



Dynamique des populations d'abeilles sauvages en Belgique en lien avec leur sensibilité aux stress thermiques

Mémoire de fin d'études présenté par *Mélia Gambarotto*

Réalisé en collaboration avec le *Laboratoire de zoologie de l'université de Mons*

En vue de l'obtention du diplôme du
Master Biologie des Organismes et Ecologie à finalité approfondie en Ethologie

Promoteur : Jean-Christophe Plumier (Université de Liège)

Co-Promoteur : Denis Michez (Université de Mons)

Encadrante : Ahlam Sentil (Université de Mons)

Août 2023

Remerciements

Ce mémoire n'aurait pas pu être réalisé sans l'aide et le soutien de nombreuses personnes.

Tout d'abord, je souhaite remercier le Professeur Denis Michez pour m'avoir acceptée au sein du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Mons pour ma recherche de fin d'études.

Ma reconnaissance va également à tous les membres de ce laboratoire qui ont fait preuve de convivialité et de disponibilité à mon égard, que ce soit pour mes collectes d'échantillons d'abeilles ou pour leur expertise en matière d'analyses statistiques.

Je tiens à remercier tout particulièrement mon encadrante, la Docteure Ahalm Sentil, pour son accueil, ses conseils et ses remarques qui ont contribué à l'aboutissement de ce mémoire.

Mes remerciements vont aussi aux étudiants du Laboratoire de Zoologie : Adrien, Bastien, Joffrey, Thierry, Charlotte et plusieurs autres qui m'ont soutenue avec bonne humeur dans ma recherche. Sans oublier ceux qui m'ont assistée dans mes collectes d'abeilles.

Un grand merci aux amis avec lesquels j'ai vécu les mémorables années de formation de biologiste. Je voudrais ici mentionner mon binôme de travaux pratiques, Anaïs et Elise, deux naturalistes passionnées. Également, le facétieux Lucien et bien évidemment Chiara qui m'a épaulée en maintes situations.

Enfin, *last but not least*, ma gratitude va à ma famille et à Mathias pour leur indéfectible confiance et pour leurs relectures.

Résumé

M. Gambarotto (2023), *Dynamique des populations d'abeilles sauvages en Belgique en lien avec leur sensibilité aux stress thermiques*. Mémoire de Master Biologie des Organismes et Ecologie à finalité approfondie en Ethologie, réalisé au Laboratoire de zoologie de l'Université de Mons sous la direction des professeurs Jean-Christophe Plumier et Denis Michez.

Le réchauffement climatique, l'un des problèmes majeurs de notre époque, a de graves répercussions sur la biodiversité, provoquant même des disparitions d'espèces. Dans ce contexte, il nous est apparu nécessaire de vérifier quelle était la résistance thermique des abeilles afin de déterminer l'impact des vagues de chaleur sur leurs fonctions vitales.

Cette étude se focalise sur l'analyse de la variabilité du temps jusqu'à la stupeur thermique (THS) au niveau interspécifique et intraspécifique des abeilles sauvages en Belgique. Nous examinons également la corrélation entre le THS et divers traits morphologiques tels que le poids sec, la taille et la pilosité. Parallèlement, nous avons recherché s'il existait une relation entre le déclin des populations d'abeilles sauvages en Belgique et leur capacité à résister aux pics de chaleur.

Pour effectuer cette investigation, 36 espèces d'abeilles sauvages ont été échantillonnées dans la province du Hainaut au cours de l'été 2022 et du printemps 2023.

A partir d'un protocole spécifique, les tests réalisés ont permis de constater une variation dans la résistance thermique entre les espèces et entre les sexes des abeilles. Les femelles présentent généralement une meilleure tolérance à la chaleur que les mâles. Pour leur part, les caractéristiques morphologiques ne montrent aucune tendance significative relative à la résistance thermique sur le plan interspécifique. Cependant, au sein d'une même espèce, des effets variables liés à la taille et au poids des individus ont été observés. Dans la mesure où ces effets diffèrent selon les espèces, il n'est pas indiqué de faire une généralisation pour l'ensemble de l'échantillon.

De plus, notre recherche n'a fait apparaître aucune corrélation entre le déclin des populations d'abeilles belges et leur tolérance thermique. En Belgique, ce sont principalement les effets environnementaux produits par l'intensification de la production agricole et par l'urbanisation qui sont les facteurs prédominants de ce déclin.

Mot clés : abeilles sauvages, Belgique, changement climatique, THS, variabilité intra et inter spécifique, traits, déclin.

Table des matières

1. Introduction.....	7
1.1 Pollinisateurs	7
1.1.1 Abeilles.....	7
1.1.1.1 Abeilles mellifères.....	7
1.1.1.2 Abeilles sauvages.....	8
1.1.2 Autres groupes.....	8
1.2 Services écosystémiques.....	9
1.3 Déclin des abeilles.....	10
1.3.1 Statut et tendance.....	10
1.3.2 Causes du déclin	11
1.4 Changement climatique	12
1.4.1 Présentation du changement climatique.....	12
Vagues de chaleur en Belgique	
1.4.2 Thermorégulation des abeilles.....	13
1.4.3 Conséquence du réchauffement climatique sur les pollinisateurs	14
1.4.3.1 Impact direct	14
1.4.3.2 Impact indirect.....	16
a) Changement de distribution spatiale.....	16
b) Changement de distribution temporelle.....	17
1.4.3.3 Variation morphologique.....	19
2. Objectifs.....	20
3. Matériels et méthodes.....	21
3.1 Echantillonnage.....	21
3.2 Mesure de traits.....	22
3.2.1 Temps avant la stupeur thermique (THS).....	22
3.2.2 Préparation et détermination des spécimens.....	24
3.2.3 Poids sec.....	24
3.2.4 Distance inter tégulaire.....	25
3.2.5 Pilosité.....	26
3.3 Déclin des abeilles en Belgique.....	28
3.4 Analyses statistiques.....	28

3.4.1	Variation inter et intra spécifique du THS.....	28
3.4.2	Variation de THS en fonction des traits morphologique.....	29
3.4.3	Corrélation entre le déclin des espèces en Belgique et le THS.....	29
4.	Résultats.....	30
4.1	Variation du temps avant la stupeur thermique.....	30
4.1.1	Variation intraspécifique.....	30
4.1.2	Variation inter spécifique.....	31
4.2	Influence des traits morphologique sur le THS.....	32
4.2.1	Poids sec.....	32
4.2.2	Distance intertégulaire.....	33
4.2.3	Pilosité.....	35
4.3	Corrélation entre le déclin des espèces en Belgique et le THS.....	36
5.	Discussion.....	37
5.1	Variation du temps avant la stupeur thermique.....	37
5.1.1	Variation intraspécifique.....	37
5.1.2	Variation inter spécifique.....	38
5.2	Influence des traits morphologique sur le THS.....	41
5.2.1	Poids sec.....	41
5.2.2	Distance intertégulaire.....	43
5.2.3	Pilosité.....	44
5.3	Corrélation entre le déclin des espèces en Belgique et le THS.....	45
6.	Conclusion.....	46
7.	Annexe.....	47
8.	Bibliographie.....	55

1. Introduction

1.1 Pollinisateurs

La pollinisation représente le transfert du pollen de l'organe reproducteur male (les étamines) vers l'organe reproducteur femelle (pistil) (Abrol, 2012). Ce mécanisme peut être assuré par des agents abiotiques tels que le vent et l'eau, ou par des agents biotiques (Cox, 1991). Parmi ces modes de transmission, la pollinisation biotique occupe une place prépondérante, étant donné que 87,5 % des plantes à fleurs dépendent de cette interaction avec les organismes vivants pour leur pollinisation (Kearns et al., 1998). Précisons que le vent et les insectes sont les agents principaux dans ce processus de pollinisation des plantes à fleurs (Ollerton et al., 2011)

1.1.1 Abeilles

Les abeilles sont reconnues comme les pollinisateurs les plus essentiels pour les cultures et les plantes sauvages à fleurs (Delaplane & Mayer, 2000). Leur contribution majeure dans le service de pollinisation réside dans leur capacité à visiter activement de nombreuses fleurs pour collecter le nectar et le pollen, nécessaires au développement de leur progéniture. Ce faisant, les abeilles transportent d'importantes quantités de pollen d'une fleur à l'autre, les rendant plus efficaces que d'autres groupes de pollinisateurs (Michener, 2007).

1.1.1.1 Abeilles mellifères

Pour la plupart des gens, les abeilles représentent les insectes qui vivent dans les ruches et produisent le miel. Cette représentation populaire fait référence à une seule espèce d'abeilles qui est surnommée l'abeille domestique (*Apis mellifera*). Cette espèce originaire d'Afrique a su s'implanter dans toute l'Europe (Cridland et al., 2017). Comme son nom l'indique, elle est domestiquée par l'homme (Crane, 2004). La contribution à la pollinisation par les abeilles mellifères est reconnue comme importante pour assurer la production de fruits, de graines et de légumes (Bommarco et al., 2012; Rose et al., 2014). En effet, elles contribuent à hauteur de 15 % à la pollinisation des cultures européennes (Nabhan & Buchmann, 1997). Elles sont également présentes en Wallonie avec plus de 38 000 ruches recensées en 2020 (Fayet, 2022).

1.1.1.2 Abeilles sauvages

Apis mellifera ne représente qu'une fraction des espèces présentes en Belgique où coexistent également les abeilles sauvages, totalisant 403 espèces différentes (Drossart et al., 2019).

Précisons que ce nom générique reprend un grand nombre d'espèces (20 759 dans le monde) qui représentent le groupe Antophola (Ascher & Pickering, 2022; Cardinal & Danforth, 2013). Les abeilles font partie du groupe des apocrites et plus précisément des aculéates. On les reconnaît grâce à leur taille de guêpe et un ovipositeur femelle transformé en dard (Michez et al., 2019). La diversité des abeilles est subdivisée en sept familles distinctes : les Halictidae, les Andrenidae, les Colletidae, les Melittidae, les Stenotritidae, les Apidae et les Megachilidae (Danforth et al., 2019; Michez et al., 2019). En Belgique, chaque famille est représentée par plusieurs espèces, à l'exception de la famille des Stenotritidae qui est endémique en Australie (Ascher & Pickering, 2022). Chez les abeilles, les larves sont exclusivement nourries avec du pollen et du nectar, à l'exception de certaines espèces carnivores (comme le genre *Trigona*) (Goulet & Huber, 1993; Michener, 2007).

1.1.2 Autres groupes

L'ordre des diptères est le deuxième groupe le plus important d'insectes pollinisateurs. En effet, les syrphes, également appelés mouches à fleurs, ont la capacité de polliniser jusqu'à 70% des fleurs zoogames (Rader et al., 2020). Outre leur efficacité en tant que pollinisateurs, leur grand nombre renforce leur utilité, tandis que leur capacité de vol persiste même dans des conditions météorologiques défavorables (Delaplane & Mayer, 2000; Rotheray & Gilbert, 2011). Qui plus est, contrairement aux abeilles qui se déplacent sur un rayon de 2 kms en moyenne (Osborne et al., 2008), les syrphes ont une envergure de vol plus étendue, ce qui favorise la pollinisation sur une plus grande distance (Lysenkov, 2009; Rader et al., 2011).

Les papillons aussi sont eux aussi d'excellents pollinisateurs sur de longues distances (Courtney et al., 1982). Cette capacité contribue à un brassage génétique bénéfique pour les plantes (Herrera, 1987). Rappelons que les lépidoptères sont historiquement divisés en deux sous-ordres : les hétérocères (communément appelés les papillons de nuit) et les rhopalocères (papillons de jour). Cette adaptabilité à une activité nocturne leur permet de participer à la pollinisation de nuit comme de jour (Pesson, 1984).

Par ailleurs, les coléoptères, bien qu'étant des pollinisateurs fréquemment sous-estimés, constituent un groupe largement répandu qui contribue considérablement aux efforts de

pollinisation (Bernhardt, 2000; Pellmyr, 1992). En effet, outre leur rôle essentiel de pollinisation pour certaines cultures telles que la noix de muscade, ils sont également des pollinisateurs quasi exclusifs de près d'une centaine de plantes (Bernhardt, 2000; Rader et al., 2020).

1.2 Services écosystémiques

Le principal service écosystémique attribué aux insectes est la pollinisation. En effet, près de 300 000 espèces végétales sont tributaires de ces agents pour leur processus reproductif (Ollerton, 2017), tandis qu'au niveau mondial, 75 % des cultures alimentaires dépendent de cette démarche pour accroître leur rendement et améliorer leur qualité (A.-M. Klein et al., 2007). En Europe, les abeilles jouent un rôle essentiel en assurant la pollinisation de 70 % des cultures (Ritchie et al., 2016). La Belgique retire un profit de cette pollinisation qui représente une valeur économique de 251.6 millions d'euros par an (Fayet, 2022; Jacquemin et al., 2017). Bien que les abeilles mellifères assurent la grande partie du service de pollinisation, certains pollinisateurs sauvages sont indispensables à la pollinisation de certaines cultures spécifiques. Les figuiers, par exemple, sont soumis à une pollinisation exclusive par des guêpes. Chaque espèce de figuier a évolué en coadaptation avec une espèce spécifique de guêpes pollinisatrices (Wiebes, 1979).

Par ailleurs, il a été démontré que la diversité des pollinisateurs augmente l'efficacité de la pollinisation (Greenleaf & Kremen, 2006). En effet, les visites des abeilles sauvages améliore la croissance des fruits et des grains et réduit ainsi le pourcentage des malformations (Klatt et al., 2014; A. Klein et al., 2003). En outre, une diversité élevée peut induire des modifications comportementales chez certaines abeilles, renforçant ainsi l'efficacité des espèces prédominantes (Brittain et al., 2013; Rasmont & Mersch, 1988; Winfree et al., 2015). Cette synergie contribue à améliorer la pollinisation et le rendement des cultures grâce à la complémentarité fonctionnelle et à la répartition spatio-temporelle des visiteurs de fleurs (Blüthgen & Klein, 2011; Ellis et al., 2017; Miñarro & García, 2018).

En complément de leur rôle essentiel dans la pollinisation, les abeilles mellifères sont également productrices de miel, de cire d'abeille, de pollen, de propolis, de gelée royale et de venin d'abeille (Schmidt & Buchmann, 1992). Cette diversification de la production génère un bénéfice économique d'environ 11 millions d'euros pour les apiculteurs belges (Fayet, 2022).

1.3 Déclin des abeilles

1.3.1 Statut et tendance

Le déclin des abeilles est un problème préoccupant pour l'équilibre de l'écosystème. On recense environ 60% des espèces en déclin en Belgique, dont certaines sont plus gravement touchées que d'autres. Parmi les 400 espèces belges, 47 sont en danger critique d'extinction, 32 sont en danger et 34 sont classées comme vulnérables, et 45 sont déjà éteintes dans la région (*fig.1*) (Drossart et al., 2019; Duchenne et al., 2020). Au sein de l'Europe, 56 % des données relatives au statut des abeilles se révèle insuffisante. Du fait de cette lacune, les données dont nous disposons ne reflètent pas adéquatement l'étendue du déclin des abeilles, lequel pourrait être sous-estimé (Nieto, 2014).

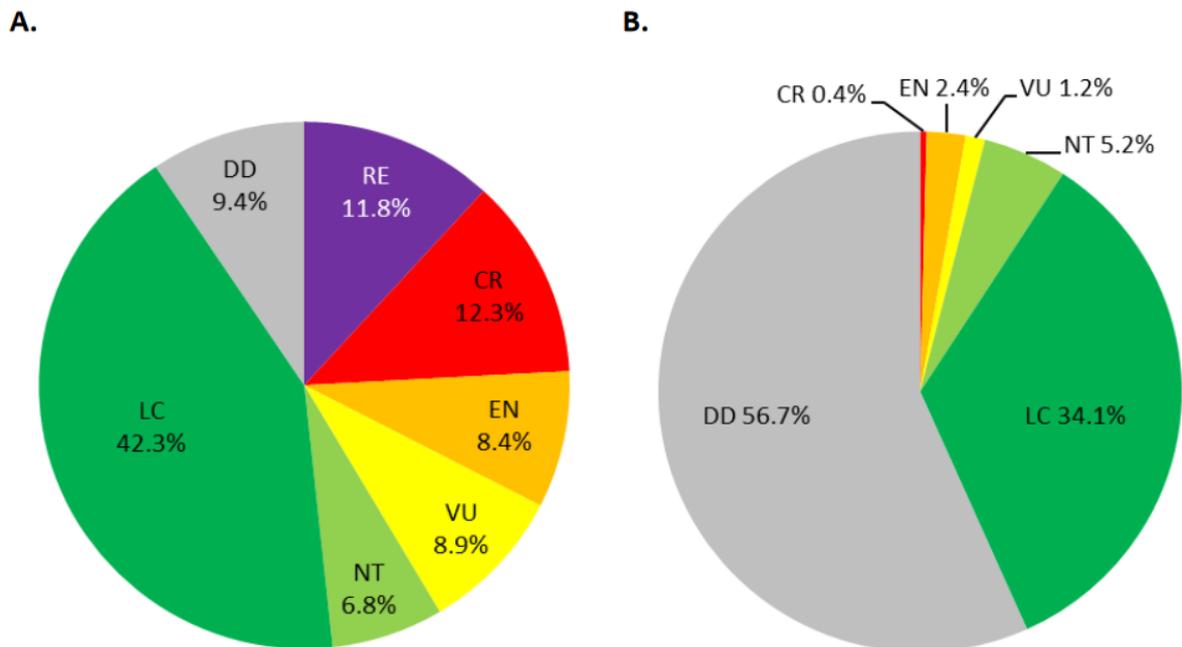


Figure 1 : Statut des abeilles en Europe sur la liste rouge de l'IUCN. a. Liste rouge de l'IUCN des abeilles en Belgique. DD = Données insuffisantes, CR = En danger critique d'extinction, EN = En danger, VU = Vulnérable, NT = Quasi-menacé, LC = Préoccupation mineure (Drossart et al., 2019). b. Liste rouge de l'IUCN des abeilles en Europe (Nieto et al., 2014).

En fait, toutes les espèces d'abeilles ne sont pas affectées par ce déclin et certaines d'entre elles connaissent même une expansion de leur distribution (Dew et al., 2019; Duchenne et al., 2020). Ces disparités entre les espèces pourraient être expliquées par des caractéristiques spécifiques propres à chacune.

Les espèces les plus vulnérables sont souvent des espèces spécialistes, car elles sont dépendantes de leurs plantes hôtes. Alors que les espèces généralistes peuvent se tourner vers d'autres ressources alimentaires (Biesmeijer et al., 2006; Scheper et al., 2014).

La socialité des abeilles a également une influence sur leur changement d'aire de répartition : les abeilles sociales connaissant une réduction moins marquée de leur territoire par rapport aux abeilles solitaires (Duchenne et al., 2020). Cette tendance peut s'expliquer en partie par certains traits morphologiques, tels que la taille. En effet, les abeilles de grande taille ont une aire de répartition qui se réduit moins que celle des plus petites (Duchenne et al., 2020).

1.3.2 Causes du déclin

Le déclin des abeilles est principalement d'origine anthropique et peut-être multifactoriel (M. J. Brown & Paxton, 2009; Goulson et al., 2015). L'une des causes primordiales est l'intensification agricole qui entraîne une perte critique des habitats des abeilles (Duchenne et al., 2020). L'utilisation excessive des produits phytosanitaires contribue également à leur déclin (Whitehorn et al., 2012). Ces insecticides affectent directement les abeilles, soit en les tuant, soit en provoquant des effets sublétaux nuisibles à leur santé et à leur développement (Henry et al., 2012; Sandrock et al., 2014). Pour diminuer ce risque, plusieurs plans d'actions nationaux et européens ont été mis en œuvre pour freiner l'utilisation des pesticides. Cependant, l'effet cumulatif de ces produits continue de menacer les populations d'abeilles sauvages (Carnesecchi et al., 2019; Sgolastra et al., 2017).

Qui plus est, la disparition ou la diminution de la diversité de la flore, due à l'intensification de l'agriculture, l'urbanisation, la déforestation et les incendies ont réduit considérablement les ressources en nourriture et en nidification de ces espèces (Gelles et al., 2022; Rasmont & Mersch, 1988; Williams, 1986).

D'autres fléaux contribuent à ce déclin avec l'arrivée des espèces envahissantes telles que le frelon asiatique (*Vespa velutina*) (Monceau et al., 2014), un prédateur des abeilles. Les parasites (Arbetman et al., 2013) et les plantes invasives réduisent également les populations d'abeilles (Stout & Morales, 2009).

Ajoutons que, dès les années 80, la dégradation des habitats et le changement de l'occupation des sols étaient signalés comme les facteurs clés du déclin des abeilles (Rasmont et al., 2015; Rasmont & Mersch, 1988). Mais ces dernières décennies, un phénomène majeur est pris en

considération pour expliquer une perte importante chez les pollinisateurs : le réchauffement climatique.

