

Faculté des Sciences - Université de Mons

Laboratoire de Zoologie

Année académique 2023-2024

**Statuts de conservation et traits
géo-éco-morphologiques des *Megachile* d'Europe**

Mémoire de fin d'études présenté par

Shawn Lemaire

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

Promoteur

Pr. Denis Michez

Superviseur (Doctorant)

Clément Tourbez

L'auteur, LEMAIRE SHAWN, atteste avoir respecté les règles éthiques en vigueur, y compris la charte de l'Université relative à l'utilisation de l'Intelligence Artificielle.

“It would be a supremely arrogant person who claimed that humans were in control of their environment [...]. But there are some reasons for optimism. There are signs that human society has begun to realise that it is part of the natural environment and that our future depends not on control but on coexistence.”

Andrew S. Pullin, 2002

Remerciements

Les premières lignes de ce mémoire sont adressées au professeur Denis Michez que je tiens à remercier de m'avoir permis, dès la fin de mon bachelier, d'intégrer le laboratoire de Zoologie et de ne pas avoir hésité à me placer directement sur les projets du laboratoire ; projets qui ont abouti à ce mémoire en collaboration avec plusieurs programmes européens. C'est une opportunité rare qui m'a beaucoup apporté. J'aimerais aussi le remercier pour ses conseils avisés sur la rédaction de ce travail.

Je tiens ensuite à remercier Clément Tourbez, le doctorant m'ayant encadré durant la plus grande partie de ma seconde année de master. Je le remercie pour sa présence, ses conseils, son aide et sa bonne humeur.

Je remercie ensuite le professeur Christophe Praz, spécialiste européen des *Megachile*, pour son aide et l'apport de son expertise durant cette année, autant pour créer et corriger les cartes de distribution que pour les évaluations des nouveaux statuts de conservation des *Megachile* d'Europe. Il m'a également accueilli dans son université en Suisse pour que je puisse profiter de ses collections qui m'ont été plus qu'utiles dans ma collecte de données.

Je tiens également à remercier les autres experts taxonomistes (Andrej Gogala, Carlos Ruiz Carreira, Francisco Ortiz-Sánchez, Jelle Devalez, Jordi Bosch Gras, Juho Paukkunen, Matthieu Aubert, Petr Bogusch, Romain Le Divelec, Thomas Wood, Vladimir Radchenko) pour m'avoir apporté de nouvelles données de distribution et/ou avoir participé aux évaluations des nouveaux statuts de conservation des *Megachile* d'Europe.

J'ajouterais que ces données de distribution n'auraient pas été utiles sans Jordan Benrezkallah qui s'est occupé de la création des cartes élaborées de distribution pour lesquelles de nombreuses versions ont été nécessaires.

Un petit mot également pour Mira Boustani et Ahlam Sentil, deux femmes bienveillantes qui ont su m'aider, m'aiguiller, répondre à mes interrogations et me remonter le moral quand il le fallait, ainsi que me donner du courage.

Je remercie Anne-Charlotte Vranckx pour m'avoir poussé, dès la BAC1, à donner le meilleur de moi-même, et sans qui je ne serais sûrement pas là aujourd'hui. Je la remercie pour son soutien, sa bonne humeur, son humour, ses relectures et son amour. Je tiens également à remercier Océane Cheront et Pétronille Vranckx pour leurs corrections en tant qu'as de la langue française.

Enfin, je remercie tout le laboratoire, mémorants (B. De Tandt, L. Dorio, T. Duez, A. Herinckx, S. Lescot, A. Terryn, J. Thulier, *etc.*), techniciens, doctorants, post-doctorants, professeurs, pour m'avoir accueilli une année durant dans la bonne humeur générale. C'est en grande partie grâce à cela que l'on donne le meilleur de soi-même et que l'on garde courage.

Résumé

Les abeilles forment un taxon diversifié d'importance pour les écosystèmes et pour notre société en raison de leur activité de pollinisation des plantes à fleurs. Pourtant, les abeilles sont en danger à travers le monde en raison des différentes menaces anthropiques, telles que le réchauffement climatique, les espèces invasives, l'utilisation des pesticides ou la destruction des habitats. Pour faire face à ce déclin, plusieurs projets européens tentent de comprendre les menaces pesant sur ces abeilles et de fournir les outils permettant leur conservation. Ce mémoire s'inscrit dans le cadre de ces projets (ORBIT, SAFEGUARD, Listes Rouges IUCN) et se focalise sur les 76 espèces d'Europe du genre *Megachile* (Megachilidae) en raison du grand manque de connaissances auquel est soumis ce taxon. Pour chacune de ces espèces, une collecte des données de distribution ainsi que des traits morphologiques (ITD et pilosité), écologiques (lectisme et nidification) et géographiques (AOO, EOO, SCI, STI) a été réalisée. Avec ces nouvelles données, des cartes de distribution ont pu être créées et les nouveaux statuts de conservation IUCN, établis pour chacune de ces espèces (projet Listes Rouges). Ces traits ont, enfin, été utilisés pour (i) investiguer un lien entre ces traits et les statuts de conservation, (ii) examiner les liens entre les différents traits et (iii) étudier leur évolution à travers les sous-genres de *Megachile*.

Les nouveaux statuts de conservation sont bien plus complets que dans la Liste Rouge de 2014 avec une baisse des espèces DD de 83,95 % à 14,47 % et, dans les espèces non évaluées DD ou NA, 92,31 % d'espèces non en danger. Il s'est avéré, ensuite, que seul l'AOO a un lien avec le statut de conservation des espèces et, donc, qu'une espèce ayant un petit AOO est plus susceptible d'être en danger. Les liens entre les traits ont montré que l'ITD augmente en même temps que la longueur des soies d'un individu mais diminue avec leur densité, de la même façon qu'elle est plus grande chez les espèces dont le nid est au-dessus du sol et plus petite chez les espèces dont la position du nid par rapport au sol est variable. Les composantes de la pilosité ont, quant à elles, varié avec le STI des espèces, la densité augmentant avec lui à l'inverse de la longueur. Enfin, l'évolution des traits entre sous-genres est assez importante puisque l'on observe des variations entre ceux-ci pour tous les traits étudiés dans cette partie. Les tailles divergent, tout comme la densité et la longueur des soies, ainsi que les SCI et STI. Il en va de même pour les traits écologiques avec des sous-genres au lectisme et nidification homogène, là où d'autres varient. Ce mémoire a donc permis de mieux comprendre les traits géo-éco-morphologiques des *Megachile* d'Europe et leurs liens avec les statuts de conservation et les sous-genres, fournissant ainsi une base de données pour la conservation de ce groupe.

Mots-clés : Déclin des abeilles / Europe / *Megachile* / Phylogénie / Statut de conservation / Traits géo-éco-morphologiques

Abstract

Bees are a diverse taxon of great importance to ecosystems and to our society because of their activity in pollinating flowering plants. However, bees are endangered throughout the world due to various anthropogenic threats such as global warming, invasive species, the use of pesticides and the destruction of habitats. In response to this decline, a number of European projects are attempting to understand the threats to bees and provide tools for their conservation. This dissertation is part of these projects (ORBIT, SAFEGUARD, IUCN Red Lists) and focuses on the 76 European species of the genus *Megachile* (Megachilidae) due to the great lack of knowledge about this taxon. For each of these species, distribution data was collected, as well as morphological traits (ITD and hairiness), ecological traits (lectism and nesting) and geographical traits (AOO, EOO, SCI, STI). Using this new data, distribution maps and new IUCN conservation statuses were created and established for each of these species (Red List project). These traits were then used to (i) investigate a link between these traits and conservation status, (ii) examine the links between the different traits and (iii) study their evolution across *Megachile* subgenera.

The new conservation statuses are much more complete than in the 2014 Red List, with a drop in DD species from 83.95 % to 14.47 % and, in species not assessed as DD or NA, 92.31 % of species not at risk. It then turned out that only the AOO is linked to the conservation status of species and, therefore, that a species with a small AOO is more likely to be endangered. The links between the traits showed that ITD increases with the length of an individual's bristles but decreases with their density, in the same way that it is greater in species whose nest is above ground and smaller in species whose nest position is either above or below ground. The components of pilosity, for their part, varied with the STI of the species, with density increasing with it inversely to length. Finally, the evolution of traits between sub-genera is quite significant, with variations observed between sub-genera for almost all the traits studied in this section. Sizes diverge, as do bristle density and length, and SCI and STI. The same is true for ecological traits, with some sub-genera displaying homogeneous lectism and nesting, while others vary. This dissertation has therefore provided a better understanding of the geo-eco-morphological traits of European *Megachile* and their links with conservation status and sub-genera, thus providing a database for the conservation of this group.

Key words : Bee decline / Conservation statuses / Europe / Geo-eco-morphologic features / *Megachile* / Phylogeny

Table des Matières

Remerciements

Résumé

Abstract

Table des Matières

Abréviations

1. Introduction.....	1
1.1. Abeilles.....	1
1.1.1. Généralités et diversité.....	1
1.1.2. Écologie.....	1
1.1.3. Importance.....	3
1.2. Menaces.....	4
1.2.1. Biologie de la conservation.....	4
1.2.2. Facteurs de déclin.....	5
1.3 Conservation des abeilles en Europe.....	7
1.4. Liens entre traits, statuts de conservation et sous-genres.....	10
1.4.1. Relations entre traits et statuts de conservation.....	10
1.4.2. Relations entre traits.....	11
1.4.3. Relations entre traits et phylogénie.....	12
1.5. Genre <i>Megachile</i> Latreille, 1802.....	13
1.5.1. Diversité des <i>Megachile</i>	13
1.5.2. Caractéristiques morphologiques, écologiques et géographiques.....	14
1.5.3. Conservation des <i>Megachile</i> d'Europe.....	16
2. Questions biologiques.....	19
3. Matériel et Méthodes.....	21
3.1. Évaluations des statuts de conservation.....	21
3.2. Présentation des traits.....	23
3.2.1. Traits morphologiques.....	23
3.2.2. Traits écologiques.....	25
3.2.3. Traits géographiques.....	25

3.3. Analyses statistiques.....	27
3.3.1. Liens entre traits et statuts de conservation.....	27
3.3.2. Liens entre traits.....	27
3.3.3. Variation des traits entre sous-genres des Megachile d'Europe.....	28
4. Résultats.....	29
4.1. Réévaluations de la Liste Rouge des Megachile européennes.....	29
4.2. Liens entre traits et statuts de conservation.....	32
4.3. Liens entre traits.....	32
4.3.1. Liens entre traits morphologiques.....	32
4.3.2. Liens entre traits morphologiques et écologiques.....	34
4.3.3. Liens entre traits morphologiques et géographiques.....	34
4.3.4. Liens entre traits écologiques et géographiques.....	35
4.4. Liens entre traits et sous-genres de Megachile d'Europe.....	36
5. Discussion.....	41
5.1. Nouveaux statuts de conservation des Megachile d'Europe.....	41
5.2. Relations entre traits et statuts de conservation.....	42
5.3. Relations entre traits.....	45
5.3.1. Relations entre traits morphologiques.....	45
5.3.2. Relations entre traits morphologiques et écologiques.....	45
5.3.3. Relations entre traits morphologiques et géographiques.....	46
5.3.4. Relations entre traits écologiques et géographiques.....	47
5.4. Relations entre traits et sous-genres de Megachile d'Europe.....	47
5.5. Perspectives.....	51
6. Conclusion.....	53

Références

Annexes

Abréviations

1. **°C** : degré Celsius, unité de mesure de température.
2. **A00** : area of occupancy / zone d'occupation, trait calculé estimant une aire de distribution sur base du nombre de carrés occupés par l'espèce dans un quadrillage fictif sur une carte de distribution.
3. **cm** : centimètre, unité de mesure de distance.
4. **E00** : extent of occurrence / étendue de l'occurrence, trait calculé estimant une aire de distribution égale à la surface du plus petit polygone contenant toutes les observations d'une espèce.
5. **IUCN** : International union for conservation of nature / Union internationale pour la conservation de la nature.

Les catégories de l'IUCN :

- **NE** : not evaluated / non évalué.
 - **NA** : non applicable / non applicable.
 - **DD** : data Deficient / données insuffisantes.
 - **LC** : least Concern / préoccupation mineure.
 - **NT** : near Threatened / quasi menacé.
 - **VU** : vulnerable / vulnérable.
 - **EN** : endangered / en danger.
 - **CR** : critically Endangered / en danger critique.
 - **RE** : regionally Extinct / éteint au niveau régional.
 - **EW** : extinct in the Wild / éteint à l'état sauvage.
 - **EX** : extinct / éteint.
6. **ITD** : inter-tegular distance / distance inter-tégulaire, trait mesuré traduisant la taille d'un individu.
 7. **km²** : kilomètre carré, unité de mesure de surface.
 8. **mm** : millimètre, unité de mesure de distance.
 9. **ONG** : organisation non gouvernementale.
 10. **SCI** : specific continentality index / indice de continentalité spécifique, trait calculé traduisant la gamme de température moyenne dans laquelle vit une espèce sur base de son aire de distribution.
 11. **SIS** : Species information service.
 12. **STI** : specific temperature index / indice de température spécifique, trait calculé traduisant la température moyenne à laquelle vit une espèce sur base de son aire de distribution.

1. Introduction

1.1. Abeilles

1.1.1. Généralités et diversité

Les abeilles sont apparues au début du Crétacé, il y a 140 millions d'années (Danforth *et al.*, 2013). Leur apparition coïncide avec celle des plantes à fleurs (*i.e.* Angiospermes), avec qui elles sont en étroite interaction (Doyle, 1969 ; Friis *et al.*, 1987). Les abeilles dériveraient d'un ancêtre commun avec les Crabronidae, une famille de guêpes *sensu lato* carnivores (Alexander, 1992 ; Ohl & Bleidorn, 2006). Elles s'en différencient maintenant par leur diète, les abeilles étant des animaux strictement herbivores se nourrissant de pollen et de nectar (Steiner & Whitehead, 1990). Selon des analyses paléontologiques et moléculaires, le premier groupe d'abeilles correspondrait à l'actuelle famille des Melittidae (Danforth *et al.*, 2006 ; 2013 ; Hedtke *et al.*, 2013). Cette découverte laisse supposer que la diversification des premières abeilles s'est faite en Afrique, car c'est sur ce continent que l'on retrouve la majeure partie de la diversité des Melittidae (Danforth *et al.*, 2006). Par la suite, ces abeilles auraient migré sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique (Danforth, 2007).

On compte actuellement, dans le monde, environ 20 100 espèces d'abeilles (www.catalogueoflife.org, consulté le 2 juin 2024), réparties en sept familles (Danforth *et al.*, 2013). La majeure partie de cette diversité se trouve en régions arides ou semi-arides, où l'on retrouve les plus anciennes lignées d'abeilles, comme les Melittidae ou les Andrenidae (Danforth, 2007). La famille des Melittidae comprend environ 200 espèces (Michez *et al.*, 2009). Celle des Andrenidae compte environ 3010 espèces décrites alors que celle des Halictidae contient plus de 4100 espèces (Michener, 2007 ; Bossert *et al.*, 2022). La famille des Stenotritidae est la plus petite famille d'abeilles, et la moins étudiée, avec deux genres : *Stenotritus* et *Ctenocolletes* (Houston, 1975). Ces genres comportent respectivement 11 et 10 espèces (Engel, 2019 ; www.animaldiversity.org, consulté le 12 mai 2024). La famille des Colletidae comporte environ 2500 espèces (Almeida & Danforth, 2009). Enfin, les familles des Megachilidae et des Apidae comprennent respectivement plus de 4100 (réparties dans environ 76 genres, huit tribus et deux sous-familles) et 5900 espèces (Michener, 2007 ; Bossert *et al.*, 2019).

