

Phylogénie, biogéographie et choix floraux des abeilles oligolectiques du genre *Dasygoda* Latreille 1802 (Hymenoptera : Apoidea : Melittidae)

Denis MICHEZ, Michael TERZO & Pierre RASMONT

Université de Mons-Hainaut, Laboratoire de Zoologie
Avenue du Champ de Mars, 6 B-7000 Mons (Belgique)

Résumé – La phylogénie des Melittidae fait encore l'objet de discussions. En particulier, il n'est pas encore établi que la famille soit monophylétique. La présente étude a pour premier but d'établir la monophylie et la classification subgénérique phylogénétique de l'un des 14 genres de Melittidae : le genre *Dasygoda* Latreille 1802. L'étude cladistique basée sur des caractères morphologiques des imagos confirme la monophylie des *Dasygoda* au sein des Dasygodinae. Quatre sous-genres sont reconnus et décrits : *Microdasygoda* n. subg., *Heterodasygoda* n. subg., *Dasygoda* n. comb. et *Megadasygoda* n. subg. Les cartes de richesse spécifique de ces sous-genres semblent indiquer une cohérence biogéographique avec le clade basé sur la morphologie. Les centres de diversité respectifs trouvent leur meilleure explication dans le rapprochement avec d'anciens refuges glaciaires méditerranéens. L'étude des choix floraux renforce aussi l'option taxonomique proposée. Chaque sous-genre pollinise préférentiellement des familles végétales particulières (Asteraceae, Cistaceae, Dipsacaceae ou Malvaceae). Ces nouvelles données permettent de proposer une hypothèse sur l'origine géographique et la période d'apparition des *Dasygoda*.

Abstract – **Phylogeny, biogeography and floral choice of the oligolectic bee genus *Dasygoda* Latreille 1802 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae).** – The phylogeny of Melittidae is still discussed. Particularly, their monophyly is not established. The present study proposes a phylogenetic study of one of the 14 genera of Melittidae : genus *Dasygoda* Latreille 1802. On the basis of imago's morphological characters, the cladistic study confirms the *Dasygoda* monophyly inside Dasygodinae. Four new subgenera are described : *Microdasygoda* n. subg., *Heterodasygoda* n. subg., *Dasygoda* n. comb. and *Megadasygoda* n. subg. The maps of species diversity seem to indicate a biogeographic constancy of the clade based on morphology. The maxima of specific diversity are mainly explained by link with glacial mediterranean refuges. The study of floral choice conform too the taxonomic option. Each subgenus visits preferentialy a particular floral family (Asteraceae, Cistaceae, Dipsacaceae and Malvaceae). An hypothesis on temporal and geographical origin of *Dasygoda* is proposed.

L'origine des abeilles à longue langue est toujours mal connue (Michener 2000). La famille des Melittidae est classée dans le groupe des abeilles à langue courte et, en raison de sa grande hétérogénéité morphologique, apparaît soit comme le groupe frère des abeilles à langue longue (Michener 2000), soit comme un groupe paraphylétique au sein duquel sont apparues ces dernières (Alexander & Michener 1995; Brothers 1998). L'étude phylogénétique de cette famille s'avère donc indispensable à la compréhension de l'apparition et de

l'évolution des abeilles à langue longue. C'est dans ce cadre que s'inscrit la présente étude dont le but premier est d'établir la monophylie et une classification subgénérique phylogénétique de l'un des 14 genres de la famille des Melittidae : le genre *Dasygoda* Latreille 1802.

Le genre *Dasygoda* se distingue des autres Melittidae par de nombreuses apomorphies comme les scopae très développées, l'absence de peigne sur la galea et l'absence de plateau basitibial (Michener 1981). Il est endémique de la région paléarctique où on l'observe de la côte atlantique européenne et marocaine jusqu'au Japon (Michez & Patiny 2002). Au sud, il ne dépasse pas la Péninsule d'Arabie. Au nord, *D. hirtipes* (Fabricius 1793) atteint le 60^e parallèle (Michez 2002). L'écologie des *Dasygoda* et plus particulièrement leurs choix floraux sont peu

E-mail : denis.michez@umh.ac.be, michael.terzo@umh.ac.be,
pierre.rasmont@umh.ac.be
Accepté le 15/10/2005.

connus mais toutes les espèces étudiées sont considérées comme oligolectiques (tableau 1).

Les *Dasypoda* sont des abeilles relativement grandes et assez polymorphes. Il en résulte un grand nombre de descriptions d'espèces dont la majorité sont actuellement mises en synonymie. Une révision de leur statut a été réalisée par Warncke (1973b), Wu (2000), Baker (2002) et Michez *et al.* (2004b). Pour la région ouest-paléarctique, Michez *et al.* (2004b) citent 28 espèces. Wu (2000) donne une clé de détermination pour les 5 espèces est-paléarctiques, dont 4 endémiques : *D. chinensis* Wu 1978, *D. cockerelli* Yasumatsu 1935, *D. japonica* Cockerell 1911 et *D. sichuanensis* Wu 2000.

La monophylie des *Dasypoda* n'a jamais été démontrée. Alexander & Michener (1995), Engel (2001), Michener (1981) et Rozen & McGinley (1974) abordent les relations phylogénétiques entre les genres de Melittidae mais pour le genre *Dasypoda*, seule *D. hirtipes* a été considérée. Par ailleurs, malgré un nombre relativement important d'espèces et une hétérogénéité manifeste, seul FRIESE (1901) relève deux groupes morphologiques au sein du genre, l'un présente un espace malaire court (« *Gruppe plumipes* ») et l'autre, un espace malaire long (« *Gruppe argentata* »). Michez *et al.* (2004b) ont mis en évidence 5 groupes d'espèces sur base de nombreux arguments morphologiques, dont la structure des organes génitaux et périgénitaux des mâles. Toutefois, le statut taxonomique de ces groupes n'a pas été envisagé.

On propose de démontrer ici la monophylie des *Dasypoda* en intégrant dans une étude cladistique les genres phylogénétiquement proches selon Michener (1981). De plus, le statut taxonomique des groupes mis en évidence par Michez *et al.* (2004b) et leurs affinités respectives sont définis sur base de cette étude cladistique, d'arguments biogéographiques et des choix floraux.

Matériel et méthodes

Étude cladistique

Cadre systématique et matériel étudié

Trente deux espèces du genre *Dasypoda* sont connues et incluses dans ce travail (tableau 1). Toutefois, les femelles de *D. gusenleitneri* Michez 2004, de *D. iberica* Warncke 1973 et de *D. syriensis* Michez 2004 sont inconnues et aucun matériel n'est disponible pour *D. chinensis* Wu 1978, *D. cockerelli* Yasumatsu 1935, *D. litigator* Baker 2002 et *D. sichuanensis* Wu 2000. Ces quatre dernières espèces n'ont donc pas été intégrées dans l'analyse cladistique. Cependant, leur morphologie est suffisamment détaillée dans leur description originale pour pouvoir les inclure dans la discussion.

Afin de tester la monophylie du genre *Dasypoda*, les genres phylogénétiquement proches, appartenant tous à la sous-famille des Dasypodinae, sont inclus dans l'analyse (tableau 1). Les Melittinae sont présentées comme le groupe frère des Dasypodinae (Rozen & McGinley 1974; Michener 1981; Engel 2001). L'extra-groupe est représenté par une espèce de Melittidae très commune en Europe : *Melitta nigricans* Alfken 1905.

Le matériel étudié provient des institutions suivantes : Entomological Laboratory of Kyushu University (ELKU, Japon); Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux (FSAGX, Belgique); Musée National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN, France), Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin (MNHUB, Allemagne), Musée Zoologique de Strasbourg (MZS, France), Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (MHNG, Suisse), Natural History Museum of London (NHM, Royaume-Uni), Naturhistorisches Museum Wien (NMW, Autriche), Oberösterreichisches Landesmuseums Linz (OÖLL, Autriche), Rijksmuseum van Natuurlijke Historie van Leiden (RNHL, Pays-Bas), Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz (SMNG, Allemagne), Università di Catania (UC, Italie), Université de Mons-Hainaut (UMH, Belgique), Université Mentouri de Constantine (UM, Algérie), Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg (ZIZM, Allemagne), Zoologisch Museum van Amsterdam (ZMA, Pays-Bas), Zoologische Staatssammlung München (ZSM, Allemagne), Zoologisk Museum, Københavns Universitet Copenhagen (UZMC, Danemark), Zoologiska Museet Lunds Universitet (MZL, Suède).

Analyse cladistique

Une matrice de 32 caractères morphologiques a été construite, comprenant 18 caractères mâles, 7 caractères femelles et 7 caractères communs aux deux sexes (tableau 2). Tous les caractères sont directement observables sur les imagos au moyen d'une loupe binoculaire ou d'un microscope électronique à balaye. Les prises de vue ont été réalisées à l'aide d'un microscope électronique à balaye de la marque JEOL type JSM-6100 couplé au logiciel d'acquisition d'image numérique SEMAFORE (JEOL, Sollentuna, Suède).

Vingt-huit caractères sont binaires, codés 0 (état plésiomorphe) et 1 (état apomorphe). Les 4 caractères multistades (9, 26, 28 et 32) semblent correspondre à des caractères continus dont on peut définir des classes ordonnées (0 → 1 → 2 → 3). Ils sont donc considérés comme discrets et additifs (méthode de Wagner). La polarisation a priori de la matrice de caractères considère l'état du caractère observé chez *Melitta nigricans* comme plésiomorphe (méthode de Maddison *et al.*, 1984).

Les analyses cladistiques sont réalisées selon le principe de maximum de parcimonie. Le logiciel de cladistique utilisé est PAUP*4.0b10 (Swofford, 1998).

Le vocabulaire morphologique est celui utilisé par Michener (1981), Bitsch & Leclercq (1993) et Michez *et al.* (2004b).

Caractères utilisés

Mâles

1. Gonostyle : (0) unilobé et inerme (fig. 1); (1) avec plusieurs lobes ou une dent basale (fig. 5, 12, 15 et 19).

Tableau 1 – Systématique, distribution et choix floraux des taxons étudiés (d'après la littérature).