1.4 Changement climatique global

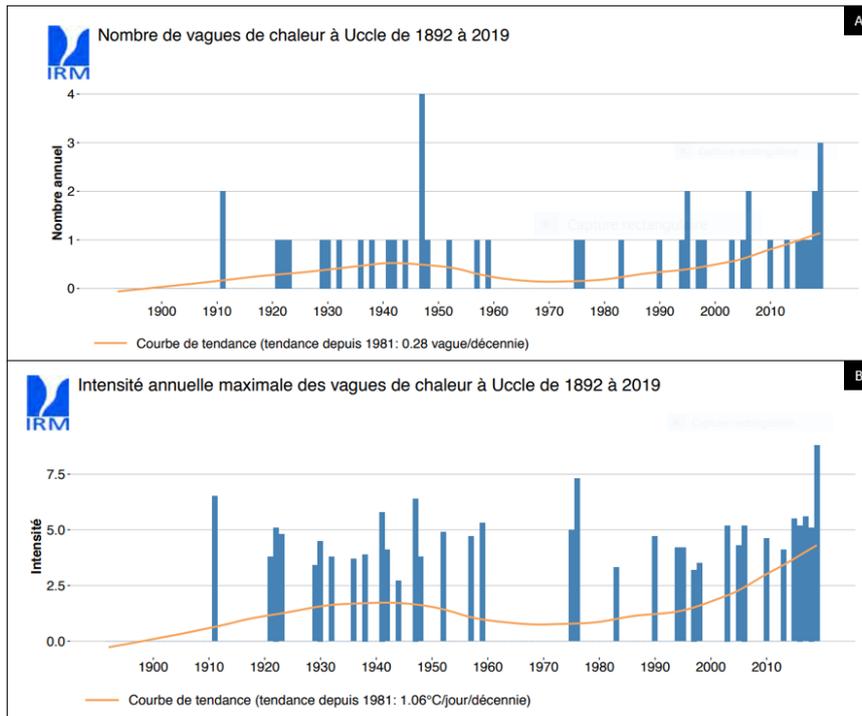
1.4.1 Présentation du changement climatique

Le changement climatique fait référence aux fluctuations à long terme des températures et des schémas météorologiques. Il est principalement causé par l'augmentation des gaz à effet de serre (GIEC, 2021). Au cours du dernier siècle, la Terre a enregistré une augmentation globale de sa température moyenne de 0,85 °C. La Belgique reflète également cette tendance, enregistrant une augmentation de 1,2 °C (Bale et al., 2002; Easterling et al., 2000; Vandenbohede et al., 2008). Ce changement climatique se manifeste également par une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes tels que les vagues de chaleur, la sécheresse et les inondations (Easterling et al., 2000). À partir de juin 2023, l'Europe a été confrontée à l'émergence d'une sécheresse sévère touchant surtout les pays du sud, avec des conséquences négatives sur les ressources en eau, l'agriculture et la production d'énergie. Cette situation tend à s'aggraver d'année en année (EDO, 2023). Pour sa part, la Belgique semble épargnée puisqu'elle n'a pas connu d'augmentation de périodes de sécheresse au cours du dernier siècle (Tricot et al., 2015). En revanche, le nombre d'épisodes de précipitations extrêmes tend à augmenter en hiver et au printemps dans ce pays (Ntegeka & Willems, 2008).

Vagues de chaleur en Belgique

Les vagues de chaleurs impactent aussi l'avenir des abeilles. En Belgique, une vague de chaleur est définie comme une période d'au moins 5 jours consécutifs avec une température dépassant 25°C, dont au moins trois jours avec des températures supérieures à 30°C (IRM, 2023). Ces vagues de chaleur peuvent survenir de zéro à quatre fois par été et sont devenues plus fréquentes depuis les années 2010 (*Annexe 1*). Le rapport climatique de l'IRM en 2020 a révélé que les

températures maximales à Uccle sont de plus en plus élevées, avec un pic à 39,7°C en juillet 2019. Depuis les années 80, nous observons une augmentation moyenne de 0,85°C par décennie (*Fig 2.A*). Le nombre moyen de vagues de chaleur augmente également de 0,3 par décennie,



avec un réchauffement moyen, d'environ 1°C par décennie (Fig 2.B) (Institut Royal Météorologique de Belgique, 2020).

Figure 2.A) Évolution du nombre annuel de vagues de chaleur à Uccle, sur la période 1892-2019. La valeur moyenne du paramètre sur la période est 0,34. (Institut Royal Météorologique de Belgique, 2020)

B) Évolution de l'intensité annuelle maximale des vagues de chaleur à Uccle, sur la période 1892-2019 (Institut Royal Météorologique de Belgique, 2020)

Il faut cependant noter que le réchauffement climatique ne produit pas forcément des effets négatifs sur les abeilles présentes dans nos régions. En réalité, pour la majorité des espèces d'abeilles en Belgique, le climat ambiant reste encore plus frais que leur température optimale en tant qu'ectothermes. L'augmentation des températures les rapproche donc de cet optimum, ce qui a pour effet de les rendre plus adaptées à leur environnement (Deutsch et al., 2008).

1.4.2 Thermorégulation des abeilles

Face aux conséquences du changement climatique, la thermorégulation est un atout considérable pour les abeilles. Ce sont des animaux poïkilothermes, c'est-à-dire que leur température interne peut varier. Leur dépendance aux températures extérieures est donc moins exacerbée que celle des ectothermes (Denlinger & Yocum, 2019). Elles ont développé des mécanismes de thermorégulation pour maintenir leur température interne stable, leur permettant

ainsi de poursuivre leurs activités, même lorsque les conditions climatiques ne sont pas optimales (Heinrich & Esch, 1994). Parmi les comportements de thermorégulation les plus fréquemment observés, il a été montré que, lors de conditions de basse température, les abeilles ont tendance à se rassembler pour générer de la chaleur et réchauffer le couvain. De plus, en cas de présence limitée d'autres individus de la colonie, la reine prend en charge directement le couvage de ses œufs (Heinrich & Esch, 1994).

A l'inverse, lorsque les températures sont trop élevées, les abeilles ont tendance à s'éloigner du couvain pour le refroidir. Les abeilles sociales possèdent des colonies qui utilisent un mécanisme de ventilation pour refroidir le nid. Grâce au battement de leurs ailes, elles évaporent l'eau et abaissent ainsi la température du couvain. Ce comportement est altruiste car les individus participant à cette activité augmentent leur propre température thoracique. En ce qui concerne les bourdons, leur mécanisme d'échangeur de chaleur permet au sang chaud du thorax d'irriguer le sang froid de l'abdomen et vice versa. Cela est crucial pour leur survie en cas de températures extrêmes (Heinrich, 1975; Heinrich & Esch, 1994).

Quand la température ambiante dépasse 35°C, certaines abeilles mellifères refroidissent leur tête par évaporation d'une gouttelette d'eau sur leurs pièces buccales. Ce comportement entraîne le refroidissement du thorax par contact physique étroit et circulation sanguine (Heinrich & Esch, 1994; Kovac et al., 2007). D'autres utilisent des mécanismes légèrement différents comme par exemple les abeilles charpentières qui perdent la chaleur de la tête grâce à la convection de l'air lors du vol (Heinrich & Buchmann, 1986). Il faut rappeler que la grande variété des abeilles conduit à une diversité de mécanismes de régulation thermique, rendant difficile toute généralisation.

1.4.3 Conséquences du changement climatique sur les abeilles

1.4.3.1 Impact direct

Rappelons que le changement climatique a des effets négatifs sur la survie des espèces. Selon Thomas et al. (2004) d'ici 2050, environ 18% des espèces animales mondiales pourraient disparaître en raison de l'intensification de ce phénomène (Thomas et al., 2004).

Bien que le réchauffement global ne soit pas le facteur décisif du déclin des abeilles belges, il a tout de même un impact important du fait des événements extrêmes comme les vagues de chaleurs (Easterling et al., 2000). Etant ectothermes, les insectes ne produisent pas de chaleur et subissent très fortement les changements brutaux de température (Ma et al., 2021). En effet,

plusieurs réactions sont possibles lorsque la température environnante n'est plus comprise dans les optimums de l'insecte. La plus extrême est la mort de l'individu. Plusieurs espèces peuvent résister à ce changement avec cependant une diminution de certaines fonctions vitales, telle que la reproduction. Enfin, certaines espèces peuvent survivre grâce à un éventail de comportement leur permettant de moduler leur température interne (Denlinger & Yocum, 2019; Mutamiswa et al., 2018).

Impact sur la reproduction des abeilles

Le changement climatique peut avoir donc des répercussions sur la reproduction des abeilles. L'impact des vagues de chaleur sur la reproduction des abeilles peut se produire tant avant qu'après la copulation (Martinet, Zambra, et al., 2021; Przybyla et al., 2021). En effet, une surexposition à la chaleur a des conséquences sur la physiologie des abeilles (J. G. Kingsolver et al., 2013; Neven, 2000). Ce changement physiologique affecte les mécanismes de reconnaissance spécifique qui s'effectuent en partie par la sécrétion phéromonale (Ayasse & Jarau, 2014; Calam, 1969). De fait, lors de la parade nuptiale, des sécrétions phéromonales sont émises par les glandes labiales céphaliques des bourdons mâles (Ayasse & Jarau, 2014; Calam, 1969). Les femelles vont capter ces molécules pour ensuite être attirées par les mâles, ce qui favorise l'accouplement (Bergström et al., 1981).

Pour les espèces sensibles au stress thermique, la chaleur va impliquer des changements dans l'histologie de ces glandes ainsi que des modifications dans la composition des sécrétions des glandes labiales céphaliques (Martinet et al., 2021). Ce qui pourrait entraîner la diminution de l'attraction des femelles par les mâles (Bergström et al., 1981).

A l'inverse, pour les espèces moins sensibles à la chaleur, les reines bourdon ne peuvent pas discriminer entre les phéromones émises par des mâles exposés à des conditions chaudes et ceux qui ne le sont pas. Dans ce cas précis, la copulation n'est pas impactée (Przybyla et al., 2021). Les épisodes de chaleur extrême n'affectent pas uniquement les bourdons, mais ils ont également des conséquences sur les abeilles printanières telles que les osmies (Krunić & Stanisavljević, 2006). Chez l'osmie rousse, le choix des femelles pour les mâles se base sur plusieurs critères tels que la vibration thoracique et le bouquet d'odeurs présent sur les antennes des mâles (Conrad et al., 2010). Or, une exposition à la chaleur influence ces deux paramètres. Seuls les mâles capables de maintenir leur profil vibratoire normal, même lors d'une vague de chaleur, seront choisis par les femelles (Conrad et al., 2017).

L'altération des comportements nuptiaux n'est pas la seule conséquence du changement climatique sur la capacité de reproduction des abeilles. Par exemple, après une simulation d'une vague de chaleur, une réduction du succès reproducteur des mâles dû à la diminution de la viabilité des spermatozoïdes est observée (Campion et al., 2023; Martinet, Zambra, et al., 2021; McAfee et al., 2020). Sachant que la sensibilité au stress thermique varie d'une espèce à l'autre, reflétant ainsi l'intensité des dommages causés aux spermatozoïdes (Martinet et al., 2021). Par exemple, chez les espèces de bourdons les plus sensibles, le taux de viabilité des spermatozoïdes a chuté d'environ 40%. Tandis que *Bombus terrestris* (espèce résistante au stress thermique) n'a pas subi une diminution significative des spermatozoïdes viables (Martinet et al., 2021). Une fois le stock du sperme épuisé, les bourdons ne produisent plus de sperme à cause d'une inactivation testiculaire (Baer, 2003). Par ailleurs, la majorité des espèces de bourdons est monoandre, c'est-à-dire qu'ils s'accouplent une seule fois dans leur vie (Estoup et al., 1995). Le stress thermique pourrait donc avoir des conséquences sur le ratio des castes mâle/ouvrière, et par conséquent une diminution du taux de survie de la colonie (M. J. F. Brown et al., 2003; Duchateau et al., 2004).

1.4.3.2 Impact indirect

a) Changement de distribution spatiale

Le changement climatique est fréquemment associé à des ajustements dans la distribution géographique des espèces, dans le but de maintenir leur présence au sein des zones climatiques adaptées (Bedford et al., 2012; Roth et al., 2014). Pour faire face aux températures élevées, les insectes adaptent leur aire de répartition en migrant vers des latitudes et des altitudes supérieures (Chen et al., 2011; Ploquin et al., 2013; Sunday et al., 2012). À l'échelle mondiale et européenne, les papillons illustrent ce phénomène en ajustant leur aire de répartition vers les pôles (Kharouba et al., 2009; Parmesan et al., 1999). En France, par exemple, l'Apollon se restreint désormais aux hauts plateaux, délaissant les altitudes plus basses (Descimon et al., 2005). Cette stratégie leur permet d'explorer de nouveaux habitats, même si elle ne garantit pas automatiquement une expansion globale de leur répartition. De manière similaire, les bourdons européens démontrent cette tendance en migrant vers le nord (Kerr et al., 2015). Cependant, malgré cette capacité, leur aire de distribution globale diminue significativement (Kerr et al., 2015). Cette réalité se reflète également chez de nombreuses autres espèces (Spooner et al., 2018). En Belgique, une diminution de 33% de l'occupation des sols par les abeilles a été

enregistrée depuis 1950. (Duchenne et al., 2020). Tandis qu'une grande majorité des espèces subissent un déclin dans leur aire de répartition, certaines manifestent une tendance inverse, propice à l'expansion. Dans ce contexte, des familles comme les Andrenidae et les Halictidae connaissent un recul de leur répartition, tandis que d'autres, telles que les Apidae et les Melittidae, connaissent une expansion (Duchenne et al., 2020).

Dans la mesure où le changement climatique est un phénomène qui tend à s'intensifier à travers le temps, de nombreux modèles ont été élaborés pour déterminer les zones géographiques qui seront climatiquement adéquates pour les espèces à l'avenir (Guisan & Rahbek, 2011; Václavík et al., 2012).

Ces prédictions ont principalement ciblé le genre *Bombus* en raison de son adaptation notable aux environnements alpins (Sponsler et al., 2022), ce qui accroît sa vulnérabilité face au réchauffement climatique. Ce phénomène a déjà eu des conséquences négatives sur la répartition de plusieurs espèces (Jacobson et al., 2018; Kerr et al., 2015). Dans cette optique, Marshall (2018) a tenté d'anticiper le devenir des bourdons d'Europe en fonction des différents scénarios climatiques. Les résultats reflètent la tendance actuelle qui est à la diminution de l'aire de répartition des bourdons. Ce déclin est encore plus marqué lorsque sont pris en compte les changements dans l'utilisation des terres dans le modèle (Marshall et al., 2018). En effet, les modèles qui se basent exclusivement sur le réchauffement climatique ont tendance à surestimer l'expansion de l'aire de répartition des espèces (Stanton et al., 2012). De fait, la survie des abeilles ne repose pas uniquement sur les températures optimales, mais également sur la disponibilité de leurs habitats et de leurs ressources alimentaires (Busch, 2006).

Les rares prédictions connues pour les espèces autres que celles du genre *Bombus* indiquent majoritairement une réduction de l'aire de distribution des abeilles (Faleiro et al., 2018; Giannini et al., 2012). Toutefois, certaines espèces adaptées aux régions arides, comme les Meliponidae, *Ceratina australensis*, les abeilles orchidées et allodapines, pourraient bénéficier d'une nette augmentation de leur aire de répartition grâce au réchauffement climatique (Dew et al., 2019; Giannini et al., 2017; Silva et al., 2015, 2018).

b) Distribution temporelle

En plus de son influence sur la distribution des abeilles, le réchauffement climatique modifie également leur phénologie : il altère la physiologie des abeilles, ce qui perturbe indirectement leur cycle de vie (Byers, 2017). En fonction de la température, le temps d'émergence de certaines espèces peut être soit avancé soit retardé (Roy & Sparks, 2000; Splitt

et al., 2022). En Belgique, il a été estimé que, depuis 1950, la période de vol des abeilles belges a été avancée de 4 jours (Duchenne et al., 2020).

Notons qu'en parallèle, des modifications temporelles dans les périodes de floraison ont également été observées chez les plantes (Menzel et al., 2006). Ces décalages phénologiques entre les insectes et les plantes se produisent souvent simultanément (Duchenne et al., 2019). Cependant, des désynchronisations nettes peuvent parfois se produire entre l'émergence des pollinisateurs et la floraison de leurs plantes associées (Bartomeus et al., 2011). Même si les augmentations de température sont similaires dans une région donnée, elles n'affectent pas uniformément les divers organismes qui y sont présents (Kudo & Cooper, 2019). Une des conséquences directes de ce décalage est la disparition de l'interaction entre le pollinisateur et sa plante hôte (Kehrberger & Holzschuh, 2019). Un exemple concret qui illustre bien ce concept est l'Anémone pulsatile. Sa période de floraison a avancé de 1.3 jours pour chaque augmentation de 0.1°C dans l'atmosphère. Cependant, l'émergence des femelles de ses pollinisateurs (*Osmia cornuta* et *bicornis*) n'a pas subi de modification. Cette situation entraîne un risque accru de pénurie de pollinisateurs pour les premières fleurs de *P. vulgare* (Kehrberger & Holzschuh, 2019).

Ce désalignement a un impact défavorable sur la production de graines et par conséquent sur la reproduction des espèces végétales (Kudo & Cooper, 2019). À terme, cette situation pourrait conduire à l'extinction de certaines plantes et des pollinisateurs associés (Schleuning et al., 2016). Outre les décalages temporels, le réchauffement climatique peut aussi créer des inadéquations morphologiques entre les plantes et les pollinisateurs, entravant par conséquent la pollinisation (Gérard et al., 2020). A cet égard, une petite taille favoriserait une meilleure thermorégulation (Danforth et al., 2019). De plus, le réchauffement climatique entraîne la réduction de la taille de certains pollinisateurs (Gerard et al., 2018; J. Kingsolver & Huey, 2008). En règle générale, les individus de plus petite taille ont tendance à avoir moins de contacts avec les anthères et les stigmates que leurs homologues plus grands. Dès lors, ils déposent moins de pollen lors de chaque visite, ce qui réduit leur efficacité de pollinisation (Solís-Montero & Vallejo-Marín, 2017).

Ce qui précède vient confirmer les conséquences négatives subies par les abeilles suite au changement climatique.

1.4.3.3 Variation morphologique

Certaines caractéristiques morphologiques peuvent être plus ou moins favorables à la thermorégulation des espèces. Par exemple, la taille de l'abeille influence également sa capacité à réguler sa température. La théorie la plus commune affirme que les abeilles de petite taille résistent mieux aux changements climatiques en raison de leur rapport surface/volume plus élevé. Tandis que les grandes abeilles ont tendance à surchauffer car la thermogénèse physiologique entraîne un réchauffement plus rapide avec la taille (Danforth et al., 2019; Sheridan & Bickford, 2011; Willmer, 1991). Cette théorie trouve également son application en regard du poids des insectes, même si sa vérification n'est pas systématiquement établie. En effet, certains chercheurs contestent l'influence du poids chez les bourdons sur leur résistance thermique (Maebe et al., 2021; Martinet, Dellicour, et al., 2021), tandis que d'autres avancent qu'il a un effet positif sur leur capacité à faire face aux vagues de chaleur (Oyen et al., 2016). Peu d'études ont couvert l'ensemble des genres d'abeilles, ce qui limite considérablement notre possibilité d'obtenir une vision claire de cette réalité complexe.

Enfin, la pilosité des abeilles joue un rôle dans la thermorégulation. Les poils créent une couche isolante qui limite la perte de chaleur produite par les muscles thoraciques lors du vol. Pour leur part, les abeilles des climats chauds ont généralement des poils plus courts pour faciliter la dissipation de la chaleur excédentaire (Heinrich, 1993a; May, 1979). Une variation intraspécifique de la longueur des poils est également observée, avec une réduction de la longueur chez les populations des climats plus doux et une augmentation chez celles des climats plus froids (Peat et al., 2005). En effet, les insectes dotés d'une pilosité accrue voient leur capacité à résister aux températures basses s'accroître (Peters et al., 2016). C'est pourquoi les espèces alpines présentent généralement une densité de poils plus élevée que les autres (Heinrich, 1996).

2. Objectifs

Ce mémoire s'inscrit dans le cadre du projet européen *Safeguard* dont le but est d'enrichir notre compréhension sur les principaux facteurs directs et indirects responsables du déclin des abeilles et ainsi de contribuer à leur conservation.

À l'heure actuelle, la planète fait face à une crise de biodiversité majeure, largement exacerbée par les impacts du changement climatique d'origine humaine. Dans ce contexte préoccupant, il devient essentiel de mieux appréhender les réactions des abeilles face aux événements extrêmes qui se multiplient. Ce mémoire vise à élargir le sujet d'étude à toutes les abeilles sauvages belges. Notre étude se subdivise en trois questions biologiques :

A) Existe-t-il des variations de résistance thermique intra et interspécifique chez les espèces d'abeilles sauvages en Belgique ?

Nous émettons l'hypothèse de l'existence d'une variation interspécifique du temps avant la stupeur thermique (THS). Cette hypothèse est étayée par les résultats antérieurs de Martinet, qui ont déjà mis en évidence des variations de résistance thermique au sein du genre *Bombus* (Martinet et al., 2021; Martinet et al., 2015).

B) Est-ce que certaines caractéristiques morphologiques influencent la résistance thermique des abeilles sauvages ?

Afin d'apporter une réponse à cette question, trois traits morphologiques seront examinés. Les deux premiers se rapportent à la dimension corporelle de l'individu, à savoir le poids sec et la distance inter-tégulaire. L'hypothèse formulée suppose que les individus plus légers pourraient mieux tolérer la chaleur en raison de leur rapport surface/volume plus élevé (Danforth et al., 2019; Willmer, 1991) Le troisième paramètre pris en considération est l'indice de pilosité des individus, lequel devrait être plus faible chez les abeilles affichant une résistance thermique élevée.

C) Dans quelle mesure le THS peut-il être considéré comme prédicteur du changement d'aire de répartition des abeilles en Belgique ?

Nous formulons l'hypothèse que les espèces présentant une résistance élevée à la chaleur seront moins vulnérables aux effets du changement climatique, ce qui pourrait se traduire par une absence de diminution de leur aire de répartition en Belgique.