1.1.2. Écologie

Indépendamment de la famille à laquelle elles appartiennent, les abeilles passent toutes par plusieurs stades de vie se déroulant dans le nid avant d'arriver à l'état adulte ; adulte qui sortira du nid (Cane & Neff, 2011). Le cycle de vie des abeilles commence par un stade larvaire qui représente la plus grande partie de leur vie, pouvant entrer en diapause (état de dormance

général profond adaptatif induit de façon hormonale pendant lequel le métabolisme est à l'arrêt) pendant plusieurs années (Košťál, 2006 ; Danforth, 2007). Certaines espèces entrent en diapause à d'autres stades de leur vie (Denlinger, 1986 ; 2002). Les larves passent ensuite par un stade de métamorphose, dit pupa, avant de se transformer en adulte lorsque les conditions environnementales sont favorables (Danforth, 2007 ; Michener, 1953 ; Fig. 1). Cette émergence se fait en parallèle de la floraison des espèces de plantes à fleurs dont elles récoltent les ressources florales pour assurer leur nutrition (Mayer & Kuhlmann, 2004). Certaines abeilles sont spécialistes d'une seule espèce de plantes (*i.e.* monolectiques), un genre ou une famille de plantes (*i.e.* oligolectiques) et d'autres sont généralistes et vont récolter des ressources sur des plantes de plusieurs familles différentes (*i.e.* polylectiques) (Robertson, 1925 ; Dötterl & Vereecken, 2010). En fonction de leur spécialisation, la morphologie et le comportement des abeilles peuvent varier (Danforth, 2007). Il existe ainsi de nombreuses structures de collecte de pollen aux morphologies et aux positions variables telles que les corbeilles (élargissement du tibia des pattes arrières) ou les scopas (touffes de soies denses) pouvant se situer sous l'abdomen, comme c'est le cas pour la famille des Megachilidae ou, le plus souvent, sur les pattes arrières chez d'autres familles (Thorp, 1979 ; Michener, 1999 ; Sommaggio *et al.*, 2021).

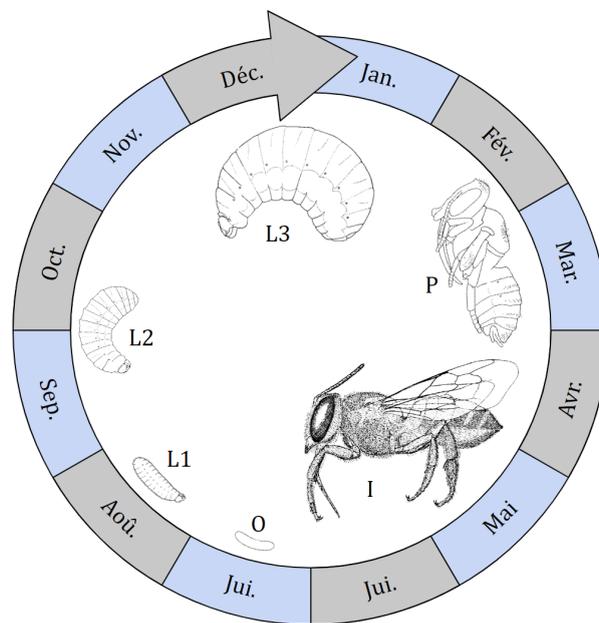


Figure 1. Exemple de cycle de vie annuel d'une espèce de *Megachile*. Le cycle commence au milieu de l'été quand (O) l'œuf est pondu. En sort (L1) le premier stade larvaire suivi du (L2) second stade et du (L3) troisième stade ; stade qui passe l'hiver. Cette dernière larve donne (P) la pupa de laquelle émerge (I) l'imago, ou adulte, qui sortira du nid pour recommencer le cycle.

Après leur émergence, dont la période varie, en fonction des espèces, généralement de mars à août (Bosch & Kemp, 2000 ; Pesenko *et al.*, 2002 ; Yocum *et al.*, 2010 ; Vinchesi *et al.*,

2013), les nouvelles femelles adultes commencent à construire un nid. Chez les abeilles solitaires, c'est-à-dire 74 % des espèces d'abeilles, chaque femelle crée son nid dans une cavité déjà existante, creusée ou construite (Eickwort *et al.*, 1981 ; Danforth, 2007 ; Raw, 2007). Les femelles y créent des cellules qu'elles remplissent de matières de réserves (pollen et nectar) avant de pondre un œuf dans chacune d'entre elles (Müller *et al.*, 2006). Elles referment ensuite chaque cellule avec divers matériaux (boue, fèces d'animaux, *etc.*) (Houston, 1971 ; Akram *et al.*, 2022). Il existe de nombreux autres schémas de nidification (Danforth, 2007). On retrouve, ensuite, des espèces sociales, représentant 6 % des espèces (*e.g. Apini, Bombini, Meliponini, Allodapini*, quelques genres d'*Halictinae*), qui présentent également plusieurs stratégies de nidification, toutes basées autour d'un rassemblement d'individus dans un nid commun (Michener, 2007). Les derniers 20 % d'espèces sont des espèces dites "cleptoparasites" (Rozen, 2000). Ces abeilles pondent leurs œufs dans le nid d'autres espèces et ne collectent donc pas de pollen. Leurs appareils de collecte de pollen tendent donc à se réduire ou disparaître (Michener, 2007). C'est le cas de genres tels que les *Coelioxys*, *Nomada*, *Stelis*, *Epeolus*, *Sphecodes* (Packer *et al.*, 2007).

Les abeilles, quelle que soit leur socialité, voient leur cycle de reproduction avoir lieu une ou plusieurs fois sur l'année. Si l'espèce n'a qu'une seule génération par an, elle est dite univoltine comme *Osmia lignaria* et *Epicharis nigrita* (McCracken, 1909 ; Bosch *et al.*, 2010 ; Gaglianone *et al.*, 2015). La nouvelle génération produite passe ensuite l'hiver sous forme d'œuf, de larve, de puppe ou, parfois même, d'adulte (Southwick, 1991). Les espèces telles que *Andrena bicolor* ou *Evyllaesus villosulus*, ayant deux générations par an, sont dites bivoltines (Plateaux-Quénu *et al.*, 1990 ; Wiklund *et al.*, 1991 ; Milet-Pinheiro *et al.*, 2016). Une espèce avec trois générations ou plus, comme *Xylocopa sulcatipes* ou *Coelioxys rufitarsis*, est qualifiée de multivoltine (Şahan & Kesici, 1991 ; Stark, 1992 ; Wojcik *et al.*, 2008). Certaines espèces telles que *Osmia iridis* peuvent même n'émerger que tous les deux ans et sont dites semi-voltines (Carter *et al.*, 1984 ; Forrest & Thomson, 2011). Enfin, d'autres espèces sont actives toute l'année sans phase de repos lorsque les conditions environnementales sont bonnes (Santos *et al.*, 2019). D'autres grandes différences écologiques existent entre groupes d'abeilles comme les milieux de vie ou la tolérance à divers facteurs environnementaux (Willmer & Stone, 1997 ; Thapa, 2003).

1.1.3. Importance

Toutes ces abeilles sont d'une très grande importance pour la pollinisation des 250 000 à 300 000 espèces d'angiospermes (*i.e.* environ 70 % des espèces de plantes décrites) et participent ainsi au maintien de la biodiversité en aidant à la reproduction de 87 % de ces angiospermes (Crane *et al.*, 1995 ; Soltis *et al.*, 2008 ; Breeze *et al.*, 2011 ; Ollerton *et al.*, 2011 ; Buchmann & Nabhan, 2012 ; Christenhusz & Byng, 2016). Ces insectes sont les pollinisateurs les

plus efficaces, car ils sont, à tous les stades de leur vie, dépendants du pollen et du nectar des plantes, ce qui les pousse à interagir en permanence avec les fleurs. De plus, leurs morphologies très diverses leur permettent de polliniser une large gamme de fleurs (Thorp, 1979 ; Steffan-Dewenter & Tscharntke, 1999 ; Michener, 2000 ; Thorp, 2000). Les abeilles domestiques (*e.g. Apis mellifera*) sont des pollinisateurs très efficaces, étant largement polylectiques. Néanmoins les espèces sauvages sont tout aussi importantes, leur diversité assurant la pollinisation d'une plus large gamme d'espèces de plantes tout au long de la large saison de croissance de celles-ci (Rhoades, 2013). On observe ainsi que la diversité de la flore d'une région est liée à sa diversité en abeilles sauvages (Fontaine *et al.*, 2006). Il est donc important de préserver les espèces d'abeilles sauvages en raison de leur efficacité pour la pollinisation des plantes natives de leur région, d'autant plus que la disparition d'une espèce peut avoir des effets très importants sur la chaîne trophique et la pollinisation (Kremen *et al.*, 2002 ; Tommasi *et al.*, 2004 ; Tylianakis *et al.*, 2007). Les abeilles sont également très importantes pour le monde de l'agriculture, car elles pollinisent 75 % des espèces cultivées. Elles participent ainsi à la production d'un tiers de notre nourriture (Klein *et al.*, 2003 ; Chacoff & Aizen, 2007 ; Klein *et al.*, 2007 ; James & Pitts-Singer, 2008 ; Franceschinelli *et al.*, 2013). La valeur de leur service pollinisateur est estimée à 22 milliards d'euros par an en Europe et à 153 milliards d'euros dans le monde (estimations pour 2005) (Gallai *et al.*, 2009). L'importance des abeilles sauvages est donc indéniable et s'accroîtra probablement dans les années à venir (Brown & Paxton, 2009).

1.2. Menaces

1.2.1. Biologie de la conservation

C'est cette grande importance qui fait des abeilles un taxon à protéger. Entre donc en jeu la biologie de la conservation. Cette science cherche à trouver des solutions théoriques et techniques aux problèmes de déclin et de perturbation auxquels sont soumis certaines populations, communautés d'espèces ou environnements (Soulé, 1985). Cette branche de la biologie a trois buts : (i) la description de la diversité, (ii) la détermination des menaces (humaines et autres) et (iii) la recherche de solutions pour pallier le déclin des espèces, la diminution de la diversité génétique et pour protéger et restaurer les écosystèmes (Sher, 2022). Elle inclut des notions de nombreuses branches scientifiques, telles que la taxonomie, la génétique, l'écologie, *etc.* (Frankham, 2003 ; Dubois, 2003 ; Dominoni *et al.*, 2020). Cette branche de la biologie aurait vu le jour dans les années 70, car c'est à cette période que le manque de ressources croissant et le futur des prochaines générations ont commencé à être au centre des inquiétudes scientifiques (Hunter & Gibbs, 2006 ; Van Dyke, 2008).

Certaines causes de déclin ne sont pas d'origine anthropique. En effet, divers problèmes de génétiques des populations (*e.g.* consanguinité, dérive génétique, perte de diversité génétique, *etc.*) induits par la petite taille des populations en danger peuvent notamment causer leur déclin (Zayed, 2009). Néanmoins, il est certain que l'Homme est, en grande partie, responsable du déclin d'énormément d'espèces qui nécessitent notre protection pour éviter leur disparition (Thapa, 2003 ; Sher, 2022). Les conséquences des activités anthropiques s'appliquent aussi sur les populations humaines, également touchées par la perte de ces écosystèmes qui fournissent nos ressources (Pullin, 2002). La protection des écosystèmes naturels et de la biodiversité est donc l'un des enjeux majeurs de la biologie contemporaine (Lindenmayer & Burgman, 2005). Cependant, chaque écosystème, et la biodiversité qui le compose, a des problèmes qui lui sont propres et les solutions sont donc contexte-dépendantes (Lindenmayer & Burgman, 2005).

1.2.2. Facteurs de déclin

La conservation d'un écosystème doit commencer, entre autres, par l'identification des menaces qui pèsent sur lui (Lindenmayer & Burgman, 2005). Dans le cas des abeilles, un déclin général de leur biomasse est observé depuis environ 1970 (Hallmann *et al.*, 2017 ; Leather, 2017). Ce déclin s'explique par différents facteurs qui peuvent agir en synergie (Fig. 2) :

(i) La destruction des habitats (Potts *et al.*, 2010). Tout d'abord, la diversité et l'abondance des abeilles diminuent avec l'urbanisation (McKinney, 2008). De plus, l'agriculture détruit les habitats, les fragmente et limite les sites de nidification et les ressources florales, en favorisant les cultures monospécifiques d'espèces anémogames (*i.e.* plantes pollinisées par le vent) (Pesson & Louveaux, 1984 ; Banaszak, 1992 ; Garcia, 1992 ; Gibbs, 2000 ; Goulson, 2003 ; Goulson *et al.*, 2008 ; Diekötter *et al.*, 2010 ; Goulson, 2010 ; Di Pasquale *et al.*, 2013 ; Ramírez *et al.*, 2013 ; Langlois *et al.*, 2020 ; Gelles *et al.*, 2023).

(ii) Les espèces invasives et exotiques (Stout & Morales, 2009). L'interconnexion mondiale actuelle favorise l'exportation, désirée ou non, d'espèces en dehors de leur aire de répartition native (Evertz, 1995 ; Kenta *et al.*, 2007 ; Vereecken & Barbier, 2009). L'augmentation d'abondance d'*Apis mellifera*, par exemple, est corrélée à une réduction de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles sauvages indigènes (Weekers *et al.*, 2022). Cela est dû à la compétition avec les espèces indigènes pour les ressources de nidification et polliniques (McQuillan & Hingston, 1999). Les espèces invasives et domestiques sont aussi des vecteurs de nouvelles maladies et de nouveaux parasites (Thorp *et al.*, 2005 ; Graystock *et al.*, 2016). L'invasion d'un milieu par des plantes exotiques est, elle aussi, dommageable, car elles peuvent remplacer les plantes natives et engendrer la disparition des espèces d'abeilles spécialisées sur lesdites plantes (Skórka *et al.*, 2007 ; Morón *et al.*, 2009 ; Wagner & Van Driesche, 2010).

(iii) L'exposition aux pesticides (Tosi *et al.*, 2022). Plusieurs études sur les bourdons mettent en évidence les effets multiples de ces pesticides, tels qu'une hausse de mortalité dose-dépendante, une baisse de fécondité directe ou indirecte ou bien encore une perte du sens de l'orientation (Laycock *et al.*, 2012 ; Stokstad, 2012 ; Laycock *et al.*, 2014 ; Sanchez-Bayo & Goka, 2016). De plus, ces pesticides sont des molécules facilement lessivables, contaminant ainsi aisément de nombreux habitats, autres que les cultures agricoles, et les abeilles qui s'y trouvent (Willis & McDowell, 1982). D'autres pollutions chimiques (*e.g.* métaux lourds et autres contaminants) peuvent aussi constituer des facteurs de déclin (Morón *et al.*, 2012 ; LeBuhn & Luna, 2021).