Sous-familles	Tribus	Groupes d'espèces	Taxons révisés	Sexes	Distributions	Choix floraux
Melittinae	Melittini	–	<i>Melitta nigricans</i> Alfken 1905	♀ et ♂	Europe	Lythraceae (Scheuchl, 1996)
Dasygasterinae	Promelittini	–	<i>Promelitta alboclypeata</i> (Fries 1900)	♀ et ♂	Afrique du Nord	–
	Dasygasterini	–	<i>Capicola braunsiana</i> Fries 1911	♀ et ♂	Afrique du Sud	–
		–	<i>Eremaphanta dispar</i> (Morawitz 1892)	♀ et ♂	Asie centrale	–
		–	<i>Hesperapis regularis</i> (Cresson 1878)	♀ et ♂	Côte ouest des USA	Onagraceae (Stage, 1966)
		Groupe de	<i>Dasygaster albipila</i> Spinola 1838	♀ et ♂	Péninsule arabe	–
		<i>D. hirtipes</i>	<i>Dasygaster dusmeti</i> Quilis 1928	♀ et ♂	Méditerranée occidentale	–
			<i>Dasygaster gusenleitneri</i> Michez 2004	♂	Jordanie	–
			<i>Dasygaster hirtipes</i> (Fabricius 1793)	♀ et ♂	Paléarctique	Asteraceae (Michez, 2002)
			<i>Dasygaster litigator</i> Baker 2002	–	Iran	–
			<i>Dasygaster maura</i> Pérez 1895	♀ et ♂	Maroc	–
			<i>Dasygaster oraniensis</i> Pérez 1895	♀ et ♂	Maghreb	–
			<i>Dasygaster pyriformis</i> Radoszkowski 1887	♀ et ♂	Méditerranée orientale	–
			<i>Dasygaster sinuata</i> Pérez 1895	♀ et ♂	Afrique du Nord	–
			<i>Dasygaster syriensis</i> Michez 2004	♂	Syrie	–
			<i>Dasygaster tubera</i> Warncke 1973	♀ et ♂	Anatolie et Syrie	–
			<i>Dasygaster warnckeii</i> Michez 2004	♀ et ♂	Anatolie	–
		Groupe de	<i>Dasygaster argentata</i> Panzer 1809	♀ et ♂	Europe	Dipsacaceae (Scheuchl, 1996)
		<i>D. argentata</i>	<i>Dasygaster braccata</i> Eversmann 1852	♀ et ♂	Région pontique	Dipsacaceae (Scheuchl, 1996)
			<i>Dasygaster frieseana</i> Schletterer 1890	♀ et ♂	Péninsule balkanique	–
			<i>Dasygaster longigena</i> Schletterer 1890	♀ et ♂	Anatolie	–
			<i>Dasygaster patinyi</i> Michez 2002	♀ et ♂	Anatolie et Syrie	–
			<i>Dasygaster spinigera</i> Kohl 1905	♀ et ♂	Méditerranée orientale	Dipsacaceae (Pesenko, 1995)
			<i>Dasygaster suripes</i> (Christ 1791)	♀ et ♂	Europe orientale	Dipsacaceae (Scheuchl, 1996)
			<i>Dasygaster toroki</i> Michez 2004	♀ et ♂	Israël et Syrie	Asteraceae (Michez <i>et al.</i> , 2004b)
	Groupe de	<i>Dasygaster brevicornis</i> Pérez 1895		♀ et ♂	Maghreb	–
		<i>D. crassicornis</i>	<i>Dasygaster cingulata</i> Erichson 1835	♀ et ♂	Méditerranée occidentale	–
			<i>Dasygaster crassicornis</i> Fries 1896	♀ et ♂	Méditerranée occidentale	–
			<i>Dasygaster iberica</i> Warncke 1973	♂	Espagne	–
		Groupe de	<i>Dasygaster albimana</i> Pérez 1905	♀ et ♂	Méditerranée occidentale	Rosaceae (Michez <i>et al.</i> , 2003)
		<i>D. pyrotrichia</i>	<i>Dasygaster morotei</i> Quilis 1928	♀ et ♂	Espagne	–
			<i>Dasygaster pyrotrichia</i> Förster 1855	♀ et ♂	Méditerranée	Cistaceae (Michez <i>et al.</i> , 2004b)
	Groupe de	<i>D. visnaga</i>	<i>Dasygaster visnaga</i> (Rossi 1790)	♀ et ♂	Méditerranée	–
	Groupe		<i>Dasygaster chinensis</i> Wu 1978	–	Chine	–
	non défini		<i>Dasygaster cockerelli</i> Yasumatsu 1935	–	Chine	–
			<i>Dasygaster japonica</i> Cockerell 1911	♀ et ♂	Japon	Asteraceae (Maruyama, 1953)
			<i>Dasygaster sichuanensis</i> Wu 2000	–	Chine	–

- Base du gonostyle : (0) inerme ; (1) avec une fine dent longue ou courte (fig. 5).
- Lobes du gonostyle : (0) sans structure membraneuse entre les lobes ; (1) avec une structure membraneuse qui relie deux lobes (fig. 12).
- Lobes du gonostyle : (0) unilobé (fig. 1), bilobé (fig. 12) ou trilobé avec les lobes de taille différente (fig. 19) ; (1) trilobé avec les lobes médians et internes de taille sub-égale, largement plus petits que le lobe externe (fig. 15).
- Lobe interne du gonostyle : (0) sans surface écaillée ; (1) avec une surface écaillée (fig. 18 et 19).
- Lobe externe du gonostyle : (0) non lancéolé ; (1) lancéolé (fig. 16).
- Valve pénienne : (0) sans touffe de soies ; (1) avec une touffe de soies à côté de la dent ventrale (fig. 20).
- Lobes de la volcelle : (0) de longueur différente ou pointus à l'apex (fig. 2, 4 et 6) ; (1) de longueur égale et arrondis à l'apex, l'apex du lobe interne denté, l'apex du lobe externe avec des soies (fig. 13).
- Face interne du lobe apical du sternite 8 : (0) sans carène ; (1) avec une seule carène au centre. (2) avec deux carènes distinctes qui n'atteignent pas les bords latéraux ; (3) avec deux arrêtes distinctes sur les marges.
- Base du sternite 8 : (0) sans crochet ; (1) avec deux crochets latéraux dirigés vers l'arrière.
- Apex du sternite 7 : (0) sans petite dent latérale (fig. 3, 26 et 27) ; (1) profondément échancré avec deux petites dents latérales (fig. 25).
- Apex du sternite 7 : (0) sans structure latérale longue, étroite et sclérifiée ; (1) avec deux structures latérales relativement longues, étroites et entièrement sclérifiées (fig. 27).

Tableau 2 – Matrice de caractères.

Taxons	Caractères																																			
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2				
Extra-groupe																																				
<i>Melitta nigricans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
Groupe inclu																																				
<i>Promelitta alboclypeata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0				
<i>Capicola braunsiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0				
<i>Eremaphanta dispar</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0			
<i>Hesperapis regularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	
<i>D. albimana</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	
<i>D. albipila</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>D. argentata</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	2	0	2	1	1	1	1	0			
<i>D. braccata</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	2	0	2	1	1	1	1				
<i>D. brevicornis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0			
<i>D. cingulata</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0				
<i>D. crassicornis</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0				
<i>D. dusmeti</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. frieseana</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1				
<i>D. gusenleitneri</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	1	0			
<i>D. hirtipes</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. iberica</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	1	1	0			
<i>D. japonica</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. longigena</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1				
<i>D. maura</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. morotei</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0			
<i>D. oraniensis</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. patinyi</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1				
<i>D. pyriformis</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. pyrotrichia</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0				
<i>D. syriensis</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	1	0			
<i>D. sinuata</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. spinigera</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	2	0	1	1	2				
<i>D. suripes</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1				
<i>D. toroki</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	3	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	1				
<i>D. tubera</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0				
<i>D. visnaga</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	2	0	2	0	1	1	0				
<i>D. warnckeii</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0				

13. Apex du sternite 7 : (0) sans structure latérale large et membraneuse; (1) faiblement échancré avec deux structures latérales larges et membraneuses (fig. 26).

14. Apex du sternite 6 : (0) glabre ou avec une pilosité claire et épars; (1) avec une pilosité relativement longue, brune et dense (fig. 7).

15. Apex du sternite 6 : (0) plat; (1) recourbé vers l'intérieur.

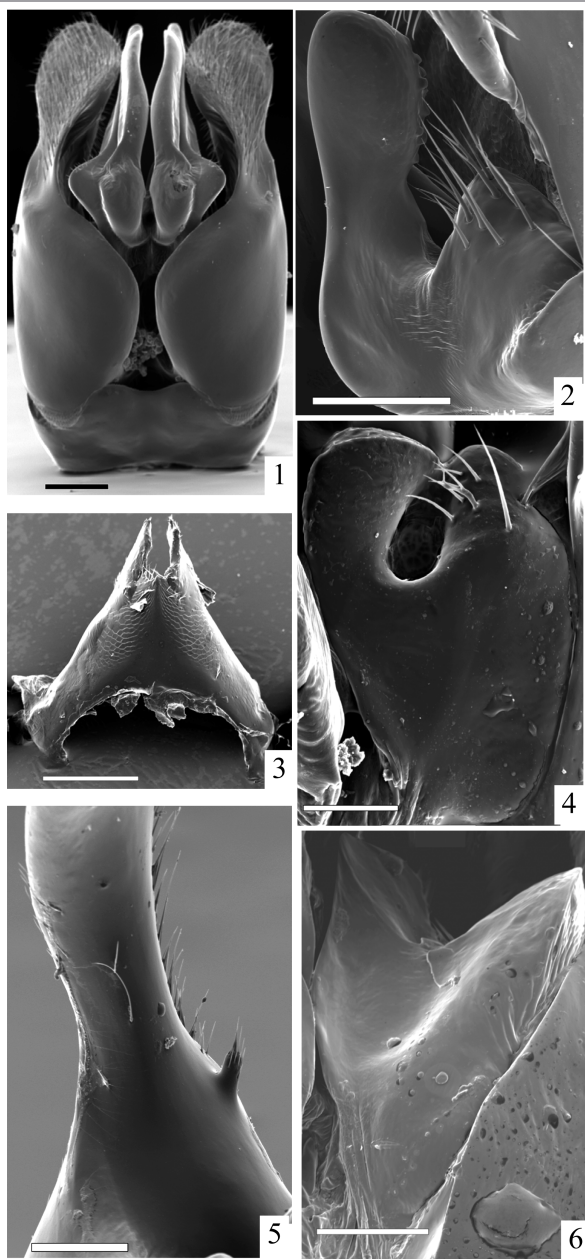
16. Articles du flagelle antennaire : (0) cylindriques; (1) épaissis dans leur zone médio-ventrale (fig. 14).