3. Matériels et Méthodes

3.1 Echantillonnage

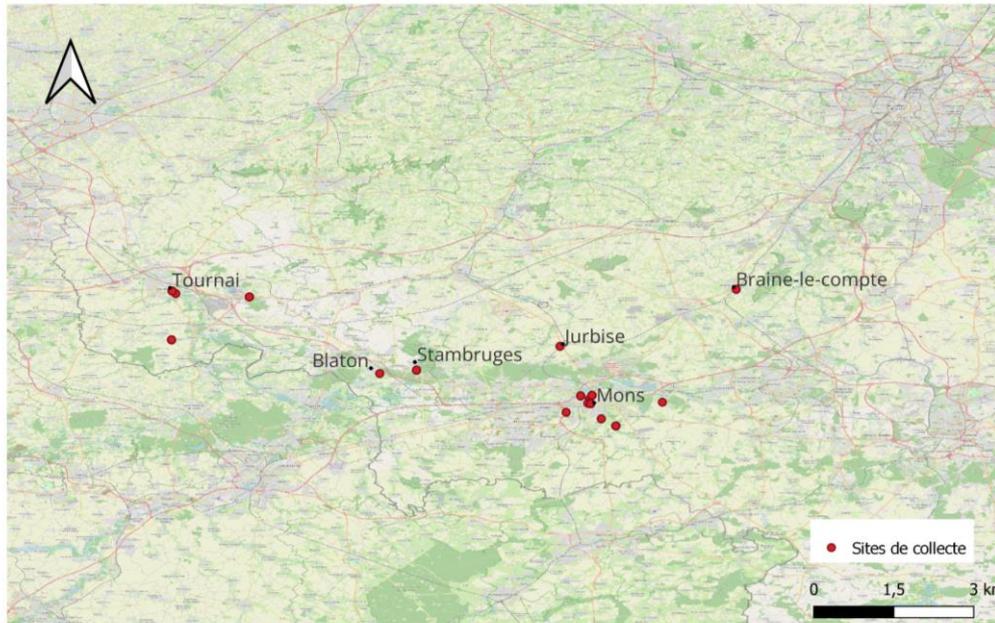


Figure 3: Carte de la répartition des sites de collectes réalisée dans le Hainaut. Carte générée à l'aide du logiciel QGIS (version 3.28.0). Fond de carte : OpenStreetMap®

Les abeilles ont été collectées en Belgique, plus précisément dans la région du Hainaut (fig.3). Nos échantillonnages se sont déroulés pendant deux périodes distinctes. L'une au cours de l'été 2022, l'autre au printemps 2023. Les collectes pendant ces deux périodes ont permis de couvrir les espèces printanières et estivales les plus communes en Belgique.

Cette province, offre une variété de milieux distincts et possède plus de 517 sites présentant un grand intérêt biologique. Certains de ces sites, fournissent des habitats cruciaux pour la nidification des espèces. Ces divers habitats ont été minutieusement explorés par les étudiants de l'Université de Mons. Rien que dans la commune de Mons, plus de 120 espèces d'abeilles ont été recensées (Fiordaliso, 2020). Par conséquent, cette localité renferme déjà une représentation substantielle des espèces d'abeilles en Belgique, offrant ainsi un cadre propice à la réalisation de notre étude. Les sites ont été choisis en suivant les informations fournies par les taxonomistes du laboratoire de Zoologie de l'UMons et nous avons aussi utilisé les données du site Observation.be. Les deux sources de données ont permis de cibler efficacement les sites, les plantes hôtes et les périodes de vols des abeilles (Annexe 2).

Une fois sur le terrain, la collecte des spécimens fut réalisée à l'aide d'un filet à papillon. Une fois attrapé, l'individu est placé dans un tube de 40 ml perforé de quatre trous permettant une ventilation du récipient pour aider la respiration de l'abeille (*Fig.4.A*). Les trous des tubes sont de diamètre inférieur à la taille des spécimens afin d'éviter qu'ils s'en échappent. Un morceau de papier est placé dans chaque tube, ce qui permet aux abeilles de s'accrocher et d'éviter le stress.

Pour chaque espèce d'abeille commune, 15 femelles ont été capturées. Quant aux espèces plus rares, nous avons collecté tous les individus disponibles (généralement moins de 15 individus). En complément de notre propre collecte, nous avons ajouté à notre base de données des informations sur certaines espèces prélevées dans la même région au cours du printemps 2022 par Diego Manuel CEJAS ACUNA.

Au total, nous avons échantillonné 67 espèces pour 969 individus. Cependant, en raison de la petite taille d'échantillon de certaines espèces (moins de 10 individus), nous n'avons pu évaluer que 36 espèces d'abeilles (33 espèces femelles, 11 espèces mâles) pour nos analyses (*Annexe 3*).

3.2 Mesure de traits des abeilles

3.2.1 Temps avant la stupeur thermique (THS)

Pour tester la résistance à la chaleur des abeilles, les expérimentateurs ont suivi le mode opératoire conçu par Martinet et al. (2015).

Une fois la récolte effectuée, les abeilles sont ramenées au laboratoire et placées dans un frigo à une température allant de 8°C à 12°C pendant toute une nuit. Ce séjour à faible température génère l'entrée en dormance des individus, ce qui permet une standardisation de la température interne. Le lendemain, les spécimens sont sortis du frigo. Le morceau de papier présent dans chaque tube est enlevé. Les spécimens se retrouvent donc individuellement dans un tube de 40 ml munis d'un trou à chaque extrémité du tube (*Fig.4.B*).

Avant de procéder au test thermique, les individus sont nourris avec un sirop de glucose composé à 50% de sucre dilué dans 50% d'eau. Pour ce faire, un plateau est recouvert d'une couche de papier qui est ensuite imbibé de sirop. Les tubes sont placés sur ce dernier. Les abeilles pourront donc se nourrir grâce au trou présent sur le bouchon du tube (*Fig.4.C*). Les abeilles sont laissées sur le sirop pendant une heure.



Figure 4.A) Tube de 40ml perforé muni d'un papier B) Tube de 40ml perforé vide C) Nourrissage de abeilles

Un fois nourries, les abeilles ont été placées dans un incubateur à 40°C (*fig.5.a*). Ceci étant fait, un chronomètre est lancé pour prélever le temps passé dans la machine. La température et l'humidité à l'intérieur de l'appareil sont homogènes. Un thermomètre portatif est tout de même ajouté dans le dispositif pour avoir un double contrôle sur la stabilité de la température.

Les abeilles sont alors observées jusqu'à leur entrée en stupeur thermique. Cet état est atteint lorsque l'abeille se trouve sur sa face dorsale et est incapable de se remettre sur ses pattes (Huang et al., 2006) (*fig.5.b*). En plus de cette incapacité, l'individu est sujet à des contractions involontaires des muscles, provoquant un mouvement caractéristique de ses tarse (Lutterschmidt & Hutchison, 1997; Martínez-Porchas & Hernández-Rodríguez, 2010). Pour vérifier si l'insecte est arrivé à cet état, il est retiré rapidement de l'incubateur et stimulé à l'aide d'une pince pour observer si la présence de comportements normaux réapparaît. Si tel est le cas, il est de suite remis dans l'appareil. Par contre, si la stupeur thermique est bien atteinte, le temps est encodé à la seconde près.

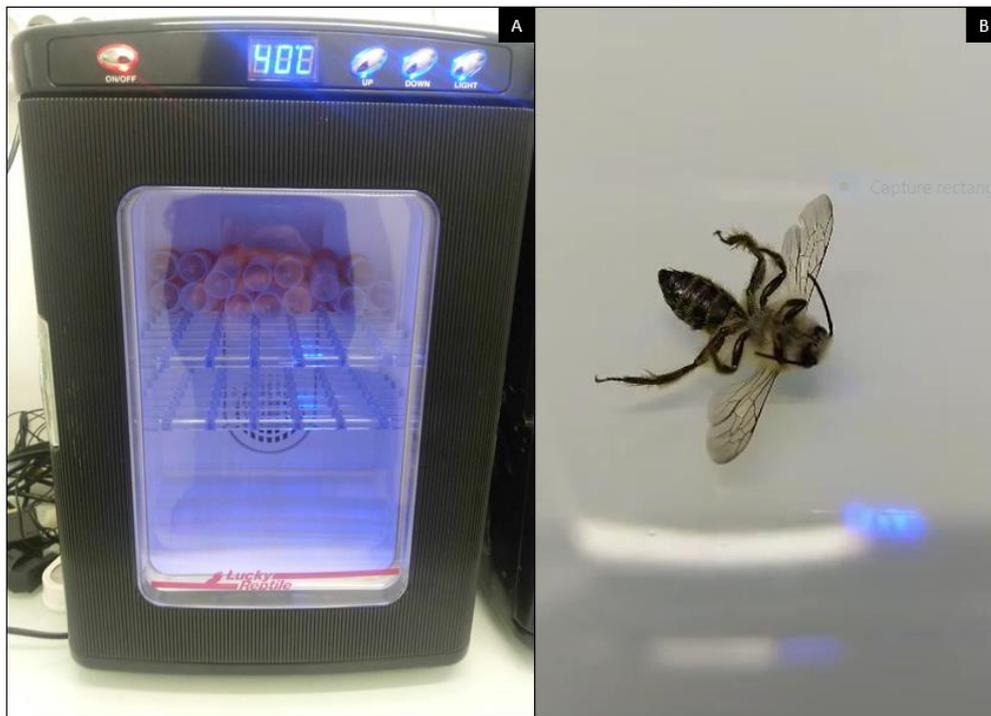


Figure 5.A) Incubateur à 40°C B) Stupeur thermique d'un mâles de *Dasypoda hirtipes*

3.2.2 Préparation et détermination des spécimens

Une fois le THS obtenu, les individus sont placés au congélateur pendant un minimum d'une heure pour assurer leur mort. Ils seront ensuite sortis et épinglés de sorte à mettre en évidence certains traits morphologiques utiles lors de l'identification ultérieure, tels que les génitalia des mâles. Ensuite, une étiquette est rajoutée, comportant les informations du lieu de collecte et un numéro unique, ce qui permettra d'identifier et de récolter les traits de chacun.

Avant de procéder aux mesures, les individus ont été identifiés selon leur espèce par les experts du laboratoire (W. Fiordaliso, G.Guisbain, C.Tourbez).

Il convient de souligner que les distinctions morphologiques entre les espèces *Bombus terrestris* et *Bombus lucorum* sont pratiquement indiscernables chez les ouvrières sans l'aide de technique génétique. Par conséquent, ces dernières ont été désignées sous l'appellation *Terrestrisbombus sp.*

3.2.3 Poids sec

Pour finir leur préparation, les spécimens ont été placés pendant 48 h dans une étuve à 70°C. Cette manœuvre permet de les déshydrater. Une fois sortis, le poids sec sera directement mesuré. Pour obtenir le poids sec, les individus sont pesés à l'aide d'une balance analytique

avec une précision à trois décimales. Le chiffre obtenu représente le poids de l'individu accompagné de l'épingle présente sur son thorax dont le poids a été soustrait ultérieurement.

3.2.4 Distance inter-tégulaire

La distance inter-tégulaire (ITD) se réfère à l'espace entre les deux tegulae de l'abeille (*Fig.6*). Il s'agit d'un élargissement du corps au niveau de la base des ailes, assurant un soutien mécanique et nerveux (Cane, 1987). Ce trait représente une bonne estimation de la taille des abeilles (Cane, 1987). Ce trait a également été effectué sur tous les insectes récoltés. Pour le déterminer, les individus sont observés à l'aide d'une loupe binoculaire. Ensuite, la mesure est prise à l'aide d'un pied à molette digitale.

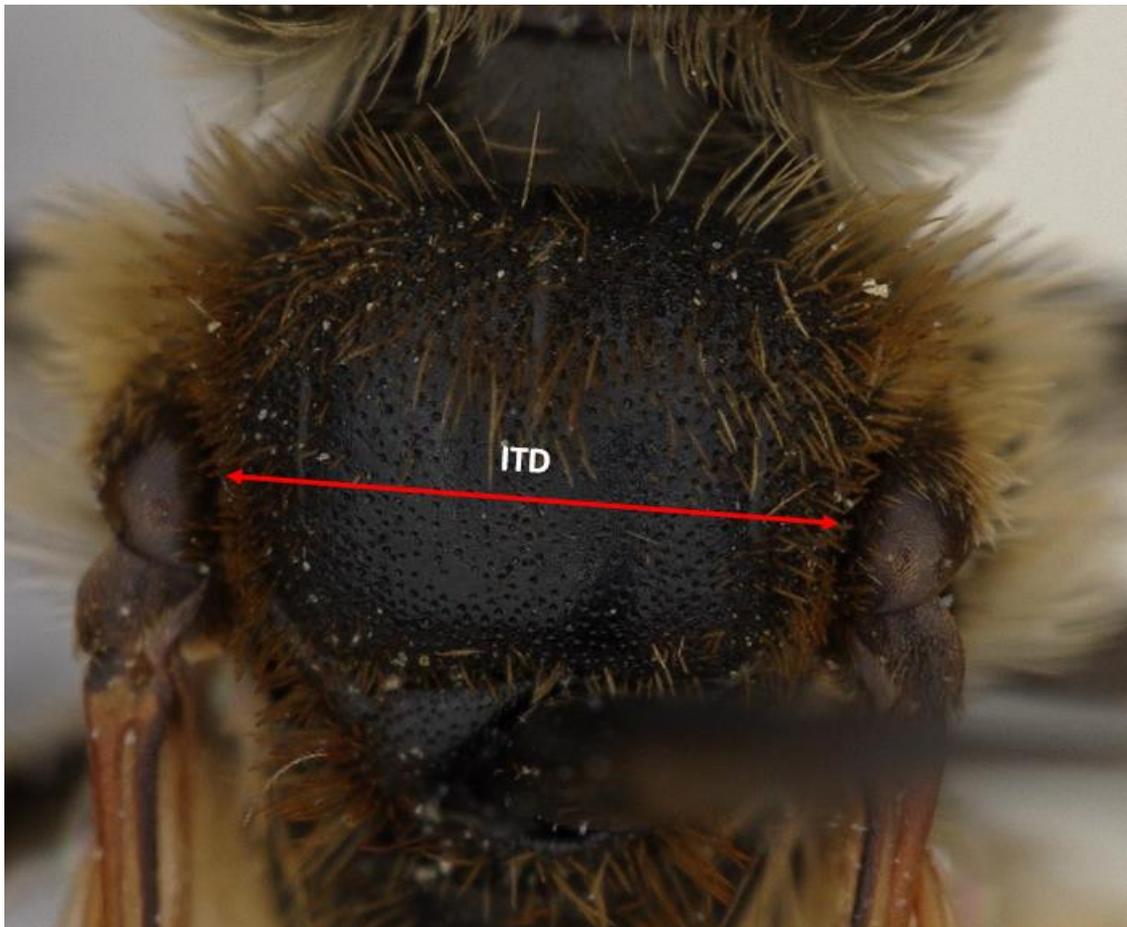


Figure 6 : Face dorsale d'Andrena dorsata montrant la distance inter-tégulaire (ITD)

3.2.5 Pilosité

L'indice de pilosité englobe deux paramètres : d'une part, celui de la longueur des poils (mm) et, d'autre part, celui de la densité de poils (poils/0.01 mm²). Pour obtenir cet indice, nous avons utilisé le protocole de Roquer-Beni et al. (2020) qui est l'un des seuls à reprendre ces deux paramètres. En effet, les articles s'intéressant à la pilosité utilisent des protocoles se concentrant soit sur la longueur des poils (Peat et al., 2005), soit sur la densité des poils (Phillips et al., 2018). Or, l'exclusion d'un de ces paramètres rend ces indices assez incomplets car ces deux variables ne sont pas corrélées entre elles. Cela est pourtant nécessaire afin de déterminer l'impact de la pilosité sur la thermorégulation (Heinrich, 1993b). C'est pourquoi la méthode de Roquer-Beni et al., 2020 a été retenue.

Dans notre étude, la pilosité a été mesurée sur trois parties du corps : la face, la partie ventrale et dorsale du thorax. Etant donné la corrélation élevée entre les pilosités dans les trois parties, nous nous sommes limitées à la partie impliquée dans la production de chaleur : la partie dorsale du thorax (Heinrich, 1993b).

Avant de réaliser les mesures, les spécimens ont été nettoyés des impuretés et de la poussière à l'aide d'un pinceau. En cas de densité élevée, les spécimens ont été légèrement épilés à l'aide d'une pince ou d'une épingle pour que les mesures soient facilement réalisables.

Une fois préparés, les spécimens ont été photographiés en vue dorsale par un microscope numérique (Keyence VHX_2000) et les mesures ont été faites directement grâce à un logiciel associé au microscope. L'indice de pilosité a été mesuré sur trois individus femelles de chaque espèce. La démarche est la suivante :

En premier lieu, le spécimen a été examiné au microscope binoculaire afin d'évaluer s'il possède plusieurs densités de poils ou bien plusieurs tailles de poils. Ensuite, une photo de l'abeille est prise avec le Keyence, ciblant le mésothorax pour mesurer la longueur de cinq poils. Si différentes tailles de poils sont présentes, cinq mesures seront réalisées pour chaque taille, et leurs proportions seront calculées (*fig.7*).

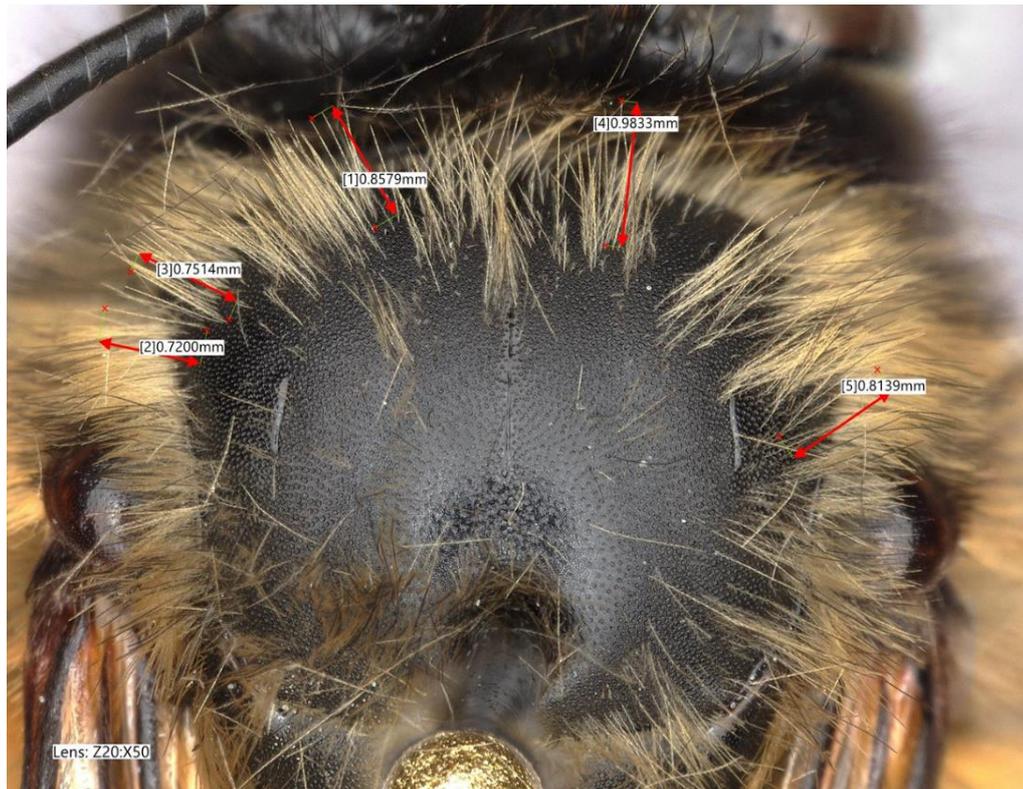


Figure 7: Longueur de poils du mesoscutélum d'*Anthophora plumipes* réalisé par un microscope numérique (Keyence)

Pour déterminer la densité des poils, un quadrillage d'une échelle de 0.1 mm² est placé sur l'image.

Encore une fois, deux scénarios sont possibles :

- a) Lorsque la densité des poils sur le mésothorax est homogène, deux zones de 0.1mm² sont prises au hasard pour effectuer les mesures. En cas de perte de poils lors de la collecte et la manipulation des spécimens, nous avons procédé au comptage des micropores (i.e., les points d'insertion des poils).
- b) Lorsque la densité des poils est hétérogène, chaque zone avec une densité distincte est échantillonnée de la même manière que nous avons décrite précédemment. En plus du nombre de pores par 0.01 mm², une indication sur la proportion de chaque densité distincte a été précisée.

3.3 Déclin des abeilles en Belgique

Les informations relatives au déclin des abeilles en Belgique ont été extraites de la base de données élaborée par Duchenne et al. (2020). Notre attention s'est portée spécifiquement sur l'exploration des tendances temporelles linéaires de l'occupation des abeilles en Belgique. Les tendances temporelles linéaires d'occupation font référence aux modifications dans la probabilité qu'une espèce d'abeille occupe un emplacement donné au fil du temps. Cette analyse a été menée pour chaque espèce d'abeille individuellement. Pour ce faire, des enregistrements d'observations d'abeilles sauvages provenant de différentes localités et moments temporels ont été rassemblés. Ces données d'observation, ont permis d'effectuer des estimations de la probabilité d'occupation de chaque espèce d'abeille au sein de cellules géographiques distinctes (définies par les coordonnées de latitude et de longitude) pour chaque année. Les valeurs de tendances temporelles linéaires de l'occupation varient de -0,01 à 0,01. Grâce à elle, les différentes espèces d'abeilles peuvent être distribuées en trois groupes : les espèces en augmentation significative, les espèces en déclin significatif et les espèces stables pour celles dont la tendance temporelle linéaire de l'occupation n'est pas significative.

Toutes ces données peuvent être consultées en ligne (<https://github.com/f-duchenne/Wild-bees-in-Belgium>).

3.4 Analyse statistique

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R version 4.3.1. Pour toutes les analyses statistiques, $p < 0,05$ a été utilisé comme valeur seuil de signification. Les graphiques ont tous été réalisés à l'aide du package R ggplot2.

3.4.1 Variation inter et intraspécifique du THS

Pour examiner s'il existe une variation de THS en fonction du sexe des individus, nous avons collecté à la fois des mâles et des femelles de la même espèce. Cette tâche étant complexe en vue d'une phénologie souvent différente, nous avons des données pour seulement 8 espèces. Pour vérifier s'il existait une différence significative entre les deux sexes de la même espèce, nous avons utilisé les courbes de survie de Kaplan-Meier avec l'aide de la fonction « survdiff » du package R "Survminer".

Pour déterminer la variation de THS en fonction de l'espèce, le même pattern a été utilisé.

3.4.2 Variation de THS en fonction des traits morphologique

Pour établir toute corrélation potentielle entre un trait spécifique et le THS, des tests similaires ont été effectués, à la fois à l'échelle intra spécifique et interspécifique.