(iv) Le changement climatique (Memmott *et al.*, 2007 ; Zambra *et al.*, 2020). Bien que certaines abeilles soient capables de produire leur chaleur corporelle, la majorité des espèces reste des animaux ectothermes facilement affectés par des changements de températures (Bishop & Armbruster, 1999 ; Oskay & Oskay, 2023). Les hausses de températures en été peuvent augmenter la mortalité des abeilles, mais aussi diminuer leur fécondité et leur capacité à trouver de la nourriture (Ogilvie *et al.*, 2017 ; Soroye *et al.*, 2020). Des hivers plus chauds peuvent également causer des problèmes (Fründ *et al.*, 2013). Leur émergence pourra se faire plus tôt et leur taux de mortalité sera plus élevé étant donné que des températures plus hautes accélèrent le métabolisme et donc la perte de matières de réserve, réduisant *in fine* le *fitness* des individus émergeant (Krunic & Hinks, 1972 ; Bosch *et al.*, 2000 ; Bosch & Kemp, 2004 ; Pitts-Singer et Cane, 2011). La hausse des températures peut aussi retarder la sortie des larves, en affectant leur développement, ou influencer un sexe plus que l'autre, et donc avoir une incidence sur la reproduction de l'espèce (Eickwort & Ginsberg, 1980 ; Fründ *et al.*, 2013). Cela peut aussi toucher indirectement les abeilles en affectant leurs plantes-hôtes (Soroye *et al.*, 2020). Un premier effet du réchauffement climatique sur les plantes est la modification de leur phénologie de floraison qui peut ne plus correspondre avec la période de vol des abeilles (Hoiss *et al.*, 2015 ; Ogilvie *et al.*, 2017). Les fleurs restantes pour les abeilles produisent, en outre, moins de nectar à cause des sécheresses (Carroll *et al.*, 2001 ; Bissuel-Belaygue *et al.*, 2002). Finalement, ces fleurs se reproduisent moins, en raison du manque de contact avec les abeilles, ce qui diminue leur nombre l'année suivante (Aldridge *et al.*, 2011). Les abeilles passent donc plus de temps à chercher de la nourriture, et moins à se reproduire (Hoiss *et al.*, 2015).

L'importance de ces différents facteurs de déclin est taxon-dépendante en raison de leur écologie et leur morphologie divergentes. L'influence des facteurs de déclin peut donc, par exemple, varier avec la masse de l'insecte, sa diète, sa socialité ou encore ses choix en termes d'habitats (Mathiasson & Rehan, 2019). Cependant, tout ne dépend pas de cela et certains taxons sont simplement plus sensibles face à certaines menaces (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Il est, pour finir, nécessaire d'étudier les impacts synergiques de tous ces facteurs sur le taxon ou la communauté d'intérêt, et non pas de le faire isolément (Mathiasson & Rehan, 2019).

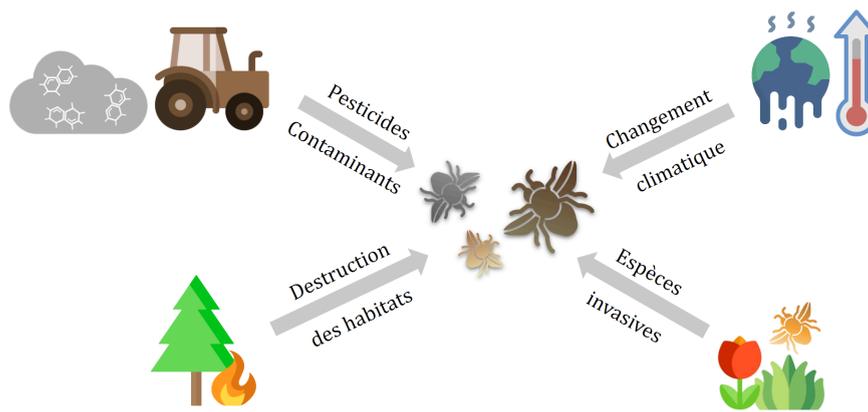


Figure 2. Illustration des principaux facteurs de déclin. Les quatre facteurs de déclin des abeilles les plus importants sont les émissions de pesticides et contaminants, la destruction des habitats, l'introduction d'espèces invasives et le changement climatique.

1.3 Conservation des abeilles en Europe

Comme indiqué précédemment, de plus en plus de preuves exposent une diminution de la diversité des espèces d'abeilles et de l'abondance des individus dans le monde et, notamment, en Europe (Biesmeijer *et al.*, 2006 ; Neumann & Carreck, 2010 ; Cameron *et al.*, 2011 ; Nieto *et al.*, 2014 ; Senapathi *et al.*, 2015). De plus, beaucoup d'espèces qui ne sont pas jugées "en danger" le sont sûrement en réalité (Ghisbain *et al.*, 2024). Pour contrer ce déclin, de multiples projets voient le jour et s'organisent ensemble, chacun assurant une étape du processus. La première étape est de préparer la gestion et la surveillance des abeilles sur le terrain. Le projet ORBIT en est un qui s'y attelle, ayant pour ambition de créer un inventaire des abeilles d'Europe et des outils taxonomiques facilitant leur étude (www.orbitproject.wordpress.com, consulté le 20 mai 2024). Le projet SPRING entreprend, quant à lui, de créer un système de surveillance des populations des pollinisateurs et d'analyser leur tendance de croissance (wikis.ec.europa.eu/display/EUPKH/SPRING+project, consulté le 20 mai 2024).

L'étape suivante consiste en la récolte de données et leur analyse. Il est effectivement important d'identifier les espèces menacées et celles avantagées par les changements globaux actuels et de déterminer les paramètres influençant ces changements (Primack *et al.*, 2012 ; Potts *et al.*, 2016 ; Powney *et al.*, 2019 ; Drossart & Gérard, 2020 ; Harvey *et al.*, 2020). SAFEGUARD est un projet ayant ce but. Il vise à augmenter la compréhension des différents facteurs de déclin affectant les abeilles en étudiant, entre autres, les caractéristiques de ces abeilles (www.safeguard.biozentrum.uni-wuerzburg.de, consulté le 20 mai 2024). La Liste Rouge des abeilles de l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN), est aussi l'un de ces projets de traitement de données. L'IUCN acquiert et partage les connaissances nécessaires au maintien de la biodiversité, au développement durable et à la gestion équitable et

durable des ressources naturelles (McDonald, 2003). Elle a également mis en place une méthode la plus objective possible afin de classer les espèces en fonction du danger d'extinction qu'elles encourent (Vié *et al.*, 2009 ; IUCN, 2012b). Il existe ainsi cinq critères permettant cette classification (IUCN, 2012a ; Ann. 1). Ces critères classent les animaux dans les différentes catégories de danger créées par l'IUCN. Leur but est l'obtention d'un système universel de classification permettant de donner un statut de conservation à une espèce et la comparaison entre taxa éloignés (IUCN, 2012a ; Fig. 3). Il est à préciser que ces évaluations peuvent se faire au niveau global, si l'on considère toutes les populations de l'espèce, ou au niveau régional, si seulement certaines populations sont évaluées (IUCN, 2012b). Durant l'évaluation des statuts de conservation des abeilles d'Europe à l'échelle continentale, une abeille endémique d'Europe sera évaluée globalement alors qu'une espèce également trouvée sur d'autres continents sera évaluée régionalement. Cette différence justifie l'existence de la catégorie Non applicable (NA) qui sera attribuée, entre autres, aux espèces dont la répartition dans la région considérée n'est que marginale et est principalement ailleurs.

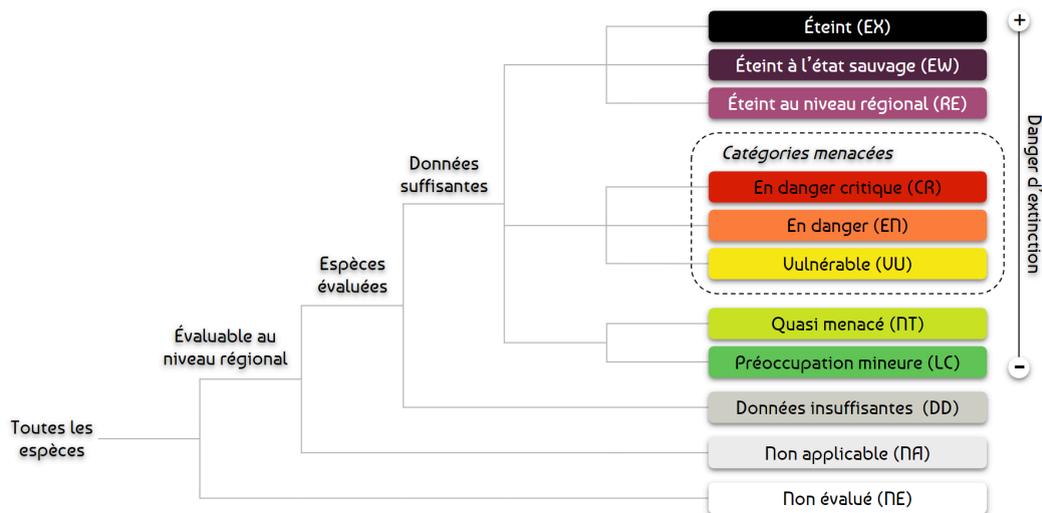


Figure 3. Catégories des statuts de conservation pour les Listes Rouges. Les espèces non en danger sont classées en Préoccupation mineure (LC), puis en Quasi menacé (NT). Les espèces menacées sont considérées comme Vulnérable (VU), En danger (EN) ou En danger critique (CR). Les espèces classées Non évalué (NE), Non applicable (NA) ou Données insuffisantes (DD) n'ont pas pu être évaluées pour différentes raisons.

Sur la base des résultats obtenus avec ces méthodes, l'IUCN a mis en place un système de Listes Rouges contenant toutes les informations connues des espèces dont le statut de conservation a été évalué. Ces fiches permettent de venir en aide à celles qui en ont besoin (Vié *et al.*, 2009). Cette liste nous révèle que, en Europe, 77 espèces d'abeilles sur les 1942 recensées étaient dites menacées en 2014 (Nieto *et al.*, 2014). Cependant, encore aujourd'hui, la grande majorité de ces

espèces est peu connue et ce chiffre est probablement largement sous-évalué par manque de données (Nieto *et al.*, 2014; Mathiasson & Rehan, 2019 ; Fig. 4). Il est à préciser qu'en Europe, il existe également des Listes Noires reprenant les espèces invasives ainsi que les informations sur les dangers qu'elles représentent et sur la manière de les gérer (Drossart & Gérard, 2020 ; Blackburn *et al.*, 2014).

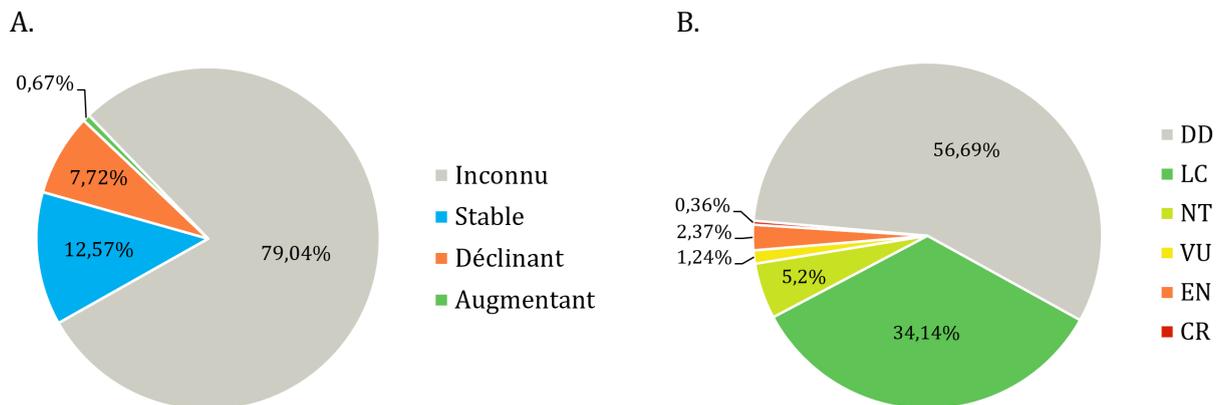


Figure 4. (A) Tendances de populations et (B) statuts de conservation des abeilles d'Europe en 2014. LC : Préoccupation mineure, NT : Quasi menacé, VU : Vulnérable, EN : En danger, CR : En danger critique, DD : Données insuffisantes.

Après cette récolte et analyse de données, l'étape suivante est la création d'un plan d'action tel que le projet SAPOLL le fait. Ce projet préconise le partage des connaissances et des bonnes pratiques ainsi que la sensibilisation pour pousser à agir, à changer les façons de faire et à en adopter de nouvelles plus adaptées. Cette incitation à agir de manière adéquate se fait autant à l'échelle individuelle qu'à celle des entreprises en donnant des exemples d'action très divers (www.sapoll.eu, consulté le 4 juin 2024). S'ensuit enfin l'application des plans d'action à la façon du projet *Life in Quarries* qui a permis de créer plusieurs hectares de pelouses pionnières contenant une faune en insectes assez riche, sans oublier les nombreux autres aspects non dirigés vers cette même faune (www.lifeinquarries.eu, consulté le 4 juin 2024). D'autres mesures de protection consistent à protéger juridiquement et à gérer de façon adaptée les habitats associés aux espèces en déclin (Goulson *et al.*, 2002 ; Byrne & Fitzpatrick, 2009 ; Stout & Morales, 2009 ; Drossart & Gérard, 2020). La gestion de ces sites protégés peut consister en l'implémentation d'une flore très diversifiée pour maintenir la diversité des abeilles présentes dans la zone (Wood *et al.*, 2017 ; Lane *et al.*, 2020). Les zones protégées voient ainsi leur abondance et richesse en abeilles sauvages augmenter (Tonietto & Larkin, 2018 ; Van Klink *et al.*, 2020). D'autres démarches sont applicables dans les zones plus rurales et urbaines telles que : (i) la création de jardins au sommet des bâtiments (Drossart & Gérard, 2020 ; Saunders *et al.*, 2020), (ii) le placement d'hôtels à insectes avec des possibilités de nidification diversifiées

(Potts *et al.*, 2005 ; MacIvor & Packer, 2015 ; Fortel *et al.*, 2016 ; Geslin *et al.*, 2020), (iii) la gestion des espèces invasives (Le Féon *et al.*, 2018), ou encore (iv) l'utilisation de produits respectueux de l'environnement (Isman, 2000 ; Tripathi *et al.*, 2009).

1.4. Liens entre traits, statuts de conservation et sous-genres

1.4.1. Relations entre traits et statuts de conservation

Tenter de comprendre les facteurs expliquant le déclin des abeilles d'Europe permettrait de mieux définir les démarches de conservation présentées ci-dessus. Pour ce faire, il est possible d'étudier les relations entre les statuts de conservation et les différents aspects de la morphologie, l'écologie et la distribution des espèces, aspects nommés "traits" ci-après. Chacun de ces traits, considéré seul ou en synergie avec d'autres, peut affecter le déclin et la survie de nombreuses espèces via différents mécanismes et dans différents contextes.