17. Apex du tibia postérieur : (0) avec la face interne plate; (1) avec la face interne bombée.

18. Peigne de la galea : (0) formé de dents bien développées; (1) réduit à quelques dents très courtes (fig. 11).

Femelles

19. Ponctuation du clypeus : (0) couvrant toute la surface ou avec une ligne médiane imponduée; (1) apex avec une zone imponduée en forme de demi-cercle (fig. 8).



Figures 1-6

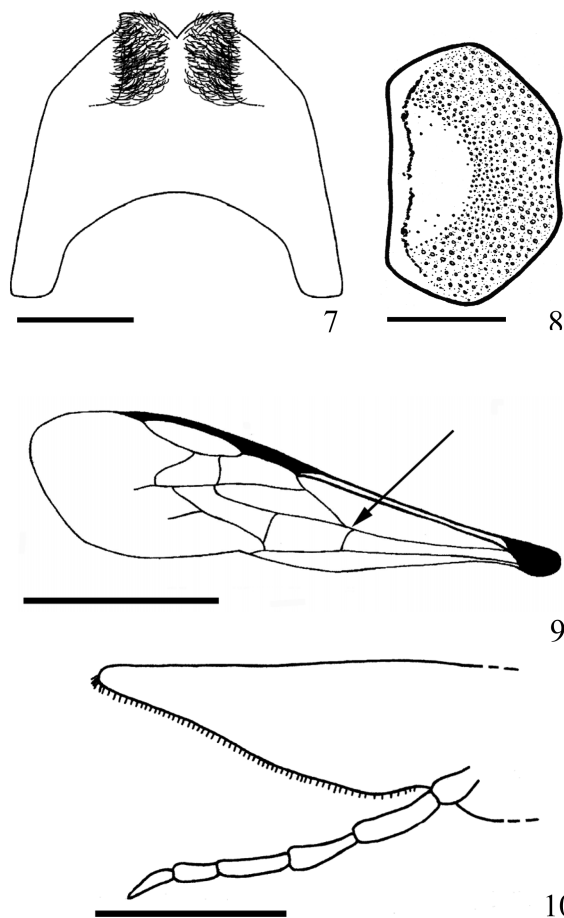
1-2, *Melitta nigricans*, genitalia ♂ (trait = 200 µm) et volcelle (trait = 100 µm). – 3-4, *Eremaphanta dispar*, sternite 7 ♂ (trait = 200 µm) et volcelle (trait = 40 µm). 5, *Dasypoda cingulata*, dent basale du gonostyle (trait = 100 µm). – 6, *Hesperapis regularis*, volcelle (trait = 100 µm).

20. Plaque basitibiale : (0) présente; (1) absente.
21. Scopa : (0) composée de soies courtes et lâches sur la face externe du tibia et du basitarse; (1) composée de soies longues et denses sur les faces externe et interne du tibia et du basitarse.
22. Pilosité du tibia postérieur (partie supérieure de la scopa) : (0) unicolore; (1) bicolore.

23. Couleur de la scopa : (0) rousse, jaune ou bicolore; (1) entièrement brune.
24. Marge apicale du disque du tergite 2 : (0) droite; (1) fortement échancrée.
25. Plaque pygidiale : (0) glabre; (1) avec soies appliquées (fig. 17).

Femelles et mâles

26. Rapport de longueur entre le palpe maxillaire et la galea : (0) supérieur ou égal à 1 (fig. 10); (1) inférieur à 1 mais supérieur à 0,5 (fig. 23). (2) inférieur ou égal à 0,5 (fig. 24).
27. Ponctuation de la galea : (0) avec des points serrés et profonds; (1) avec des points clairsemés et superficiels.
28. Marge ventrale de la galea : (0) avec des soies sur toute la longueur (fig. 10); (1) avec des soies uniquement sur la moitié apicale (fig. 23). (2) glabre ou avec quelques soies à l'apex (fig. 24).



Figures 7-10

7, *Dasypoda cingulata*, sternite 6 (trait = 1 mm). – 8, *D. brevicornis*, clypeus ♀ (trait = 1 mm). – 9, *D. crassicornis*, aile postérieure, nervulus antéfurcal (trait = 3 mm). – 10, *D. crassicornis*, galea et palpe labial vu de profil (trait = 0,5 mm).

Tableau 3. Choix floraux des *Dasypoda*.

<i>Dasypoda</i>	Familles visitées														
	Apiaceae (2)	Asteraceae (440)	Boraginaceae (5)	Brassicaceae (2)	Campanulaceae (12)	Cistaceae (63)	Dipsacaceae (298)	Ericaceae (2)	Fabaceae (33)	Geraniaceae (9)	Lamiaceae (4)	Linaceae (9)	Malvaceae (59)	Ranunculaceae (1)	Rosaceae (4)
Sous-genre															
<i>Dasypoda</i>															
<i>D. dusmeti</i> (11)	–	91	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9	–	–
<i>D. hirtipes</i> (323)	–	93	–	–	3	–	2	1	–	1	–	–	–	–	–
<i>D. japonica</i> (B)	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>D. maura</i> (14)	–	72	–	–	–	–	7	–	–	–	21	–	–	–	–
<i>D. sinuata</i> (4)	–	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sous-genre															
<i>Megadasypoda</i>															
<i>D. argentata</i> (291)	–	3	3	–	–	–	94	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>D. braccata</i> (11)	–	9	9	–	–	–	46	–	–	–	36	–	–	–	–
<i>D. spinigera</i> (B)	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>D. suripes</i> (8)	–	–	–	–	12	–	88	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>D. toroki</i> (8)	–	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>D. visnaga</i> (67)	2	98	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sous-genre															
<i>Microdasypoda</i>															
<i>D. cingulata</i> (61)	–	15	3	–	–	–	–	–	5	–	–	–	77	–	–
<i>D. crassicornis</i> (111)	–	21	–	2	–	32	–	–	–	27	–	8	8	1	1
Sous-genre															
<i>Hetrodasypoda</i>															
<i>D. albimana</i> (11)	–	55	–	–	–	–	–	–	–	–	18	–	–	–	27
<i>D. morotei</i> (11)	–	–	–	–	–	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>D. pyrotrichia</i> (18)	–	–	–	–	–	88	–	–	–	6	–	–	6	–	–

Le nombre total d'observations est indiqué entre parenthèses. Les choix floraux sont exprimés en pourcent pour chaque famille végétale. La valeur maximale est indiquée en gras.
+ = donnée qualitative issue de la littérature.

29. Espace malaire : (0) plus court que le pédicelle ; (1) plus long que le pédicelle.
 30. Nombre de cellules sub-marginales : (0) trois ; (1) deux.
 31. Lobe jugal : (0) appliqué sur le lobe vannal et au moins aussi long que la moitié de ce dernier ; (1) détaché du lobe vannal et plus court que la moitié de ce dernier.
 32. Nervulus : (0) antéfurcal (fig. 9). (1) interfurcal (fig. 22) ; (2) postfurcal (fig. 21).

Étude biogéographique

Les auteurs ont examiné 5 465 spécimens. La Banque de Données fauniques Gembloux-Mons (BDFGM) fournit 1 192 données

supplémentaires dont les principaux contributeurs sont Warncke (670 spécimens), Leclercq (202 spécimens) et Patiny (45 spécimens). Par ailleurs, des données biogéographiques de 1 090 spécimens proviennent de la littérature.

Les cartes de richesses spécifiques sont tirées des cartes de distribution présentées par Michez *et al.* (2004b). On y a ajouté de nouvelles données pour les espèces est-paléarctiques. Elles proviennent d'une part de matériel étiqueté, conservé dans les institutions suivantes : ELKU (Entomological laboratory, Kyushu University, Fukuoka, Japon, 2 spécimens), NHM (Natural History Museum, Londres, Royaume-Uni, 1 spécimen) et OÖLL (Oberösterreichisches Landesmuseums, Linz, Autriche, 2 spéci-

mens). D'autre part, elles comprennent les informations biogéographiques citées par Cockerell (1911), Maruyama (1953), Wu (1978, 2000) et Yasumatsu (1935).

Étude des choix floraux

Outre le matériel étudié par les auteurs (486 spécimens) ainsi que les données de la BDFGM (410 spécimens), on reprend les données de choix floraux quantitatives (44 spécimens) et qualitatives de la littérature suivante : Hohmann *et al.* (1993), Maruyama (1953), Michez *et al.* (2003, 2004a, b), Ornos & Martinez (1995, 1996), Pérez (1890), Pesenko (1995), Pouvreau & Loublier (1995), Scheuchl (1996), Velterop (2000) et Warncke (1973a, 1986).

On a ainsi considéré 949 spécimens associés à un choix floral (tableau 3).

RÉSULTATS

Étude cladistique

La recherche heuristique aboutit à 1 568 arbres phylogénétiques de longueur minimale. Ces arbres présentent une longueur de 50 pas évolutifs, un indice de cohérence (CI) de 0,74 et un indice de rétention (RI) de 0,94. Ce nombre important de solutions est principalement dû à la multitude des positions possibles des espèces au sein de groupes stables. Ces groupes stables sont mis en évidence par l'arbre de consensus strict (fig. 28). Cet arbre indique clairement la monophylie des *Dasygaster* par rapport aux autres Dasypodinae. Au sein de l'arbre des *Dasygaster*, les groupements spécifiques correspondent aux groupes morphologiques décrits par Michez *et al.* (2004b) (tableau 1). Les nœuds 3, 4 et 6 distinguent respectivement les groupes de *D. crassicornis*, de *D. pyrotrichia* et de *D. hirtipes*. Le nœud 7 rassemble les groupes de *D. argentata* et de *D. visnaga*. *D. visnaga* apparaît comme le taxon frère du groupe de *D. argentata*.