Afin de déterminer si les traits ont un effet sur le THS, différents modèles linéaires généralisés ont été testés, du plus puissant au moins puissant (GLMMs; fonction ; glmmTMB du package « glmmTMB »). Le premier modèle testé est une régression de Poisson (fonction « glmmTMB», argument family = poisson), suivie d'une régression négative binomiale de type 1 (fonction « glmmTMB», argument family = nbinom1) pour enfin terminer par une régression négative binomiale de type 2 (fonction « glmmTMB», argument family = nbinom2). Pour chaque modèle, une analyse de résidus a été effectuée. Si cette analyse montre un QQ plot sans erreurs et que les quantiles suivent une loi normale, le modèle a été considéré. Dans le cas où les quantiles ne suivent pas une loi normale, un test de dispersion des quantiles a été réalisé. Si la valeur varie entre 0.5 et 1.5, la dispersion des quantiles est considérée comme acceptable et le modèle a été retenu.

Avant de tester l'influence du poids sec et de la distance inter-tégulaire sur le THS à l'échelle intraspécifique, nous avons réalisé une corrélation de Pearson.

3.4.3 Corrélation entre le déclin des espèces en Belgique et le THS

Pour déterminer si un lien existe entre ces deux variables, nous avons suivi les analyses statistiques effectuées par (Duchenne et al., 2020). Nous avons repris sa base de données que nous avons filtrée avec nos espèces d'intérêt. Ensuite, nous avons ajouté la médiane des THS de chaque espèce. Enfin, pour déterminer si le THS a une influence sur les tendances temporelles linéaires de l'occupation, un modèle de moindres carrés généralisés phylogénétiques a été utilisé, conformément à ce qui est décrit dans l'article (fonction : pglS() ; package : Caper R).

4. Résultats

4.1 Variation du temps avant la stupeur thermique

4.1.1 Variation intraspécifique

Des huit espèces considérées pour comparer le THS entre les deux sexes, il y a trois espèces qui ont eu un THS significativement différent entre mâles et femelles ($p < 0.05$). Il s'agit d'*Anthophora quadrimaculata*, *Colletes hederæ* et *Dasypoda hirtipes*, dont les femelles ont une meilleure résistance à une exposition à la chaleur que les mâles (*Tab.1*). Sur base de ces résultats, les prochaines hypothèses seront testées séparément sur les deux sexes.

Espèce	Test	chi ²	DF	p.value
<i>Andrena fuscipes</i>	survdiff	0.6	1	0.4
<i>Andrena vaga</i>	survdiff	1.9	1	0.2
<i>Anthophora plumipes</i>	survdiff	2.5	1	0.1
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	survdiff	5.9	1	0.01
<i>Bombus pascuorum</i>	survdiff	0.4	1	0.5
<i>Colletes hederæ</i>	survdiff	12.8	1	4.00E-04
<i>Dasypoda hirtipes</i>	survdiff	14.7	1	1.00E-04
<i>Melitta nigricans</i>	survdiff	0.6	1	0.5

Tableau 1: Tableau représentant la différence des courbes de survies entre les sexes de 8 espèces

4.1.2 Variation interspécifique

Nos résultats font apparaitre qu'il y a une variation significative de THS entre les 33 espèces femelles (Survdiff, $\chi^2 = 265$, DF = 31, p.value = $< 2e-16$). Cette variation significative est aussi présente entre les 11 espèces mâles (Survdiff, $\chi^2 = 74.8$, DF = 10, p.value = $5e-12$) (fig.6 et 7).

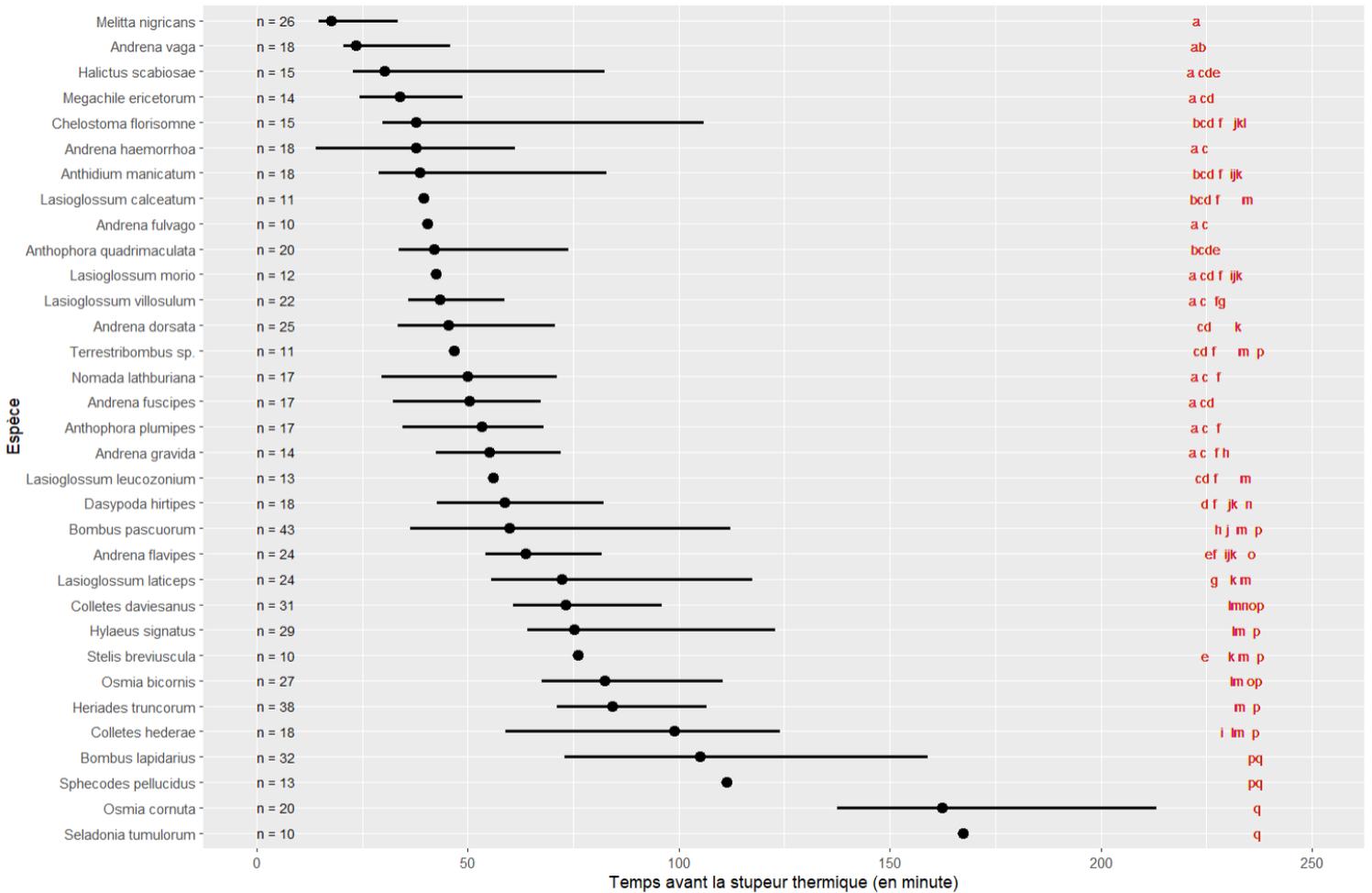


Figure 6 : Représentation de la médiane des Temps de Stupeur Thermique (THS) chez les abeilles femelles. Les lignes horizontales symbolisent les limites inférieure et supérieure de la médiane du THS. Les points isolés marquent les espèces où certains individus ne sont pas rentrés en stupeur après 4 heures d'expérimentation. Les lettres rouges représentent les différences significatives des courbes de survie de chaque espèce.

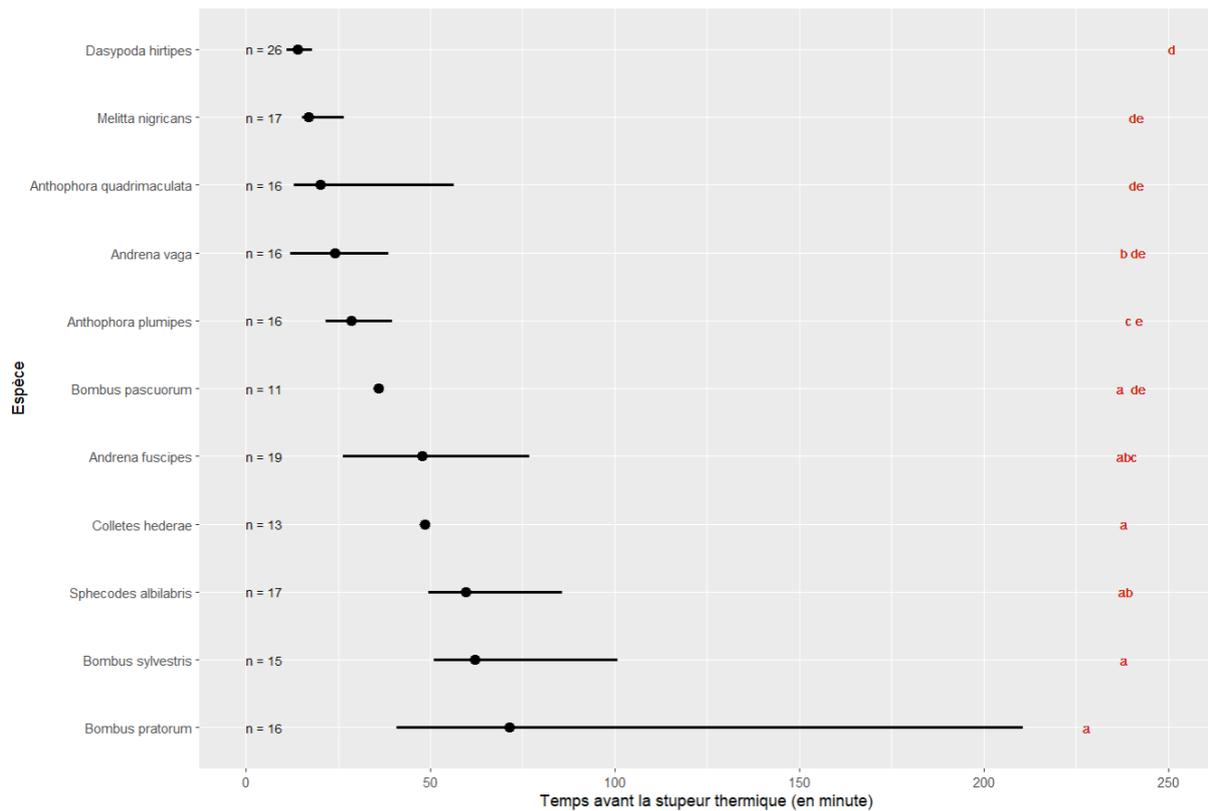


Figure 7: Représentation de la médiane des Temps de Stupeur Thermique (THS) chez les abeilles mâles. Les lignes horizontales symbolisent les limites inférieures et supérieures de la médiane du THS. Les points isolés marquent les espèces où certains individus ne sont pas rentrés en stupeur après 4 heures d'expérimentation. Les lettres rouges représentent les différences significatives des courbes de survie de chaque espèce.

4.2 Influence des traits morphologique sur le THS

4.2.1 Poids sec

A l'échelle interspécifique, le poids sec n'a eu aucun effet significatif sur le temps avant l'entrée en stupeur thermique des abeilles femelles (GLMM, $\chi^2 = 0.0025$, DF = 1, p.value = 0.9605).

Cependant en intra spécifique plusieurs cas de figure se démarque. Sur les 36 espèces testées, six espèces ont montré une corrélation entre le poids sec et le THS (Annexe 3). La moitié de ces six espèces sont représentées par le genre *Bombus*. Les poids des femelles de *Bombus lapidarius*, des mâles et des femelles de *Bombus pascuorum* et des mâles de *Bombus sylvestris* influencent le THS. A l'échelle intra spécifique, les bourdons les plus lourds de ces espèces semblent résister plus longtemps au stress. La même tendance est observée chez *Andrena fuscipes* et *Colletes hederæ* avec une augmentation du THS avec leurs poids sec. Par contre, pour l'espèce *Anthophora plumipes*, une relation inverse a été observée. En effet, les individus plus petits résistent mieux aux vagues de chaleur que les plus grands.

4.2.2 Distance inter-tégulaire

A l'échelle interspécifique, la distance inter-tégulaire n'a eu aucun effet significatif sur le temps avant l'entrée en stupeur thermique des abeilles femelles (GLMM, $\chi^2 = 0.1014$, $DF = 1$, $p.value = 0.7501$). En effet, même lorsque nous illustrons nos résultats, aucune tendance générale ne semble se dessiner (Fig.8).

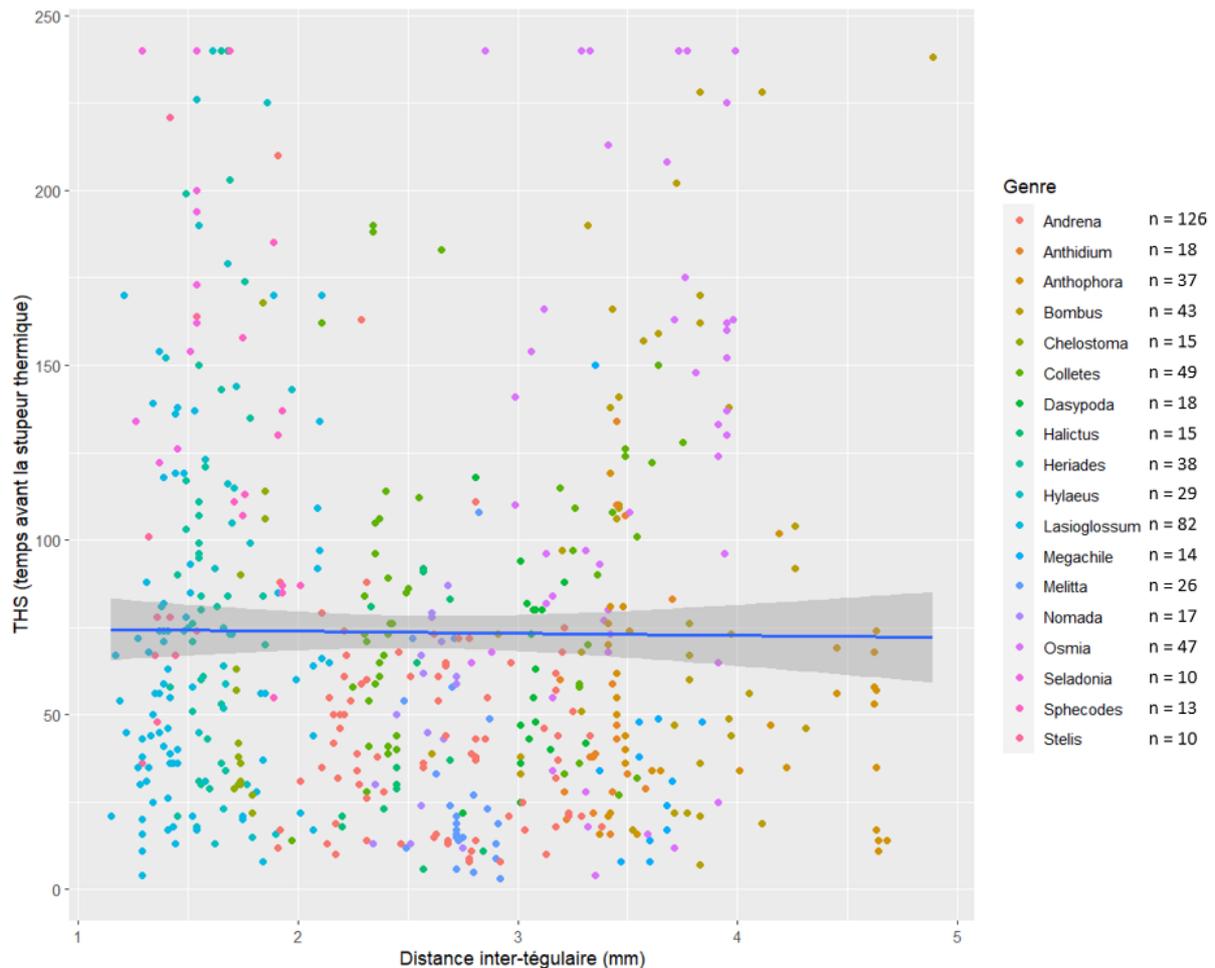


Figure 8: Nuage de points représentant la distance inter-tégulaire en fonction du THS des espèces femelles. La ligne bleue représente la tendance générale de cette relation. Les couleurs des points mettent en évidence le genre dont font partie ces abeilles.

Concernant la corrélation avec la distance inter-tégulaire intraspécifique, nous constatons que pour 60% des espèces testées, l'ITD n'est pas corrélé au THS.

Cependant, une influence significative de la distance inter-tégulaire (ITD) sur la résistance thermique est observée chez 11 espèces. Pour six espèces, une corrélation positive entre l'ITD et le THS est notée. Cette corrélation implique que les individus de plus grande taille tendent à

avoir des THS plus élevés. En revanche, chez cinq espèces, il est démontré que les abeilles de plus petite taille présentent une augmentation du THS. (Tab.2)

Espèce	Sexe	n	Type d'analyse	chi ²	DF	p.value	Impact ITD/THS
Andrena fulvago	F	10	GLM (negative binomiale 1)	1.6913	1	0.1934	
Andrena fuscipes	F	17	GLM (negative binomiale 1)	4.5638	1	0.03265 *	Positif
Andrena fuscipes	M	19	GLM (negative binomiale 1)	0.1085	1	0.7418	
Andrena gravida	F	14	GLM (negative binomiale 1)	2.5602	1	0.1096	
Andrena haemorrhoa	F	18	GLM (negative binomiale 1)	0.05	1	0.8231	
Andrena vaga	F	18	GLM (negative binomiale 1)	2.2329	1	0.1351	
Andrena vaga	M	16	GLM (negative binomiale 1)	5.3114	1	0.02119 *	Négatif
Anthidium manicatum	F	18	GLM (negative binomiale 2)	3.0926	1	0.07865	
Anthophora plumipes	F	17	GLM (negative binomiale 1)	2.0556	1	0.1516	
Anthophora plumipes	M	16	GLM (negative binomiale 1)	0.5071	1	0.4764	
Anthophora quadrimaculata	F	20	GLM (negative binomiale 2)	0.2783	1	0.5978	
Anthophora quadrimaculata	M	16	GLM (negative binomiale 1)	7.726	1	0.005443 **	Négatif
Bombus lapidarius	F	32	GLM (negative binomiale 1)	1.4035	1	0.2361	
Bombus pascuorum	F	43	GLM (negative binomiale 1)	1.9424	1	0.1634	
Bombus pascuorum	M	11	GLM (negative binomiale 1)	3.8351	1	0.05019	
Bombus pratorum	M	16	GLM (negative binomiale 2)	10.327	1	0.001311 **	Négatif
Bombus sylvestris	M	15	GLM (negative binomiale 1)	0.1751	1	0.6756	
Chelostoma florissomne	F	15	GLM (negative binomiale 2)	10.973	1	0.0009245 ***	Positif
Colletes daviesanus	F	31	GLM (negative binomiale 1)	3.8487	1	0.04979 *	Positif
Colletes hederæ	F	18	GLM (negative binomiale 1)	3.3359	1	0.06778	
Colletes hederæ	M	13	GLM (negative binomiale 1)	0.7385	1	0.3901	
Dasygaster hirtipes	F	18	GLM (negative binomiale 1)	0.2403	1	0.624	
Halictus scabiosæ	F	15	GLM (negative binomiale 2)	0.622	1	0.4303	
Heriades truncorum	F	38	GLM (negative binomiale 1)	1.4013	1	0.2365	
Hylaeus signatus	F	29	GLM (negative binomiale 1)	0.653	1	0.419	
Lasioglossum calceatum	F	11	GLM (negative binomiale 1)	6.4513	1	0.01109 *	Positif
Lasioglossum laticeps	F	24	GLM (negative binomiale 1)	1.4278	1	0.2321	
Lasioglossum leucozonium	F	13	GLM (negative binomiale 1)	0.2085	1	0.6479	
Lasioglossum morio	F	12	GLM (negative binomiale 1)	1.5875	1	0.2077	
Lasioglossum villosulum	F	22	GLM (negative binomiale 1)	7.1888	1	0.007336 **	Positif
Megachile ericetorum	F	14	GLM (negative binomiale 1)	0.7332	1	0.3919	
Melitta nigricans	F	26	GLM (negative binomiale 2)	1.6856	1	0.1942	
Melitta nigricans	M	17	GLM (negative binomiale 1)	0.582	1	0.4455	
Nomada lathburiana	F	17	GLM (negative binomiale 2)	3.7596	1	0.0525	
Osmia bicornis	F	27	GLM (negative binomiale 1)	3.5027	1	0.06127	
Osmia cornuta	F	20	GLM (negative binomiale 1)	4.1144	1	0.04252 *	Négatif
Seladonia tumulorum	F	10	GLM (negative binomiale 1)	0.7099	1	0.3995	
Sphecodes albilabris	M	17	GLM (negative binomiale 1)	1.7842	1	0.1816	
Sphecodes pellucidus	F	13	GLM (negative binomiale 1)	4.2827	1	0.0385 *	Négatif
Stelis breviscula	F	10	GLM (negative binomiale 1)	2.5309	1	0.1116	
Terretribombus sp.	F	11	GLM (negative binomiale 2)	5.8154	1	0.01589 *	Positif

Tableau 2: Tableau représentant la corrélation entre l'ITD et le THS

4.2.3 Pilosité

A l'échelle interspécifique, la pilosité n'a aucun effet significatif sur le temps avant l'entrée en stueur thermique (GLMM, $\chi^2 = 0.1915$, DF = 1, p.value = 0.6616) et ce malgré la variation de pilosité de l'espèce (*Fig.9*).