La morphologie peut être liée au déclin et donc aux statuts de conservation. (i) La taille : les espèces plus grandes auraient plus tendance à décliner, considérant des périodes de plusieurs dizaines d'années (Bartomeus *et al.*, 2013 ; Scheper *et al.*, 2014 ; Nooten & Rehan, 2020). Les petites espèces seraient avantagées face au réchauffement climatique, l'homogénéisation des paysages ou encore la diminution des ressources (Ray, 1960 ; Atkinson, 1994 ; Müller *et al.*, 2006 ; Couvillon & Dornhaus, 2010 ; Persson & Smith, 2011 ; Scheper *et al.*, 2014 ; CaraDonna *et al.*, 2018). Elles semblent également moins impactées par la compétition avec l'abeille mellifère, l'exposition aux pesticides et le parasitisme (Colla *et al.*, 2006 ; Goulson & Sparrow, 2009 ; Barbosa *et al.*, 2015 ; Bernauer *et al.*, 2015). Au sein même d'une espèce, une sélection en faveur des individus plus petits a même déjà été observée (Persson & Smith, 2011 ; Oliveira *et al.*, 2016 ; Renauld *et al.*, 2016). Malgré cela, une grande taille peut représenter un avantage, permettant une plus grande capacité de vol et de dispersion et donc une moindre sensibilité à la fragmentation des habitats (Greenleaf *et al.*, 2007 ; Warzecha *et al.*, 2016 ; Gérard *et al.*, 2020). Cette capacité peut être insuffisante en cas de grand taux de fragmentation et le manque de ressources devient alors trop contraignant pour les grands individus (Larsen *et al.*, 2005). Une grande taille permet aussi à une espèce de limiter son nombre de prédateurs (Cohen *et al.*, 1993). (ii) La pilosité : elle peut aussi être un avantage pour la survie. En effet, les soies recouvrant le corps des abeilles peuvent refléter les rayons du soleil pour contrer la chaleur ou créer une couche d'air isolante, grâce à une plus grande longueur, pour contrer, principalement, le froid (Heinrich, 1993 ; Lencioni, 2004 ; Peters *et al.*, 2016 ; Perez & Aron, 2020).

L'écologie peut aussi être un facteur lié au risque de déclin et aux statuts de conservation. (i) La spécialisation pollinique : les espèces monolectiques et oligolectiques sont plus à risque du fait de leur dépendance à une fraction de la flore. Ces espèces semblent plus

affectées par les perturbations de l'environnement qui impactent leurs plantes hôtes (Carrié *et al.*, 2017 ; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019 ; Bogusch *et al.*, 2020). Les espèces généralistes seraient, elles, plus résistantes et flexibles face à la fragmentation des habitats et à leur perturbation (Bommarco *et al.*, 2010 ; Hoiss *et al.*, 2015). (ii) La nidification : les abeilles nichant dans des cavités préexistantes au-dessus du sol seraient moins menacées que celles creusant leur nid dans le sol ou ayant des modes de nidification très spécialisés comme celles nichant dans des coquilles d'escargots (Drossart *et al.*, 2019). Néanmoins, toutes les abeilles, peu importe leur nidification, sont vulnérables aux perturbations d'origine agricole. Le labourage affecterait les abeilles nichant sous le sol alors que le "nettoyage" des abords des champs, du bois, des pierres et des herbes qui s'y trouvent, affecterait celles nichant au-dessus ; sans oublier les pesticides qui les touchent toutes (Williams *et al.*, 2010).

Pour finir, la distribution géographique est probablement liée aux statuts de conservation des espèces. En effet, plus une espèce a une aire de répartition étendue, plus elle a de chance d'avoir des populations stables assurant la survie de l'espèce en cas d'extinction d'une autre population éloignée. Les populations peuvent aussi migrer à des endroits moins impactés par l'Homme ou plus propices en cas de danger (Herrera, 2019). Pour faire face au réchauffement climatique par exemple, la présence de montagnes dans l'aire de répartition peut constituer un avantage majeur permettant l'accès à des milieux aux températures plus douces (Mathiasson & Rehan, 2019). Une autre solution permettant de fuir l'augmentation des températures consiste à migrer vers les latitudes plus extrêmes (Mathiasson & Rehan, 2019). À l'inverse, les espèces à faible aire de distribution sont plus à risque, car les quelques populations pourraient toutes être décimées par un même événement perturbateur localisé (Gaston, 1998 ; Ghisbain *et al.*, 2021).

1.4.2. Relations entre traits

De nombreuses relations pourraient exister entre les traits. L'étude de ces interactions pourrait mettre en lumière des relations permettant ainsi de faciliter leur étude et leur application à la conservation. Premièrement, les études sur les liens entre traits morphologiques indiquent que les abeilles de grande taille présenteraient des soies plus longues, mais moins denses que les petites espèces. Chez ces dernières, des contraintes physiques limitent la longueur des soies, ce qui est donc compensé par une densité de soies plus importante (Roquer-Beni *et al.*, 2020). Ensuite, il a été montré que les abeilles nichant le plus souvent au-dessus du sol seraient les plus grandes espèces (Williams *et al.*, 2010). La taille est aussi liée à la régulation thermique. Ainsi, les plus grandes espèces tendent à vivre dans les environnements plus frais suivant la loi de Bergmann (Ray, 1960). La règle de Bergmann indique que, si deux espèces, ou deux races d'une même espèce, ont des tailles différentes, la plus grande vivra toujours dans la partie la plus froide de l'aire de distribution considérée et la plus petite, dans la

partie la plus chaude. Cette adaptation sert à limiter la surface du corps par rapport à son volume pour limiter les pertes de chaleur (Ray, 1960). Précisons néanmoins que les abeilles nichant sous le sol sont plus protégées du froid et sont donc moins dépendantes de cette règle, surtout les petites espèces (Gérard *et al.*, 2018). Dans tous les cas, les individus et les espèces les plus petits sont supposément plus résistants aux hausses de températures. Les traits relatifs à la température pourraient aussi être liés à la pilosité, puisque cette dernière peut refléter les rayons du soleil pour éviter l'absorption de chaleur ou maintenir une couche d'air frais près du corps (Perez & Aron, 2020 ; Buxton *et al.*, 2021). Enfin, les abeilles monolectiques et oligolectiques se rencontrent souvent dans les régions arides où les fleurs éclosent toutes en même temps sur une période réduite. Cette spécialisation permet de diminuer la concurrence et d'augmenter l'efficacité de la pollinisation (Michener, 1979). Il est donc probable que le lectisme soit lié aux traits relatifs à la température. Malgré ces quelques hypothèses, certains aspects de la question des liens unissant les différents traits de la morphologie, de l'écologie et de la distribution géographique d'une espèce d'abeille restent encore peu étudiés et peu renseignés dans la littérature.

1.4.3. Relations entre traits et phylogénie

Les traits, outre le fait qu'ils soient, pour certains, liés entre eux, peuvent aussi être liés au taxon considéré. Cela permet de mieux cibler les taxons menacés ainsi que d'expliquer les pressions de sélection qui s'appliquent sur eux durant leur évolution, justifiant leurs traits. (i) La taille, premièrement, varie avec différents facteurs principalement environnementaux tels que la température de l'habitat, les quantités des ressources disponibles ou bien encore la longueur de la saison de croissance (Ray, 1960 ; Schoener & Janzen, 1968 ; Roubik, 1989). La taille des individus d'un taxon varie donc en fonction de la région du monde dans laquelle il est retrouvé ou de laquelle il est originaire. Un bon exemple est celui des bourdons dont la taille diminue significativement en même temps que la latitude à laquelle on les retrouve (Ramírez-Delgado *et al.*, 2016). (ii) La pilosité, pouvant avoir différents rôles de protection contre les conditions de températures du milieu, varie elle aussi avec la localisation du taxon considéré (Williams, 1998 ; Peat *et al.*, 2005 ; Peters *et al.*, 2016 ; Praz, 2017 ; Perez & Aron, 2020). Ainsi, les bourdons forment un taxon aux longues soies alors que les *Hylaeus* sont glabres (Williams, 1998 ; Peat *et al.*, 2005 ; Peters *et al.*, 2016 ; Ropars, 2020) (iii) Le lectisme, quant à lui, s'adapte également principalement au milieu, les climats plus arides favorisant l'apparition de l'oligolectisme et du monolectisme, permettant ainsi de limiter la concurrence entre espèces pour les ressources florales (Michener, 1979). Chez le genre *Andrena* par exemple, l'évolution du lectisme a été étudiée et semble être assez fluctuante, alors qu'elle a l'air plus stable dans les taxons des *Fideliinae* et des *Lithurgini* (Rozen, 1970 ; Parker & Potter, 1973 ; Rozen, 1977 ; Roberts, 1978 ;

Brach, 1978 ; Yáñez, 1997 ; Bosch *et al.*, 2001 ; Larkin *et al.*, 2008). Cela peut donc être taxon-dépendant. (iv) La nidification d'un taxon d'abeille peut, elle aussi, s'adapter aux conditions de l'habitat. Ainsi, un nid placé sous le sol protégera efficacement son hôte contre les températures extérieures, chaudes ou froides (Gérard *et al.*, 2018). Mais ce trait peut également venir des modes de nidification ancestraux du taxon considéré si aucune nouvelle pression de sélection n'est apparue pour la modifier. Ainsi, les Megachilidae, à l'origine, creusaient leur nid et, actuellement, c'est encore le cas des *Fideliinae*, des *Trachusa* ou des *Lithurgini* (Malyshev, 1935 ; Cros 1939 ; Michener, 1941 ; Rozen, 1970 ; 1973 ; 1977 ; Brach 1978 ; McGinley & Rozen, 1987 ; Westrich, 1989 ; Bosch *et al.*, 2001). (v) Enfin, la température à laquelle vit un taxon peut, elle aussi, grandement varier avec les préférences de ce taxon. Les bourdons sont, par exemple, des abeilles de milieux tempérés et froids (Williams, 1998 ; Peat *et al.*, 2005 ; Peters *et al.*, 2016). Ainsi, deux taxons plus ou moins proches pourront avoir des traits différents ou non en fonction des pressions de sélection qui se sont appliquées sur eux dans leurs environnements respectifs.

1.5. Genre *Megachile* Latreille, 1802

1.5.1. Diversité des *Megachile*

Le genre *Megachile* Latreille, 1802 fait partie de la famille des Megachilidae, de la sous-famille des *Megachilinae* et de la tribu des *Megachilini*. Il est composé d'environ 1500 espèces à travers le monde (www.catalogueoflife.org, consulté le 3 juin 2024), réparties dans 55 sous-genres. Elles forment deux groupes écologiques : (i) les coupeuses de feuilles utilisant des morceaux de feuilles découpés pour construire leur nid et (ii) les *dauber* utilisant, pour cela, des matériaux comme de la boue ou de la résine végétale (cela semble correspondre au caractère ancestral) (Michener, 2007 ; Trunz *et al.*, 2016).

Les *Megachile* sont présentes sur tous les continents, excepté en Antarctique (Mitchell, 1943 ; Paini, 2004 ; Sheffield *et al.*, 2011 ; Eardley, 2012b ; Ascher *et al.*, 2016). En Europe, 81 espèces de *Megachile* étaient recensées en 2014 (Nieto *et al.*, 2014). À présent, les plus récentes évaluations baissent le nombre d'espèces de *Megachile* d'Europe à 76 réparties dans 10 sous-genres (Ghisbain *et al.*, 2023) : *Anodonteutricharaea* Tkalcù, 1993, *Callomegachile* Michener, 1962, *Chalicodoma* Lepeletier, 1841, *Chelostomoides* Robertson, 1901, *Creightonella* Cockerell, 1908, *Eurymella* Pasteels, 1965, *Eutricharaea* Thomson, 1872, *Megachile* Latreille, 1802, *Pseudomegachile* Friese, 1898 et *Xanthosarus* Robertson, 1903. Les sous-genres *Anodonteutricharaea*, *Callomegachile*, *Chelostomoides*, *Creightonella* et *Eurymella* sont les moins représentés avec, au maximum, trois espèces européennes, tandis que les sous-genres *Chalicodoma* et *Eutricharaea* sont les plus diversifiés avec respectivement 18 et 23 espèces (Ghisbain *et al.*, 2023). La distribution des *Megachile* recouvre toute l'Europe, depuis l'île de

Chypre au sud de l'Europe (e.g. *M. posti* et *M. cypricola*) (Mavromoustakis, 1938) jusqu'au grand Nord (e.g. *M. lapponica* en Finlande) (Pekkarinen, 1997).

Les *Megachile* sont des abeilles pouvant atteindre une taille impressionnante. La plus grande abeille du monde est d'ailleurs une espèce de ce genre : *M. (Callomegachile) pluto* faisant 38 mm de long et venant d'Indonésie (Vereecken, 2018). En Europe, la taille des *Megachile* peut atteindre 27 mm de long chez certaines espèces comme *M. sculpturalis*, une espèce invasive faisant partie des plus grandes abeilles au monde et étant la plus grande *Megachile* d'Europe (Gogala & Zadavec, 2018 ; Le Feon & Geslin, 2018). À l'inverse, certaines espèces comme *M. posti* peuvent être petites au point de ne pas dépasser 5 mm de long (Riaño-Jiménez *et al.*, 2023 ; Fig. 5).

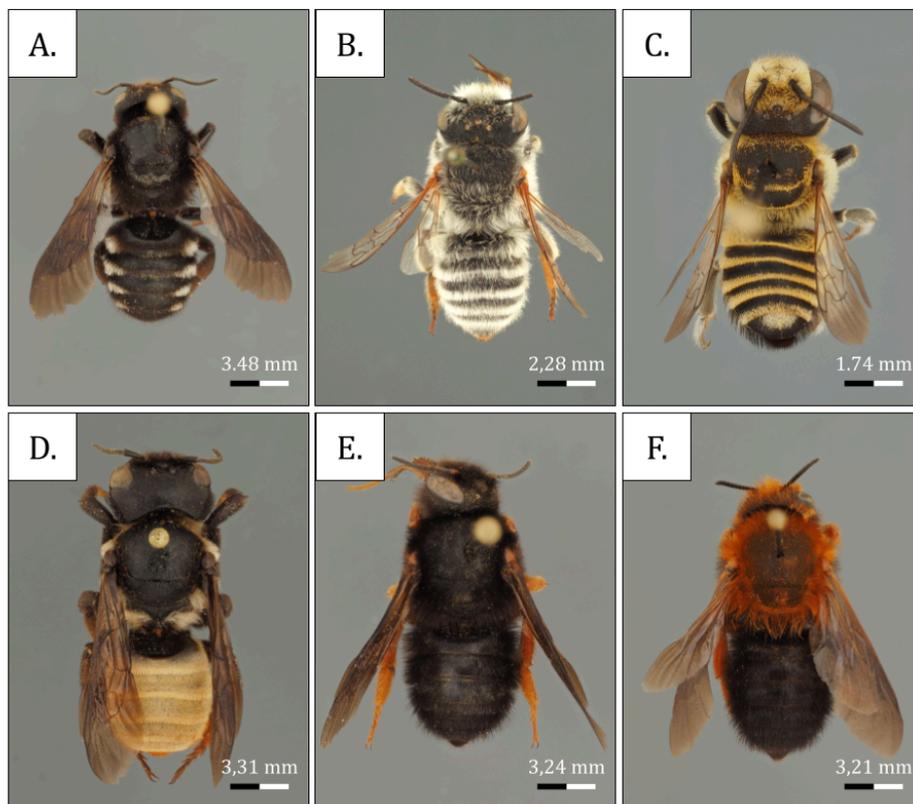


Figure 5. Illustration de la diversité des espèces de *Megachile* d'Europe. Photographies de l'habitus en vue dorsale des femelles de (A) *M. albocristata*, (B) *M. albohirta*, (C) *M. burdigalensis*, (D) *M. foersteri*, (E) *M. fuerteventurae* et (F) *M. sicula* (C. Tourbez, 2024).

1.5.2. Caractéristiques morphologiques, écologiques et géographiques

La famille des Megachilidae se distingue des six autres familles d'abeilles par la présence d'une scopa localisée sous l'abdomen, associée à une longue langue et à deux cellules cubitales sur les ailes, sauf exception (Pasteels & Pasteels, 1974 ; Roig-Alsina & Michener, 1993 ; Livory *et al.*, 2010). Le genre *Megachile* se distingue par l'absence de pulvillus entre les griffes ainsi que

par la deuxième nervure récurrente nettement préfurcale et d'un stigma d'une longueur presque deux fois supérieure à sa largeur (Pauly, 2015 ; Fig. 6).