La figure 29 montre la distribution des caractères pour l'une des 1 568 solutions. Les caractères 1, 7, 8, 18, 9', 20 et 21 sont autapomorphes pour les *Dasygaster*. Les groupes de *D. crassicornis* et de *D. pyrotrichia* sont caractérisés par deux synapomorphies (14 et 22) et une réversion (26). Les caractères 5 et 13 (structures génitales et périgénitales du mâle) sont autapomorphes pour le groupe de *D. pyrotrichia*. Le caractère 19 est autapomorphe pour le groupe de *D. crassicornis*. Ce groupe présente aussi un sternite 7 avec une structure plésiomorphe, proche de celle des *Eremaphanta* (fig. 3).

Aucune autapomorphie ne soutient la parenté du groupe de *D. hirtipes* avec les groupes de *D. argentata* et de *D. visnaga*. Le groupe de *D. hirtipes* présente 3 autapomorphies : les caractères 3, 10 et 12 (structures génitales et périgénitales du mâle). Les relations phylogénétiques entre les espèces de ce groupe sont indéfi-

nissables sur base de notre matrice de caractères. Seules les espèces *D. pyriformis* et *D. tubera* apparaissent systématiquement groupées par les caractères 16 et 24. Aux 12 espèces étudiées ici pour ce groupe, on peut associer certainement *D. chinensis*, *D. cockerelli*, *D. litigator* et *D. sichuanensis* sur base des descriptions originales.

Le groupement de *D. visnaga* avec le groupe de *D. argentata* est soutenu par 4 autapomorphies : caractères 4, 6, 26 et 28. Le groupe de *D. argentata* est isolé par plusieurs autapomorphies (9, 11, 29 et 32). Comme pour le groupe de *D. hirtipes*, les relations phylogénétiques entre les espèces du groupe de *D. argentata* sont très variables. Toutefois, 78 % des solutions regroupent *D. argentata* et *D. braccata*. Tous les autres groupements se réalisent moins d'une fois sur deux.

Implications taxonomiques

Nous proposons d'élever les 4 groupes mis en évidence dans l'analyse cladistique précédente au rang taxonomique du sous-genre : *Microdasypoda* **n. subg.**, *Heterodasypoda* **n. subg.**, *Dasygaster* s. str. **n. comb.** et *Megadasypoda* **n. subg.** Dans le clade, *D. visnaga* apparaît relativement isolée mais ses affinités avec le sous-genre *Megadasypoda* ne fait aucun doute.

Description et biogéographie des sous-genres

Dasygaster (*Microdasypoda*) Michez **n. subg.**

Espèce type – *Dasygaster crassicornis* Friese 1896 : 282 (♂) ; « *Faro und Monchique* » (Portugal) ; type non localisé.

Espèces comprises – *D. brevicornis*, *D. cingulata*, *D. crassicornis* et *D. iberica*.

Étymologie – Le préfixe *Micro* marque la petite taille des espèces de ce sous-genre.

Diagnose – ♂ : base du gonostyle avec une dent plus ou moins longue (excepté *D. brevicornis*) (fig. 5) ; lobe interne du gonostyle sans surface écaillée ; lobe externe du gonostyle non lancéolé ; face interne du lobe apical du sternite 8 sans carène ; base du sternite 8 sans crochet ; sternite 7 sans aucune structure latéro-apicale ; apex du sternite 6 avec une longue pilosité brune et dense (fig. 7). – ♀ : clypeus avec une zone ponctuée en forme de demi-cercle (fig. 8) ; scopa bicolore brune et rousse ; disque du tergite 2 avec la marge apicale droite ; plaque pygidiale glabre. ♀ et ♂ : palpe maxillaire et galea de longueur sub-égale ; ponctuation de la galea avec des points clairsemés et superficiels (excepté *D. brevicornis* avec des points serrés et profonds) ; marge de la galea avec des soies sur toute la longueur (excepté *D. brevicornis* avec des soies

uniquement sur la moitié apicale); espace malaire plus court que le pédicelle; nervulus antéfurcal.

Distribution – Le sous-genre est principalement présent en Péninsule ibérique, en France et au Maghreb (fig. 30). Le maximum de diversité spécifique des *Microdasypoda* se situe en Péninsule ibérique.

Dasypoda (*Heterodasypoda*) Michez **n. subg.**

Espèce type – *Dasypoda pyrotrichia* Förster 1855 : 230 (♂); « *Kleinasien* »; type non localisé.

Espèces comprises – *D. albimana*, *D. pyrotrichia* et *D. morotei*.

Étymologie – Le préfixe *Hetero-* rappelle l'hétérogénéité de la pilosité des femelles de ce taxon.

Diagnose – ♂ : base du gonostyle sans dent étroite; lobe interne du gonostyle avec une surface écailleuse (fig. 18 et 19); lobe externe du gonostyle non lancéolé; face interne du lobe apical du sternite 8 avec une seule carène au centre (excepté *D. pyrotrichia* avec deux carènes distinctes qui n'atteignent pas les bords apicaux); base du sternite 8 sans crochet; apex du sternite 7 faiblement échancré et avec deux structures latérales larges et membraneuses (fig. 26); apex du sternite 6 avec une longue pilosité brune et dense. ♀ : clypeus entièrement ponctué ou avec une bande médiane imponctué; scopa bicolore; disque du tergite 2 avec la marge apicale droite; plaque pygidiale glabre. ♀ et ♂ : palpe maxillaire et galea de longueur sub-égale; ponctuation de la galea avec des points clairsemés et superficiels (excepté *D. morotei* avec des points serrés et profonds); marge de la galea avec des soies sur toute la longueur; espace malaire plus court que le pédicelle; nervulus antéfurcal.

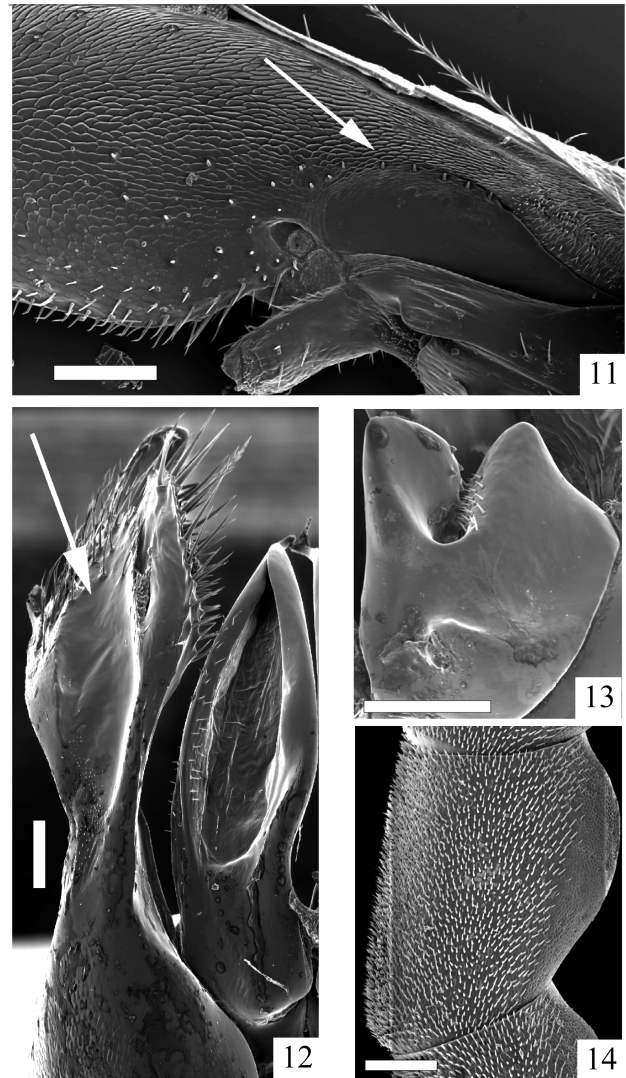
Distribution – Les *Heterodasypoda* présentent une distribution disjointe sur le pourtour méditerranéen (fig. 31). Le maximum de diversité spécifique se trouve en Péninsule ibérique.

Dasypoda (*Dasypoda*) Latreille 1802 **n. comb.**

Comme demandé dans le « Code International de Nomenclature Zoologique » à l'article 44 (International Trust for Zoological Nomenclature, 1985), le sous-genre contenant l'espèce type d'un genre subdivisé porte le même nom que le genre, en l'occurrence *Dasypoda*.

Espèce type – *Andrena hirtipes* Fabricius 1793 : 312 (♀); « *Germania* »; lectotype désigné par Warncke, 1973b : 115; UZMC.

Espèces comprises – *D. albipila*, *D. chinensis*, *D. cockerelli*, *D. dusmeti*, *D. gusenleitneri*, *D. hirtipes*, *D. japonica*, *D. litiga-*

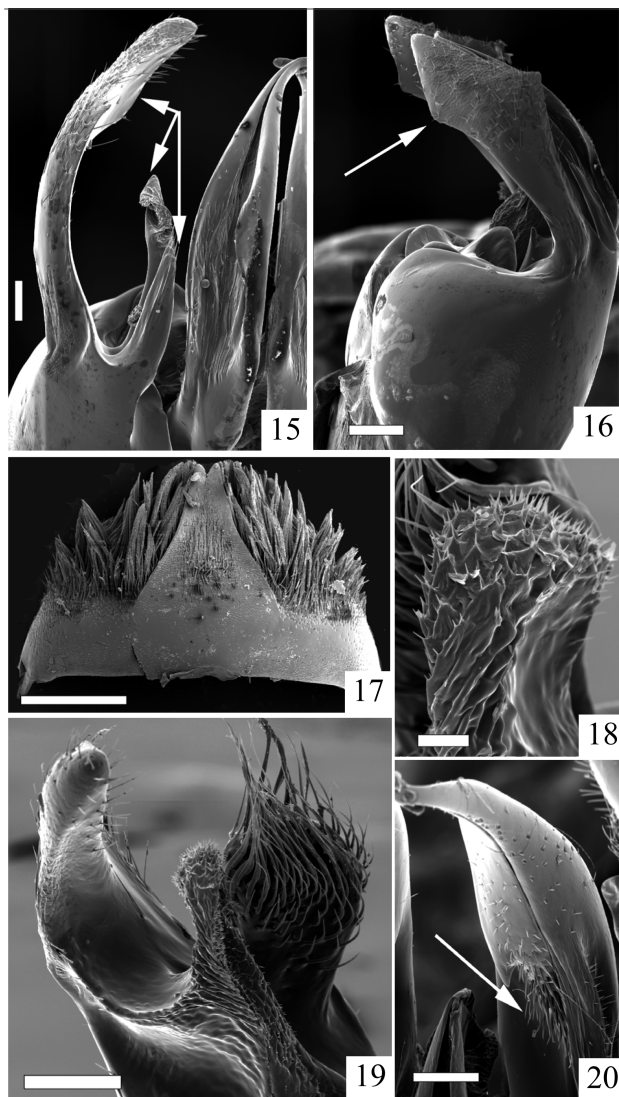


Figures 11-14

11, *Dasypoda crassicornis*, face interne de la galea du ♂ (trait = 100 µm). – 12-13, *D. albipila*, gonostyle (12) et volvelle (13) (trait = 100 µm). – 14, *D. tubera*, article antennaire ♂ (trait = 100 µm).

tor, *D. maura*, *D. oraniensis*, *D. pyriformis*, *D. sichuanensis*, *D. sinuata*, *D. syriensis*, *D. tubera* et *D. warncke*.