Distribution de l'indice de pilosité en fonction de l'espèce

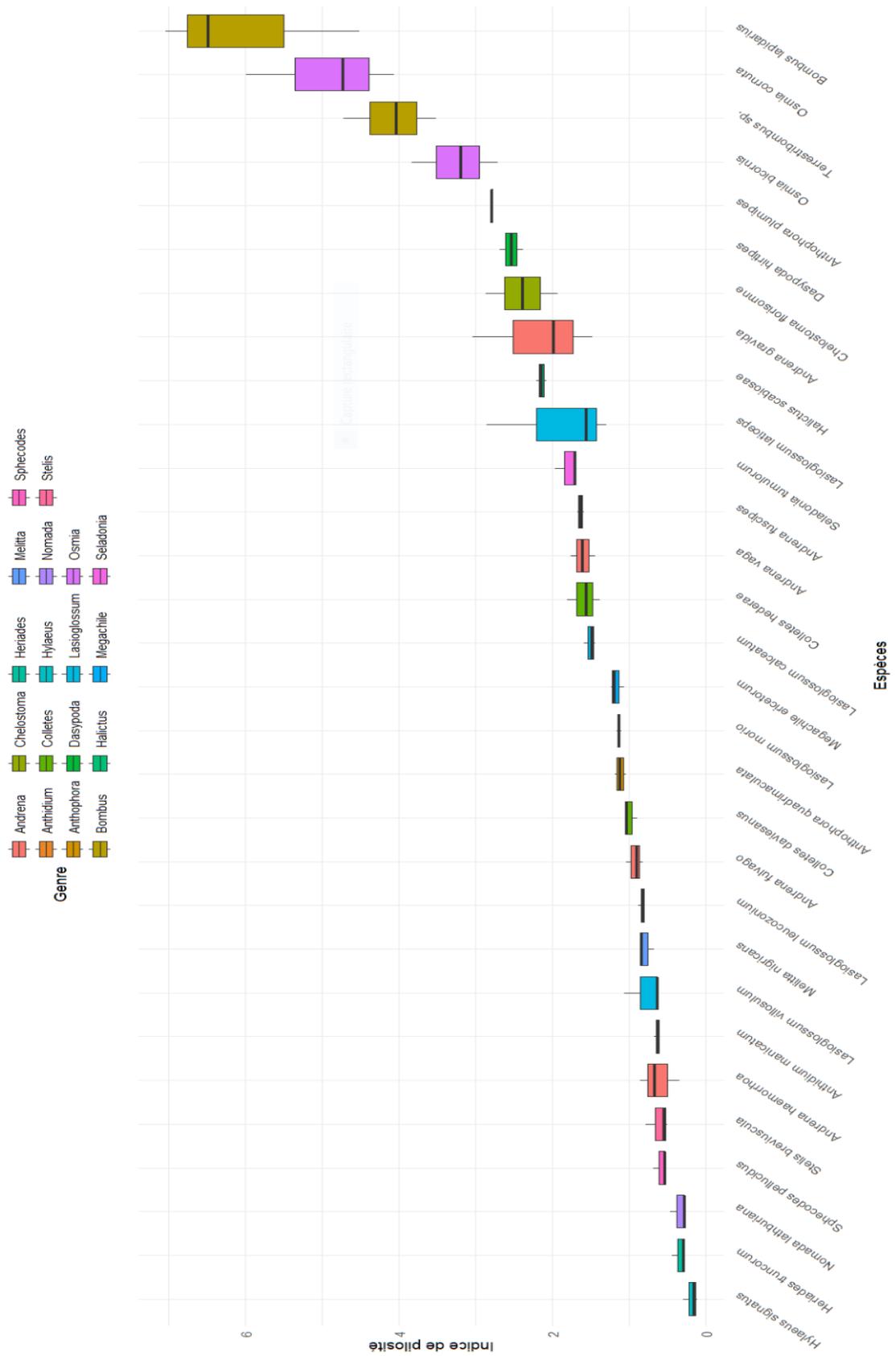


Figure 9: Graphique en boîte à moustache de la variation de l'indice de pilosité (en mm) en fonction de l'espèce.

4.3 Corrélation entre le déclin des espèces en Belgique et le THS

Une tendance vers une diminution de l'occupation du sol avec un THS élevé semble observée (Fig.10). Cependant, le modèle phylogénétique des moindres carrés généralisé indique qu'il n'existe aucune corrélation significative entre la tendance d'occupation des abeilles en Belgique et le THS (p-value = 0.180).

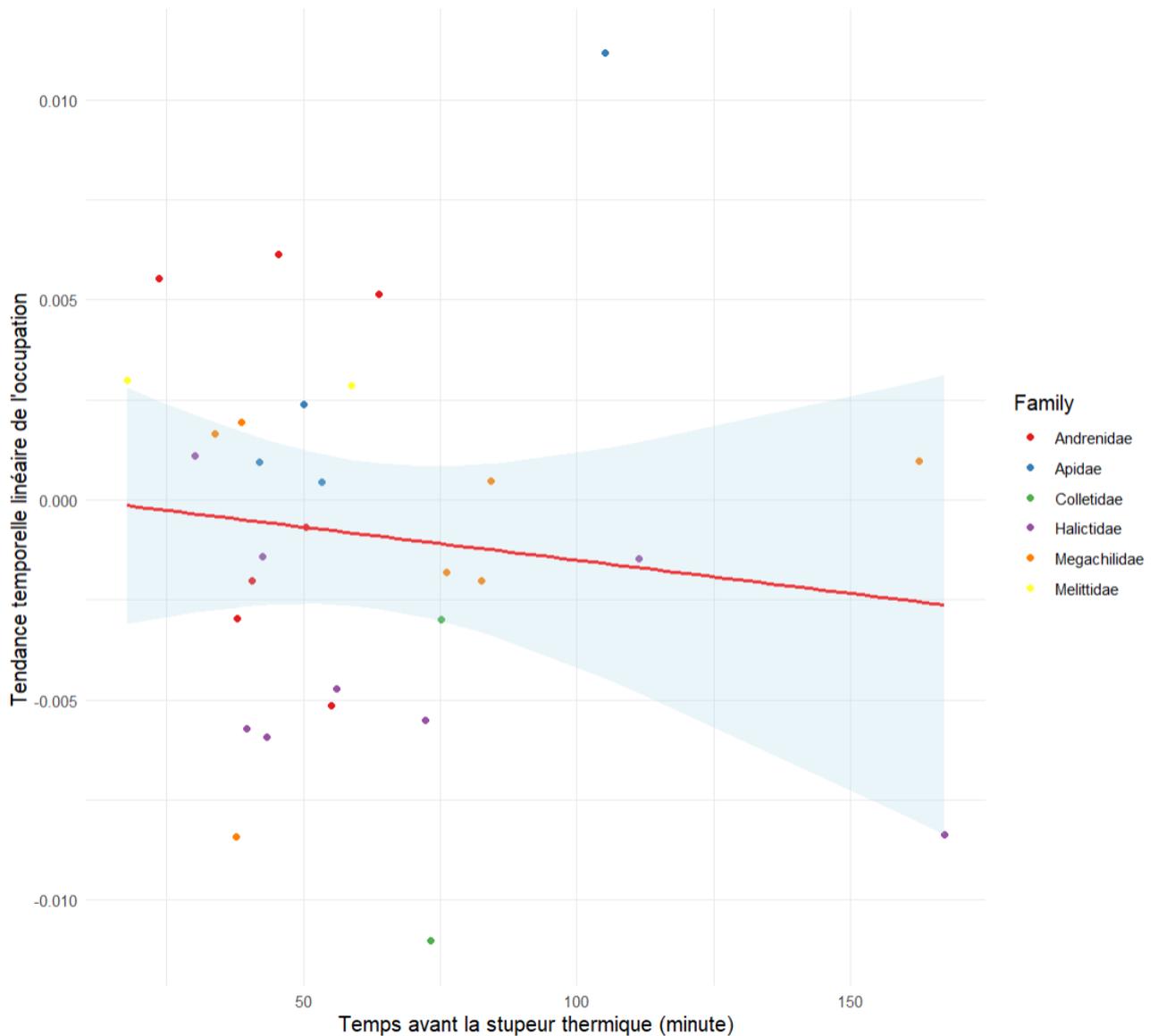


Figure 10 : Nuage de point représentant la tendance temporelle linéaire de l'occupation des abeilles et leur THS. La ligne rouge représente la tendance générale de cette relation. Les couleurs des points mettent en évidence la famille dont font partie ces abeilles.

5. Discussion

5.1 Variation du temps avant la stupeur thermique

5.1.1 Variation interspécifique

Nos résultats montrent qu'il y a une variation significative de THS entre les espèces, ce qui confirme les observations des précédentes études (Martinet, Dellicour, et al., 2021; Martinet et al., 2015; Oyen et al., 2016; Zambra et al., 2020). Certaines espèces de *Bombus* ont déjà été testées dans des articles antérieurs que nos résultats tendent à corroborer. Plus spécialement pour le cas des mâles de *Bombus sylvestris* et *Bombus pascuorum*, dont les médianes de THS sont inférieures à 100 minutes, conformément aux constatations de Zambra et al. (2020). Cependant, dans nos données sur *Terrestribombus.sp.*, il n'y a pas une médiane de THS (46.73 minutes) qui se démarque des autres espèces du genre *Bombus*, contrairement à ce qui a été démontré (Martinet et al., 2021; Zambra et al., 2020). Cela pourrait être attribué au fait que le nombre d'individus testés était relativement restreint ($n = 11$), et ne reflète donc pas de manière optimale la tolérance thermique de l'ensemble de cette population. Notons que, même si la médiane du THS n'a pas surpassé celle des autres *Bombus*, plusieurs individus ont tenu jusqu'à la fin de l'expérience sans entrer en stupeur.

Nous anticipions une forte tolérance thermique chez *Bombus terrestris* en raison de sa large répartition à travers toute l'Europe, suggérant ainsi une capacité d'adaptation élevée qui affecterait positivement sa réponse au stress thermique (Ayrinhac et al., 2004). L'hypothèse selon laquelle les espèces à distribution étendue présentent une meilleure résistance thermique pourrait être soutenue par nos données. En effet, les deux espèces arborant les médianes les plus élevées en termes de THS, à savoir *Seladonia tumulorum* et *Osmia cornuta*, sont marquées par des distributions étendues. La première s'étend de l'Asie à nos régions, tandis que la seconde couvre un territoire s'étalant de la Méditerranée à la Grande-Bretagne (Krunić & Stanisavljević, 2006; SAKAGAMI & EBMER, 1979; Песенко & Давыдова, 2004). Toutefois, il convient de noter que cette théorie ne s'applique pas uniformément à toutes les espèces. A titre d'exemple, les *Anthophora plumipes*, bien que manifestant une distribution géographique étendue (ils s'étendent de la Méditerranée jusqu'à la Suède), démontrent une résistance thermique relativement basse (Atlas Hymenoptera).

Le caractère printanier de cette espèce permettrait de nuancer cette contradiction. En effet, les Anthophores sont des abeilles printanières adaptées aux températures plus fraîches. Leur système de thermorégulation endothermique n'est sans doute pas optimal pour faire face aux vagues de chaleur (Stone, 1993). De même, la plupart des espèces d'Andrènes sont des abeilles printanières, ce qui peut expliquer leurs THS relativement bas en moyenne. Cette affirmation que les abeilles printanières ont un THS plus bas que les espèces estivales ne serait pas entièrement fondée car elle a son contre-exemple avec le cas d'*Osmia cornuta*.

Une hypothèse plus plausible émerge à cet égard. Nos données indiquent une similitude des THS entre les diverses espèces d'un même genre. Par ailleurs, les genres révèlent déjà des variations significatives de THS entre eux (à titre d'exemple, le genre *Osmia* présente un THS plus élevé que les genres *Andrena* et *Anthophora*) (*Annexe 6*). De tels résultats suggèrent une possible corrélation phylogénétique au sein des abeilles. Un phénomène similaire a déjà été observé pour les limites thermiques supérieures d'autres insectes tels que les fourmis et les mouches (Bujan et al., 2020; Kellermann et al., 2012).

5.1.2 Variation intraspécifique du THS

Les résultats montrent que le THS diffère en fonction du sexe chez trois espèces, avec des valeurs THS plus élevées chez les femelles.

Notons que ces résultats sont conformes à nos connaissances actuelles car il a déjà été démontré que les insectes femelles sont souvent plus résistantes au stress thermique que les mâles (Hayes & López-Martínez, 2021; Lin et al., 1998; López-Martínez & Hahn, 2012; Niveditha et al., 2017).

Plusieurs raisons peuvent expliquer cette différence entre les sexes. D'une part, parce que les femelles s'exposent davantage à la chaleur pour la collecte des ressources florales nécessaires à leurs activités et au développement de leur progéniture ainsi que la construction des nids (CaraDonna et al., 2018; Danforth et al., 2019; Klostermeyer & Gerber, 1969). D'autre part, les femelles émergent souvent plus tard que les mâles et elles sont alors exposées à des températures plus élevées, ce qui expliquerait aussi leur plus grande résistance à la chaleur (Danforth et al., 2019). Une étude travaillant sur la réponse des deux sexes de *Megachile rotundata* au stress thermique, a bien démontré de taux élevés de mortalité des mâles après un seul choc thermique, alors que les femelles ont réussi à se remettre de plusieurs chocs (Hayes & López-Martínez, 2021).

Des facteurs complémentaires liés à la génétique de l'espèce pourraient expliquer ces différences de résistance. Chez les hyménoptères, les femelles sont issues d'un œuf diploïde (fécondation de l'ovule par un spermatozoïde). Contrairement aux femelles, les mâles résultent d'un œuf haploïde (un ovule non fécondé) (Cook, 1993). Or, la possession d'une copie de gènes en plus pourrait augmenter la résistance thermique chez les individus issus des œufs diploïdes spécifiques aux femelles. Yan et al. (2016) ont effectivement montré une faible production d'enzymes responsables du métabolisme oxydatif chez les individus haploïdes par rapport aux individus diploïdes d'*Apis cerana*.

En plus des enzymes, les abeilles résistent en produisant des protéines de choc thermique (Zhao et al., 2021) qui sont générées en partie dans le corps gras (Koo et al., 2015; McKinstry et al., 2017; Pimsler et al., 2020). Étant donné que les femelles sont plus grandes que les mâles, elles possèdent des réserves de graisse plus importantes. Elles fabriquent davantage de protéines et manifestent ainsi une résistance accrue par rapport aux mâles.

Remarquons aussi que la différence dans la réponse des mâles et des femelles au stress ne se limite pas au stress thermique. Cela a été également observé chez les abeilles lors des traitements de pesticides (Carrière, 2003).

L'ensemble des données indique que les abeilles femelles ont tendance à mieux réagir aux vagues de chaleur que les mâles. Ces derniers, étant incapables de regagner le nid en cas de chaleur excessive, sont plus vulnérables (Vogt, 1986). Les vagues de chaleur entraînent également des retards dans l'émergence des mâles, ce qui peut réduire le succès reproducteur de l'espèce (Hayes & López-Martínez, 2021). Couplé à l'impact sur la viabilité des spermatozoïdes, cela pose des défis pour la pérennité de l'espèce (Martinet et al., 2021).

5.2 Influence des traits morphologique sur la variation de THS

5.2.1 Poids sec

Au niveau interspécifique, l'analyse statistique (GLMM) n'a révélé aucune corrélation significative entre le poids sec et le THS. Ainsi, le poids sec ne semble pas exercer d'influence sur le temps avant l'atteinte de la stupeur thermique. Ces résultats rejoignent les études récentes portant sur le sujet (Maebe et al., 2021; Martinet, Dellicour, et al., 2021).

À l'échelle intraspécifique, trois types de réponse ont été constatés :

Dans un premier temps, l'analyse révèle que pour 80 % des espèces testées, il n'existe pas de corrélation significative entre le poids sec et le THS.

Pour six espèces examinées, une corrélation significative entre le poids sec et le THS a été établie. Cinq des six espèces possède une corrélation positive, tandis que dans le dernier cas, elle est négative. Commençons par analyser cette dernière corrélation. Dans le cas d'*Anthophora plumipes*, nous avons constaté que la résistance à la chaleur tend à augmenter chez les individus plus légers. Ce résultat confirme la théorie initialement avancée selon laquelle les insectes les plus lourds présentent une moindre résistance à la chaleur (Heinrich & Heinrich, 1983). Cette hypothèse s'inscrit dans le contexte de la biophysique du transfert de chaleur, où les insectes de plus grande taille présentent généralement un rapport surface/volume moins favorable, ce qui peut restreindre leur capacité à réguler leur température interne (Danforth et al., 2019; Sheridan & Bickford, 2011; Willmer, 1991).

Cependant, il est important de noter que cette exception ne doit pas être considérée comme une référence pour l'ensemble des données.

Par ailleurs, nous relevons qu'un effet contraire à cette théorie a été observé pour cinq des trente-six espèces testées dans notre étude. Pour ces cinq espèces, une corrélation positive entre l'augmentation du poids et l'augmentation du THS a été montrée. Parmi ces cinq espèces, trois appartiennent au genre *Bombus* : *Bombus lapidarius*, *Bombus pascuorum* et *Bombus sylvestris*. Ces résultats vont dans le sens de l'étude sur les bourdons d'Oyen (2016) qui parvient aux mêmes conclusions. Qui plus est, un article en préparation de M. Boustani met en évidence une corrélation positive entre le THS et le poids sec de *Bombus Terrestris*. L'ensemble de ces études pourrait nous conduire à postuler un effet du poids sec sur la résistance à la chaleur dans le genre *Bombus* à l'échelle intra spécifique. Ajoutons toutefois que leur généralisation est difficile à établir en raison des études récentes qui affirment une absence de corrélation entre ces deux variables (Maebe et al., 2021; Martinet, Dellicour, et al., 2021).

Plusieurs théories peuvent être avancées afin de proposer des pistes explicatives concernant la corrélation positive entre le poids sec et le THS.

Selon Oyen et al. (2016), les bourdons plus gros mettent plus de temps à ajuster leur température corporelle interne face aux changements de température de l'air, ce qui leur permet de mieux tolérer des températures plus élevées. De plus, comme mentionné précédemment, les gros individus sont susceptibles de présenter une plus grande capacité de production de protéines de choc thermique (Hsp), favorisant ainsi une meilleure résistance au stress thermique (Koo et al., 2015; McKinstry et al., 2017; Zhao et al., 2021).

Par ailleurs, la quantité de protéines de choc thermique varie en fonction de l'âge des individus. Cette variation est bien établie, notamment chez *Apis mellifera*, où l'expression de ces protéines diminue avec le vieillissement des abeilles (Aamodt, 2008). En parallèle, il a été constaté que la masse corporelle des abeilles tend à diminuer avec l'âge (Contrera et al., 2017; Czekońska & Tofilski, 2020). Si ces constatations peuvent être généralisées à d'autres espèces, elles pourraient expliquer pourquoi les abeilles plus petites montrent une moindre résistance au stress thermique.

Ces hypothèses indiquent que d'autres facteurs ont probablement un impact sur le THS. Dans cette optique, le poids frais constitue un paramètre qu'il aurait été pertinent de tester dans nos analyses. En effet, les conclusions de Martinet (2020) suggèrent que le poids frais exerce une influence plus significative sur le THS que le poids sec. Le poids frais permet de déterminer le degré d'hydratation des individus avant le stress (Leiva et al., 2019). Cette information revêt une importance non négligeable étant donné que certaines espèces régulent leur température en évaporant une goutte d'eau au niveau de leurs pièces buccales (Heinrich & Esch, 1994; Kovac et al., 2007). De plus, le nourrissage aide à augmenter la résistance thermique (Bujan & Kaspari, 2017) car les nutriments ingérés permettent de générer de l'énergie (ATP) qui pourra être utilisée dans la synthèse de protéines de choc (Suarez et al., 1996).

Conscients de tous ces éléments, nous avons entrepris d'uniformiser le degré d'hydratation et de nutrition de tous les spécimens testés en les laissant se nourrir pendant une heure sur un sirop de glucose. Cependant, il est illusoire de penser que ceux-ci se sont tous sustentés de la même manière. Cette situation introduit par conséquent un biais dans nos conclusions.

5.2.2 Distance inter-tégulaire

Pour ce qui concerne le niveau interspécifique, notre analyse linéaire généralisée n'a révélé aucune corrélation significative entre la distance inter-tégulaire et le THS. La taille n'exerce aucune influence sur la résistance à la chaleur, corroborant ainsi les conclusions de divers chercheurs (Gonzalez et al., 2020; Gonzalez, Oyen, Aguilar, et al., 2022; Hamblin et al., 2017; Oyen & Dillon, 2018; Zambra et al., 2020).

Comme pour le poids sec, trois tendances se dégagent concernant l'influence de l'ITD sur le THS au niveau intra spécifique. En premier lieu, nous constatons que, pour plus de 60% des espèces, la taille n'a aucun impact sur le THS. Cette observation rejoint les conclusions obtenues à une échelle interspécifique.

La seconde tendance s'observe au sein de cinq espèces. Dans ce cadre, nos analyses mettent en évidence une corrélation négative entre la distance inter-tégulaire et le THS. Il est à noter que cette variation n'a pas été corroborée par d'autres sources, bien qu'elle s'aligne sur la théorie fondamentale d'Heinrich & Heinrich (1983). Cette théorie postule que les individus petits ont un rapport surface/volume plus important, ce qui favorise la perte de chaleur et le refroidissement par évaporation (Gardner et al., 2011). Notons que *Bombus pratorum* se trouve dans cette liste, dans son cas les individus plus petits ont un THS plus élevé que les gros. Cette constatation vient apporter une nuance à nos observations préalables relatives au poids, qui jusqu'alors semblaient suivre une direction opposée. Par conséquent, une tendance de réponse spécifique à chaque espèce semble apparaître au sein du genre *Bombus*.

A l'opposé de la précédente, la troisième tendance se manifeste par une corrélation positive entre la distance inter-tégulaire et le THS pour six espèces observées. Ce constat suit celui d'autres auteurs qui affirment que l'augmentation de la taille engendre une meilleure résistance thermique (Baudier et al., 2018; Gonzalez, Oyen, Ávila, et al., 2022). Il pourrait être attribué aux mêmes facteurs évoqués pour le poids sec. Ainsi, les variations des seuils thermiques en fonction de la taille corporelle semblent être spécifiques à chaque espèce, reflétant ainsi la diversité des impacts possibles de la taille.

Cependant, des réserves peuvent être formulées concernant nos résultats globaux de mesure de l'ITD. En effet, bien que la mesure au pied à coulisse digital soit précise, sa réalisation par l'opérateur humain pourrait introduire un biais qui pourrait influencer les résultats, en particulier pour les espèces présentant des valeurs d'ITD très basses, tel que le genre *Lasioglossum* (ITD généralement inférieure à 2 mm).