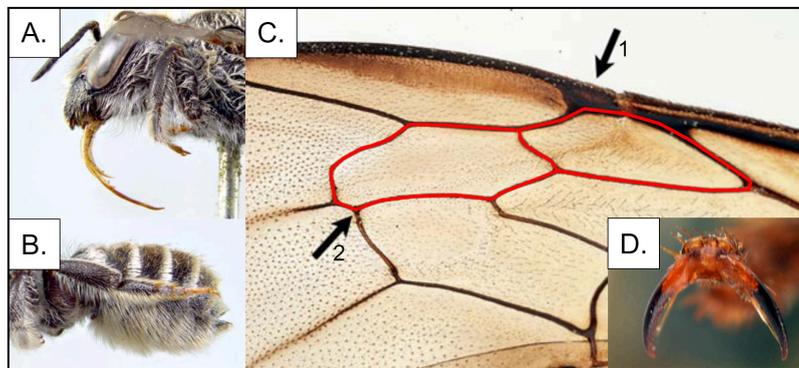


Figure 6. Caractères diagnostiques des *Megachile*. Photographies, vues de profil, de (A) la tête, révélant la longue langue de ces insectes, ainsi que de (B) la scopa ventrale (*i.e.* brosse de soies sous l'abdomen) de *M. ordinaria* (K. walker, 2012). (C) Aile d'une abeille de la famille des Megachilidae (*Osmia* sp.) dévoilant les deux cellules cubitales (entourées en rouge), (B1) le stigma d'une longueur presque deux fois supérieure à sa largeur et (B2) la deuxième nervure récurrente nettement préfurcale. (D) Griffes d'une *Megachile*, sans pulvillus au milieu des deux.

Au sein du genre *Megachile*, deux groupes se distinguent sur base de la morphologie des mandibules des femelles, elles-mêmes associées au mode de nidification (Praz, 2017). (i) Les coupeuses de feuilles ont des mandibules munies de dents et de bords coupants (Gonzalez *et al.*, 2019) et (ii) les *dauber*, ramassant des bouts de feuilles ou coupant au maximum des pétales de fleurs, ont des mandibules sans bords coupants et des dents réduites ou absentes (Praz, 2017). Pour distinguer les sous-genres, la morphologie mandibulaire est généralement utilisée (Michener, 2007). Les *Megachile* nichant dans des cavités préexistantes ont des mandibules moins puissantes avec des dents réduites (Praz, 2017). D'autres critères permettant de séparer les sous-genres sont la taille, le nombre et la proportion des soies de la base des griffes (Pasteels, 1965 ; Tkalců, 1993). Concernant les mâles, ils se distinguent généralement sur base de l'épine coxale frontale, de la modification du tarse frontal, des projections inférieures des mandibules et des sternites cinq et six (Mitchell, 1980 ; Wittmann & Blochtein, 1995 ; Michener, 2007).

L'écologie des *Megachile* est fortement variable d'une espèce, ou d'un sous-genre, à l'autre. Certaines espèces sont oligolectiques (*e.g.* *M. bombycina* sur Asteraceae), alors que d'autres sont polylectiques (*e.g.* *M. alpicola*) (Radchenko & Pesenko, 1994 ; Amiet *et al.*, 2004). Certaines sont univoltines (*e.g.* *M. nigriventris*), alors que d'autres sont bivoltines (*e.g.* *M. pusilla*) ou encore multivoltines (*e.g.* *M. minutissima*) (Gogala, 1999 ; Alqarni *et al.*, 2014 ; Soltani *et al.*, 2017). Différentes stratégies de nidification ont aussi été observées. (i) Certaines espèces construisent leur nid dans des cavités préexistantes au-dessus ou dans le sol et délimitent les

cellules à l'aide de bouts de feuilles découpés (*i.e. M. rotundata*) (Praz, 2017 ; Fig. 7A-7B). (ii) D'autres façonnent leur nid sur des roches ou des tiges de plantes grâce à de la boue (*i.e. M. parietina*) (Müller *et al.*, 1997 ; Vereecken *et al.*, 2010 ; Falk, 2019 ; Fig. 7C). (iii) Enfin, certaines espèces creusent leur nid elles-mêmes et tapissent les cellules de bouts de feuilles (*i.e. M. nigriventris*) (Gogala, 1999 ; Amiet *et al.*, 2004 ; Fig. 7D). La création de ces nids se fait dans un milieu de vie, lui aussi, spécifique à l'espèce. Ainsi, les *Chalicodoma* privilégient les milieux chauds, alors que les *Megachile* préfèrent les milieux plus froids (Michener, 1979 ; Gogala, 1999 ; Amiet *et al.*, 2004 ; Reemer, 2018). Bien que tous ces traits soient fortement hétérogènes au sein des *Megachile* d'Europe, ces espèces possèdent des points communs. En effet, toutes ces espèces sont solitaires, aucune n'est parasite et aucune n'a la capacité de faire du buzzing, excepté *M. willughbiella* (Raw, 2004 ; Teppner, 2005 ; Marinho *et al.*, 2018).

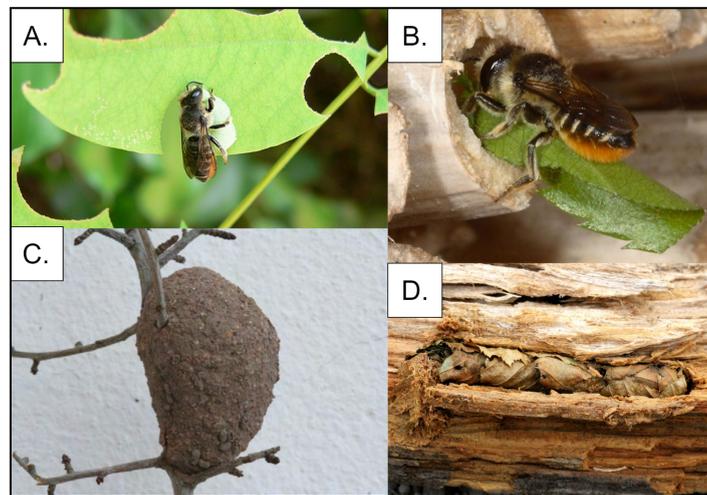


Figure 7. Exemples de méthodes de nidification. (A) Découpe, par *M. rotundata*, des bouts de feuilles et création du nid, soit (B) utilisant une cavité préexistante, soit (C) en façonnant ce nid à la manière de l'abeille maçonne *M. parietina* (sans utilisation de bouts de feuilles) ou bien encore (D) en creusant, comme *M. nigriventris*, la cavité qui servira de nid (on y voit les cellules en bouts de feuilles contenant les larves) (A - Photo de Jodelet/Lépinay, 2006 ; B - www.au-bal-des-avettes.over-blog.com, consulté le 3 juin 2024 ; C - Vereecken *et al.*, 2010 ; D - Sheffield *et al.*, 2011).

1.5.3. Conservation des *Megachile* d'Europe

Pour cette étude, le groupe des *Megachile* d'Europe a été choisi, car, même s'il est représenté par plusieurs dizaines d'espèces, ce genre est encore assez méconnu. En effet, presque aucune donnée morphologique à l'espèce, exceptée la taille, n'est consultable dans la littérature jusqu'à aujourd'hui. Pour les données de distributions géographiques, elles existent déjà pour de nombreuses espèces mais ne sont pas assemblées et peu d'analyses de ces données sont faites. Finalement, les traits écologiques sont, eux, un peu mieux renseignés dans la

littérature, mais les auteurs ne s'accordent pas toujours. Par exemple, les périodes de vol sont décrites pour certaines espèces, mais divergent entre les sources à cause des différences à l'échelle de l'Europe (*e.g. M. versicolor* et *M. anatolica*) (Amiet *et al.*, 2004 ; Soltani *et al.*, 2017 ; Falk, 2019). Au-delà de ce manque de données sur les espèces, les menaces pesant sur chacune d'entre elles sont, elles aussi, très peu étudiées. Les répercussions de cette méconnaissance s'observent à travers leurs statuts de conservation, évalués pour la première fois en 2014. La majeure partie des espèces était alors trop peu étudiée et ne s'est pas vue assignée d'un statut de conservation en raison de la trop grande différence entre la quantité de données nécessaires pour effectuer cette tâche et celles que l'on possède. C'est d'ailleurs l'un des groupes avec le plus grand taux d'espèces évaluées *Data deficient* (DD) (Nieto *et al.*, 2014). Les déclin et leurs causes sont, de plus, renseignés pour très peu d'espèces.

Parmi les quelques espèces évaluées, la majorité est classée en tant que *Least Concern* et n'est donc pas considérée en danger (Nieto *et al.*, 2014 ; Ghisbain *et al.*, 2023 ; Fig. 8). Il est néanmoins important de préciser que les espèces au niveau national sont plus souvent considérées comme menacées. En Belgique et en Estonie, respectivement huit et cinq espèces sur 17 sont en danger ou éteintes (Drossart *et al.*, 2019 ; Soon, 2020). En Finlande, sur cinq espèces recensées, trois sont éteintes et une est en danger critique alors qu'aux Pays-Bas, ce sont cinq espèces sur 15 qui sont menacées (Reemer, 2018 ; Hyvärinen *et al.*, 2019). Pas moins de neuf espèces sur 14 sont menacées ou éteintes en République Tchèque et quatre sont classées comme NT. En Allemagne, 13 espèces sur 22 sont dites menacées (Westrich, 2011 ; Hejda *et al.*, 2017). Enfin, quatre espèces sur cinq sont menacées en Pologne, sept sur 18 en Slovénie et 10 sur 24 en Suisse (Głowaciński *et al.*, 2002 ; Müller *et al.*, 2024 ; www.uradni-list.si).

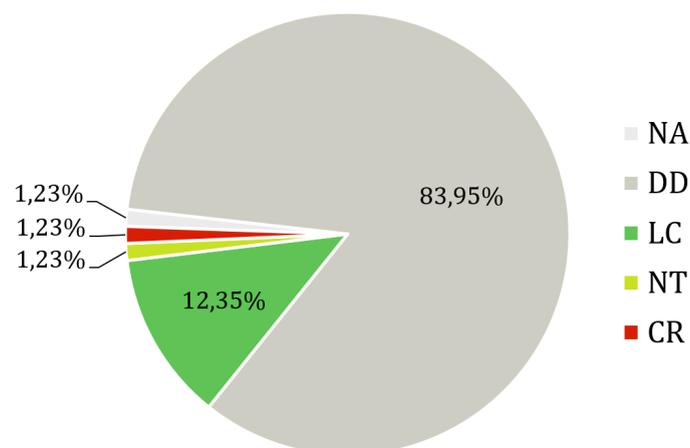


Figure 8. Statuts de conservation des *Megachile* d'Europe de la Liste Rouge de 2014. Considérant les 81 espèces de *Megachile* de la Liste Rouge de 2014. LC : Préoccupation mineure, NT : Quasi menacé, CR : En danger critique, NA : Non applicable, DD : Données insuffisantes.

2. Questions biologiques

Ce mémoire s'inscrit dans le contexte actuel du déclin des abeilles en Europe et des projets (SAFEGUARD, ORBIT, Listes Rouges IUCN) qui tentent de comprendre ce déclin. Il se concentre sur le genre peu étudié des *Megachile* et vise à fournir les outils nécessaires à la conservation de ces espèces en comblant les lacunes concernant les traits géo-éco-morphologiques de ces espèces et en examinant les liens entre ces traits et leur statut de conservation. Plusieurs questions biologiques spécifiques sont abordées (Fig. 9) :

(i) Quels sont les statuts de conservation de l'IUCN des *Megachile* en Europe en 2024 ?

Le premier objectif de ce mémoire est de mettre à jour ou, pour certaines espèces, de déterminer pour la première fois les statuts de conservation de l'IUCN des 76 espèces de *Megachile* en Europe. Contrairement à la dernière mise à jour de 2014, des données de répartition, anciennement manquantes ou incomplètes pour plusieurs espèces, ont été rassemblées et les besoins et menaces de ces espèces sont mieux compris. L'objectif est donc de pouvoir définir le statut de conservation d'un plus grand nombre d'espèces de *Megachile* en Europe.

(ii) Les traits géo-éco-morphologiques présentent-ils des liens avec les statuts de conservation des *Megachile* en Europe ?

Cette seconde question vise à déterminer si le statut de conservation d'une espèce a un lien avec ses traits géo-éco-morphologiques. Différents traits pourraient contribuer à une meilleure survie de l'espèce dans les conditions actuelles et il est tenté de découvrir lesquels.

(iii) Quelles sont les relations entre les traits géo-éco-morphologiques des *Megachile* d'Europe ?

Ce troisième objectif vise à examiner les potentiels liens entre les différents traits géo-éco-morphologiques mesurés afin de déterminer pourquoi de tels liens existent et s'il est possible d'en prédire certains à partir d'autres.

(iv) Comment varient les traits géo-éco-morphologiques chez les *Megachile* en Europe ?

Cette dernière question vise à combler les lacunes dans les connaissances morphologiques et écologiques des *Megachile* en Europe. Les traits ne sont pas encore connus pour de nombreuses espèces. Le but est de collecter ces données manquantes afin de compléter les connaissances sur un maximum d'espèces et de décrire la variation de ces traits en fonction des sous-genres de *Megachile* et de leur évolution.

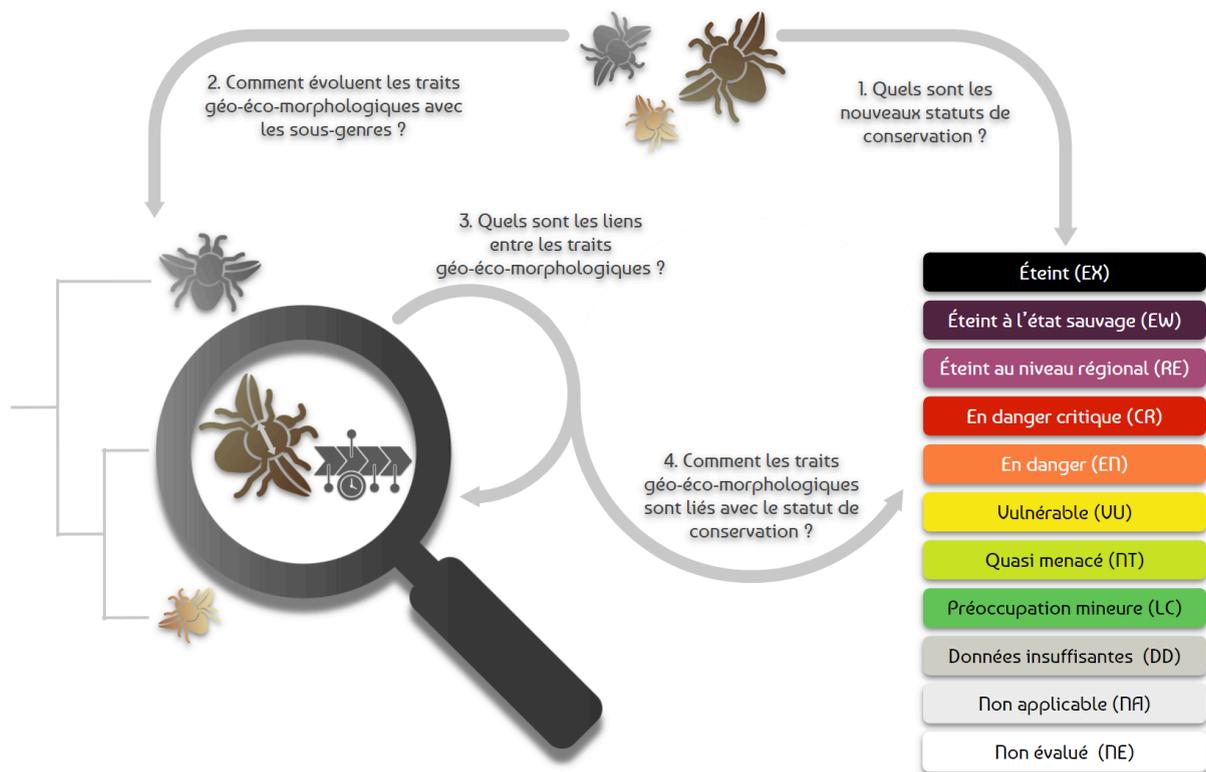


Figure 9. Résumé des questions biologiques et de leurs interactions.