Diagnose – ♂ : base du gonostyle sans dent étroite; lobes du gonostyle reliés par une structure membraneuse (fig. 12); lobe interne du gonostyle sans surface écailleuse; face interne du lobe apical du sternite 8 avec deux carènes distinctes qui n'atteignent pas les bords latéraux; base du sternite 8 avec deux crochets latéraux dirigés vers l'arrière; apex du sternite 7 avec deux structures latérales longues, étroites et entièrement sclérifiées (fig. 27); apex du sternite 6 glabre ou avec une pilosité appliquée, claire et éparse. ♀ : clypeus entièrement ponctué ou avec une bande médiane imponctué; tibia posté-

**Figures 15-20**

15-17, *Dasygoda spinigera*, gonostyle ♂ vu de face (15) et de profil (16) (trait = 100 µm), plaque pygidiale ♀ (17) (trait = 100 µm). – 18-19, *D. morotei*, gonostyle ♂ (19) (trait = 100 µm) et détail du lobe interne (18) (trait = 20 µm). – 20, *D. argentata*, face ventrale de la valve pénienne (20) (trait = 100 µm).

rieur avec une pilosité monocolore; scopa jaune ou rousse; disque du tergite 2 avec la marge apicale droite (excepté *D. pyriformis* et *D. tubera* avec la marge apicale fortement échancrée); plaque pygidiale glabre. ♀ et ♂ : rapport entre la longueur du palpe maxillaire et de la galea compris entre 0,5 et 0,75 (fig. 23); ponctuation de la galea avec des points serrés et profonds; marge ventrale de la galea avec des soies uniquement sur la moitié apicale (excepté *D. albipila* avec des soies sur toute la longueur); espace malaire plus court que le pédicelle; nervulus antéfural.

Distribution – Le sous-genre *Dasygoda* est largement distribué sur toute la région paléarctique (fig. 32). Le maximum de diversité spécifique se trouve au Maroc. On remarque aussi un centre de diversité secondaire en Anatolie et dans le Caucase. La distribution des espèces est-paléarctiques est trop peu connue pour pouvoir localiser des centres de richesse spécifique.

Dasygoda (*Megadasygoda*) Michez **n. subg.**

Espèce type – *Dasygoda argentata* Panzer 1809 : 107 (♂); «*Berolini*» [recte : Berlin] (Allemagne); type non localisé.

Espèces comprises – *D. argentata*, *D. braccata*, *D. frieseana*, *D. longigena*, *D. patinyi*, *D. spinigera*, *D. suripes*, *D. toroki* et *D. visnaga*.

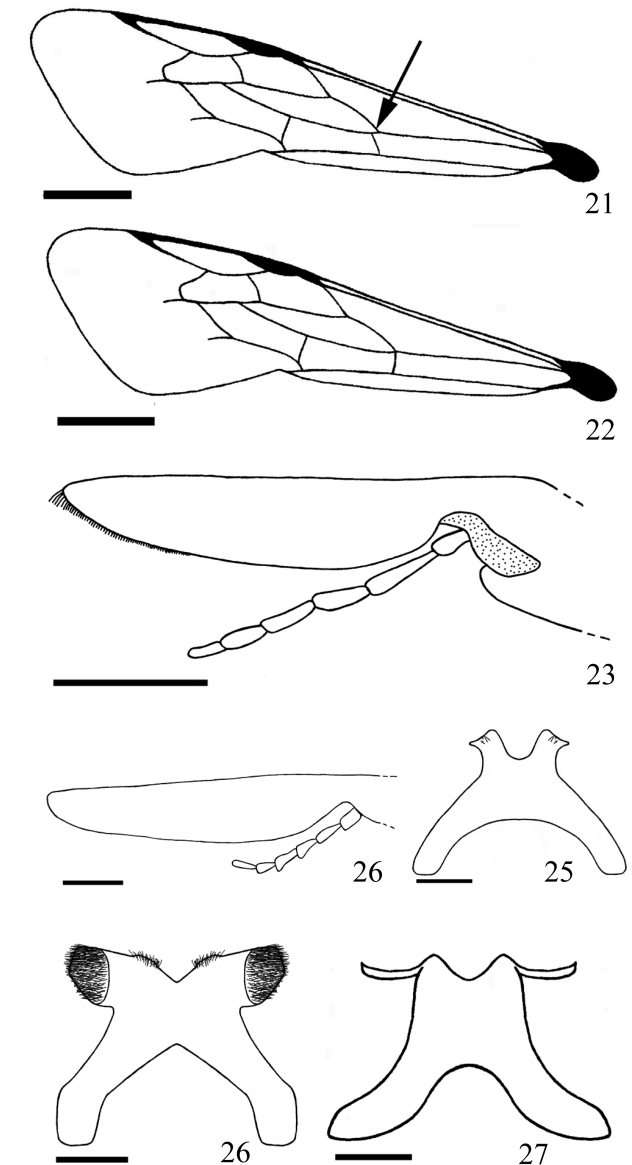
Étymologie – Le préfixe *Mega-* marque la grande taille des espèces de ce taxon.

Diagnose – ♂ : base du gonostyle sans dent étroite; lobes du gonostyle sans structure membraneuse ou écailleuse; gonostyle trilobé, avec les lobes médians et internes de taille sub-égale, largement plus petits que le lobe externe (fig. 15); lobe externe du gonostyle lancéolé (fig. 16); face interne du lobe apical du sternite 8 avec deux arêtes distinctes sur les marges (excepté *D. visnaga* avec deux carènes distinctes qui n'atteignent pas les bords); base du sternite 8 sans crochet; apex du sternite 7 profondément échancré avec deux petites dents latérales (fig. 25) (excepté *D. visnaga* avec deux longs prolongements latéro-apicaux membraneux et glabres à l'apex); apex du sternite 6 glabre ou avec une pilosité appliquée, claire et éparse. ♀ : clypeus entièrement ponctué ou avec une bande médiane impondue; scopa monocolore, entièrement rousse, jaune ou brune; disque du tergite 2 avec la marge apicale fortement échancrée; plaque pygidiale avec des soies appliquées (excepté *D. visnaga* avec la plaque pygidiale glabre). ♂ et ♀ : rapport entre la longueur du palpe maxillaire et de la galea inférieur à 0,5 (fig. 23); ponctuation de la galea avec des points serrés et profonds; marge ventrale de la galea glabre ou avec quelques soies à l'apex; espace malaire plus long que le pédicelle (excepté *D. spinigera* et *D. visnaga* avec l'espace malaire plus court que le pédicelle); nervulus interfural (excepté *D. argentata* et *D. visnaga* avec un nervulus antéfural, ainsi que *D. spinigera* avec le nervulus postfural).

Distribution – Les *Megadasygoda* présentent une distribution européenne étendue vers le sud-ouest au Maghreb et vers le sud-est à l'Anatolie et à l'Iran (fig. 33). Le maximum de diversité spécifique se situe clairement dans les Balkans.

Clé de détermination des sous-genres de *Dasypoda*

1. Espace malaire plus long que le pédicelle (excepté *D. spinigera* et *D. visnaga* avec l'espace malaire plus court que le pédicelle). Marge ventrale de la galea glabre ou avec quelques soies à l'apex (fig. 24). Rapport entre la longueur du palpe maxillaire et de la galea inférieur à 0,5 (fig. 24). Nervulus interfurcal (fig. 22) (excepté *D. argentata* et *D. visnaga* avec le nervulus antéfurcal, ainsi que *D. spinigera* avec le nervulus postfurcal). Disque du tergite 2 ♀ avec la marge apicale fortement échancrée. Plaque pygidiale ♀ avec une pilosité dense et couchée, au moins à la base (fig. 17) (excepté *D. visnaga* avec une plaque pygidiale glabre). Sternite 7 ♂ avec des prolongements latéro-apicaux très peu développés en forme d'épine (fig. 25) (excepté *D. visnaga* avec deux longs prolongements latéro-apicaux membraneux et glabres à l'apex). Face interne du lobe apical du sternite 8 ♂ avec deux arêtes distinctes sur les marges. Gonostyle trilobé, avec les lobes médians et internes de taille sub-égale, largement plus petits que le lobe externe (fig. 15), avec le lobe externe du lancéolé (fig. 16) ***Megadasypoda* n. subg.**
- Espace malaire plus court que le pédicelle. Marge ventrale de la galea avec des soies au moins sur la moitié apicale. Rapport entre la longueur du palpe maxillaire et de la galea supérieur à 0,5 (fig. 10 et 23). Nervulus antéfurcal (fig. 9). Disque du tergite 2 ♀ avec la marge apicale droite (excepté *D. pyriformis* et *D. tubera*). Plaque pygidiale ♀ entièrement glabre. Sternite 7 ♂ simple ou avec des structures latéro-apicales différentes (fig. 26 et 27). Sternite 8 ♂ avec la face interne du lobe apical sans carènes ou avec deux carènes qui n'atteignent pas les marges. Gonostyle soit unilobé avec une dent basale (fig. 5b), soit bilobé (fig. 12), soit trilobé avec les lobes de taille différente (fig. 19) 2
2. Rapport entre la longueur du palpe maxillaire et de la galea compris entre 0,5 et 0,75. Ponctuation de la galea avec des points serrés et profonds. Tibia postérieur ♀ avec une pilosité monocolore. Apex du sternite 6 avec la cuticule nettement visible à travers une faible pilosité. Sternite 7 ♂ avec deux prolongements latéro-apicaux étroits. Base du sternite 8 ♂ avec deux petits crochets dirigés vers l'arrière. Gonostyle formé de deux lobes reliés par une structure membraneuse (fig. 12) ***Dasypoda* n. comb.**
- Rapport entre la longueur du palpe maxillaire et de la galea proche de 1. Ponctuation de la galea avec des points clairsemés et superficiels (excepté *D. morotei* et *D. brevicornis*). Tibia postérieur ♀ avec une pilosité bicolore. Apex du sternite 6 ♂ avec la cuticule entièrement cachée sous une pilosité dense (fig. 7). Sternite 7 ♂ simple ou avec deux structures latérales larges et membraneuses (fig. 26). Base du sternite 8 ♂ sans crochets dirigés vers l'arrière. Gonostyle ♂ unilobé avec une dent basale (fig. 5b), ou trilobé (fig. 19) 3
3. Clypeus ♀ entièrement ponctué ou avec une bande médiane imponctuée. Sternite 7 ♂ avec deux structures latérales larges et membraneuses (fig. 26). Gonostyle