5.2.3 Pilosité

Pour ce qui concerne l'examen du niveau interspécifique, notre analyse linéaire généralisée n'a révélé aucune corrélation significative entre la pilosité et le THS.

Compte tenu du rôle crucial des poils dans la thermorégulation, nous avons anticipé certains effets en lien avec leur présence. En effet, les poils agissent comme une couche isolante entre l'environnement externe et le corps des abeilles (Heinrich, 1993a; May, 1979). Cette couche offre une protection contre le froid et la chaleur. Il a été observé chez les abeilles et les fourmis que l'accroissement de la pilosité est associé à une amélioration de la résistance aux vagues de chaleur (Buxton et al., 2021; Gonzalez, Oyen, Vitale, et al., 2022).

Cependant, des résultats opposés sont observés chez les abeilles tropicales qui possèdent une longueur de poils courte facilitant la dissipation de la chaleur excessive (Heinrich, 1993a; May, 1979 ; Peat et al., 2005). De surcroît, cette notion semble étayée par la variation intra-spécifique de la pilosité observée chez *Bombus terrestris* en corrélation avec sa localisation géographique. En effet, les populations de *Bombus terrestris* en Grèce ont des poils plus courts que leurs homologues au Royaume-Uni, ce qui suggère une adaptation évolutive en faveur d'une réduction de la longueur des poils dans un environnement plus chaud (Peat et al., 2005).

Cette dualité est aussi présente dans nos résultats étudiés. Par exemple, les bourdons et les osmies présentent une pilosité abondante et possèdent des valeurs médianes de THS relativement élevées. Alors que *Seladonia tumulorum* affiche la médiane de THS la plus élevée et possède en revanche un indice de pilosité plus modéré.

L'absence de corrélation pourrait être due à un échantillon de données réduit. En effet, nous avons calculé l'indice de pilosité pour trois spécimens par espèce. Avec un échantillon aussi petit, cette limitation a considérablement restreint notre ensemble de données, rendant ainsi difficile l'affirmation d'une corrélation probante. Le choix de trois individus par espèce était préalablement établi, car il est suffisant pour estimer la pilosité à l'échelle de l'espèce. Idéalement, l'évaluation de l'indice de pilosité pour tous les individus aurait été souhaitable, mais cela nécessite du temps et une utilisation de matériel qui rendait la tâche difficilement réalisable dans notre cas.

5.3 Corrélation entre le déclin des espèces en Belgique et le THS

Les espèces d'abeilles analysées dans le cadre de ce mémoire sont toutes répertoriées comme étant de "préoccupation mineure" (Least Concern) quant à leur menace d'extinction par l'IUCN, à l'exception d'*Andrena fulvago* qui est considérée comme "quasi menacée" (Near Threatened) (Drossart et al., 2019). En se basant sur l'étude de Duchenne (2020), des informations complémentaires sont apportées. Même si les espèces testées ne sont pas menacées d'extinction en Belgique, nous observons tout de même un déclin de 43% d'entre elles (*Annexe 5*).

Nous avons cherché à déterminer si ce déclin pouvait être attribué à une faible tolérance thermique. Nos résultats n'ont révélé aucun lien entre ces deux variables. Cette conclusion confirme les observations de l'étude de Duchenne (2020), qui attribue le déclin des abeilles aux changements dans l'utilisation des terres. En fait, l'intensification agricole et l'urbanisation sont reconnues comme des facteurs majeurs de déclin des insectes à l'échelle mondiale, en perturbant leurs cycles de vie normaux (Goulson et al., 2015; Newbold et al., 2015). Ces deux facteurs ont un impact négatif sur les abeilles en les privant des ressources nécessaires à leur survie, notamment des sources de nourriture et des sites de nidification non perturbés tels que des cavités souterraines, des tiges creuses et des terriers dans le sol (Goulson et al., 2015).

Bien que le changement climatique constitue une menace pour nos pollinisateurs, il ne se présente pas encore comme leur principal facteur de déclin (Duchenne et al., 2020). Cette observation pourrait expliquer l'absence de corrélation dans nos données.

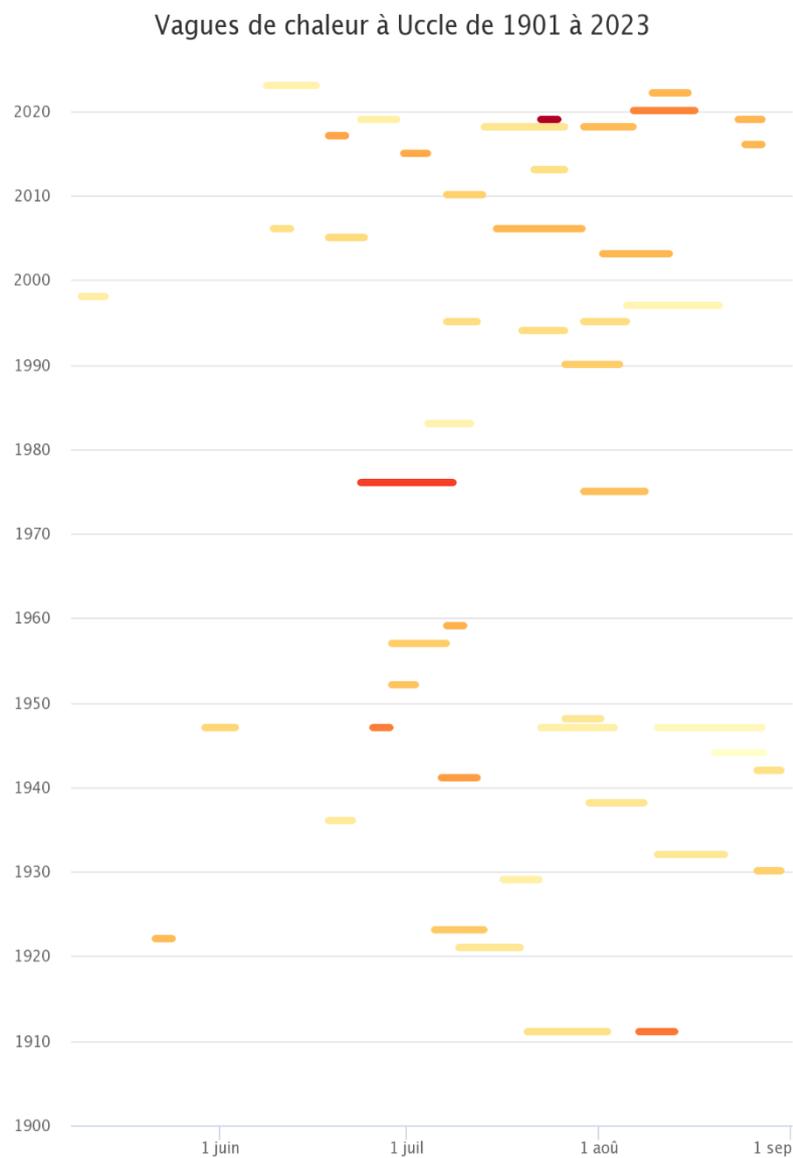
6. Conclusion

En conclusion, les résultats de notre expérience scientifique concernant la variation du temps avant la stupeur thermique (THS) des abeilles sauvages en Belgique confirment les études antérieures sur la question. Effet, les résultats effectués ont révélé des différences significatives du THS entre différentes espèces, tout en mettant en lumière des similitudes de résistance thermique au sein de genres spécifiques. Dans cette optique, l'exploration d'un possible signal phylogénétique au sein des populations d'abeilles du même genre apparaît comme une piste intéressante à suivre.

Qui plus est, les variations du THS entre les sexes ont montré une résistance thermique généralement supérieure chez les abeilles femelles. L'impact de caractéristiques morphologiques, tels que le poids sec, la taille et la pilosité sur le THS, s'est avéré quant à lui peu significatif à l'échelle interspécifique. Notons aussi que malgré certaines corrélations intraspécifiques identifiées, les interactions entre ces traits et le THS ont dévoilé une complexité plurielle, ce qui met en relief l'impact spécifique de chaque caractéristique sur chaque espèce.

Pour finir, précisons que cette étude n'a pas mis en évidence de lien significatif entre la résistance à la chaleur des abeilles sauvages en Belgique et leur déclin. Celui-ci est davantage causé par l'intensification agricole et l'urbanisation croissante. Ces conclusions soulignent donc la nécessité de poursuivre les recherches afin de mieux saisir les mécanismes sous-jacents à la résistance thermique et de développer des stratégies de conservation adaptées. Il en va de la préservation et de l'équilibre de nos écosystèmes.

7. Annexe



Annexe 1: Évolution du nombre annuel de vagues de chaleur à Uccle par année sur la période 1901-2023. (Institut Royal Météorologique de Belgique, 2020)

ESPÈCE	SEXE	TOTAL INDIVIDU	LATITUDE	LONGITUD E	ADRESSE
ANDRENA CHRYSOSCELES	F	1	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA CINERARIA	F	3	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA DORSATA	F	1	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
ANDRENA DORSATA	F	1	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA DORSATA	F	1	50°36'17"N	04°08'25"E	Rue du Grippet
ANDRENA FLAVIPES	F	1	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANDRENA FLAVIPES	F	1	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
ANDRENA FLAVIPES	F	1	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
ANDRENA FULVA	F	2	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANDRENA FULVA	F	1	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA FULVAGO	F	10	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANDRENA FUSCIPES	F	17	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
ANDRENA FUSCIPES	M	19	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
ANDRENA GRAVIDA	F	2	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANDRENA GRAVIDA	F	12	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA HAEMORRHOA	F	18	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA HUMILIS	F	1	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANDRENA NITIDA	F	1	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANDRENA NITIDA	F	2	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA SCOTICA	F	2	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA TIBIALIS	M	1	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANDRENA TIBIALIS	F	3	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
ANDRENA VAGA	F	18	50°25'25"N	03°58'56"E	Rue du Petit Spiennes
ANDRENA VAGA	M	16	50°25'25"N	03°58'56"E	Rue du Petit Spiennes
ANTHIDIUM MANICATUM	F	18	50°35'57"N	03°24'16"E	Quai du Pays Blanc
ANTHIDIUM MANICATUM	M	6	50°35'57"N	03°24'16"E	Quai du Pays Blanc
ANTHOPHORA PLUMIPES	F	17	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANTHOPHORA PLUMIPES	M	16	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
ANTHOPHORA QUADRIMACULATA	F	20	50°27'11"N	03°56'57"E	Rue Samson
ANTHOPHORA QUADRIMACULATA	M	16	50°27'11"N	03°56'57"E	Rue Samson
BOMBUS LAPIDARIUS	M	5	50°25'58.6"N	03°57'47.3"E	Chem. des Moutons
BOMBUS LAPIDARIUS	F	32	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
BOMBUS PASCUORUM	F	4	50°25'58.6"N	03°57'47.3"E	Chem. des Moutons
BOMBUS PASCUORUM	M	11	50°25'58.6"N	03°57'47.3"E	Chem. des Moutons
BOMBUS PASCUORUM	F	19	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
BOMBUS PASCUORUM	F	19	50°35'57"N	03°24'16"E	Quai du Pays Blanc
BOMBUS PASCUORUM	F	1	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
BOMBUS PRATORUM	M	16	50°35'41"N	03°30'04"E	Rue Joncquerelle
BOMBUS SYLVESTRIS	M	15	50°35'41"N	03°30'04"E	Rue Joncquerelle
CERATINA CYANEA	F	3	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
CERATINA CYANEA	F	1	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
CHELOSTOMA FLORISOMNE	F	15	50°35'41"N	03°30'04"E	Rue Joncquerelle

CHELOSTOMA FLORISOMNE	M	2	50°35'41"N	03°30'04"E	Rue Joncquerelle
COLLETES DAVIESANUS	F	31	50°27'32"N	03°56'51"E	blvd. Charles Quint
COLLETES HEDERAE	F	18	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
COLLETES HEDERAE	M	9	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
COLLETES HEDERAE	M	4	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
COLLETES SP	F	2	50°27'32"N	03°56'51"E	blvd. Charles Quint
DASYPODA HIRTIPIES	F	18	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
DASYPODA HIRTIPIES	M	1	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
DASYPODA HIRTIPIES	M	25	50°27'13"N	03°56'44"E	Sq.Franklin Delano Roosevelt
HALICTUS QUADRICINCTUS	F	1	50°31'45"N	03°54'32"E	Rue de la Gare
HALICTUS SCABIOSAE	F	2	50°25'58.6"N	03°57'47.3"E	Chem. des Moutons
HALICTUS SCABIOSAE	F	13	50°31'45"N	03°54'32"E	Rue de la Gare
HALICTUS SCABIOSAE	M	2	50°31'45"N	03°54'32"E	Rue de la Gare
HALICTUS SEXCINCTUS	M	1	50°27'18"N	04°02'36"E	Rue du Cimetière
HALICTUS TUMULORUM	F	3	50°27'18"N	04°02'36"E	Rue du Cimetière
HERIADES TRUNCORUM	F	38	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
HERIADES TRUNCORUM	M	4	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
HYLAEUS SIGNATUS	F	29	50°27'32"N	03°56'51"E	blvd. Charles Quint
HYLAEUS SIGNATUS	M	8	50°27'32"N	03°56'51"E	blvd. Charles Quint
LASIOGLOSSUM CALCEATUM	F	3	50°36'09"N	03°23'59"E	Quai du Luchet d'Antoing
LASIOGLOSSUM CALCEATUM	F	3	50°27'18"N	04°02'36"E	Rue du Cimetière
LASIOGLOSSUM CALCEATUM	F	1	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
LASIOGLOSSUM CALCEATUM	F	3	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
LASIOGLOSSUM FULVICORNE	F	5	50°36'09"N	03°23'59"E	Quai du Luchet d'Antoing
LASIOGLOSSUM LATICEPS	F	24	50°27'48"N	03°56'10"E	Chau. de Ghlin
LASIOGLOSSUM LEUCOZONIUM	F	2	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
LASIOGLOSSUM LEUCOZONIUM	F	1	50°27'18"N	04°02'36"E	Rue du Cimetière
LASIOGLOSSUM LEUCOZONIUM	M	2	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
LASIOGLOSSUM LEUCOZONIUM	F	8	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
LASIOGLOSSUM MORIO	M	1	50°25'58.6"N	03°57'47.3"E	Chem. des Moutons
LASIOGLOSSUM MORIO	F	10	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
LASIOGLOSSUM MORIO	F	1	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
LASIOGLOSSUM MORIO	F	1	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
LASIOGLOSSUM PAUXILLUM	F	4	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
LASIOGLOSSUM PAUXILLUM	F	2	50°36'09"N	03°23'59"E	Quai du Luchet d'Antoing
LASIOGLOSSUM VILLOSULUM	F	5	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
LASIOGLOSSUM VILLOSULUM	F	4	50°27'18"N	04°02'36"E	Rue du Cimetière
LASIOGLOSSUM VILLOSULUM	F	1	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
LASIOGLOSSUM VILLOSULUM	F	12	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
MEGACHILE ERICETORUM	F	14	50°35'57"N	03°24'16"E	Quai du Pays Blanc
MEGACHILE WILLUGHBIELLA	F	1	50°27'11"N	03°56'57"E	Rpe du château
MEGACHILIE VERSICOLOR	F	2	50°25'58.6"N	03°57'47.3"E	Chem. des Moutons
MEGACHILIE VERSICOLOR	F	1	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
MEGACHILIECENTUNCULARIS	F	1	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
MELICTA ALBIFRONS	F	1	50°32'16"N	03°23'56"E	Rue Vieux Baillard
MELITTA NIGRICANS	F	26	50°27'50"N	04°02'25"E	Rue du château

MELITTA NIGRICANS	M	17	50°27'50"N	04°02'25"E	Rue du château
NOMADA BIFASCIATA	F	1	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
NOMADA BIFASCIATA	M	4	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
NOMADA FLAVA	M	2	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
NOMADA FLAVA	F	1	50°35'41"N	03°30'04"E	Rue Joncquerelle
NOMADA LATHBURIANA	F	17	50°25'25"N	03°58'56"E	Rue du Petit Spiennes
NOMADA PANZERI	F	1	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
NOMADA PANZERI	F	3	50°35'41"N	03°30'04"E	Rue Joncquerelle
NOMADA RUFICORNIS	F	3	50°35'41"N	03°30'04"E	Rue Joncquerelle
NOMADA RUFIPES	F	4	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
NOMADA RUFIPES	M	8	50°29'35"N	03°40'20"E	Rue Emile Carlier
OSMIA BICORNIS	F	1	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
OSMIA BICORNIS	F	5	50°27'11"N	03°56'57"E	Rue Samson
OSMIA BICORNIS	F	21	50°32'16"N	03°23'56"E	Rue Vieux Baillard
OSMIA CORNUTA	F	20	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
OSMIA LEAIANA	F	3	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
OSMIA LEAIANA	F	1	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
OSMIA NIVEATA	F	1	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
PANURGUS CALCARATUS	F	5	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
PANURGUS CALCARATUS	F	2	50°26'30"N	03°55'01"E	Rue du Wez Bouleux
SELADONIA TUMULORUM	F	10	50°36'09"N	03°23'59"E	Quai du Luchet d'Antoing
SPHECODES ALBILABRIS	F	1	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
SPHECODES ALBILABRIS	M	17	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
SPHECODES EPHIPPIUS	F	4	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
SPHECODES PELLUCIDUS	F	13	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
SPHECODES SP	M	2	50°29'51"N	03°43'14"E	Rue du Grippet
STELIS BREVIUSCULA	F	10	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
STELIS BREVIUSCULA	M	2	50°27'51"N	03°57'03"E	Chem. du Champs de Mars
TERRESTRIBOMBUS SP.	F	11	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
TERRESTRIBOMBUS SP.	M	3	50°36'17"N	04°08'25"E	Pl. René Branquart
THYREUS ORBATUS	F	1	50°27'11"N	03°56'57"E	Rue Samson

Annexe 2 : Liste du nombre d'individus par espèce capturées par site

Espèces	Femelle	Mâle
<i>Andrena dorsata</i>	25	
<i>Andrena flavipes</i>	24	
<i>Andrena fulvago</i>	10	
<i>Andrena fuscipes</i>	17	19
<i>Andrena gravida</i>	14	
<i>Andrena haemorrhoea</i>	18	
<i>Andrena vaga</i>	18	16
<i>Anthidium manicatum</i>	18	
<i>Anthophora plumipes</i>	17	16
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	20	16
<i>Bombus lapidarius</i>	32	
<i>Bombus pascuorum</i>	43	11
<i>Bombus pratorum</i>		16
<i>Bombus sylvestris</i>		15
<i>Chelostoma florissomne</i>	15	
<i>Colletes daviesanus</i>	31	
<i>Colletes hederæ</i>	18	13
<i>Dasypoda hirtipes</i>	18	26
<i>Halictus scabiosæ</i>	15	
<i>Heriades truncorum</i>	38	
<i>Hylæus signatus</i>	29	
<i>Lasioglossum calceatum</i>	11	
<i>Lasioglossum laticeps</i>	24	
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	13	
<i>Lasioglossum morio</i>	12	
<i>Lasioglossum villosulum</i>	22	
<i>Megachile ericetorum</i>	14	
<i>Melitta nigricans</i>	26	17
<i>Nomada lathburiana</i>	17	
<i>Osmia bicornis</i>	27	
<i>Osmia cornuta</i>	20	
<i>Seladonia tumulorum</i>	10	
<i>Sphecodes albilabris</i>		17
<i>Sphecodes pellucidus</i>	13	
<i>Stelis breviscula</i>	10	
<i>Terretribombus sp.</i>	11	

Annexe 3: Tableau recensant les espèces collectées ainsi que le nombre de spécimen pour chaque sexe

