Document generated on 08/03/2025 7:29 p.m.

Phytoprotection

De la nécessité de redécrire les phéromones sexuelles des mâles de bourdons [Hymenoptera : Apidae, Bombini] publiées avant 1996 pour leur utilisation en analyse phylogénétique

About necessity to redescribe sexual pheromones of male bumblebees [Hymenoptera: Apidae, Bombini] published before 1996 for their use in phylogenetic studies

Michaël Terzo, Irena Valterova, Klara Urbanova and Pierre Rasmont

Volume 84, Number 2, août 2003

V[e] Conférence internationale francophone d'entomologie. « La recherche de pointe en entomologie ». Montréal (Québec), Canada, 14-18 juillet 2002

URI: https://id.erudit.org/iderudit/007806ar
DOI: https://doi.org/10.7202/007806ar

See table of contents

Publisher(s)

Société de protection des plantes du Québec (SPPQ)

ISSN

0031-9511 (print)
1710-1603 (digital)

Explore this journal

Cite this article

Terzo, M., Valterova, I., Urbanova, K. & Rasmont, P. (2003). De la nécessité de redécrire les phéromones sexuelles des mâles de bourdons [Hymenoptera : Apidae, Bombini] publiées avant 1996 pour leur utilisation en analyse phylogénétique. *Phytoprotection*, *84*(2), 39–49. https://doi.org/10.7202/007806ar

Article abstract

The authors compare the descriptions of the sexual pheromones of male bumblebees published before and since 1996. They reveal the strong difference in described molecule quantities between those studies. Such differences can be mainly explained by the progress of the computed data acquisition and analysis. They can be also explained by the aims of those first studies, limited at that time to the description of pheromones and to convince of their specificity. The studies carried out since 1996 show that the main proportion of secreted molecules are only present as traces. Those molecules are nevertheless of major interest for phylogenetic studies dealing with the modern concept of total evidence approach. The complete redescription of the pheromones of species treated before 1996 is thus essential.

Tous droits réservés © La société de protection des plantes du Québec, 2003

This document is protected by copyright law. Use of the services of Érudit (including reproduction) is subject to its terms and conditions, which can be viewed online.

https://apropos.erudit.org/en/users/policy-on-use/

This article is disseminated and preserved by Érudit.

Érudit is a non-profit inter-university consortium of the Université de Montréal, Université Laval, and the Université du Québec à Montréal. Its mission is to promote and disseminate research.

https://www.erudit.org/en/

Conférence internationale francophone d'entomologie - Montréal 2002
Biogéographie et phylogénie

De la nécessité de redécrire les phéromones sexuelles des mâles de bourdons [Hymenoptera : Apidae, Bombini] publiées avant 1996 pour leur utilisation en analyse phylogénétique

Michaël Terzo[1], Irena Valterova[2], Klara Urbanova[2] et Pierre Rasmont[1]

Reçu 2002-08-15; accepté 2003-01-27

PHYTOPROTECTION 84 : 39-49

Les auteurs comparent les descriptions des phéromones sexuelles des mâles de bourdons publiées avant et depuis 1996. Ils mettent en évidence une importante différence dans la quantité de molécules décrites entre ces études. Cette différence s'explique notamment par l'importante évolution dans l'informatisation des données et de leur analyse. Elle s'explique également par les objectifs des premières études, limitées alors à décrire et à démontrer la spécificité de ces phéromones. Les études menées depuis 1996 montrent que la majorité des molécules sécrétées sont présentes sous forme de traces. Néanmoins, ces molécules sont d'importance majeure pour toute étude entrant dans le concept moderne d'analyse phylogénétique globale («total evidence approach»). La redescription complète de ces phéromones pour les espèces étudiées avant 1996 apparaît donc indispensable.

[About necessity to redescribe sexual pheromones of male bumblebees [Hymenoptera: Apidae, Bombini] published before 1996 for their use in phylogenetic studies]

The authors compare the descriptions of the sexual pheromones of male bumblebees published before and since 1996. They reveal the strong difference in described molecule quantities between those studies. Such differences can be mainly explained by the progress of the computed data acquisition and analysis. They can be also explained by the aims of those first studies, limited at that time to the description of pheromones and to convince of their specificity. The studies carried out since 1996 show that the main proportion of secreted molecules are only present as traces. Those molecules are nevertheless of major interest for phylogenetic studies dealing with the modern concept of total evidence approach. The complete redescription of the pheromones of species treated before 1996 is thus essential.