3. Matériel et Méthodes

3.1. Évaluations des statuts de conservation

Pour évaluer le statut de conservation d'une espèce, deux choses sont requises : (i) une "fiche *Species Information Service* (SIS)", ou fiche SIS (*e.g.* Ann. 2), et (ii) une carte de distribution (www.iucnredlist.org). La fiche SIS contient toutes les informations importantes disponibles sur l'espèce, issues de la littérature ou de musées par exemple, réparties dans les sections suivantes : Distribution, Occurrence, Population, Habitats et écologie, Utilisation et commerce, Menaces, Conservation, Service écosystémique, Évaluation de la Liste Rouge (*cf.* fiches SIS, données non-publiées). Afin d'établir les nouveaux statuts de conservation des *Megachile* Européennes, ces fiches SIS ont été mises à jour avec les nouvelles informations disponibles dans la littérature sur les 76 espèces de *Megachile* européennes, la dernière mise à jour en date étant encore très incomplète et datant de la dernière évaluation des statuts de conservation faite en 2014 (Nieto *et al.*, 2014). Une fois ces fiches mises à jour, les informations qu'elles contiennent ont été validées par le spécialiste Européen des *Megachile*, le professeur Christophe Praz.

Le site des Listes Rouges comprend aussi une carte de distribution par espèce, comme précisé auparavant (www.iucnredlist.org). Les cartes de distribution des espèces ont pour but de rassembler un maximum de données géographiques par espèce pour être le plus représentatives possible de cette distribution. Ces cartes ont été créées ou complétées avec les nouvelles données disponibles suivant un protocole précis (Fig. 10). (i) La première étape consiste en la récolte d'un maximum de ces nouvelles données. Ces données peuvent provenir de base de données en ligne, de la littérature, de collections de musées ou autres. (ii) Ces données, une fois acquises, ont été rassemblées dans une même jeu de données afin d'être nettoyées (*i.e.* suppression des données inutilisables ou faussées), corrigées (*e.g.* correction du format des données) ou géoréférencées (*i.e.* recherche, quand elles ne sont pas précisées, de coordonnées géographiques auxquelles a été trouvé l'insecte, à l'aide de la localité précisée sur l'étiquette associée au spécimen). La localité administrative (pays/région/ville/localité) et la date de collecte sont également considérées, quand elles sont disponibles, afin d'apporter des informations complémentaires utiles. (iii) Les noms des espèces sont, eux aussi, corrigés et validés car ils peuvent être, par exemple, soumis à des problèmes de synonymie ou être mal orthographiés (ce qui pourrait, à terme, faire disparaître la donnée). (iv) Une première création des cartes est ensuite réalisée avec les données recueillies et nettoyées. Certaines de ces données, et donc des points, ont été supprimées des cartes car elles se trouvaient au-dessus d'une masse d'eau (mer, océan, *etc.*). Cela peut-être dû soit à une erreur à l'une ou l'autre étape de la collecte de données, soit à une trop grande approximation des coordonnées géographiques associées à l'insecte. (v) Le spécialiste attitré, C. Praz pour les *Megachile* d'Europe, vérifie ensuite les cartes en précisant

quels points sont à supprimer, car aberrants par exemple. (vi) Les cartes sont créées de nouveau en tenant compte de ces informations avant d'être revérifiées, et ce, autant de fois qu'il le faut. (vii) Quand tout ce processus est réalisé, une ultime vérification est faite des données originelles et des cartes par C. Praz. (viii) Quand tout a été validé, les cartes et les données de distribution sont utilisées pour calculer les différents traits géographiques associés.

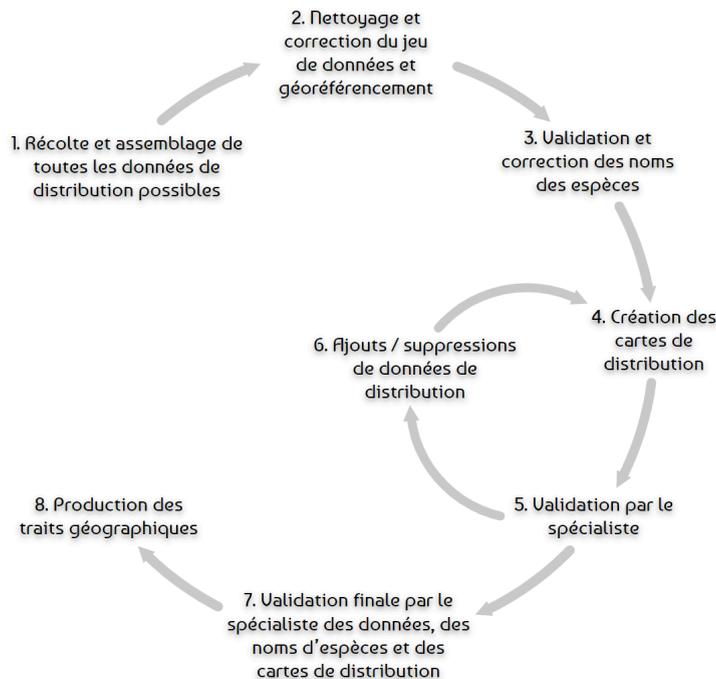


Figure 10. Étapes de la création des cartes de distribution et de leurs traits associés.

Ces fiches SIS et les cartes de distributions validées furent ensuite utilisées pour évaluer les nouveaux statuts de conservation. Ces évaluations sont basées sur cinq critères (A-E) donnés par l'IUCN (IUCN, 2012b ; Ann. 1). Pour les critères A, D et E, il suffit qu'un des sous-points soit validé pour que l'espèce soit classée dans les statuts "menacé", le niveau de danger dépendant ensuite de la gamme de pourcentages choisie. Pour les critères B et C, il faut valider respectivement deux ou une condition(s) supplémentaire(s) afin de valider un sous-point permettant de placer l'espèce dans une catégorie "menacé" (IUCN, 2012b). Tous ces critères ne sont pas applicables à toutes les espèces, et ils peuvent indiquer des statuts différents. Par conséquent, on établit le statut de conservation en suivant le critère applicable qui classe l'espèce dans la catégorie de danger la plus élevée. Par exemple, si un seul des cinq critères indique que l'espèce est en danger critique (CR) alors que les autres indiquent qu'elle est vulnérable (VU), on considère que l'espèce est en danger critique (IUCN, 2012a). Pour certaines espèces pour lesquelles moins de données sont disponibles, l'IUCN encourage la prédiction des dangers pesant sur l'espèce et de l'évolution de leur distribution géographique pour assigner un

statut concret (IUCN, 2012a). S'il demeure une trop grande incertitude sur le statut à attribuer à une espèce, elle est classée dans la catégorie *Data deficient* (DD ; IUCN, 2012a).

3.2. Présentation des traits

Dans le cadre du projet européen SAFEGUARD, une collecte de données dites "traits" est réalisée sur les espèces d'abeilles d'Europe. Il existe 18 traits, dont seulement huit ont été utilisés dans le cadre de ce mémoire. Ces traits sont séparés dans les catégories (i) des traits morphologiques, (ii) des traits écologiques et (iii) des traits géographiques.

3.2.1. Traits morphologiques

Les traits morphologiques collectés dans le cadre de ce mémoire sont : (i) l'indice de pilosité (*i.e.* la longueur des soies multipliée par la densité des soies, celles-ci influençant la thermorégulation et l'efficacité de la pollinisation) et (ii) la distance inter-tégulaire (ITD) (*i.e.* distance séparant les bases des deux paires d'ailes, les tegulae, permettant l'estimation de la taille de l'individu) (Heinrich, 1993 ; Peters *et al.*, 2016 ; Woodcock *et al.*, 2019 ; Tab. 1). Ces deux traits sont mesurés au microscope numérique à haute résolution (Keyence VHX-970F et VHX-1000, précision de 0,0001 mm). Ce microscope permet de réaliser des photos par focus stacking (*i.e.* combinaison de plusieurs images de plan focal différent afin d'avoir une profondeur de champ plus grande) permettant d'avoir une netteté sur l'ensemble de l'individu pour y réaliser les mesures. Ces mesures sont réalisées uniquement sur des femelles car certains des autres traits s'appliquent uniquement à ces dernières (spécialisation pollinique et nidification). Elles sont également plus importantes pour le *fitness* de l'espèce, se reproduisant comme les mâles mais prenant soin, en plus, de la progéniture de l'espèce (Müller *et al.*, 2006). L'indice de pilosité d'une espèce se calcule en moyennant les indices de pilosité des individus de l'espèce, indice obtenu en multipliant la longueur des soies de l'individu par leur densité (Roquer-Beni *et al.*, 2020). La longueur des soies est déterminée sur base de trois individus par espèce en calculant la moyenne, pour chacun d'eux, de la longueur de cinq soies. Les soies sélectionnées pour ces mesures sont celles s'insérant sur le mésoscutum car cette zone est liée à la thermorégulation (Heinrich, 1993 ; Fig. 11A). La densité des soies est mesurée, sur trois spécimens, en comptant le nombre de points d'insertion de soies présents sur deux zones de 0,01 mm², avant de multiplier le résultat par 100 pour obtenir une donnée en 1/mm² (Roquer-Beni *et al.*, 2020 ; Fig. 11B). Si certaines zones du mésoscutum diffèrent dans la densité des soies ou leur longueur, les mesures sont réalisées dans chacune des zones et une moyenne est calculée (Roquer-Beni *et al.*, 2020 ; Tab. 1). Dans le cadre de certaines parties de cette étude, la longueur des soies est normalisée par l'ITD de l'espèce en divisant cette longueur, propre à

l'espèce, par l'ITD de cette même espèce. Cela permet d'avoir une valeur de la longueur des soies indépendante de l'effet de la taille de l'insecte sur la longueur des soies. Aucune normalisation n'est faite sur la densité des soies car cette mesure se fait sur une unité de surface indépendante de la taille de l'insecte. Enfin, l'ITD se calcule en faisant la moyenne des mesures faites sur cinq individus par espèce de la distance séparant les deux tegulae (Peters *et al.*, 2016 ; Fig. 11C).

Tableau 1. Exemple de détail du calcul de l'indice de pilosité d'une espèce.

Paramètres	Individu 1	Individu 2		Individu 3
Moyenne de la longueur des cinq soies (mm)	A1	A2 _A	A2 _B	A3
Proportion de la surface totale du mésoscutum occupée par ces soies	1	0,6	0,4	1
Longueur pondérée (mm)	A1 * 1 = B1	A2 _a * 0,6 = B2 _A	A2 _b * 0,4 = B2 _B	A3 * 1 = B3
Longueur moyenne par individu (mm)	B1	B2 _A + B2 _B = B2		B3
Longueur moyenne de l'espèce (mm)	(B1 + B2 + B3) / 3 = C			
Moyenne de la densité des deux zones (1/0,01mm ²)	X1	X2 _A	X2 _B	X3
Proportion de la surface totale du mésoscutum occupée ces densités	1	0,3	0,7	1
Densité pondérée (1/0,01mm ²)	X1 * 1 = Y1	X2 _a * 0,3 = Y2 _A	X2 _b * 0,7 = Y2 _B	X3 * 1 = Y3
Densité moyenne par individu (1/0,01mm ²)	Y1	Y2 _A + Y2 _B = Y2		Y3
Densité moyenne de l'espèce (1/mm ²)	(Y1 + Y2 + Y3) / 3 = Z * 100			
Indice de pilosité par individu	B1 * Y1 = M	B2 * Y2 = N		B3 * Y3 = O
Indice de pilosité par espèce	(M + N + O) / 3			

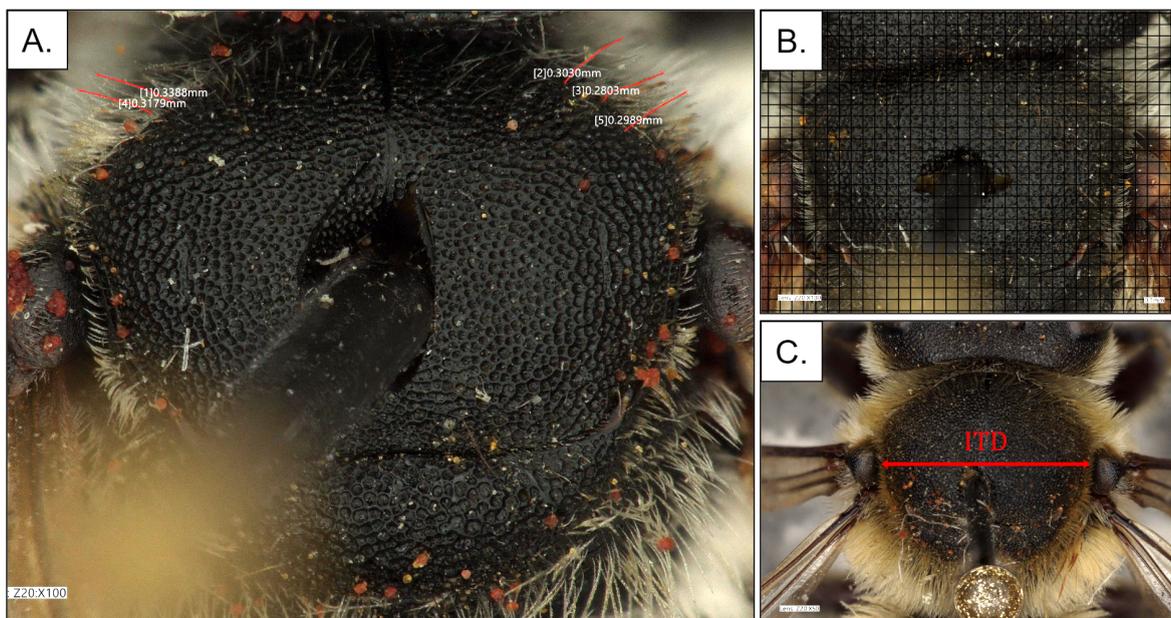


Figure 11. Mesure des traits morphologiques. Mesure de (A) la composante “Longueur” et de (B) la composante “Densité” de la pilosité (mesurée grâce au quadrillage dont les carrés font 0,1 mm de côté et donc 0,01 mm²) ainsi que de (C) la distance inter-tégulaire (ITD) (S. Lemaire, 2023).