Figures 21-27

21, *Dasypoda spinigera*, aile postérieure (trait = 2 mm). – 22, *Dasypoda suripes*, aile postérieure (trait = 2 mm). – 23, *D. hirtipes*, galea et palpe maxillaire vus de profil (trait = 1 mm). – 24, *D. patinyi*, galea et palpe maxillaire vus de profil (trait = 1 mm). – 25, *D. argentata* sternite 7 ♂ (trait = 0,5 mm). – 26, *D. pyrotrichia*, sternite 7 ♂ (trait = 0,5 mm). – 27, *D. hirtipes*, sternite 7 ♂ (trait = 0,5 mm).

formé par trois lobes distincts, avec une surface écailleuse sur le lobe interne (fig. 18 et 19)

***Heterodasypoda* n. subg.**

- Clypeus ♀ avec une zone imponctuée en forme de demi-cercle (fig. 8). Sternite 7 ♂ simple. Gonostyle unilobé avec une dent étroite latérale plus ou moins longue (fig. 5b) ***Microdasypoda* n. subg.**

Choix floraux

Les *Dasypoda* visitent très majoritairement des familles à fleurs actinomorphes : Asteraceae, Cistaceae, Dipsacaceae et Malvaceae (tableau 3). On note que les espèces des sous-genres *Dasypoda* et *Megadasypoda* pollinisent principalement des familles qui présentent des inflorescences en capitule : Asteraceae et Dipsacaceae. A l'inverse, les espèces des sous-genres *Heterodasypoda* et *Microdasypoda* (excepté *D. albimana*) pollinisent préférentiellement des familles à fleur simple : Cistaceae et Malvaceae. On remarque aussi que toutes les *Dasypoda* ne sont pas strictement oligolectiques. *D. crassicornis* est clairement polylectique. Cette espèce visite avec la même fréquence les Cistaceae et les Geraniaceae. De même, les choix floraux de *D. braccata* semblent partagés entre plusieurs familles (Dipsacaceae et Lamiaceae).

DISCUSSION

L'arbre de consensus strict (fig. 28) montre que les sous-genres proposés sont des groupements robustes. Les apomorphies qui caractérisent les 4 taxons sont principalement les structures génitales et périgénitales du mâle. C'est sur ce type de caractères morphologiques que se fonde généralement la définition des sous-genres chez les Apoidea. C'est le cas par exemple pour les genres *Bombus* (Richards 1968), *Ceratina* (Terzo 2000), *Hyaleus* (Dathe 1980), *Melitturga* (Patiny 1999, 2001) et *Xylocopa* (Hurd & Moure 1963).

Il est difficile de désigner un sous-genre plésiomorphe. Les *Microdasypoda* présentent peu d'apomorphies. Leur gonostyle est unilobé et leur sternite 7 ne possède aucune structure latéro-apicale, comme chez les *Melitta* ou les *Eremaphanta*. Il pourrait donc constituer le sous-genre le plus plésiomorphe, mais l'arbre de consensus ne met pas cette position en évidence. *A contrario*, le cladogramme (fig. 29) indique clairement le sous-genre *Megadasypoda* comme le plus apomorphe.

Vu le manque d'archives fossiles, les périodes d'apparition des *Dasypoda* et de ses sous-genres sont difficiles à déterminer. Il est cependant possible d'élaborer une hypothèse crédible en considérant plusieurs faits se rapportant à la distribution actuelle du genre, aux connaissances liées aux autres familles d'Apoidea et à l'histoire des conditions éco-climatiques de la région paléarctique. La plupart des apidologues contemporains s'accordent à dire que les premières abeilles sont apparues au plus tôt au milieu du Crétacé, c'est-à-dire il y a environ 110 millions d'années (MA), dans l'intérieur xérique du palécontinent Gondwana (Engel 2001,

Michener 1979 ; Roubik 1989). Les ancêtres directs des Apoidea sont probablement des guêpes Sphecidae (Alexander, 1992). La séparation en différentes familles s'est probablement faite rapidement puisque les familles actuelles très apomorphes sont déjà présentes à l'Eocène (– 65 MA), conservées dans l'Ambre de la Baltique (Engel, 2001). De même, la faune de l'ambre de la Dominique (Oligocène, – 37 MA) est fort semblable à la faune d'Apoidea contemporaine (Michener 2000).

Si on se focalise maintenant sur les *Dasypoda*, les cartes de diversité spécifique des sous-genres (fig. 30 à 33) et la distribution mondiale actuelle donnent des indices sur le lieu et l'époque d'apparition probable du genre. Les sous-genres présentent un centre de richesse spécifique en Espagne, en Péninsule Balkanique et au Maghreb. La richesse spécifique diminue rapidement lorsqu'on s'éloigne de ces centres. Elle n'est plus que de

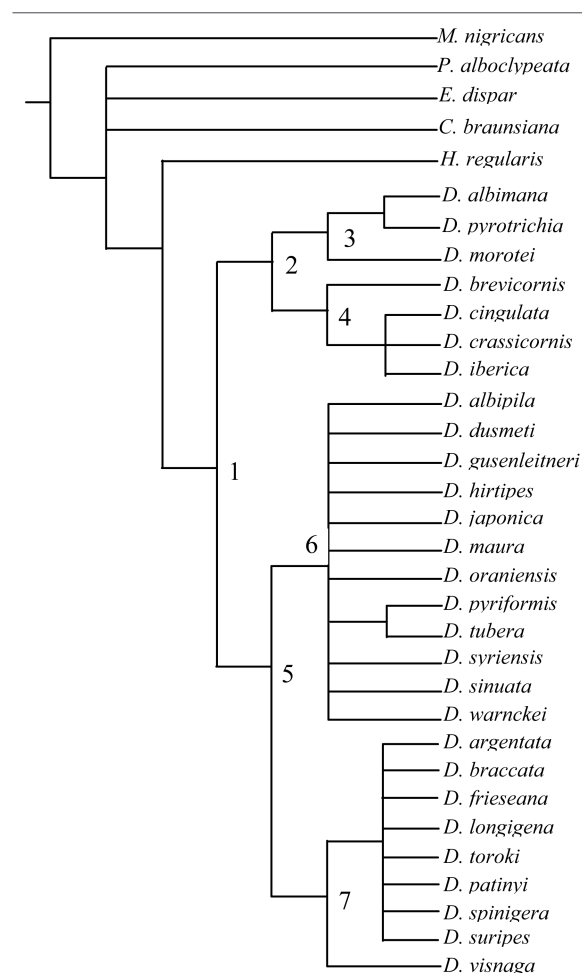


Figure 28

Arbre de consensus strict basé sur les 1 568 arbres les plus parcimonieux (longueur = 50 pas ; CI = 0,74 ; RI = 0,94).

4 espèces en Chine. On peut donc émettre l'hypothèse que les *Dasypoda* ont une origine méditerranéenne.

Il est plus difficile d'estimer la période d'apparition des *Dasypoda*. L'espèce de Melittidae la plus ancienne, *Eomacropis glaesaria* Engel 2001, a été datée aux alentours de – 45 MA. L'apparition des Melittidae se situe ainsi très probablement entre – 110 MA et – 45 MA. Par ailleurs, les Dasypodainae sont présents à la fois en région néarctique et paléarctique (Michener, 2000) avec notamment le genre *Hesperapis* endémique d'Amérique du Nord et les *Dasypoda* endémiques de la région paléarctique (fig. 30 à 33). On peut donc faire l'hypothèse que les Dasypodainae étaient présents sur le super-continent Laurasien avant que celui-ci ne se divise (– 65 MA). La séparation des deux populations aurait donné d'un côté les *Dasypoda* et de l'autre les *Hesperapis* vicariants. Les *Dasypoda* se seraient donc individualisés après – 65 MA, lorsque le contact entre l'Amérique du Nord et l'Eurasie s'est démantelé.

Concernant les sous-genres, les cartes de richesse spécifique (fig. 30 à 33) semblent indiquer une cohérence biogéographique du clade basé sur la morpholo-

gie. On remarque que les centres de diversité respectifs trouvent leur meilleure explication dans le rapprochement avec d'anciens refuges glaciaires méditerranéens (Hewitt 1999). L'apparition des sous-genres serait donc liée aux événements glaciaires que la région ouest-paléarctique a connus au cours du Quaternaire.