1. Université de Mons-Hainaut (UMH), Laboratoire de zoologie, Avenue Maistriau 6, B-7000 Mons, Belgique. Pour correspondance : michael.terzo@umh.ac.be
2. Institute of Organic Chemistry and Biochemistry, Flemingovo 2, CZ-166 10 Praha, The Czech Republic

INTRODUCTION

Chez les bourdons, toutes les études menées, depuis Bergström *et al.* (1973) jusqu'à Hovorka *et al.* (1998), montrent la spécificité des sécrétions exocrines de la partie céphalique des glandes labiales des mâles. Ces sécrétions servent à marquer un territoire pour y attirer les seules femelles conspécifiques (Kindl *et al.* 1999).

Outre l'intérêt écologique et taxonomique évident de l'étude des phéromones sexuelles des mâles de bourdons, celle-ci pourrait également permettre une redéfinition, voire même établir une nouvelle classification, des sous-genres. En effet, les phéromones comportent de nombreux composés chimiques identiques ou dérivés l'un de l'autre au sein d'espèces regroupées en sous-genre. Par exemple, seules les phéromones mâles des espèces du sous-genre *Bombus s.s.* comportent de l'éthyl dodécanoate (Bergström *et al.* 1981). La composition des phéromones fournit ainsi des caractères supplémentaires pour la classification phylogénétique et entre ainsi dans le concept moderne d'analyse phylogénétique globale («total evidence approach»).

L'objectif de cet article vise à mettre en évidence la nécessité d'une redescription détaillée des phéromones sexuelles des bourdons pour leur utilisation en tant que caractères phylogénétiques. Les auteurs collaborent actuellement activement à cette redescription ainsi qu'à la description de nombreuses autres espèces de bourdons.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une liste complète des molécules extraites des glandes labiales des mâles d'une espèce de bourdon, y compris les molécules présentes sous forme de traces, est fournie pour la première fois par Bergman *et al.* (1996). Depuis lors, tous les autres travaux fournissent cette liste complète au lieu de se limiter aux molécules majeures. Les études publiées de 1996 à 2001 sont donc comparées aux études publiées de 1970 à 1985. Seules les études concernant les espèces de bourdons européennes sont prises en compte. Les études concernant les espèces américaines sont en effet anecdotiques. Il n'existe pas d'étude concernant les phéromones sexuelles pour les bourdons du reste du monde.

Les phéromones sexuelles des espèces de bourdons étudiées avant 1996 sont documentées pour la première fois ou synthétisées par les auteurs suivants: Bergström 1980; Bergström *et al.* 1973, 1985; Cederberg *et al*. 1984; Descoins *et al.* 1984; Kullenberg *et al.* 1970; Svensson et Bergström 1977, 1979; Svensson *et al.* 1984. Les auteurs qui ont étudié ou réétudié ces phéromones depuis 1996 sont les suivants : Bergman *et al.* 1996; Bertsch 1997; Kindl *et al*. 1999; Urbanova *et al*. 2001; Valterova *et al.* 1996.

Le tableau 1 résume ces études. Il ne tient pas compte des proportions relatives des composés. Pour les études menées depuis 1996, tous les composés présents dans les sécrétions de la glande labiale ayant été identifiés, un espace vide dans le tableau signifie l'absence réelle du composé dans les sécrétions de la glande. Par contre, pour les études menées avant 1996, un espace vide peut signifier soit l'absence réelle du composé, soit sa présence en quantité faible (traces). Cette faible quantité est définie par les auteurs de ces travaux comme étant celle d'une molécule dont la surface du pic est inférieure à un pour cent de la surface totale de tous les pics du chromatogramme.

D'autre part, différents isomères de composés insaturés ont été regroupés suite à l'imprécision de certaines études. Ils sont indiqués par un «s» entre parenthèses (Tableau 1).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La comparaison des études menées avant et depuis 1996 montre une importante différence dans la quantité de molécules décrites (Tableau 2). Ainsi, bien que 35 espèces aient été étudiées

Tableau 1. Composition des phéromones sécrétées par la partie céphalique de la glande labiale des mâles de bourdons d'Europe

