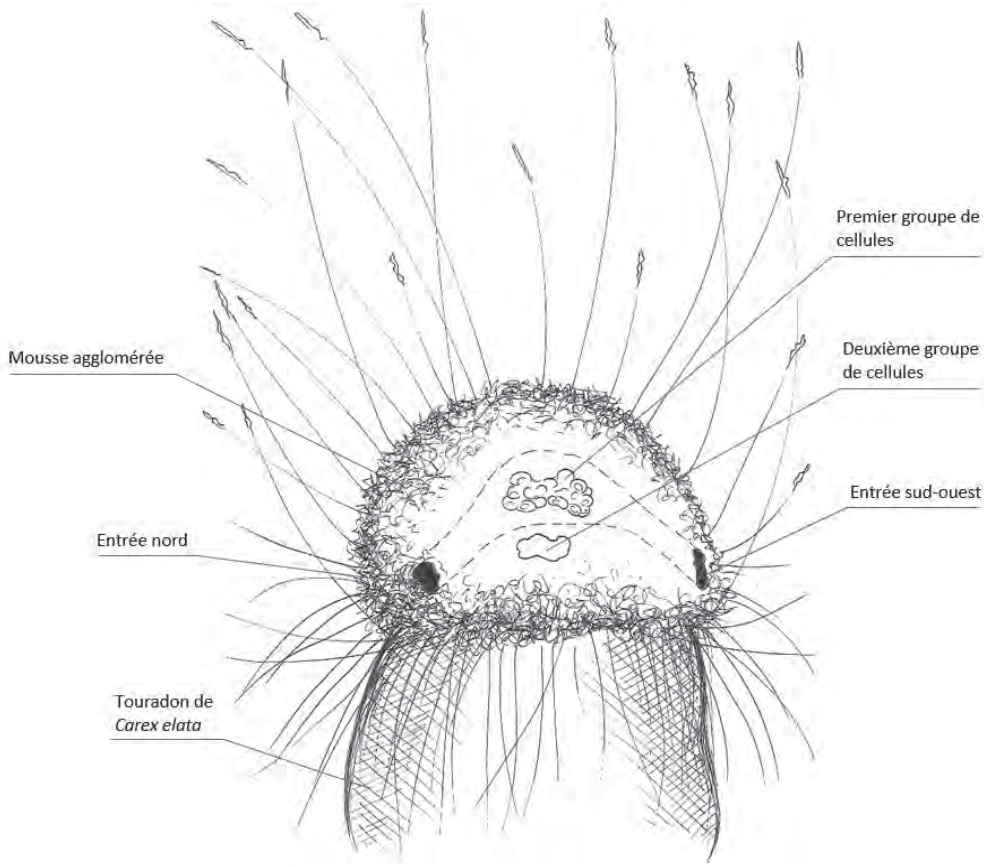


Fig. 4. Illustration des différentes parties du nid. (Dessin Sophie Giriens)

La saison raccourcie par la crue n'a semble-t-il permis la production que de quelques ouvrières et apparemment d'aucune nouvelle reine, car aucune cellule de grande taille n'a été retrouvée. En revanche, il nous est impossible de savoir si des mâles ont émergés étant donné que leurs cellules sont de la même taille que celles des ouvrières (Løken 1973).

CONCLUSION

La découverte de *B. muscorum* dans la Grande Cariçaie ne fait qu'ajouter à l'importance de ces réserves naturelles déjà très riche en espèces végétales et animales. Néanmoins, le maintien de ces populations à long terme paraît difficile même dans cette vaste surface. La densité des colonies de *B. muscorum* semble très faible sur tout le site de la Grande Cariçaie, où l'observation d'une seule ouvrière est un fait rare. Les sites favorables sont limités d'un côté par le lac, et de l'autre soit par la forêt, soit par



Fig. 5. Prairie à grandes laiches où a été observé le nid de *B. muscorum*. **a:** Site au moment de la crue le 17 juin 2016; **b:** Site au moment de l'observation du nid le 2 septembre 2016. (Photos AGC, Sophie Giriens)

les zones d'agriculture peu propices à l'espèce. Pour maintenir cette espèce, les mesures suivantes doivent être encouragées:

- La gestion actuelle des zones humides, qui vise à favoriser différents types d'associations végétales riches en biodiversité en limitant la forêt et la roselière, doit être saluée et encouragée. Sans cette gestion ciblée, l'espèce ne survivra probablement pas plus de quelques années.
- Maintenir le régime actuel de fauches alternées et très tardives des prairies humides.
- Favoriser tout milieu, en zone humide comme en bordure, riche en fleur, y compris les prairies extensives et les milieux de transition (Fig. 2c).
- Suivre les effectifs ou au moins la présence de l'espèce dans le périmètre de la réserve.

A long terme, les fluctuations naturelles et l'isolement génétique de ces populations posent également un problème pour le maintien de cette espèce en Suisse romande.

Remerciements

Un grand merci à l'Association de la Grande Cariçaie qui nous a permis d'accéder aux réserves naturelles et à tous les Muséums et Universités qui nous ont permis de récolter du pollen sur leurs spécimens de collection (NMBE, UniNE, MHNG, ETHZ, MHNN). Nous remercions aussi Katharina Bieri qui a déterminé les lames de pollen et le CSCF pour le soutien logistique. Les photos de la figure 1 ont été réalisées avec la loupe numérique et le système Keyence du Musée d'Histoire Naturelle de Neuchâtel et du CSCF. Cette étude s'inscrit dans le projet de la révision de la liste rouge des abeilles de Suisse, soutenu financièrement par l'office fédéral de l'environnement et une fondation privée genevoise.

Littérature

- Association de la Grande Cariçaie (AGC) 2017. <http://grande-caricaie.ch/spip/spip.php?rubrique4>. Consultation 15 mars 2017.
- Amiet F. 1996. Apidae, 1. Teil. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. Insecta Helvetica, Fauna 12: 98 pp.
- Goulson D. 2010. Bumblebees: Behaviour, Ecology and Conservation. OUP Oxford, 317 pp.
- InfoFauna, Centre Suisse de Cartographie de la Faune (CSCF) 2017. <https://lepus.unine.ch/carto>. Consultation 15 mars 2017.
- Edwards M. & Jenner M. 2005. Field Guide to the Bumblebees of Great Britain & Ireland. Countryside & Garden conservation series, Formula Creative Consultants, Eastbourne, UK, 108 pp.
- Kleijn D. & Raemakers I. 2008. A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species. *Ecology* 89(7): 1811–1823.
- Løken A. 1973. Studies on Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk entomologisk Tidsskrift* 20: 1–218.
- Mahé G. 2015. Les bourdons du Massif armoricain. Atlas de la Loire-Atlantique. Penn Ar Bed 221, 84 pp.
- Mauss V. 1987. Bestimmungsschlüssel für Hummeln. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg, 50 pp.
- Pekkarinen A. 1979. Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. *Acta Zoologica Fennica* 158: 1–60.
- Rasmont P. & Terzo M. 2010. Catalogue et clé des sous-genres et espèces du genre *Bombus* de Belgique et du nord de la France (Hymenoptera, Apoidea). Laboratoire de Zoologie, Université de Mons, 28 pp.
- Rasmont P. & Iserbyt I. 2010–2013. Atlas of the European Bees: genus *Bombus*. 3d Edition. STEP Project, Atlas Hymenoptera, Mons, Gembloux. <http://www.atlashymenoptera.net/page.asp?ID=169>.
- von Hagen E. 1994. Hummeln: bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen. Naturbuch Verlag, Augsburg, 320 pp.
- Walther-Hellwig K. & Frankl R. 2000. Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris*. *Journal of Insect Behavior* 13 (2): 239–246.
- Westrich P. & Schmidt K. 1987. Methoden und Anwendungsgebiete der Pollenanalyse bei Wildbienen (Hymenoptera, Apoidea). *Linzer biologische Beiträge* 18: 341–360.
- Wildbienen-Kataster 2017. <http://www.wildbienen-kataster.de/>. Consultation 15 mars 2017.