3.2.2. Traits écologiques

Les deux traits écologiques n'ont pas été mesurés en laboratoire mais proviennent d'une recherche dans la littérature regroupant diverses observations de terrain pour les espèces européennes. (i) Le lectisme est composé de deux catégories que sont les espèces polylectiques et les espèces oligolectiques (reprenant également les monolectiques). Les espèces polylectiques récoltent des ressources sur des plantes de différentes familles alors que les oligolectiques récoltent les ressources d'une seule espèce, un seul genre ou une seule famille de plantes (Robertson, 1925 ; Dötterl & Vereecken, 2010). (ii) La nidification, quant à elle, se compose de deux variables. La position du nid indique si le nid de l'espèce est au-dessus du sol, en dessous du sol ou à hauteur variable ; il y a donc trois catégories. La méthode de nidification décrit si l'espèce est *renter* et fait son nid dans une cavité préexistante, *excavator* et creuse un trou pour y faire son nid ou *mason* et le fabrique de toutes pièces avec des matériaux meubles ; une espèce peut pratiquer plusieurs méthodes (Eickwort *et al.*, 1981 ; Danforth, 2007 ; Raw, 2007).

3.2.3. Traits géographiques

Pour chaque espèce, quatre traits géographiques ont été calculés sur base des cartes de distribution créées précédemment. (i) La zone d'occurrence (EOO) est calculée avec le package *red* v. 1.6.1 créé par l'IUCN (Cardoso, 2017). L'EOO est l'aire géographique délimitée par la ligne imaginaire continue la plus courte possible contenant tous les sites d'observation d'individus du taxon (IUCN, 2012a ; Fig. 12B). (ii) La zone d'occupation (AOO) est, ensuite, déterminée avec le même package (Cardoso, 2017). Après ajout sur la carte de distribution d'un grillage aux carrés de 4 km², l'AOO est l'aire géographique totale issue de l'addition des aires des carrés dans lesquels il y a au moins une occurrence d'individus du taxon (IUCN, 2012a ; Fig. 12C).

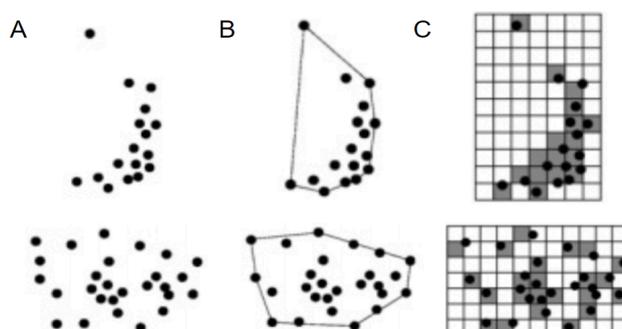


Figure 11. Aire de répartition, zone d'occurrence (EOO) et zone d'occupation (AOO) d'une espèce. Représentation de (A) la distribution spatiale d'un taxon avec, imagées par les points noirs, les positions géographiques auxquelles ont été observées les individus du taxon d'intérêt. À partir de cette carte de distribution, calcul de (B) l'EOO du taxon - surface détournée - et de (C) son AOO - surface grisée.

(iii) L'indice de température spécifique (STI) est la température moyenne annuelle à laquelle est soumise une espèce, calculée à travers toute son aire de distribution sur base des températures moyennes de chacun des 12 mois de l'année dans cette aire (Devictor *et al.*, 2008 ; O'Donnell & Ignizio, 2012). Pour ce trait, la distribution géographique est calculée sur base d'un grillage dont les carrés font 1 km² ou 250 km² en fonction de l'effort de collecte pour l'espèce (Rasmont *et al.*, 2015 ; Duchenne *et al.*, 2020). Cette température moyenne annuelle est calculée, d'abord, pour chaque carré du grillage contenant des individus de l'espèce (O'Donnell & Ignizio, 2012). Les STI de chaque carré sont, ensuite, pondérés par le nombre d'individus de l'espèce retrouvés dans le carré correspondant divisé par le nombre d'hyménoptères dans ce même carré. Le STI final est calculé sur base de la moyenne des STI de chaque carré obtenus avec les calculs précédents. (Duchenne *et al.*, 2020 ; Tab. 2A). (iv) L'indice de continentalité spécifique (SCI) est la gamme de températures moyenne annuelle (différence entre la température minimale et la maximale) que l'on retrouve à travers toute l'aire de distribution d'une espèce sur base des températures de chacun des 12 mois de l'année dans cette aire (O'Donnell & Ignizio, 2012). Pour ce trait, la distribution géographique est également calculée sur base d'un grillage dont les carrés font 1 km² ou 250 km² en fonction de l'effort de collecte pour l'espèce (Rasmont *et al.*, 2015 ; Duchenne *et al.*, 2020). Cette gamme de températures moyenne annuelle est calculée, d'abord, pour chaque carré du grillage contenant, au moins, un individu de l'espèce (O'Donnell & Ignizio, 2012). Les SCI de chaque carré sont, ensuite, pondérés par le nombre d'individus de l'espèce retrouvés dans le carré correspondant divisé par le nombre d'hyménoptères dans ce même carré. Le SCI final est calculé sur base de la moyenne des SCI de chaque carré obtenus avec les calculs précédents. (Duchenne *et al.*, 2020 ; Tab. 2B).

Tableau 2. Détails des calculs de (A) l'indice de température spécifique (STI) et de (B) l'indice de continentalité spécifique (SCI). ATi : température moyenne d'un mois précis en degré celsius, ATKi : température moyenne d'un mois précis en degré kelvin

Trait	Formules
A. STI	$STI = \frac{\sum_{i=1}^{12} ATi}{12}$ <p style="text-align: center;">avec $ATi = \frac{T^{\circ}_{max} + T^{\circ}_{min}}{2}$</p> <p> T°_{max} = moyenne mensuelle des températures maximales journalières (°C) et T°_{min} = moyenne mensuelle des températures minimales journalières (°C) </p>
B. SCI	$SCI = \frac{SD(ATKi_1, \dots, ATKi_{12})}{ITS + 273.15} * 100$ <p style="text-align: center;">avec $ATKi = \frac{T^{\circ}K_{max} + T^{\circ}K_{min}}{2}$, $ATi = \frac{T^{\circ}_{max} + T^{\circ}_{min}}{2}$</p> <p> $T^{\circ}(K)_{max}$ = moyenne mensuelle des températures maximales journalières (°C/K) et $T^{\circ}(K)_{min}$ = moyenne mensuelle des températures minimales journalières (°C/K) </p>

3.3. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées dans la version 4.3.1 de R Studio (R Core team, 2023). L'étude des relations entre les variables étudiées est effectuée à l'aide (i) de modèles linéaires (LM, si la distribution est normale) avec la fonction *lm* du R package *stats* v. 4.3.1 (R Core team, 2023) et (ii) de modèles linéaires généralisés (GLM, pour les autres distributions) avec la fonction *glmmTMB* du R package *glmmTMB* v. 1.1.8 (Brooks *et al.*, 2017). Les conditions d'existence de chaque modèle sont vérifiées avec le package *DHARMA* v. 0.4.6 (Hartig, 2022).

3.3.1. Liens entre traits et statuts de conservation

Tout d'abord, toutes les espèces dont le statut de conservation est DD ou NA ont été retirées du jeu de données pour cette analyse. En effet, ces espèces n'apportent rien à la compréhension de la problématique abordée dans cette partie puisque leur statut est, par définition, non déterminé. Il a aussi été nécessaire de fusionner des catégories de statuts de conservation (LC, NT, VU et EN) en deux grandes catégories (LC contenant les espèces classées LC et Non_LC contenant les espèces classées NT, VU et EN) pour compenser le manque de données et avoir des tests suffisamment puissants.

L'analyse des liens existants entre les statuts de conservation et les différents traits (ITD, longueur et densité des soies, indice de pilosité, longueur des soies normalisée, lectisme, position du nid, méthode de nidification, STI, SCI, AOO, EOO) a été investiguée via douze GLMs (distribution binomial). La variable réponse est toujours le statut de conservation et les variables explicatives sont les différents traits respectifs à chaque modèle.

3.3.2. Liens entre traits

Toutes les relations entre les traits n'ont pas été testées. Tout d'abord, il n'a pas été jugé nécessaire d'étudier les relations entre traits géographiques. Découlant tous de la même source que sont les données de distribution, certains liens allaient, assurément, apparaître entre traits. De plus, les aires de distribution (AOO et EOO) ne tiennent pas compte de la région d'Europe où se retrouve l'espèce et il ne peut donc pas exister de lien avec le STI et le SCI. Les relations entre traits écologiques ont également été mises à part car il n'y a pas de lien biologique existant entre le lectisme et la nidification d'une abeille. Ensuite, une étude entre la méthode de nidification et la position du nid était trop complexe à réaliser dû au trop petit jeu de données de ce travail. Parmi les liens étudiés, il est à ajouter que ni la méthode de nidification, ni la position du nid n'ont été confrontées à la pilosité car il n'y avait, *a priori*, aucune raison de retrouver une relation entre ces traits. Enfin, aucun trait morphologique n'a été confronté à l'AOO ou à l'EEO, car les tests tentés n'ont pas permis de trouver un modèle convenant à l'analyse de ces relations.

Les premiers liens étudiés sont ceux entre traits morphologiques. Ce sont quatre modèles LM qui ont été réalisés avec l'ITD comme variable explicative et respectivement, la longueur des soies, leur densité, l'indice de pilosité et la longueur des soies normalisée comme variables réponses. Les deux derniers modèles LM utilisaient la longueur des soies et la longueur des soies normalisée comme variables explicatives et leur densité comme variable réponse. Les relations étudiées suivantes sont celles entre les traits morphologiques et écologiques. Les cinq premiers tests ont été faits sur base d'un modèle GLM (distribution binomial), avec, comme variable réponse, le lectisme et, comme variables explicatives, l'ITD, la longueur des soies, la densité des soies, l'indice de pilosité et la longueur des soies normalisée. Ensuite, deux autres LMs ont été réalisés avec, comme variable réponse, l'ITD et, comme variables explicatives, la position du nid et la méthode de nidification. Les liens entre traits suivants sont ceux concernant les traits morphologiques et géographiques. Pour le trait STI, des LMs et pour le SCI, des GLMs (distribution Gamma) ont été, respectivement, réalisés avec les cinq traits morphologiques (ITD, longueur et densité des soies, indice de pilosité et longueur des soies normalisée) en variables explicatives. Enfin, les derniers liens entre traits étudiés sont ceux entre l'écologie et la géographie. Ont été analysés avec un LM les liens entre STI et position du nid ou méthode de nidification, le trait géographique servant de variable réponse et les écologiques, de variables explicatives. Les deux liens entre lectisme, comme variable réponse, et STI ou SCI, comme variables explicatives, ont été, pour finir, analysés à l'aide de GLMs (distribution binomiale).

3.3.3. Variation des traits entre sous-genres des *Megachile* d'Europe

Les liens entre les sous-genres de *Megachile* et les traits morphologiques (l'ITD, l'indice de pilosité, la longueur soies, leur densité et la longueur des soies normalisée) ont été investigués via quatre LMs avec les traits comme variables réponses et les sous-genres comme variables explicatives. Les liens entre les sous-genres et les traits écologiques n'ont pas été analysés statistiquement en raison d'un trop faible nombre de données. Cette analyse est donc uniquement descriptive. Les liens entre les sous-genres et les traits géographiques (STI et SCI) ont été investigués via deux LMs avec les traits comme variables réponses et les sous-genres comme variables explicatives. Les sous-genres considérés dans ces analyses sont ceux présents dans la liste européenne des espèces d'abeilles (Ghisbain *et al.*, 2023). Ils se basent, entre autres, sur plusieurs études de taxonomie génétique mais également sur de plus anciens papiers de taxonomie morphologique. Les gènes utilisés pour déterminer ces sous-genres sont, en fonction des études, le LW-Rhodopsin, le CAD, le 28S, le COI, le EF1- α et le NAK (Benoist, 1935 ; Benoist, 1940 ; Rebmman, 1968 ; Rebmman, 1970 ; Tkalcu, 1988 ; Ortiz-Sánchez *et al.*, 2012 ; Trunz *et al.*, 2016 ; Praz, 2017 ; Dorchin & Praz, 2018 ; Praz *et al.*, 2021 ; Praz & Bénon, 2023 ; Ann. 3-4).

4. Résultats

4.1. Réévaluations de la Liste Rouge des *Megachile* européennes

Les réévaluations effectuées dans le cadre de ce mémoire, grâce aux fiches SIS mais surtout aux cartes de distribution, ont permis de diminuer le nombre d'espèces DD (data deficient) de 83,95 % en 2014 à 14,47 % en 2024. Ce changement est dit "non-véritable" (*non-genuine*) car il est basé sur un apport de nouvelles informations et non pas sur un réel changement dans le niveau de danger pesant sur les espèces. Toutes les espèces considérées comme faisant partie de la catégorie LC en 2014 sont encore présentes dans la nouvelle Liste Rouge et sont restées LC. D'autres espèces sont passées dans la catégorie LC, augmentant le pourcentage d'espèces LC de 12,35 % à 56,58 % (Fig. 13 ; Ann. 5). Ce sont là les deux plus grands changements de cette réévaluation. Les autres changements concernent, par exemple, *M. diabolica* qui est passée d'un statut NT à un statut EN et qui est donc plus en danger qu'il y a neuf ans. À l'inverse, on remarque une baisse du niveau de danger pour *M. cypricola* qui passe de la catégorie CR à la VU, ce qui est également un changement "non-véritable". C'est également le cas des autres espèces actuellement classées NT qui étaient toutes considérées comme DD auparavant. Enfin, *M. hohmanni* et *M. leucomalla* sont maintenant reconnues, respectivement EN et VU alors qu'elles étaient toutes les deux classées comme DD en 2014, ce qui est encore un changement "non-véritable". Enfin, ajoutons que, sur les 76 espèces européennes de *Megachile* reconnues actuellement, 13 (17,11%) sont classées NA (non applicable), la partie de leur distribution se trouvant en Europe étant minime. Cela fait d'autant plus monter le pourcentage d'espèces évaluées comme LC dans la nouvelle Liste Rouge (Nieto *et al.*, 2014 ; Tab. 3)

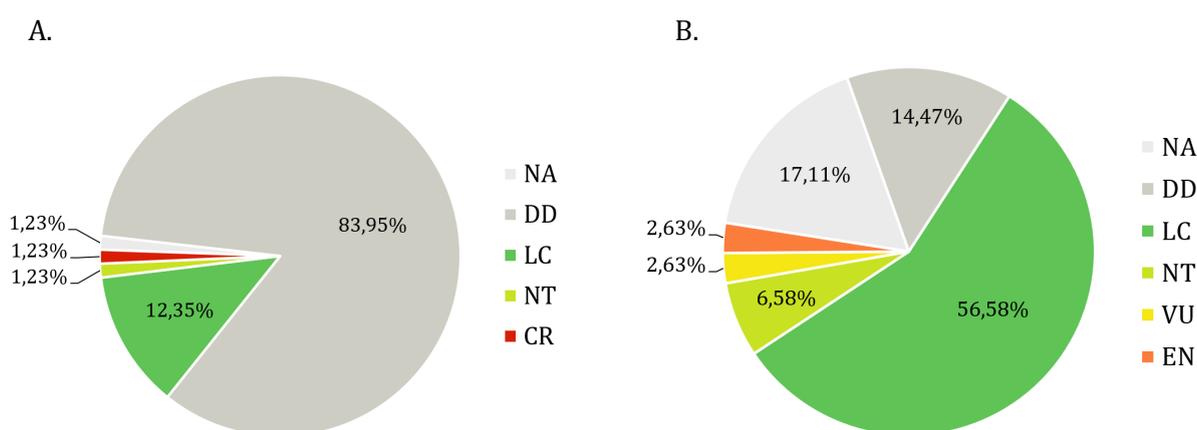


Figure 13. Statuts de conservations des *Megachile* d'Europe (A) en 2014 et (B) en 2024. Pie charts considérant les espèces de *Megachile* de la liste européenne respective de leur année. LC : Préoccupation mineure, NT : Quasi menacé, VU : Vulnérable, EN : En danger, CR : En danger critique, NA : Non applicable, DD : Données insuffisantes.