	Travaux menés de 1970 à 1985																																		1996 à 2001				
Bombus sous-genres	*Allopsithyrus*	*Alpinobombus*				*Ashtonipsithyrus*	*Bombus*					*Cullumanobombus*	*Fernaldaepsithyrus*				*Kallobombus*	*Mastrucatobombus*	*Megabombus*	*Melanobombus*	*Metapsithyrus*	*Psithyrus*	*Pyrobombus*							*Subterraneobombus*	*Thoracobombus*				*Ashtonipsithyrus*		*Bombus*		*Confusibombus*
Bombus espèces	*barbutelus* [a]	*alpinus* [b]	*balteatus* [b]	*hyperboreus* [b]	*polaris* [b]	*bohemicus* [a]	*lucorum dark* [c]	*lucorum blond* [c]	*patagiatus* [d]	*sporadicus* [d]	*terrestris* [c]	*cullumanus* [d]	*flavidus* [a]	*norvegicus* [a]	*quadricolor* [a-f]	*sylvestris* [a]	*soroeensis* [d]	*wurfleinii* [e]	*hortorum* [f]	*lapidarius* [d]	*campestris* [a]	*rupestris* [a]	*cingulatus* [g]	*hypnorum* [g]	*jonellus* [g]	*lapponicus* [g]	*monticola* [d]	*pratorum* [g]	*scandinavicus* [g]	*subterraneus* [f]	*muscorum* [f]	*pascuorum* [h]	*ruderarius* [i]	*sylvarum* [i]	*bohemicus* [j]	*vestalis* [j-k]	*cryptarum* [l]	*lucorum* [m]	*confusus* [n]
Acétogénines																																							
Hydrocarbones																																							
Nonadécène																			X																				
Heneicosane		X		X	X		X	X			X															X										X	X	X	
Heinecosène		X	X																																				
Heneicosadi-5,9-ène																																				X			
Tricosane	X	X	X	X	X	X	X	X			X		X	X	X	X		X			X	X				X			X			X	X	X	X	X	X	X	X
Tricosène(s)		X	X	X	X		X	X										X								X							X	X			X	X	
Tetracosane																																						X	
Tetracosène(s)																																						X	
Pentacosane	X		X			X	X	X			X		X	X	X	X					X	X				X			X			X			X	X	X	X	X
Pentacosène(s)							X	X										X								X						X	X	X			X	X	X
Pentacosadiène																																							X
Hexacosane																																				X			
7-Hexacosène																																						X	
9-Hexacosène																																						X	
Heptacosane	X					X							X	X	X	X					X	X													X	X	X		X
7-Heptacosène																																			X	X	X		X
9-Heptacosène																																					X	X	
Heptacosadiène																																							X
Octacosane																																				X			
Octacosène																																						X	
Nonacosane																																					X	X	
7-Nonacosène																																					X	X	
9-Nonacosène																																						X	
Hentriacontène																																						X	
Tritriacontatriène																																						X	
Tetratriacontadiène																																						X	
Alcools																																							
Dodécanol			X																				X																

Tableau 1. Composition des phéromones sécrétées par la partie céphalique de la glande labiale des mâles de bourdons d'Europe (suite)

	Travaux menés de 1970 à 1985																																	1996 à 2001				
Bombus sous-genres	*Allopsithyrus*	*Alpinobombus*				*Ashtonipsithyrus*	*Bombus*					*Cullumanobombus*	*Fernaldaepsithyrus*				*Kallobombus*	*Mastrucatobombus*	*Megabombus*	*Melanobombus*	*Metapsithyrus*	*Psithyrus*	*Pyrobombus*							*Subterraneobombus*	*Thoracobombus*				*Ashtonipsithyrus*		*Bombus*		*Confusibombus*
Bombus espèces	*barbutelus* [a]	*alpinus* [b]	*balteatus* [b]	*hyperboreus* [b]	*polaris* [b]	*bohemicus* [a]	*lucorum dark* [c]	*lucorum blond* [c]	*patagiatus* [d]	*sporadicus* [d]	*terrestris* [c]	*cullumanus* [d]	*flavidus* [a]	*norvegicus* [a]	*quadricolor* [a-f]	*sylvestris* [a]	*soroeensis* [d]	*wurfleinii* [e]	*hortorum* [f]	*lapidarius* [d]	*campestris* [a]	*rupestris* [a]	*cingulatus* [g]	*hypnorum* [g]	*jonellus* [g]	*lapponicus* [g]	*monticola* [d]	*pratorum* [g]	*scandinavicus* [g]	*subterraneus* [f]	*muscorum* [f]	*pascuorum* [h]	*ruderarius* [i]	*sylvarum* [i]	*bohemicus* [j]	*vestalis* [j-k]	*cryptarum* [l]	*lucorum* [m]	*confusus* [n]
Tetradécanol			X																	X		X													X				
Hexadécanol								X			X				X			X		X		X		X		X	X	X	X									X	
Hexadécénol(s)		X			X	X							X	X		X				X		X		X								X	X	X	X				
Hexadécadiénol		X			X													X																					
Octadécénol(s)				X										X	X	X			X		X							X			X		X	X	X	X		X	
Octadécadiénol(s)				X																															X			X	
Eicosénol																					X														X	X	X		
Eicosadiénol																																			X	X			
Docosénol isomère 1															X																								
Docosénol isomère 2															X																								
Tetracosénol isomère 1																																					X		
Tetracosénol isomère 2																																					X		
Hexacosénol isomère 1																																					X		
Hexacosénol isomère 2																																					X		
Méthyl esters																																							
Méthyl dodécanoate																																					X		
Méthyl tetradécénoate																																						X	
Méthyl 9-octadécénoate																																							X
Ethyl esters																																							
Ethyl décanoate							X																														X		
Ethyl dodécanoate							X	X	X	X	X																										X	X	
Ethyl dodécénoate																																						X	
Ethyl tetradécanoate							X	X					X																								X	X	
Ethyl tetradécénoate							X	X					X																								X	X	
Ethyl hexadécanoate																																					X	X	
Ethyl hexadéc-9-énoate							X	X																													X	X	
Ethyl hexadéc-7-énoate																																						X	
Ethyl hexadéc-11-énoate																																						X	
Ethyl hexadécadiénoate								X												X																		X	
Ethyl hexadécatriénoate								X																														X	