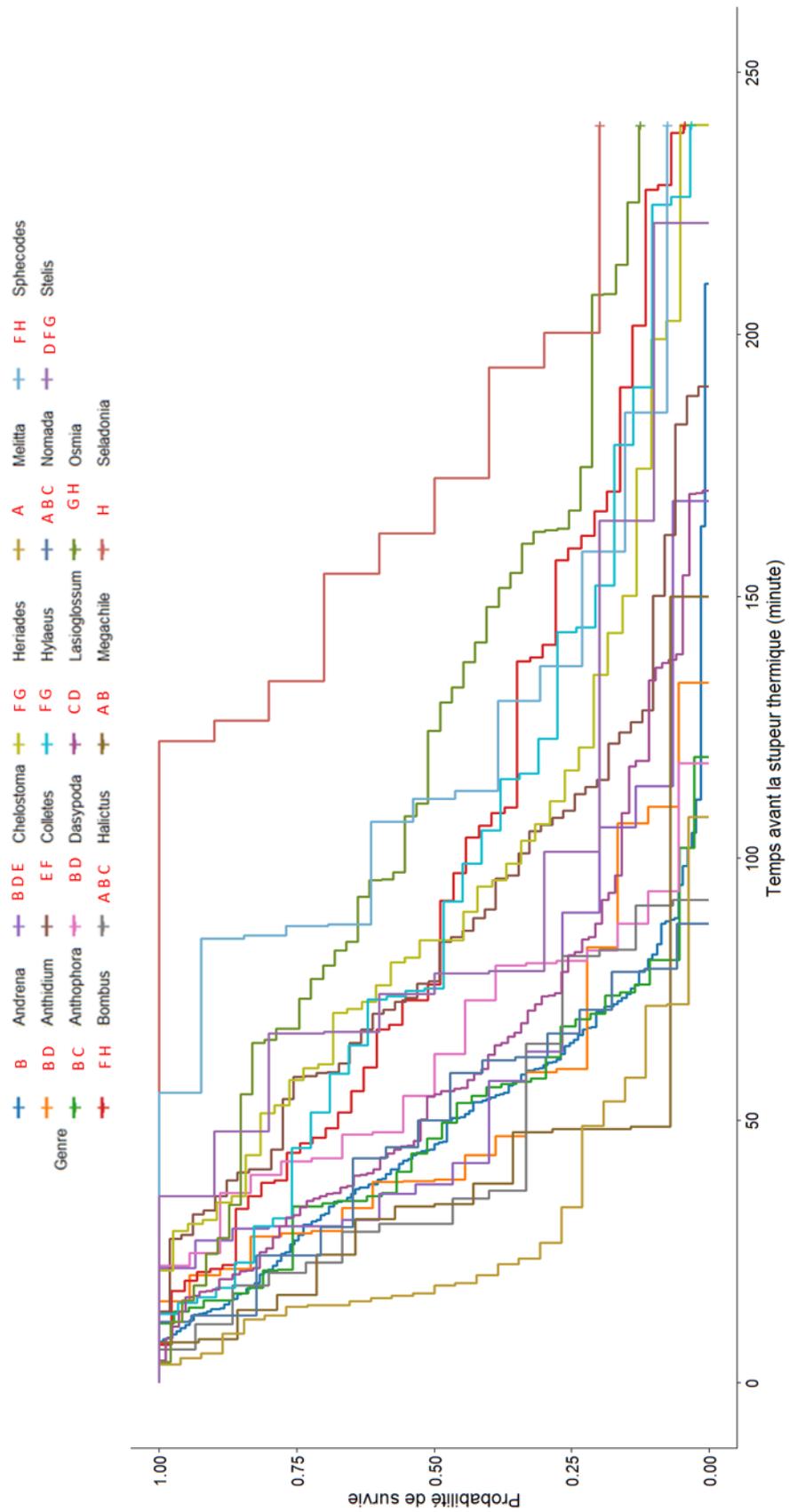
Espèce	Sexe	n	Analyse statistique	chi ²	DF	p.value
<i>Andrena dorsata</i>	F	25	GLM (negative binomiale 1)	0.0675	1	0.795
<i>Andrena flavipes</i>	F	24	GLM (negative binomiale 1)	0.1216	1	0.7273
<i>Andrena fulvago</i>	F	10	GLM (negative binomiale 1)	1.3426	1	0.2466
<i>Andrena fuscipes</i>	F	17	GLM (negative binomiale 1)	4.7548	1	0.02922 *
<i>Andrena fuscipes</i>	M	19	GLM (negative binomiale 2)	2.678	1	0.1017
<i>Andrena gravida</i>	F	14	GLM (negative binomiale 1)	0.7256	1	0.3943
<i>Andrena haemorrhoa</i>	F	18	GLM (negative binomiale 1)	0.1931	1	0.6604
<i>Andrena vaga</i>	F	18	GLM (negative binomiale 1)	0.3411	1	0.5592
<i>Andrena vaga</i>	M	16	GLM (negative binomiale 1)	0.0589	1	0.8083
<i>Anthidium manicatum</i>	F	18	GLM (negative binomiale 1)	0.4354	1	0.5094
<i>Anthophora plumipes</i>	F	17	GLM (negative binomiale 2)	5.9833	1	0.01444 *
<i>Anthophora plumipes</i>	M	16	GLM (negative binomiale 1)	0.6428	1	0.4227
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	F	20	GLM (negative binomiale 1)	0.7899	1	0.3741
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	M	16	GLM (negative binomiale 2)	0.0296	1	0.8634
<i>Bombus lapidarius</i>	F	32	GLM (negative binomiale 1)	8.0723	1	0.004495 **
<i>Bombus pascuorum</i>	F	43	GLM (negative binomiale 1)	22.586	1	2.009e-06 ***
<i>Bombus pascuorum</i>	M	11	GLM (negative binomiale 1)	31.261	1	2.255e-08 ***
<i>Bombus pratorum</i>	M	16	GLM (negative binomiale 2)	0.4822	1	0.4874
<i>Bombus sylvestris</i>	M	15	GLM (negative binomiale 1)	9.4054	1	0.002163 **
<i>Chelostoma florissomne</i>	F	15	GLM (negative binomiale 1)	0.086	1	0.7694
<i>Colletes daviesanus</i>	F	31	GLM (negative binomiale 1)	0.0738	1	0.7859
<i>Colletes hederæ</i>	F	18	GLM (negative binomiale 1)	8.8902	1	0.002867 **
<i>Colletes hederæ</i>	M	13	GLM (negative binomiale 1)	1.9184	1	0.166
<i>Dasypoda hirtipes</i>	F	18	GLM (negative binomiale 1)	1.4956	1	0.2213
<i>Dasypoda hirtipes</i>	M	26	GLM (negative binomiale 1)	1.5984	1	0.2061
<i>Halictus scabiosæ</i>	F	15	GLM (negative binomiale 1)	0.0813	1	0.7755
<i>Heriades truncorum</i>	F	38	GLM (negative binomiale 1)	2.6269	1	0.1051
<i>Hylaeus signatus</i>	F	29	GLM (negative binomiale 1)	1.5866	1	0.2078
<i>Lasioglossum calceatum</i>	F	11	GLM (negative binomiale 1)	0.5508	1	0.458
<i>Lasioglossum laticeps</i>	F	24	GLM (negative binomiale 1)	0.0176	1	0.8943
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	F	13	GLM (negative binomiale 1)	2.3658	1	0.124
<i>Lasioglossum morio</i>	F	12	GLM (negative binomiale 1)	0.8269	1	0.3632
<i>Lasioglossum villosulum</i>	F	22	GLM (negative binomiale 1)	0.1669	1	0.6829
<i>Megachile ericetorum</i>	F	14	GLM (negative binomiale 1)	0.0115	1	0.9145
<i>Melitta nigricans</i>	F	26	GLM (negative binomiale 1)	0.3587	1	0.5493
<i>Melitta nigricans</i>	M	17	GLM (negative binomiale 1)	1.1215	1	0.2896
<i>Nomada lathburiana</i>	F	17	GLM (negative binomiale 1)	2.4854	1	0.1149
<i>Osmia bicornis</i>	F	27	GLM (negative binomiale 1)	0.3233	1	0.5696
<i>Osmia cornuta</i>	F	20	GLM (negative binomiale 1)	2.3562	1	0.1248
<i>Seladonia tumulorum</i>	F	10	GLM (negative binomiale 1)	1.7611	1	0.1845
<i>Sphecodes albilabris</i>	M	17	GLM (negative binomiale 2)	0.0172	1	0.8957
<i>Sphecodes pellucidus</i>	F	13	GLM (negative binomiale 1)	0.8142	1	0.3669

<i>Stelis breviscula</i>	F	10	GLM (negative binomiale 1)	0.1405	1	0.7078
<i>Terretribombus sp.</i>	F	11	GLM (negative binomiale 1)	2.3394	1	0.1261

Annexe 4 : Tableau représentant la corrélation entre le poids sec et le THS

Espèce	Valeur tendance d'occupation	Statut IUCN	Tendance d'occupation
<i>Andrena dorsata</i>	0.00614589	LC	Augmente
<i>Andrena flavipes</i>	0.00513126	LC	Augmente
<i>Andrena fulvago</i>	-0.00201221	NT	Diminue
<i>Andrena fuscipes</i>	-0.00069575	LC	Diminue
<i>Andrena gravida</i>	-0.0051544	LC	Diminue
<i>Andrena haemorrhoa</i>	-0.00295614	LC	Diminue
<i>Andrena vaga</i>	0.00554349	LC	Augmente
<i>Anthidium manicatum</i>	0.00194923	LC	Augmente
<i>Anthophora plumipes</i>	0.00045438	LC	Stable
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	0.00092938	LC	Augmente
<i>Bombus lapidarius</i>	0.01117203	LC	Augmente
<i>Bombus pascuorum</i>	0.01056705	LC	Augmente
<i>Bombus pratorum</i>	0.00951226	LC	Augmente
<i>Bombus sylvestris</i>	-0.00085187	LC	Stable
<i>Chelostoma florissomne</i>	-0.00842584	LC	Diminue
<i>Colletes daviesanus</i>	-0.01102484	LC	Diminue
<i>Dasyglossum hirtipes</i>	0.00286684	LC	Augmente
<i>Halictus scabiosae</i>	0.00109419	LC	Augmente
<i>Heriades truncorum</i>	0.00045751	LC	Stable
<i>Hylaeus signatus</i>	-0.00300394	LC	Diminue
<i>Lasioglossum calceatum</i>	-0.00572075	LC	Diminue
<i>Lasioglossum laticeps</i>	-0.00549755	LC	Diminue
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	-0.00471393	LC	Diminue
<i>Lasioglossum morio</i>	-0.00143021	LC	Stable
<i>Lasioglossum villosulum</i>	-0.00591879	LC	Diminue
<i>Megachile ericetorum</i>	0.0016509	LC	Augmente
<i>Melitta nigricans</i>	0.00298243	LC	Augmente
<i>Nomada lathburiana</i>	0.00237382	LC	Augmente
<i>Osmia bicornis</i>	-0.00203148	LC	Diminue
<i>Osmia cornuta</i>	0.00097708	LC	Stable
<i>Seladonia tumulorum</i>	-0.00835658	LC	Diminue
<i>Sphecodes albilabris</i>	0.00057665	LC	Augmente
<i>Sphecodes pellucidus</i>	-0.00147581	LC	Diminue
<i>Stelis breviscula</i>	-0.00180644	LC	Diminue

Annexe 5 : Tableau représentant le statut de conservation des espèces testées. (LC= least concern, NT=near threatened) La deuxième colonne permet de déterminer si les espèces sont en déclin en Belgique. Les valeurs négatives représentent un déclin et les positives une expansion.



Annexe 6 : Courbe de Kaplan-Meier pour les différents genres d'abeilles femelles. Les lettres rouges représentent la différence significative entre les courbes obtenues grâce au test survdiff()

8. Bibliographie

- Aamodt, R. M. (2008). The caste-and age-specific expression signature of honeybee heat shock genes shows an alternative splicing-dependent regulation of Hsp90. *Mechanisms of Ageing and Development*, 129(11), 632-637.
- Abrol, D. P. (2012). *Pollination Biology*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1942-2>
- Arbetman, M. P., Meeus, I., Morales, C. L., Aizen, M. A., & Smagghe, G. (2013). Alien parasite hitchhikes to Patagonia on invasive bumblebee. *Biological Invasions*, 15, 489-494.
- Ascher, J. S., & Pickering, J. (2022). *Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera : Apoidea : Anthophila)*.
http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species
- Ayasse, M., & Jarau, S. (2014). Chemical ecology of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 59, 299-319.
- Ayrinhac, A., Debat, V., Gibert, P., Kister, A.-G., Legout, H., Moreteau, B., Vergilino, R., & David, J. R. (2004). Cold adaptation in geographical populations of *Drosophila melanogaster* : Phenotypic plasticity is more important than genetic variability. *Functional Ecology*, 700-706.
- Baer, B. (2003). Bumblebees as model organisms to study male sexual selection in social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(6), 521-533.
<https://doi.org/10.1007/s00265-003-0673-5>
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. D., & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research : Direct effects of rising temperature on insect herbivores: RISING TEMPERATURE and INSECT HERBIVORES. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>
- Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S., Kornbluth, S., & Winfree, R. (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(51), 20645-20649.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1115559108>
- Baudier, K. M., D'Amelio, C. L., Malhotra, R., O'Connor, M. P., & O'Donnell, S. (2018). Extreme Insolation : Climatic Variation Shapes the Evolution of Thermal Tolerance at Multiple Scales. *The American Naturalist*, 192(3), 347-359. <https://doi.org/10.1086/698656>
- Bedford, F. E., Whittaker, R. J., & Kerr, J. T. (2012). Systemic range shift lags among a pollinator species assemblage following rapid climate change. *Botany*, 90(7), 587-597.
- Bergström, G., Svensson, B. G., Appelgren, M., & Groth, I. (1981). Complexity of bumble bee marking pheromones : Biochemical, ecological and systematical interpretations. *Systematics Association*, 19, 175.
- Bernhardt, P. (2000). Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Pollen and pollination*, 293-320.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemuller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., & Thomas, C. D. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351-354.
- Blüthgen, N., & Klein, A.-M. (2011). Functional complementarity and specialisation : The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and applied ecology*, 12(4), 282-291.

Bommarco, R., Marini, L., & Vaissière, B. E. (2012). Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia*, *169*, 1025-1032.

Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., & Klein, A.-M. (2013). Synergistic effects of non- *Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1754), 20122767. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2767>

Brown, M. J. F., Schmid-Hempel, R., & Schmid-Hempel, P. (2003). Queen-controlled sex ratios and worker reproduction in the bumble bee *Bombus hypnorum*, as revealed by microsatellites. *Molecular Ecology*, *12*(6), 1599-1605.

Brown, M. J., & Paxton, R. J. (2009). The conservation of bees : A global perspective. *Apidologie*, *40*(3), 410-416.

Bujan, J., & Kaspari, M. (2017). Nutrition modifies critical thermal maximum of a dominant canopy ant. *Journal of Insect Physiology*, *102*, 1-6.

Bujan, J., Roeder, K. A., de Beurs, K., Weiser, M. D., & Kaspari, M. (2020). Thermal diversity of North American ant communities : Cold tolerance but not heat tolerance tracks ecosystem temperature. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(9), 1486-1494.

Busch, G. (2006). Future European agricultural landscapes—What can we learn from existing quantitative land use scenario studies? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *114*(1), 121-140.

Buxton, J. T., Robert, K. A., Marshall, A. T., Dutka, T. L., & Gibb, H. (2021). A cross-species test of the function of cuticular traits in ants (Hymenoptera : Formicidae). *Myrmecological News*, *31*.

Byers, D. L. (2017). Studying Plant–Pollinator Interactions in a Changing Climate : A Review of Approaches. *Applications in Plant Sciences*, *5*(6), 1700012. <https://doi.org/10.3732/apps.1700012>

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

Campion, C., Rajamohan, A., & Dillon, M. E. (2023). Sperm can't take the heat : Short-term temperature exposures compromise fertility of male bumble bees (*Bombus impatiens*). *Journal of Insect Physiology*, *146*, 104491. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2023.104491>

Cane, J. H. (1987). Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 145-147.

CaraDonna, P. J., Cunningham, J. L., & Iler, A. M. (2018). Experimental warming in the field delays phenology and reduces body mass, fat content and survival : Implications for the persistence of a pollinator under climate change. *Functional Ecology*, *32*(10), 2345-2356.

Cardinal, S., & Danforth, B. N. (2013). Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1755), 20122686.

Carnesecchi, E., Svendsen, C., Lasagni, S., Grech, A., Quignot, N., Amzal, B., Toma, C., Tosi, S., Rortais, A., & Cortinas-Abrahantes, J. (2019). Investigating combined toxicity of binary mixtures in bees : Meta-analysis of laboratory tests, modelling, mechanistic basis and implications for risk assessment. *Environment International*, *133*, 105256.

Carrière, Y. (2003). Haplodiploidy, sex, and the evolution of pesticide resistance. *Journal of economic entomology*, *96*(6), 1626-1640.

Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, *333*(6045), 1024-1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>

Conrad, T., Paxton, R. J., Barth, F. G., Francke, W., & Ayasse, M. (2010). Female choice in the red mason bee, *Osmia rufa* (L.) (Megachilidae). *Journal of Experimental Biology*, *213*(23), 4065-4073. <https://doi.org/10.1242/jeb.038174>

- Conrad, T., Stöcker, C., & Ayasse, M. (2017). The effect of temperature on male mating signals and female choice in the red mason bee, *Osmia bicornis* (L.). *Ecology and Evolution*, 7(21), 8966-8975. <https://doi.org/10.1002/ece3.3331>
- Contrera, F. A. L., Imperatriz-Fonseca, V. L., & Koedam, D. (2017). Age-dependent mass variation in the stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Apidae, Meliponini). *Journal of Morphological Sciences*, 23(3), 0-0.
- Cook, J. M. (1993). Sex determination in the Hymenoptera : A review of models and evidence. *Heredity*, 71(4), 421-435.
- Courtney, S. P., Hill, C. J., & Westerman, A. (1982). Pollen carried for long periods by butterflies. *Oikos*, 260-263.
- Cox, P. A. (1991). Abiotic pollination : An evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 333(1267), 217-224.
- Crane, E. (2004). A short history of knowledge about honey bees (*Apis*) up to 1800. *Bee world*, 85(1), 6-11.
- Cridland, J. M., Tsutsui, N. D., & Ramírez, S. R. (2017). The complex demographic history and evolutionary origin of the western honey bee, *Apis mellifera*. *Genome Biology and Evolution*, 9(2), 457-472.
- Czekońska, K., & Tofilski, A. (2020). Body mass of honey bee drones developing in constant and in changing temperatures. *Apidologie*, 51(4), 510-518.
- Danforth, B. N., Minckley, R. L., Neff, J. L., & Fawcett, F. (2019). *The solitary bees : Biology, evolution, conservation*. Princeton University Press.
- Delaplane, K. S., & Mayer, D. F. (2000). *Crop pollination by bees*. CABI publishing.
- Denlinger, D. L., & Yocum, G. D. (2019). Physiology of heat sensitivity. In *Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management* (p. 7-53). CRC Press.
- Descimon, H., Bachelard, P., Boitier, E., & Pierrat, V. (2005). Decline and extinction of *Parnassius apollo* populations in France-continued. *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*, 1, 114-115.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Dew, R. M., Silva, D. P., & Rehan, S. M. (2019). Range expansion of an already widespread bee under climate change. *Global Ecology and Conservation*, 17, e00584.
- Drossart, M., Rasmont, P., Vanormelingen, P., Dufrêne, M., Folschweiller, M., Pauly, A., Vereecken, N., Vray, S., Zambra, E., D'Haeseleer, J., & Michez, D. (2019). *Belgian Red List of Bees*.
- Duchateau, M. J., Velthuis, H. H., & Boomsma, J. J. (2004). Sex ratio variation in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Behavioral Ecology*, 15(1), 71-82.
- Duchenne, F., Thébault, E., Michez, D., Elias, M., Drake, M., Persson, M., Rousseau-Piot, J. S., Pollet, M., Vanormelingen, P., & Fontaine, C. (2019). Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe. *Nature Ecology & Evolution*, 4(1), 115-121. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1062-4>
- Duchenne, F., Thébault, E., Michez, D., Gérard, M., Devaux, C., Rasmont, P., Vereecken, N., & Fontaine, C. (2020). *Long-term effects of global change on occupancy and flight period of wild bees in Belgium*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15379>

Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., & Mearns, L. O. (2000). Climate Extremes : Observations, Modeling, and Impacts. *Science*, 289(5487), 2068-2074. <https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2068>

EDO. (2023). *Drought in Europe : June 2023 : GDO analytical report*. Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2760/575433>

Ellis, C. R., Feltham, H., Park, K., Hanley, N., & Goulson, D. (2017). Seasonal complementary in pollinators of soft-fruit crops. *Basic and Applied Ecology*, 19, 45-55.

Estoup, A., Scholl, A., Pouvreau, A., & Solignac, M. (1995). Monoandry and polyandry in bumble bees (Hymenoptera; Bombinae) as evidenced by highly variable microsatellites. *Molecular Ecology*, 4(1), 89-94.

Faleiro, F. V., Nemésio, A., & Loyola, R. (2018). Climate change likely to reduce orchid bee abundance even in climatic suitable sites. *Global Change Biology*, 24(6), 2272-2283.

Fayet, A. (2022). *Apiculture en Wallonie, plan de développement stratégique 2022-2023*.

Fiordaliso, W. (2020). *Structure des communautés d'abeilles sauvages au sein du paysage montois : Etude en vue de l'élaboration d'un plan d'action* [Master's thesis]. UMONS.

Gardner, J. L., Peters, A., Kearney, M. R., Joseph, L., & Heinsohn, R. (2011). Declining body size : A third universal response to warming? *Trends in ecology & evolution*, 26(6), 285-291.

Gelles, R. V., Davis, T. S., & Stevens-Rumann, C. S. (2022). Wildfire and forest thinning shift floral resources and nesting substrates to impact native bee biodiversity in ponderosa pine forests of the Colorado Front Range. *Forest Ecology and Management*, 510, 120087.

Gerard, M., Michez, D., Debat, V., Fullgrabe, L., Meeus, I., Piot, N., Sculfort, O., Vastrade, M., Smaghe, G., & Vanderplanck, M. (2018). Stressful conditions reveal decrease in size, modification of shape but relatively stable asymmetry in bumblebee wings. *Scientific Reports*, 8(1), 15169.

Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., Michez, D., Scott-Brown, A., & Koch, H. (2020). *Global warming and plant–pollinator mismatches*. *Emerg Top Life Sci* 4 : 77–86.

Giannini, T. C., Acosta, A. L., Garófalo, C. A., Saraiva, A. M., Alves-dos-Santos, I., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2012). Pollination services at risk : Bee habitats will decrease owing to climate change in Brazil. *Ecological Modelling*, 244, 127-131.

Giannini, T. C., Maia-Silva, C., Acosta, A. L., Jaffé, R., Carvalho, A. T., Martins, C. F., Zanella, F. C., Carvalho, C. A., Hrnir, M., & Saraiva, A. M. (2017). Protecting a managed bee pollinator against climate change : Strategies for an area with extreme climatic conditions and socioeconomic vulnerability. *Apidologie*, 48, 784-794.

Gonzalez, V. H., Hranitz, J. M., Percival, C. R., Pulley, K. L., Tapsak, S. T., Tscheulin, T., Petanidou, T., & Barthell, J. F. (2020). Thermal tolerance varies with dim-light foraging and elevation in large carpenter bees (Hymenoptera : Apidae : Xylocopini). *Ecological Entomology*, 45(3), 688-696.

Gonzalez, V. H., Oyen, K., Aguilar, M. L., Herrera, A., Martin, R. D., & Ospina, R. (2022). High thermal tolerance in high-elevation species and laboratory-reared colonies of tropical bumble bees. *Ecology and Evolution*, 12(12), e9560.

Gonzalez, V. H., Oyen, K., Ávila, O., & Ospina, R. (2022). Thermal limits of Africanized honey bees are influenced by temperature ramping rate but not by other experimental conditions. *Journal of Thermal Biology*, 110, 103369.

Gonzalez, V. H., Oyen, K., Vitale, N., & Ospina, R. (2022). Neotropical stingless bees display a strong response in cold tolerance with changes in elevation. *Conservation Physiology*, 10(1), coac073.