L'étude des choix floraux renforce aussi l'option taxonomique proposée. La séparation entre les *Dasypoda* et *Megadasypoda* d'une part, et les *Microdasypoda* et les *Heterodasypoda* d'autre part, correspond également à un changement de choix floraux (tableau 3). Les deux premiers sous-genres sont oligolectiques sur Asteraceae et Dipsacaceae, familles phylogénétiquement proches qui appartiennent au groupe des Asteridae vraies II (Judd *et al.* 2002). Les deux autres sous-genres visitent principalement des Cistaceae et des Malvaceae, familles qui composent l'ordre des Malvales dans le groupe des Rosidae (Judd *et al.* 2002). Le nœud 1 du clade de consensus strict (fig. 28) correspond donc aussi à un changement net de choix alimentaire. De même, la distinction entre les *Dasypoda* s. str. et les *Megadasypoda* se marque par un changement de choix floral. La majo-

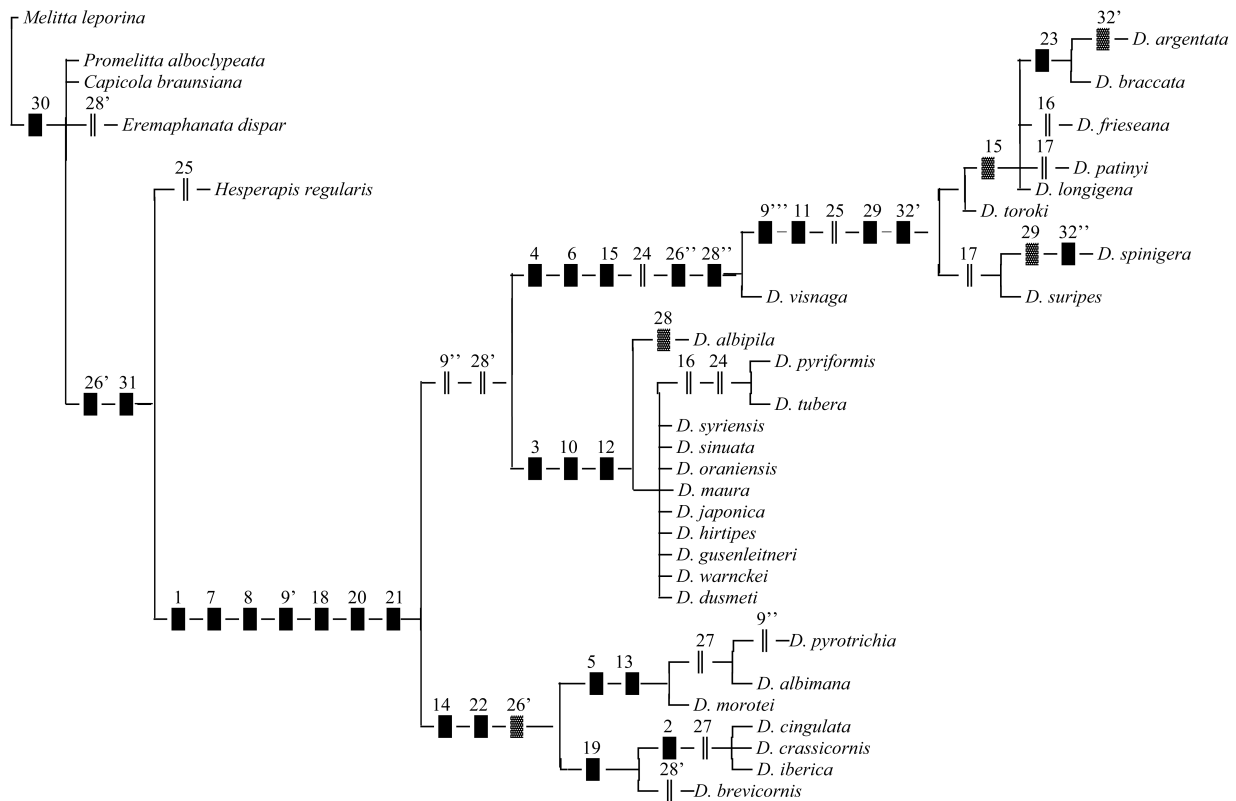
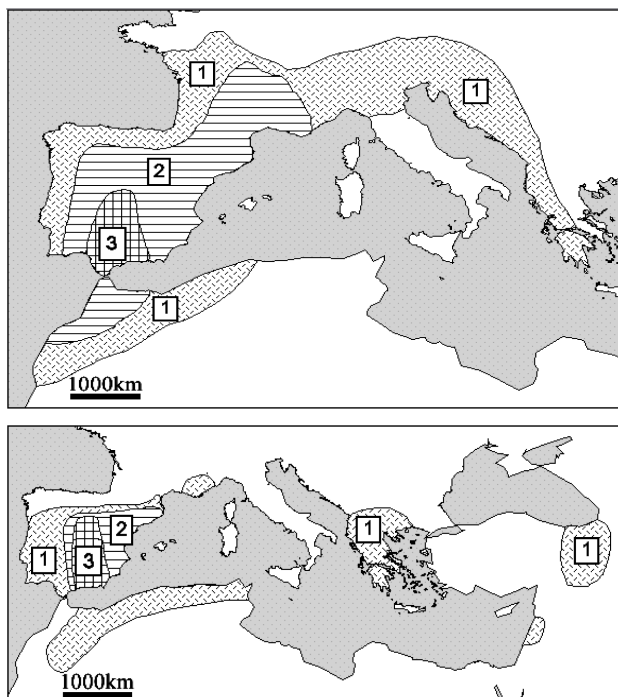


Figure 29

Phylogramme obtenu parmi 1 568 autres (longueur = 50 pas ; CI = 0,74 ; RI = 0,94). ■ = apomorphie ; || = homoplasie ; ▣ = réversion. Les différents stades des caractères multistades sont symbolisés par « ' ».



Figures 30-31

Gradients de richesse spécifique. Les traits pleins représentent les lignes de richesse spécifique croissante et les chiffres le nombre d'espèces. – 30. Sous-genre *Microdasygaster* n. subg. – 31. Sous-genre *Heterodasygaster* n. subg.

REFERENCES

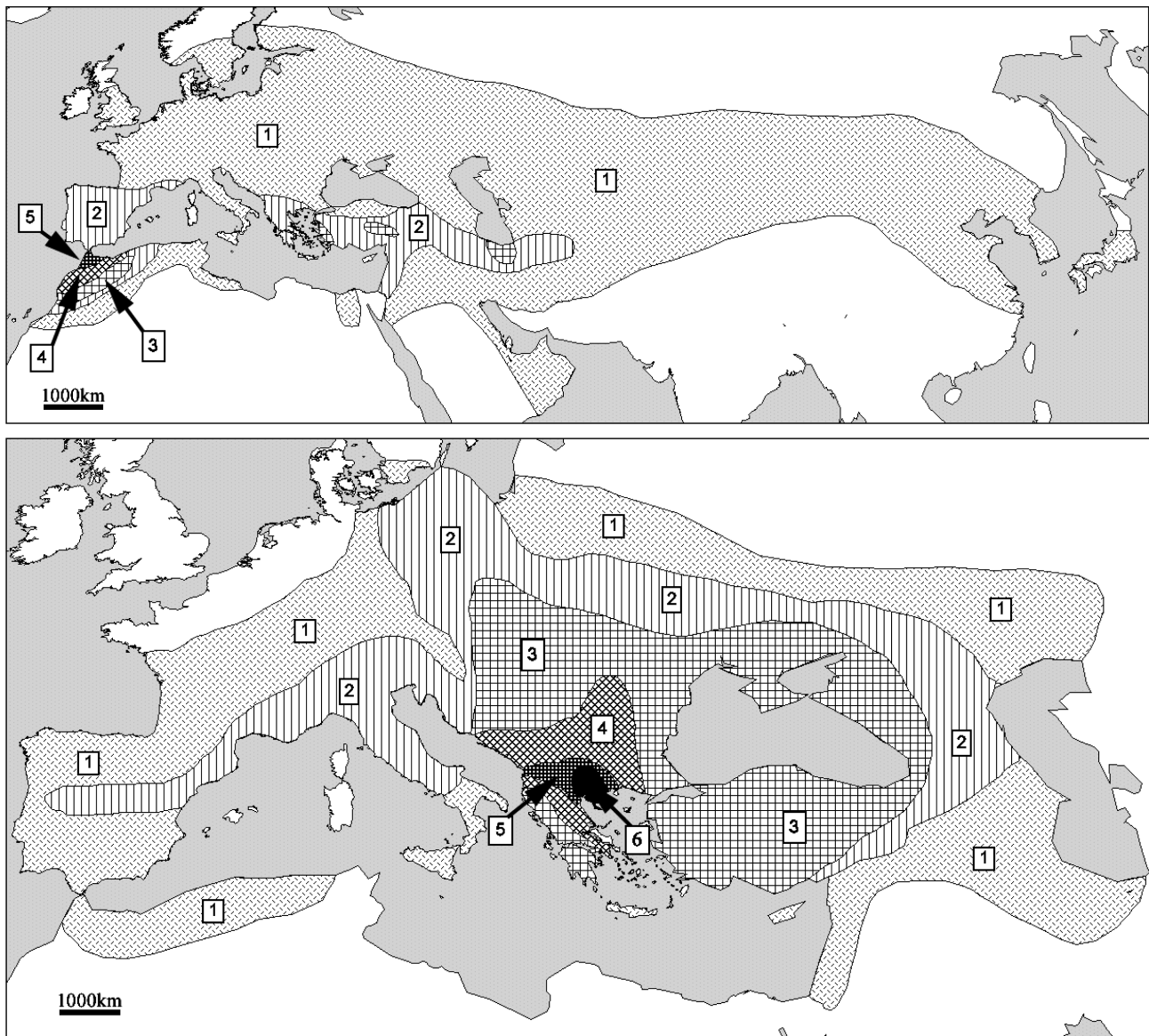
- ALEXANDER B. A. 1992 – An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecids wasps (Hymenoptera). – *Journal of Hymenoptera Research*, **1** : 25-61.
- ALEXANDER B. A., MICHENER C. D. 1995 – Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera : Apoidea). – *The University of Kansas Science Bulletin*, **55** : 377-424.
- BAKER D. B. 2002 – A provisional annotated list of the nominal taxa assigned to the genus *Dasygaster* Latreille, 1802, with the description of an additional species (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae). – *Deutsche entomologische Zeitschrift*, **49** : 89-103.
- BITSCH J. & LECLERCQ J. 1993 – Hyménoptères Sphecidae d'Europe Occidentale, vol. 1, généralités – Crabronidae. – *Faune de France*, **79** : 1-330.
- BROTHERS D. J. 1998 – Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). – *Zoologica Scripta*, **28** : 233-249.
- COCKERELL T. D. A. 1911 – Descriptions and Records of Bees. XXXIV. – *Annals and Magazine of Natural History*, **7** : 225-237.
- DATHE H. H. 1980 – Die Arten der Gattung *Hylaeus* F. in Europa (Hymenoptera : Apoidea, Colletidae). – *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin*, **56** : 207-294.
- ENGEL M. S. 2001 – A monograph of the Baltic Amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **259** : 1-192.
- FRIESE H. 1901 – *Die Bienen Europas (Apidae europaeae)*. Theil VI, solitäre Apiden : Subfam. Panurginae, Melittinae, Xylocopinae. – Innsbruck : C. Lampre, 284 p.
- HEWITT G. M. 1999 – Post-glacial re-colonization of European biota. – *Biological Journal of the Linnean Society*, **68** : 87-115.
- HOHMANN H., LA ROCHE F., ORTEGA G., BARQUIN J. 1993 – *Bienen, Wespen und Ameisen der Kanarischen Inseln (Insecta : Hymenoptera : Aculeata)*. – Bremen : Übersee-Museum, 894 p.
- HURD P. D., MOURE J. S. 1963 – A classification of the large carpenter bees (Xylocopini) (Hymenoptera : Apoidea). – *University of California Publications in Entomology*, **29** : 1-365.
- INTERNATIONAL TRUST FOR NOMENCLATURE 1985 – *Code International de Nomenclature Zoologique, International Code of Zoological Nomenclature, 3rd edition*. – Huddersfield (England) : H. Charlesworth & Co Ltd, 338 p.
- JUDD W. S., CAMPBELL C. S., KELLOGG E. A., STEVENS P. 2002 – *Botanique systématique, une perspective phylogénétique*. – Paris : De Boeck Université, 467 p.
- MADDISON W. P., DONOGHUE M. J., MADDISON D. R. 1984 – Outgroup analysis and parsimony. – *Systematic Zoology*, **33** : 83-103.
- MARUYAMA K. 1953 – Bionomical Notes on *Dasygaster japonica* Cockerell (Hymenoptera). – *Kontyû*, **20** : 45-48.
- MICHENER C. D. 1979 – Biogeography of the bees. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **66** : 277-342.
- MICHENER C. D. 1981 – Classification of the bee family Melittidae with a review of species of Meganomiinae. – *Contribution of the American Entomological Institute*, **18** : 1-135.
- MICHENER C. D. 2000 – *The bees of the world*. – Baltimore : The Johns Hopkins University Press, 913 p.
- MICHEZ D. 2002 – Discussion morphologique et biogéographique sur le complexe sub-spécifique de *Dasygaster hirtipes* (Fabricius 1793) sensu Warncke (1973). – *Notes fauniques de Gembloux*, **49** : 35-45.
- MICHEZ D. & PATINY S. 2002 – West-Palaearctic *Dasygaster* Latreille, 1802 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae) biogeography. – *Beiträge der Hymenopteren-Tagung in Stuttgart*, **2002** : 48-50.
- MICHEZ D., PATINY S., GASPARD C. 2003 – *Dasygaster albimana* Pérez, 1905 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae), espèce nouvelle pour la France et le Maroc. – *Bulletin de la Société entomologique de France*, **108** : 61-64.
- MICHEZ D., PATINY S., YSERBYT S. 2004a – Apoidea remarquables observés dans les Pyrénées-Orientales, France (Hymenoptera, Melittidae). – *Bulletin de la Société entomologique de France*, **109** : 379-382.