Tableau 1. Composition des phéromones sécrétées par la partie céphalique de la glande labiale des mâles de bourdons d'Europe (suite)

Travaux menés de 1970 à 1985																												1996 à 2001		
Bombus sous-genres	*Allopsithyrus*	*Alpinobombus*	*Asthonipsithyrus*	*Bombus*									*Cullumanobombus*	*Fernaldaepsithyrus*			*Kallobombus*	*Mastrucatobombus*	*Megabombus*	*Melanobombus*	*Metapsithyrus*	*Psithyrus*	*Pyrobombus*						*Subterraneobombus*	*Thoracobombus*			*Asthonipsithyrus*	*Bombus*		*Confusibombus*
Bombus espèces	*barbutellus* [a]	*alpinus* [b]	*balteatus* [b]	*hyperboreus* [b]	*polaris* [b]	*bohemicus* [a]	*lucorum* dark [c]	*lucorum* blond [c]	*patagiatus* [d]	*sporadicus* [d]	*terrestris* [c]	*cullumanus* [d]	*flavidus* [a]	*norvegicus* [a]	*quadricolor* [a-f]	*sylvestris* [a]	*soroensis* [d]	*wurflenii* [a]	*hortorum* [f]	*lapidarius* [d]	*campestris* [a]	*rupestris* [a]	*cingulatus* [g]	*hypnorum* [g]	*jonellus* [g]	*lapponicus* [g]	*monticola* [d]	*pratorum* [g]	*scandinavicus* [g]	*subterraneus* [f]	*muscorum* [f]	*pascuorum* [h]	*ruderarius* [i]	*sylvarum* [i]	*bohemicus* [j]	*vestalis* [j-k]	*cryptarum* [l]	*lucorum* [m]	*confusus* [n]
Ethyl octadécanoate							X	X																														X
Ethyl octadécénoate							X	X																													X	
Ethyl octadécadiénoate							X	X																														
Ethyl octadécatriénoate							X	X																												X	X	
Ethyl eicosénoate																																				X	X	
Propyl esters																																						
Propoyl dodécanoate																																						
Acétates																																						
Dodécyl acétate		X																																			
Tetradécyl acétate		X						X		X																											
Tetradécenyl acétate																																						
Tetradécadiényl acétate																																						
Hexadécyl acétate								X		X													X				X										
Z-7-hexadécényl acétate			X																																		
Z-9-hexadécényl acétate																																						
Z,11-hexadécényl acétate	X																																					
Octadécyl acétate																															X	X						
z-9-octadécényl acétate																																						
Octadécadi-9,?-énYl acétate																																						
Eicosyl acétate																																						
EicosénYl acétate																										X												
Eicosadiényl acétate																										X												
Docosényl acétate																																						
Butyrates																																						
Dodécyl butyrate			X																																			
Tetradécyl butyrate			X																																			
Dodécanoates																																						
Eicosényl dodécanoate isomère 1																																						X
Eicosényl dodécanoate isomère 2																																						X

Tableau 1. Composition des phéromones sécrétées par la partie céphalique de la glande labiale des mâles de bourdons d'Europe (suite)