Goulet, H., & Huber, J. T. (1993). Hymenoptera of the world : An identification guide to families. *Centre for Land and Biological Resources Research*.

- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, *347*(6229), 1255-1259.
- Greenleaf, S. S., & Kremen, C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(37), 13890-13895.
- Guisan, A., & Rahbek, C. (2011). SESAM—a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. In *Journal of Biogeography* (Vol. 38, Numéro 8, p. 1433-1444). Wiley Online Library.
- Hamblin, A. L., Youngsteadt, E., López-Urbe, M. M., & Frank, S. D. (2017). Physiological thermal limits predict differential responses of bees to urban heat-island effects. *Biology Letters*, *13*(6), 20170125. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0125>
- Hayes, T., & López-Martínez, G. (2021). Resistance and survival to extreme heat shows circadian and sex-specific patterns in a cavity nesting bee. *Current Research in Insect Science*, *1*, 100020.
- Heinrich, B. (1975). Thermoregulation in bumblebees : II. Energetics of warm-up and free flight. *Journal of comparative physiology*, *96*, 155-166.
- Heinrich, B. (1993a). Tropical Bees. In *The Hot-Blooded Insects* (Springer, p. 277-291). doi:10.1007/978-3-662-10340-1_8
- Heinrich, B. (1996). *The thermal warriors : Strategies of insect survival*. Harvard University Press.
- Heinrich, B. (1993b). The hot-blooded insects : Mechanisms and evolution of thermoregulation. *Harvard University Press*.
- Heinrich, B., & Buchmann, S. L. (1986). Thermoregulatory physiology of the carpenter bee, *Xylocopa varipuncta*. *Journal of Comparative Physiology B*, *156*, 557-562.
- Heinrich, B., & Esch, H. (1994). Thermoregulation in bees. *American Scientist*, *82*(2), 164-170.
- Heinrich, B., & Heinrich, M. J. (1983). Size and caste in temperature regulation by bumblebees. *Physiological Zoology*, *56*(4), 552-562.
- Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., & Decourtye, A. (2012). A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, *336*(6079), 348-350.
- Herrera, C. M. (1987). Components of pollinator "quality" : Comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 79-90.
- Huang, S.-P., Hsu, Y., & Tu, M.-C. (2006). Thermal tolerance and altitudinal distribution of two *Sphenomorphus* lizards in Taiwan. *Journal of Thermal Biology*, *31*(5), 378-385.
- Jacobson, M. M., Tucker, E. M., Mathiasson, M. E., & Rehan, S. M. (2018). Decline of bumble bees in northeastern North America, with special focus on *Bombus terricola*. *Biological Conservation*, *217*, 437-445.
- Jacquemin, F., Violle, C., Rasmont, P., & Dufrêne, M. (2017). Mapping the dependency of crops on pollinators in Belgium. *One Ecosystem*, *2*, e13738.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms : The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual review of ecology and systematics*, *29*(1), 83-112.
- Kehrberger, S., & Holzschuh, A. (2019). Warmer temperatures advance flowering in a spring plant more strongly than emergence of two solitary spring bee species. *PLOS ONE*, *14*(6), e0218824. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218824>
- Kellermann, V., Overgaard, J., Hoffmann, A. A., Fløjgaard, C., Svenning, J.-C., & Loeschcke, V. (2012). Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly

constrained phylogenetically. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 16228-16233.

Kerr, J. T., Pindar, A., Galpern, P., Packer, L., Potts, S. G., Roberts, S. M., Rasmont, P., Schweiger, O., Colla, S. R., Richardson, L. L., Wagner, D. L., Gall, L. F., Sikes, D. S., & Pantoja, A. (2015). Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*, 349(6244), 177-180. <https://doi.org/10.1126/science.aaa7031>

Kharouba, H. M., Algar, A. C., & Kerr, J. T. (2009). Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. *Ecology*, 90(8), 2213-2222.

Kingsolver, J. G., Diamond, S. E., & Buckley, L. B. (2013). Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Functional Ecology*, 27(6), 1415-1423.

Kingsolver, J., & Huey, R. (2008). Size, temperature, and fitness : Three rules. *Evolutionary Ecology Research*, 10(2), 251-268.

Klatt, B. K., Holzschuh, A., Westphal, C., Clough, Y., Smit, I., Pawelzik, E., & Tscharntke, T. (2014). Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1775), 20132440. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2440>

Klein, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003). Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1518), 955-961. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2306>

Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 274(1608), 303-313.

Klostermeyer, E. C., & Gerber, H. S. (1969). Nesting behavior of *Megachile rotundata* (Hymenoptera : Megachilidae) monitored with an event recorder. *Annals of the Entomological Society of America*, 62(6), 1321-1325.

Koo, J., Son, T.-G., Kim, S.-Y., & Lee, K.-Y. (2015). Differential responses of *Apis mellifera* heat shock protein genes to heat shock, flower-thinning formulations, and imidacloprid. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18(3), 583-589.

Kovac, H., Stabentheiner, A., Hetz, S. K., Petz, M., & Crailsheim, K. (2007). Respiration of resting honeybees. *Journal of Insect Physiology*, 53(12), 1250-1261. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.06.019>

Krunić, M. D., & Stanisavljević, L. Ž. (2006). Supercooling points and diapause termination in overwintering adults of orchard bees *Osmia cornuta* and *O. rufa* (Hymenoptera : Megachilidae). *Bulletin of Entomological Research*, 96(3), 323-326. <https://doi.org/10.1079/BER2006423>

Kudo, G., & Cooper, E. J. (2019). When spring ephemerals fail to meet pollinators : Mechanism of phenological mismatch and its impact on plant reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1904), 20190573. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0573>

Leiva, F. P., Calosi, P., & Verberk, W. C. (2019). Scaling of thermal tolerance with body mass and genome size in ectotherms : A comparison between water-and air-breathers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1778), 20190035.

Lin, Y.-J., Seroude, L., & Benzer, S. (1998). Extended life-span and stress resistance in the *Drosophila* mutant methuselah. *Science*, 282(5390), 943-946.

López-Martínez, G., & Hahn, D. A. (2012). Short-term anoxic conditioning hormesis boosts antioxidant defenses, lowers oxidative damage following irradiation and enhances male

sexual performance in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Journal of Experimental Biology*, 215(12), 2150-2161.

Lutterschmidt, W. I., & Hutchison, V. H. (1997). The critical thermal maximum : Data to support the onset of spasms as the definitive end point. *Canadian Journal of Zoology*, 75(10), 1553-1560. <https://doi.org/10.1139/z97-782>

Lysenkov, S. N. (2009). On the estimation of the influence of the character of insect pollinators movements on the pollen transfer dynamics. *Entomological Review*, 89, 143-149.

Ma, C.-S., Ma, G., & Pincebourde, S. (2021). Survive a Warming Climate : Insect Responses to Extreme High Temperatures. *Annual Review of Entomology*, 66(1), 163-184. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041520-074454>

Maebe, K., De Baets, A., Vandamme, P., Vereecken, N. J., Michez, D., & Smagghe, G. (2021). Impact of intraspecific variation on measurements of thermal tolerance in bumble bees. *Journal of thermal biology*, 99, 103002.

Marshall, L., Biesmeijer, J. C., Rasmont, P., Vereecken, N. J., Dvorak, L., Fitzpatrick, U., Francis, F., Neumayer, J., Ødegaard, F., Paukkunen, J. P. T., Pawlikowski, T., Reemer, M., Roberts, S. P. M., Straka, J., Vray, S., & Dendoncker, N. (2018). The interplay of climate and land use change affects the distribution of EU bumblebees. *Global Change Biology*, 24(1), 101-116. <https://doi.org/10.1111/gcb.13867>

Martinet, B., Dellicour, S., Ghisbain, G., Przybyla, K., Zambra, E., Lecocq, T., Boustani, M., Baghirov, R., Michez, D., & Rasmont, P. (2021). Global effects of extreme temperatures on wild bumblebees. *Conservation Biology*, 35(5), 1507-1518. <https://doi.org/10.1111/cobi.13685>

Martinet, B., Lecocq, T., Smet, J., & Rasmont, P. (2015). A Protocol to Assess Insect Resistance to Heat Waves, Applied to Bumblebees (*Bombus Latreille*, 1802). *PLOS ONE*, 10(3), e0118591. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118591>

Martinet, B., Zambra, E., Przybyla, K., Lecocq, T., Anselmo, A., Nonclercq, D., Rasmont, P., Michez, D., & Hennebert, E. (2021). Mating under climate change : Impact of simulated heatwaves on the reproduction of model pollinators. *Functional Ecology*, 35(3), 739-752. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13738>

Martínez-Porchas, M., & Hernández-Rodríguez, M. (2010). *Critical thermal maxima and minima of *Sardinops sagax caeruleus* Girard 1854 and the analyses of behavioral responses to establish adequate endpoints.*

May, M. L. (1979). Insect thermoregulation. *Annual review of entomology*, 24(1), 313-349.

McAfee, A., Chapman, A., Higo, H., Underwood, R., Milone, J., Foster, L. J., Guarna, M. M., Tarpy, D. R., & Pettis, J. S. (2020). Vulnerability of honey bee queens to heat-induced loss of fertility. *Nature Sustainability*, 3(5), 367-376. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0493-x>

McKinstry, M., Chung, C., Truong, H., Johnston, B. A., & Snow, J. W. (2017). The heat shock response and humoral immune response are mutually antagonistic in honey bees. *Scientific Reports*, 7(1), 8850.

Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., ... Zust, A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern : EUROPEAN PHENOLOGICAL RESPONSE TO CLIMATE CHANGE. *Global Change Biology*, 12(10), 1969-1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>

Michener, C. D. (2007). *The bees of the world*.

Michez, D., Rasmont, P., Terzo, M., & Vereecken, N. (2019). *Abeilles d'Europe* (NAP, Vol. 1).

- Miñarro, M., & García, D. (2018). Complementarity and redundancy in the functional niche of cider apple pollinators. *Apidologie*, *49*, 789-802.
- Monceau, K., Bonnard, O., & Thiéry, D. (2014). *Vespa velutina*: A new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of pest science*, *87*(1), 1-16.
- Mutamiswa, R., Chidawanyika, F., & Nyamukondiwa, C. (2018). Comparative assessment of the thermal tolerance of spotted stemborer, *Chilo partellus* (Lepidoptera : Crambidae) and its larval parasitoid, *Cotesia sesamiae* (Hymenoptera: Braconidae): *C. partellus* and *C. sesamiae* thermal biology. *Insect Science*, *25*(5), 847-860. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12466>
- Nabhan, G. P., & Buchmann, S. L. (1997). Services provided by pollinators. *Nature's Services: societal dependence on natural ecosystems*, 133-150.
- Neven, L. G. (2000). Physiological responses of insects to heat. *Postharvest Biology and Technology*, *21*(1), 103-111.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., & Collen, B. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, *520*(7545), 45-50.
- Nieto, A. (2014). *European red list of bees*.
- Niveditha, S., Deepashree, S., Ramesh, S. R., & Shivanandappa, T. (2017). Sex differences in oxidative stress resistance in relation to longevity in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology B*, *187*, 899-909.
- Ntegeka, V., & Willems, P. (2008). Trends and multidecadal oscillations in rainfall extremes, based on a more than 100-year time series of 10 min rainfall intensities at Uccle, Belgium. *Water Resources Research*, *44*(7).
- Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity : Distribution, ecological function, and conservation. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, *48*, 353-376.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, *120*(3), 321-326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Osborne, J. L., Martin, A. P., Carreck, N. L., Swain, J. L., Knight, M. E., Goulson, D., Hale, R. J., & Sanderson, R. A. (2008). Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. *Journal of animal ecology*, *77*(2), 406-415.
- Oyen, K. J., & Dillon, M. E. (2018). Critical thermal limits of bumblebees (*Bombus impatiens*) are marked by stereotypical behaviors and are unchanged by acclimation, age or feeding status. *Journal of Experimental Biology*, *221*(8), jeb165589.
- Oyen, K. J., Giri, S., & Dillon, M. E. (2016). Altitudinal variation in bumble bee (*Bombus*) critical thermal limits. *Journal of Thermal Biology*, *59*, 52-57.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., & Tammaru, T. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, *399*(6736), 579-583.
- Peat, J., Darvill, B., Ellis, J., & Goulson, D. (2005). Effects of climate on intra- and interspecific size variation in bumble-bees. *Functional Ecology*, *19*(1), 145-151. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00946.x>
- Pellmyr, O. (1992). Evolution of insect pollination and angiosperm diversification. *Trends in Ecology & Evolution*, *7*(2), 46-49.
- Pesson, P. (1984). *Pollinisation et productions végétales* (Editions Quae).
- Peters, M. K., Peisker, J., Steffan-Dewenter, I., & Hoiss, B. (2016). Morphological traits are linked to the cold performance and distribution of bees along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, *43*(10), 2040-2049. <https://doi.org/10.1111/jbi.12768>

- Phillips, B. B., Shaw, R. F., Holland, M. J., Fry, E. L., Bardgett, R. D., Bullock, J. M., & Osborne, J. L. (2018). Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology*, 24(7), 3226-3235. <https://doi.org/10.1111/gcb.14130>
- Pimsler, M. L., Oyen, K. J., Herndon, J. D., Jackson, J. M., Strange, J. P., Dillon, M. E., & Lozier, J. D. (2020). Biogeographic parallels in thermal tolerance and gene expression variation under temperature stress in a widespread bumble bee. *Scientific Reports*, 10(1), 17063.
- Ploquin, E. F., Herrera, J. M., & Obeso, J. R. (2013). Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. *Oecologia*, 173(4), 1649-1660. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2731-7>
- Przybyla, K., Michez, D., Zambra, E., Anselmo, A., Hennebert, E., Rasmont, P., & Martinet, B. (2021). Effects of Heat Stress on Mating Behavior and Colony Development in *Bombus terrestris* (Hymenoptera : Apidae). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 748405. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.748405>
- Rader, R., Cunningham, S. A., Howlett, B. G., & Inouye, D. W. (2020). Non-bee insects as visitors and pollinators of crops : Biology, ecology, and management. *Annual review of entomology*, 65, 391-407.
- Rader, R., Edwards, W., Westcott, D. A., Cunningham, S. A., & Howlett, B. G. (2011). Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape. *Diversity and Distributions*, 17(3), 519-529.
- Rasmont, P., Franzen, M., Lecocq, T., Harpke, A., Roberts, S. P., Biesmeijer, J. C., Castro, L., Cederberg, B., Dvorak, L., & Fitzpatrick, U. (2015). *Climatic risk and distribution atlas of European bumblebees* (Vol. 10). Pensoft Publishers.
- Rasmont, P., & Mersch, P. (1988). *Première estimation de la dérive faunique chez les Bourdons de la Belgique (Hymenoptera, Apidae)*.
- Ritchie, A. D., Ruppel, R., & Jha, S. (2016). Generalist behavior describes pollen foraging for perceived oligolectic and polylectic bees. *Environmental Entomology*, 45(4), 909-919.
- Roquer-Beni, L., Rodrigo, A., Arnan, X., Klein, A., Fornoff, F., Boreux, V., & Bosch, J. (2020). A novel method to measure hairiness in bees and other insect pollinators. *Ecology and Evolution*, 10(6), 2979-2990. <https://doi.org/10.1002/ece3.6112>
- Rose, T., Kremen, C., & Thrupp, A. (2014). *Policy Analysis Paper : Policy mainstreaming of biodiversity and ecosystem services with a focus on pollination*.
- Roth, T., Plattner, M., & Amrhein, V. (2014). Plants, birds and butterflies : Short-term responses of species communities to climate warming vary by taxon and with altitude. *PloS one*, 9(1), e82490.
- Rotheray, G. E., & Gilbert, F. S. (2011). The Natural History of Hoverflies. Forrest Text, Cardigan. *Die Fliegen der Palaearktischen Region, Syrphidae/Ed. P. Sack.—Stuttgart: Schweizerbart*, 333-422.
- Roy, D. B., & Sparks, T. H. (2000). Phenology of British butterflies and climate change : PHENOLOGY OF BUTTERFLIES and CLIMATE CHANGE. *Global Change Biology*, 6(4), 407-416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x>
- SAKAGAMI, S., & EBMER, P. A. W. (1979). *Halictus (Seladonia) tumulorum higashi ssp. Nov.* From the northeastern Palaearctics (Hymenoptera : Apoidea; Halictidae). *昆蟲*, 47(4), 543-549.
- Sandrock, C., Tanadini, L. G., Pettis, J. S., Biesmeijer, J. C., Potts, S. G., & Neumann, P. (2014). Sublethal neonicotinoid insecticide exposure reduces solitary bee reproductive success. *Agricultural and forest entomology*, 16(2), 119-128.

- Scheper, J., Reemer, M., van Kats, R., Ozinga, W. A., van der Linden, G. T., Schaminée, J. H., Siepel, H., & Kleijn, D. (2014). Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(49), 17552-17557.
- Schleunig, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., Albrecht, M., Beil, M., Benadi, G., Blüthgen, N., & Bruehlheide, H. (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature communications*, *7*(1), 13965.
- Schmidt, J. O., & Buchmann, S. L. (1992). Other products of the hive. *The hive and the honey bee*, 927-988.
- Sgolastra, F., Medrzycki, P., Bortolotti, L., Renzi, M. T., Tosi, S., Bogo, G., Teper, D., Porrini, C., Molowny-Horas, R., & Bosch, J. (2017). Synergistic mortality between a neonicotinoid insecticide and an ergosterol-biosynthesis-inhibiting fungicide in three bee species. *Pest Management Science*, *73*(6), 1236-1243.
- Sheridan, J. A., & Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature climate change*, *1*(8), 401-406.
- Silva, D. P., Dew, R. M., Vilela, B., Stevens, M. I., & Schwarz, M. P. (2018). No deaths in the desert: Predicted responses of an arid-adapted bee and its two nesting trees suggest resilience in the face of warming climates. *Insect Conservation and Diversity*, *11*(5), 449-463.
- Silva, D. P., Macêdo, A. C., Ascher, J. S., & De Marco, P. (2015). Range increase of a Neotropical orchid bee under future scenarios of climate change. *Journal of Insect Conservation*, *19*, 901-910.
- Solís-Montero, L., & Vallejo-Marín, M. (2017). Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism. *Ecology and Evolution*, *7*(8), 2706-2715.
- Spittl, A., Schulz, M., & Skórka, P. (2022). Current state of knowledge on the biology and breeding of the solitary bee – *Osmia bicornis*. *Journal of Apicultural Research*, *61*(2), 163-179. <https://doi.org/10.1080/00218839.2021.1957610>
- Sponsler, D. B., Requier, F., Kallnik, K., Classen, A., Maihoff, F., Sieger, J., & Steffan-Dewenter, I. (2022). Contrasting patterns of richness, abundance, and turnover in mountain bumble bees and their floral hosts. *Ecology*, *103*(7), e3712.
- Spooner, F. E. B., Pearson, R. G., & Freeman, R. (2018). Rapid warming is associated with population decline among terrestrial birds and mammals globally. *Global Change Biology*, *24*(10), 4521-4531. <https://doi.org/10.1111/gcb.14361>
- Stone, G. N. (1993). Endothermy in the solitary bee *Anthophora plumipes*: Independent measures of thermoregulatory ability, costs of warm-up and the role of body size. *Journal of Experimental Biology*, *174*(1), 299-320.
- Stout, J. C., & Morales, C. L. (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, *40*(3), 388-409.
- Suarez, R. K., Lighton, J. R., Joos, B., Roberts, S. P., & Harrison, J. F. (1996). Energy metabolism, enzymatic flux capacities, and metabolic flux rates in flying honeybees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *93*(22), 12616-12620.
- Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, *2*(9), 686-690.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). *Extinction risk from climate change*. 427.

- Tricot, C., Debontridder, L., Van de Vyver, H., Vandiepenbeek, M., Dewitte, S., De Backer, H., Malderen, R., Vannitsem, S., & Roulin, E. (2015). Oog voor het Klimaatt/Vigilance climatique. *KLM*, 87.
- Václavík, T., Kupfer, J. A., & Meentemeyer, R. K. (2012). Accounting for multi-scale spatial autocorrelation improves performance of invasive species distribution modelling (iSDM). *Journal of Biogeography*, 39(1), 42-55.
- Vandenbohede, A., Luyten, K., & Lebbe, L. (2008). Effects of Global Change on Heterogeneous Coastal Aquifers : A Case Study in Belgium. *Journal of Coastal Research*, 2, 160-170. <https://doi.org/10.2112/05-0447.1>
- Vogt, F. D. (1986). Thermoregulation in bumblebee colonies. I. Thermoregulatory versus brood-maintenance behaviors during acute changes in ambient temperature. *Physiological zoology*, 59(1), 55-59.
- Whitehorn, P. R., O'connor, S., Wackers, F. L., & Goulson, D. (2012). Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science*, 336(6079), 351-352.
- Wiebes, J. T. (1979). Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual review of ecology and systematics*, 10(1), 1-12.
- Williams, P. H. (1986). Environmental change and the distributions of British bumble bees (*Bombus* Latr.). *Bee world*, 67(2), 50-61.
- Willmer, P. (1991). Thermal biology and mate acquisition in ectotherms. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(12), 396-399. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90161-P](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90161-P)
- Winfree, R., Fox, J. W., Williams, N. M., Reilly, J. R., & Cariveau, D. P. (2015). *Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service.*
- Yan, W.-Y., Gan, H.-Y., Li, S.-Y., Hu, J.-H., Wang, Z.-L., Wu, X.-B., & Zeng, Z.-J. (2016). Morphology and transcriptome differences between the haploid and diploid drones of *Apis cerana*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(4), 1167-1173.
- Zambra, E., Martinet, B., Brasero, N., Michez, D., & Rasmont, P. (2020). Hyperthermic stress resistance of bumblebee males : Test case of Belgian species. *Apidologie*, 51(5), 911-920. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00771-4>
- Zhao, H., Li, G., Guo, D., Li, H., Liu, Q., Xu, B., & Guo, X. (2021). Response mechanisms to heat stress in bees. *Apidologie*, 52, 388-399.
- Песенко, Ю. А., & Давыдова, Н. Г. (2004). Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) Якутии. II. *Энтомологическое обозрение*, 83(3), 684-703.