rité des *Megadasygaster* sont oligolectiques sur Dipsacaceae, alors que les *Dasygaster* s. str. sont toutes oligolectiques sur Asteraceae.

En conclusion, le genre *Dasygaster* Latreille 1802 est monophylétique. Il est probablement apparu après - 65 MA en région méditerranéenne. Quatre sous-genres sont maintenant distingués sur base d'une étude cladistique morphologique. L'analyse de la biogéographie et des choix floraux de ces 4 sous-genres confirme leur cohérence taxonomique.

Remerciements – Les auteurs remercient l'ensemble des personnes qui ont donné accès aux collections entomologiques dont ils ont la responsabilité : Dr R. Danielsson (MZL, Suède), Dr C. Eardley (Queenswood, Afrique du Sud), G. Else (NHM, Angleterre), Dr P. Grootaert (IRSNB, Belgique), Prof C. Gaspar (FSAGX, Belgique), Mag F. Gusenleitner (OÖLL, Autriche), Dr W. Hogenes (ZMA, Pays-Bas), M^{me} G. Lachaise (MNHM, France), M. J. Matter (MZS, France), M.S. Roberts (Westminster, Royaume-Uni), M. S. Schmidt (ZSM, Allemagne), Dr S. Schoedl (NMW, Autriche), Dr O. Tadauchi (ELKU, Japon), Dr C. van Achterberg (RNHL, Pays-Bas), Dr L. Vilhelmsen (UZMC, Danemark), Dr C. Villeman (NMHM, France). Ils remercient aussi S. Iserbyt pour la gestion de la BDFGM.

Au cours de sa première année de recherche, le premier auteur a bénéficié d'une bourse F.R.I.A. (Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture).



Figures 32-33.

Gradients de richesse spécifique. Les traits pleins représentent les lignes de richesse spécifique croissante et les chiffres le nombre d'espèces. – 32. Sous-genre *Dasygaster* s. str. n. comb. – 33. Sous-genre *Megadasygaster* n. subg.

MICHEZ D., TERZO M., RASMONT P. 2004b – Révision des espèces ouest-paléarctiques du genre *Dasygaster* Latreille 1802 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae). – *Linzer Biologische Beiträge*, **36** : 847-900.

ORNOSA C., MARTINEZ M. D. 1995 – Apoidea of Extremadura (west Spain). 2. Families Melittidae and Megachilidae (Hymenoptera). – *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **19** : 267-279.

ORNOSA C., MARTINEZ M. D. 1996 – Apoidea de la Cuenca Occidental Alta del Duero (España). Familias Melittidae, Megachilidae y Apidae (Hymenoptera). – *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **20** : 93-106.

PATINY S. 1999 – Systématique générique et subgénérique des *Melitturga* Latreille – *Melitturga* Friese – *Flavomelitturga* Warncke (Hymenoptera,

Andrenidae, Panurginae). – *Bulletin de la Société entomologique de France*, **104** : 241-256.

PATINY S. 2001. – *Monographie des Panurginae de l'ancien monde (Hymenoptera : Apoidea, Andrenidae)*. – Ph-D, Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux, 266 p.

PÉREZ J. 1890 – Catalogue des mellifères du Sud-Ouest. – *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, **44** : 1-200

PESENKO Y. A. 1995 – Synopsis of the bee fauna (Hymenoptera : Apoidea) of Russia and the neighbouring countries, with a list of oligolectic species. – dans BANASZAK J. : *Changes in Fauna of Wild Bees in Europe* : 45-52.

POUVREAU A., LOUBLIER Y. 1995 – Observation sur la biologie de *Dasygaster hirtipes* (F., 1973). – *Annales de la Société entomologique de France*, **31** : 237-248.

- RICHARDS O. W. 1968 – The subgeneric divisions of the genus *Bombus* Latreille (Hymenoptera, Apidae). – *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **Entomology**, **22** : 211-276.
- ROUBIK D. W. 1989 – *Ecology and natural history of tropical bees*. – Cambridge : 514 p.
- ROZEN J. G., MCGINGLEY R. J. 1974 – Phylogeny and Systematics of Melitidae Based on the Mature Larvae (Insecta, Hymenoptera, Apoidea). – *American Museum Novitates*, **2545** : 1-31.
- SCHEUCHL E. 1996 – *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs. Band II : Schlüssel der Arten der Familien Megachilidae und Melittidae*. – Velden : Privately published, 116 p.
- STAGE G. I., 1966. – *Biology and systematics of the American species of the genus Hesperapis Cockerell*. – Ph-D, Université de Berkley, New-York, 464 p.
- SWOFFORD D. L. 1998 – *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4.0 beta version*. – Massachusetts : Sinauer Associates.
- TERZO M., 2000. – *Classification phylogénétique des Cératines du monde et monographie de la région Ouest-Paléarctique et de l'Asie centrale (Hymenoptera, Apoidea, Xylocopinae : Ceratina Latreille)*. – Ph-D, Université de Mons-Hainaut, Mons, 263 p.
- VELTEROP O. 2000. – *Effects of fragmentation on pollen and gene flow in insect-pollinated plant population*. – Ph-D, Rijkuniversiteit Groningen, Amsterdam, 156 p.
- WARNCKE K. 1973a – Beitrag zur Bienenfauna Mazedoniens (Colletidae, Andrenidae und Melittidae/Apoidea). – *Mitteilungen aus dem zoologischen Museum Berlin*, **49** : 13-36.
- WARNCKE K. 1973b – Die westpaläarktische Arten der Bienen Familie Melittidae (Hymenoptera). – *Polskie Pismo Entomologiczne*, **43** : 97-126.
- WARNCKE K. 1986 – Die Wildbienen Mitteleuropas ihre gültigen namen und ihre verbreitung (Insecta, Hymenoptera). – *Entomofauna*, **3 suppl.** : 1-128.
- WU Y.-R. 1978 — A study of chinese Melittidae with description of new species (Hymenoptera : Apoidea). – *Acta Entomologica Sinica*, **21** : 419-428.
- WU Y.-R. 2000 – *Hymenoptera, Melittidae & Apidae*. – Beijing : Academia Sinica, 442 p.
- YASUMATSU K. 1935 – Bemerkungen über einige Arten der Bienengattung *Dasygaster* Latreille aus der Mandschurischen Subregion (Hymenoptera, Apoidea). – *Kontyû*, **9** : 159-164.