	Travaux menés de 1970 à 1985																																	1996 à 2001				
Bombus sous-genres	*Allopsithyrus*	*Alpinobombus*				*Ashtonipsithyrus*	*Bombus*					*Cullumanobombus*	*Fernaldaepsithyrus*				*Kallobombus*	*Mastrucatobombus*	*Megabombus*	*Melanobombus*	*Metapsithyrus*	*Psithyrus*	*Pyrobombus*							*Subterraneobombus*	*Thoracobombus*				*Ashtonipsithyrus*		*Bombus*		*Confusibombus*
Bombus espèces	*barbutelus*[a]	*alpinus*[b]	*balteatus*[b]	*hyperboreus*[b]	*polaris*[b]	*bohemicus*[a]	*lucorum dark*[c]	*lucorum blond*[c]	*patagiatus*[d]	*sporadicus*[d]	*terrestris*[c]	*cullumanus*[d]	*flavidus*[a]	*norvegicus*[a]	*quadricolor*[a-f]	*sylvestris*[a]	*soroeensis*[d]	*wurfleinii*[e]	*hortorum*[f]	*lapidarius*[d]	*campestris*[a]	*rupestris*[a]	*cingulatus*[g]	*hypnorum*[g]	*jonellus*[g]	*lapponicus*[g]	*monticola*[d]	*pratorum*[g]	*scandinavicus*[g]	*subterraneus*[f]	*muscorum*[f]	*pascuorum*[h]	*ruderarius*[i]	*sylvarum*[i]	*bohemicus*[j]	*vestalis*[j-k]	*cryptarum*[l]	*lucorum*[m]	*confusus*[n]
Docosényl dodécanoate isomère 1																																					X		
Docosényl dodécanoate isomère 2																																					X		
Tetracosényl dodécanoate isomère 1																																					X		
Tetracosényl dodécanoate isomère 2																																					X		
Hexadécyl dodécanoate																																						X	
Hexacosényl dodécanoate isomère 1																																					X		
Hexacosényl dodécanoate isomère 2																																					X		
Octadécadiényl dodécanoate																																						X	
Tétradécanoates																																							
Hexadécyl tétradécénoate																																						X	
Octadécanoates																																							
Tetradécényl octadécatriénoate																																						X	
Aldéhydes																																							
Tetradécanal						X				X					X	X																							
Hexadécanal															X	X		X																					
Hexadéc-7-énal						X									X	X																X						X	
Hexadéc-11-énal																																			X				
Octadécanal																																				X			
Octadéc-9-énal																																						X	
Octadéc-11-énal																																			X	X			
Octadéc-13-énal																																			X	X			
Eicos-11-énal																																			X	X			
Eicos-15-énal																																			X	X			
Eicosadiénal																																			X	X			
Cétones																																							
2-Pentadécanone																		X																					
2-Heptadécanone																		X																					
Acides																																							
Acide hexanoique																																							X

Tableau 1. Composition des phéromones sécrétées par la partie céphalique de la glande labiale des mâles de bourdons d'Europe (suite)

	Travaux menés de 1970 à 1985																																		1996 à 2001				
Bombus sous-genres	*Allopsithyrus*	*Alpinobombus*				*Ashtonipsithyrus*	*Bombus*					*Cullumanobombus*	*Fernaldaepsithyrus*				*Kallobombus*	*Mastrucatobombus*	*Megabombus*	*Melanobombus*	*Metapsithyrus*	*Psithyrus*	*Pyrobombus*							*Subterraneobombus*	*Thoracobombus*				*Ashtonipsithyrus*		*Bombus*		*Confusibombus*
Bombus espèces	*barbutelus*[a]	*alpinus*[b]	*balteatus*[b]	*hyperboreus*[b]	*polaris*[b]	*bohemicus*[a]	*lucorum dark*[c]	*lucorum blond*[c]	*patagiatus*[d]	*sporadicus*[d]	*terrestris*[c]	*cullumanus*[d]	*flavidus*[a]	*norvegicus*[a]	*quadricolor*[a-f]	*sylvestris*[a]	*soroeensis*[d]	*wurfleinii*[e]	*hortorum*[f]	*lapidarius*[d]	*campestris*[a]	*rupestris*[a]	*cingulatus*[g]	*hypnorum*[g]	*jonellus*[g]	*lapponicus*[g]	*monticola*[d]	*pratorum*[g]	*scandinavicus*[g]	*subterraneus*[f]	*muscorum*[f]	*pascuorum*[h]	*ruderarius*[i]	*sylvarum*[i]	*bohemicus*[i]	*vestalis*[j-k]	*cryptarum*[l]	*lucorum*[m]	*confusus*[n]
Acide octanoique																																							X
Acide dodécanoique																																					X	X	
Acide tetradécénoique															X	X																						X	
Mévalogénines																																							
Farnésène(s)																							X					X											
2,3-dihydrofarnesol				X							X								X				X		X														
Farnesol	X																						X					X											
Géranylcitronellol			X	X							X	X										X		X		X		X								X			X
Géranylgéraniol							X												X									X		X									
Géraniol												X																X											
Citronellol				X		X																						X											
Dihydrofarnésyl acétate											X																												
Farnésyl acétate	X											X																X											
Géranylgéranyl acétate							X					X					X	X				X		X				X											X
Géranylcitronellyl acétate																																				X			X
Géranyl acétate												X																X											
Citronellyl acétate																												X											
Géranylcitronellyl octanoate																																							X
Géranylcitronellyl décanoate																																							X
Géranylcitronellyl hexanoate																																							X
Dihydrofarnésyl tetradécénoate																																						X	
Dihydrofarnésal				X																			X		X														
Géranylcitronellal																																							X
Stérols																																							
Campestérol																																					X		
Sitostérol																																					X		

[a] Cederberg *et al.* 1984
[b] Svensson et Bergström 1979
[c] Bergström *et al.* 1973
[d] Bergström 1980
[e] Svensson *et al.* 1984
[f] Kullenbreg *et al.* 1970
[g] Svensson et Bergström 1977
[h] Descoins *et al.* 1984
[i] Bergström *et al.* 1985
[j] Bergman *et al.* 1996
[k] Valterova *et al.* 1996
[l] Bertsch 1997
[m] Urbanova *et al.* 2001
[n] Hovorka *et al.* 1998

Tableau 2. Comparaison des descriptions des phéromones sexuelles des mâles de bourdons d'Europe pour les espèces étudiées avant et depuis 1996

Année de publication	1970-1985	1996-2001	1970-2001
Nombre d'espèces étudiées	35	5	38
Nombre total de molécules identifiées	57	101	128
Nombre de molécules identifiées uniquement dans ce groupe	27	70	97
Nombre minimum de molécules identifiées pour une espèce	1	16	1
Nombre maximum de molécules identifiées pour une espèce	17	47	47
Moyenne du nombre de molécules identifiées pour une espèce	6	32	
Médiane du nombre de molécules identifiées pour une espèce	5	31	
Ecart-type	4	11	

avant 1996 pour seulement cinq espèces après cette date, seules 57 molécules différentes contre 101 furent identifiées avant 1996. Leur nombre total s'élève ainsi à plus de 128 molécules différentes (tous les isomères n'ont pas été considérés). Pour les travaux parus avant 1996, on obtient une moyenne de six molécules par espèce, avec un minimum d'une molécule et un maximum de 17 molécules identifiées. Depuis 1996, la moyenne atteint 32 molécules par espèce, avec un minimum de 16 molécules et un maximum de 47 molécules, ce qui est de loin supérieur aux études menées avant cette date. Le cas de deux espèces réétudiées depuis 1996 est évocateur (Tableau 1). Chez *Bombus lucorum*, 17 molécules furent décrites lors d'une première étude (Bergström *et al.* 1973) contre 47 lors de sa redescription (Urbanova *et al.* 2001). Pour *B. bohemicus*, 7 molécules furent décrites lors d'une première étude (Cederberg *et al.* 1984) contre 16 lors de sa redescription (Bergman *et al.* 1996).

Deux raisons majeures expliquent cette importante différence quantitative dans les résultats obtenus avant et depuis 1996. Premièrement, le but avoué des premiers auteurs était avant tout de mettre en évidence la spécificité des phéromones sexuelles des mâles de bourdons (Calam 1969). Pour ce faire, la description des molécules principales s'est avérée efficace et suffisante. On peut également supposer que les molécules présentes sous forme de traces (moins de 1 % de la surface totale des pics) n'ont pas de rôle utile dans le phénomène de reconnaissance intraspécifique puisqu'elles ne déclenchent pas de réponses perceptibles à l'électroantennographie (Bergman 1997).

Deuxièmement, les études menées avant 1996 ne bénéficiaient pas des avancées technologiques actuelles, notamment en ce qui concerne les appareillages de chromatographie et de spectrométrie, mais surtout en ce qui concerne le matériel informatique et les librairies (identification automatique des composés). Depuis les années 1990, l'extraordinaire évolution et démocratisation du matériel informatique permettent une acquisition et une analyse rapide et automatisée des données. L'identification des molécules présentes sous forme de traces s'effectue dès lors

aussi facilement que celle des molécules les plus concentrées.

Si le rôle de ces molécules «traces» dans les phénomènes de reconnaissance spécifique n'est pas démontré, il est cependant crucial pour l'étude phylogénétique du groupe étudié. Toute étude cladistique n'est en effet pas fondée sur les caractères autapomorphes, comme le sont les molécules présentes chez une seule espèce, mais bien sur les caractères que partagent les espèces.

Le cas des espèces du sous-genre *Bombus* est également évocateur. Les travaux menés avant 1996 n'identifient qu'une seule molécule commune (éthyl dodécanoate) aux cinq taxons étudiés pour ce sous-genre (*B. lucorum* «dark», *B. lucorum* «blond», *B. patagiatus*, *B. sporadicus*, *B. terrestris*). On sait actuellement que la forme «blond» de *B. lucorum* correspond bien à l'espèce *B. lucorum* (Urbanova *et al.* 2001). Par contre, bien que la forme «dark» de *B. lucorum* semble appartenir à une autre espèce, ses phéromones ne correspondent pas parfaitement à celles de *B. cryptarum* (Bertsch 1997). *Bombus lucorum* «dark» présente en effet deux molécules majeures (géranyl géraniol, géranylgéranyl acétate) absentes chez *B. cryptarum*. *Bombus lucorum* «dark» pourrait peut-être correspondre à *B. magnus* Vogt (1911), taxon présent en Scandinavie, lieu d'étude de Bergström, mais dont le statut spécifique reste contesté (Williams 1998).

Bergström *et al.* (1973) n'identifient qu'une seule autre molécule commune uniquement à *B. terrestris* et *B. lucorum* «blond» (hexadécanol), deux espèces jumelles. Par contre, la comparaison des travaux de Bertsch (1997) et de Urbanova *et al.* (2001) permet d'identifier au moins cinq molécules (9-heptacosène, nonacosane, 7-nonacosène, éthyl hexadécanoate, acide dodécanoïque) communes uniquement à *B. lucorum* (correspondant à la forme «blond» de Bergström) et *B. cryptarum*, deux espèces pourtant morphologiquement mieux séparées que le couple d'espèces *terrestris – lucorum* (Rasmont 1984). Ces cinq molécules sont présentes sous forme de traces et n'ont donc pas été décrites lors des travaux de Bergström.

D'autre part, deux autres molécules au moins, le tricosane et la pentacosane, sont très probablement présentes chez ces cinq espèces du sous-genre *Bombus*. Elles apparaissent en effet chez de nombreuses autres espèces ainsi que chez toutes les espèces étudiées depuis 1996. Ces dernières appartiennent pourtant à des sous-genres (*Ashtonipsithyrus*, *Bombus*, *Confusibombus*) phylogénétiquement très éloignés (Ito 1985). La présence de telles molécules chez les *Confusibombus*, sous-genre proche de la base de l'arbre phylogénétique des bourdons, permet de les identifier comme des caractères plésiomorphes et donc sans valeur pour regrouper les espèces du sous-genre *Bombus*.

Qui plus est, il semble que les espèces sœurs évitent l'hybridation en sécrétant des phéromones sexuelles dont les molécules majeures sont radicalement différentes, notamment suite à la disparition, chez l'une des deux espèces, de la voie de synthèse des mévalogénines (Bergman 1997). Selon Bergman (1997), il s'agirait des couples d'espèces suivants: *B. terrestris* et *B. lucorum*; *B. vestalis* et *B. bohemicus*; *B. lapponicus* et *B. monticola*. Toutefois, dans le cas du couple *B. terrestris – B. lucorum*, Urbanova *et al.* (2001) montrent que la voie des mévalogénines n'a pas totalement disparu chez *B. lucorum* puisqu'ils détectent la présence de dihydrofarnésyl tetradécénoate sous forme de traces.

Dès lors, l'identification des seules molécules phéromonales majeures ne permet pas une comparaison efficace entre espèces dans un but de reconstruction phylogénétique. Leur seule utilisation apporterait même un biais important, comme ce fut le cas pour leur utilisation en taxonomie numérique (Bellés *et al.* 1987). La redescription complète des espèces étudiées avant 1996 apparaît donc indispensable.

REMERCIEMENTS

Ce travail est financé par le FNRS (Belgique), la Classe des sciences de l'Académie Royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique (fondation Agathon de Potter), le Conseil de la Recherche de l'UMH et le Grant Agency de la République tchèque (bourse no. 203/02/0158).

RÉFÉRENCES

Bellés, X., A. Galofré et A. Ginebreda. 1987. Taxonomic potential of the chemical constituents in the chemical marking secretions of *Bombus* and *Psithyrus* species (Hymenoptera, Apidae) : a numerical taxonomic study. Apidologie 18 : 231-242.

Bergman, P. 1997. Chemical communication in bumblebee premating behaviour. Ph. D. Thesis, Göteborg University, Sweden. 30 p. + 6 annexes.

Bergman, P., G. Bergström et M. Appelgren. 1996. Labial gland marking secretion in males of two Scandinavian cuckoo bumblebee species (genus *Psithyrus*). Chemoecology 7 : 140-145.

Bergström, G. 1980. Complexity of exocrine signals in aculeate Hymenoptera. Pages 35-47 *in* Les Phéromones sexuelles et les médiateurs chimiques chez les insectes : utilisation en lutte intégrée (Les colloques de l'INRA), Colmar, 25-27 novembre 1980.

Bergström, G., B. Kullenberg et S. Ställberg-Stenhagen. 1973. Recognition of two forms of *Bombus lucorum* L. (Hymenoptera, Apidae) by analysis of the volatile marking secretion from individual males. Chem. Scr. 4 : 174-182.

Bergström, G., B.G. Svensson, M. Appelgren et I. Groth. 1981. Complexity of bumble bee marking pheromones : biochemical, ecological and systematical interpretations. Pages 175-183 *in* E. Howse et J.-L. Clément (éds.), Biosystematics of social insects, Academic Press, London & New York.

Bergström, G., M. Appelgren, B.G. Svensson, L. Agren, C. Descoins, B. Frerot, M. Gallois et M. Lettere. 1985. Marking pheromones of *Megabombus sylvarum* (L.) and *Megabombus ruderarius* (Müller) males (Hymenoptera : Apidae). Apidologie 16 : 57-68.

Bertsch, A. 1997. Abgrenzung der Hummel-Arten *Bombus cryptarum* und *B. lucorum* mittels männlicher Labialdrüsen-Sekrete und morphologischer Merkmale (Hymenoptera, Apidae). Entomol. Gen. 22 : 129-145.

Calam, D.H. 1969. Species and sex-specific compounds from the heads of male bumblebees (*Bombus spp.*). Nature (London) 221 : 856-857.

Cederberg, B., B.G. Svensson, G. Bergström, M. Appelgren et I. Groth. 1984. Male marking pheromones in north European cuckoo bumble bees *Psithyrus* (Hymenoptera, Apidae). Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal., Ser. V: C. 3 : 161-166.

Descoins, C., B. Frerot, M. Gallois, M. Lettere, G. Bergström, M. Appelgren, B.G. Svensson et L. Agren. 1984. Identification of compounds of the marking hormone produced by the labial glands of males of *Megabombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal., Ser. V: C. 3 : 149-152.

Hovorka, O., K. Urbanova et I. Valterova. 1998. Premating behavior of *Bombus confusus* males and analysis of their labial gland secretion. J. Chem. Ecol. 24 : 183-193.

Ito, M. 1985. Supraspecific classification of bumblebees based on the characters of male genitalia. Contribution from the Institute of Low Temperature Sciences, ser. B, 20 : 1-143.

Kindl, J., O. Hovorka, K. Urbanova et I. Valterova. 1999. Scent marking in male premating behavior of *Bombus confusus*. J. Chem. Ecol. 25 : 1489-1500.

Kullenberg, B., G. Bergström et S. Ställberg-Stenhagen. 1970. Volatile components of the cephalic marking secretion of male bumble bees. Acta Chem. Scand. 24 : 1481-1483.

Rasmont, P. 1984. Les bourdons du sous-genre *Bombus* Latreille *sensu stricto* en Europe Occidentale et Centrale (Hymenoptera, Apidae). Spixiana (München) 7 : 135-160.

Svensson, B.G. et G. Bergström. 1977. Volatile marking secretions from the labial gland of north European *Pyrobombus* D. T. males (Hymenoptera, Apidae). Insectes Soc. 24 : 213-224.

Svensson, B.G. et G. Bergström. 1979. Marking pheromones of *Alpinobombus* males. J. Chem. Ecol. 5 : 603-616.

Svensson, BG., M. Appelgren et G. Bergström. 1984. Geranylgeranyl acetate and 2 heptadecanone as the dominant marking secretion components of the labial glands in the bumblebee *Alpigenobombus wurfleini*. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal., Ser. V: C. 3 : 145-148.

Urbanova, K., I. Valterova, O. Hovorka et J. Kindl. 2001. Chemotaxonomical characterisation of males of *Bombus lucorum* (Hymenoptera : Apidae) collected in the Czech Republic. Eur. J. Entomol. 98 : 111-115.

Valterova, I., A. Svatos et O. Hovorka. 1996. Analysis of the labial gland secretion of the cuckoo-bumblebee (*Psithyrus vestalis*) males and synthesis of abundant geranylcitronellol. Collect. Czech. Chem. Commun. 61 : 1501-1508.

Williams, P.H. 1998. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera : Apidae, Bombini). Bull. Nat. Hist. Mus., Entom. Ser. 67 : 79-152.