Tableau 3 : Statuts de conservation des *Megachile* d'Europe. Les statuts de conservation sont ceux des espèces de *Megachile* européennes actuellement reconnues. Les lignes contenant différents noms d'espèces sont composées de synonymes qui étaient considérés comme espèces différentes en 2014. Les espèces dont le statut de 2014 est inexistant sont des espèces qui n'étaient pas reconnues à l'époque comme européennes. La colonne des critères indique quels critères et sous-critères ont été utilisés pour évaluer une espèce comme étant en danger (VU, EN, CR) ou presque (NT). LC : Préoccupation mineure, NT : Quasi menacé, VU : Vulnérable, EN : En danger, CR : En danger critique, NA : Non applicable, DD : Données insuffisantes.

Espèces	Statuts 2014	Statuts 2024	Critère(s)
<i>Megachile albisecta</i>	DD	LC	
<i>Megachile albocristata</i>	LC	LC	
<i>Megachile albohirta (lanigera)</i>	DD / DD	DD	
<i>Megachile albonotata</i>	DD	LC	
<i>Megachile alpicola</i>	DD	LC	
<i>Megachile analis</i>	DD	LC	
<i>Megachile anatolica</i>	/	LC	
<i>Megachile apennina</i>	DD	LC	
<i>Megachile apicalis</i>	LC	LC	
<i>Megachile argentata (pilidens / schmiedeknechti)</i>	LC / DD	LC	
<i>Megachile baetica</i>	DD	NT	B2b(ii)
<i>Megachile binominata</i>	DD	LC	
<i>Megachile bombycina</i>	DD	NT	B2b(i, ii)
<i>Megachile burdigalensis</i>	DD	DD	
<i>Megachile canariensis</i>	DD	LC	
<i>Megachile canescens</i>	DD	LC	
<i>Megachile centuncularis</i>	LC	LC	
<i>Megachile circumcincta</i>	DD	LC	
<i>Megachile cressa</i>	DD	DD	
<i>Megachile cypricola</i>	CR	VU	B1ab(iii) & B2ab(iii)
<i>Megachile deceptor</i>	DD	DD	
<i>Megachile diabolica</i>	NT	EN	B2ab(iii)
<i>Megachile disjunctiformis</i>	/	NA	
<i>Megachile doriae (rhodosiaca)</i>	DD	NA	
<i>Megachile ericetorum</i>	LC	LC	
<i>Megachile farinosa</i>	DD	LC	
<i>Megachile fertoni</i>	DD	LC	
<i>Megachile flabellipes</i>	DD	LC	
<i>Megachile flavipes</i>	/	NA	
<i>Megachile foersteri</i>	DD	NA	
<i>Megachile fuerteventurae</i>	DD	LC	
<i>Megachile fulvimana</i>	DD	NA	
<i>Megachile genalis</i>	DD	LC	

<i>Megachile giraudi (atlantica)</i>	DD / DD	LC	
<i>Megachile hohmanni</i>	DD	EN	B2ab(ii)
<i>Megachile hungarica</i>	DD	DD	
<i>Megachile inexpectata</i>	/	NA	
<i>Megachile lagopoda</i>	LC	LC	
<i>Megachile lapponica</i>	DD	LC	
<i>Megachile leachella (bioculata)</i>	DD / LC	LC	
<i>Megachile lefebvrei</i>	DD	NT	A3c & B2b(ii)
<i>Megachile leucomalla</i>	DD	VU	B2ab(ii)
<i>Megachile lignisceca</i>	DD	LC	
<i>Megachile lucidifrons</i>	DD	DD	
<i>Megachile manicata</i>	DD	DD	
<i>Megachile marginata (picicornis)</i>	DD	NT	A3c & B2b(ii)
<i>Megachile maritima</i>	DD	LC	
<i>Megachile melanogaster (sexmaculata)</i>	DD / DD	LC	
<i>Megachile melanopyga</i>	LC	LC	
<i>Megachile minutissima</i>	/	NA	
<i>Megachile montenegrensis</i>	DD	LC	
<i>Megachile nigriventris</i>	DD	LC	
<i>Megachile octosignata</i>	DD	LC	
<i>Megachile opacifrons</i>	DD	LC	
<i>Megachile otomita</i>	/	NA	
<i>Megachile parietina</i>	LC	LC	
<i>Megachile patellimana</i>	/	NA	
<i>Megachile pilicrus</i>	DD	LC	
<i>Megachile posti (basilaris)</i>	DD	DD	
<i>Megachile pusilla (concinna)</i>	DD / DD	LC	
<i>Megachile pyrenaica</i>	DD	NT	A2c
<i>Megachile pyrenaica</i>	DD	LC	
<i>Megachile roeweri</i>	DD	LC	
<i>Megachile rotundata</i>	DD	LC	
<i>Megachile rufescens</i>	DD	DD	
<i>Megachile saussurei</i>	/	NA	
<i>Megachile sculpturalis</i>	/	NA	
<i>Megachile semicircularis</i>	DD	LC	
<i>Megachile sicula</i>	DD	LC	
<i>Megachile syriaca</i>	/	NA	
<i>Megachile tecta</i>	/	NA	
<i>Megachile tenuistriga</i>	/	LC	
<i>Megachile thevestensis</i>	/	DD	
<i>Megachile troodica</i>	DD	DD	
<i>Megachile versicolor (semipleata)</i>	DD / DD	LC	
<i>Megachile willughbiella</i>	LC	LC	

4.2. Liens entre traits et statuts de conservation

Parmi tous les traits testés, seul l'A00 a un lien significatif avec les statuts de conservation (GLM, $\chi^2 = 25,701$, $df = 1$, $p < 0,0001$, Fig. 14). Les espèces LC ont une A00 significativement plus grande que les espèces "Non_LC". Aucun des autres traits n'a montré de lien significatif avec les statuts de conservation ($p > 0,05$) bien que le lectisme s'en soit approché (GLM, $\chi^2 = 3,2783$, $df = 1$, $p = 0,0702$) (Ann. 6-9).

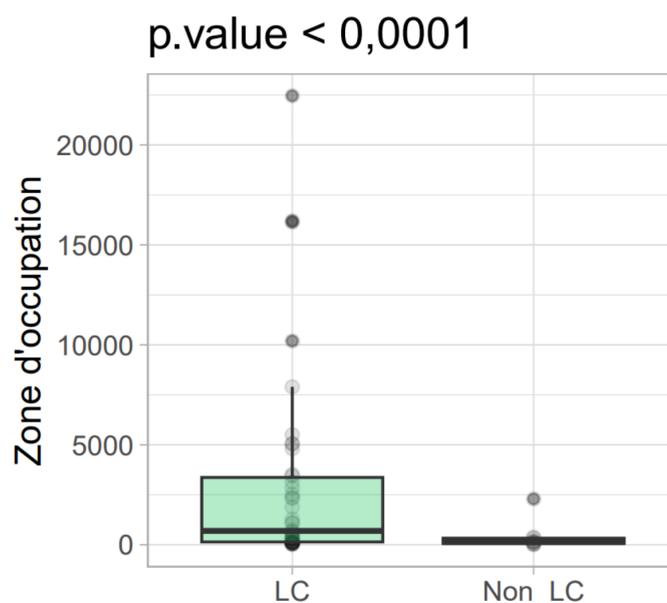


Figure 14. Relation entre le statut de conservation et la zone d'occupation (A00). La catégorie LC reprend les espèces classées en Préoccupation mineure (LC) et la catégorie Non_LC reprend les autres espèces classées Quasi menacée (NT), Vulnérable (VU) et En danger (EN).

4.3. Liens entre traits

4.3.1. Liens entre traits morphologiques

L'ITD augmente significativement et proportionnellement avec la longueur des soies (LM, $\chi^2 = 0,8978$, $df = 1$, $p < 0,0001$, Fig. 15A) alors qu'elle diminue significativement avec l'augmentation de la densité des soies (LM, $\chi^2 > 10^3$, $df = 1$, $p < 0,0001$, Fig. 15B). Cette même ITD n'a pas de lien significatif avec l'indice de pilosité (LM, $p > 0,05$, Fig. 15C). La densité des soies diminue, quant à elle, significativement avec l'augmentation de la longueur des soies (LM, $\chi^2 > 10^3$, $df = 1$, $p < 0,0001$, Fig. 15D). Enfin, ajoutons que les analyses comportant la longueur des soies peuvent être jugées fiables puisque l'ITD (LM, $\chi^2 = 0,0111$, $df = 1$, $p = 0,01132$, Fig. 15E) et la densité des soies (LM, $\chi^2 > 10^3$, $df = 1$, $p < 0,0001$, Fig. 15F) augmente et diminue respectivement également avec la longueur des soies normalisée.

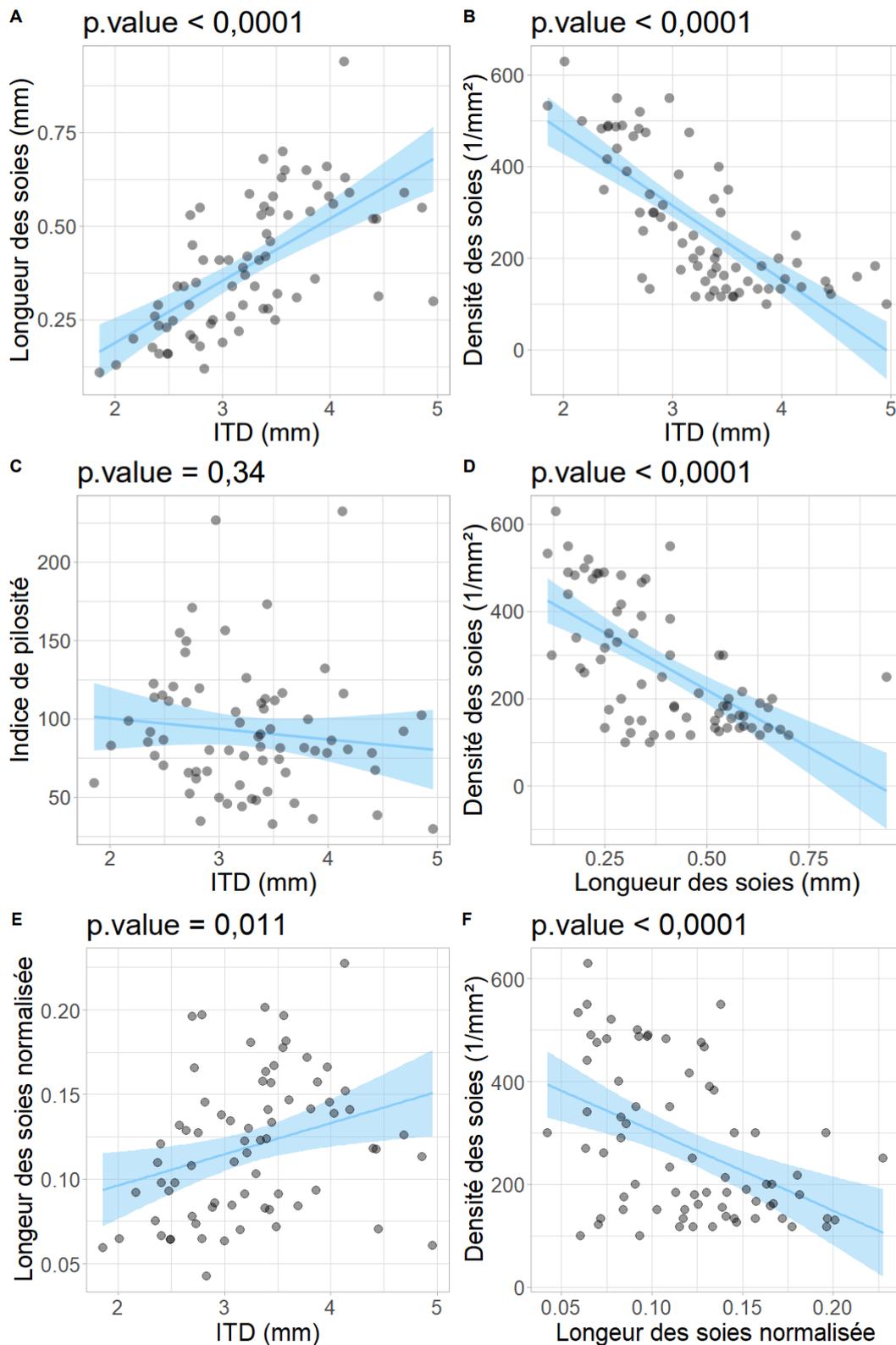


Figure 15. Relations entre les traits morphologiques. Lien entre la distance inter-tégulaire (ITD) et (A) la longueur des soies, (B) la densité des soies et (C) l'indice de pilosité ainsi que (D) le lien entre la longueur des soies et leur densité. Lien entre (E) l'ITD et la longueur des soies normalisée et entre (F) la longueur des soies normalisée et la densité des soies.

4.3.2. Liens entre traits morphologiques et écologiques

Le lectisme n'a montré aucun lien significatif avec les traits morphologiques ($p > 0,05$; Ann. 10 ; Ann. 11A-D). La position du nid, quant à elle, a significativement affecté l'ITD (LM, $\chi^2 = 2,7296$, $df = 2$, $p = 0,0336$, Fig. 16), ce qui n'est pas le cas de la méthode de nidification bien qu'elle s'en rapprochait (LM, $\chi^2 = 3,6822$, $df = 4$, $p = 0,06169$; Ann. 11E). Les abeilles nichant au-dessus du sol ont donc une ITD significativement plus grande que celles à nidification variable d'après les tests *post-hoc* (Estimate = 0,586, SE = 0,218, $p = 0,0277$).

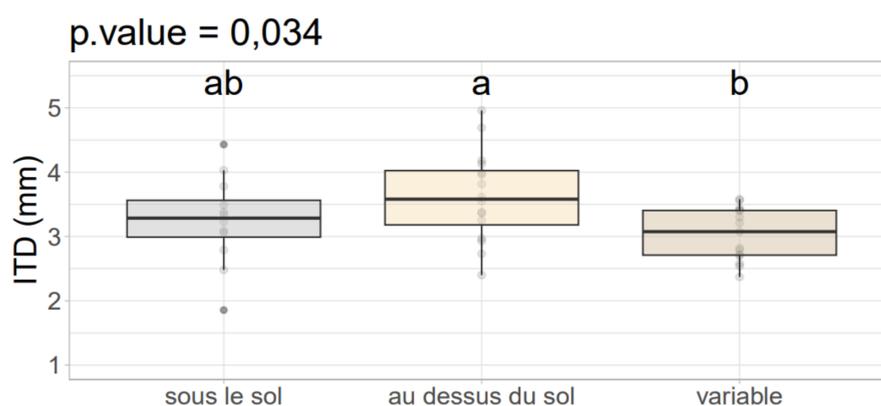


Figure 16. Lien entre la distance inter-tégulaire (ITD) et la position du nid. Les lettres, au-dessus des boxplots, se réfèrent aux résultats des tests *post-hoc*. La catégorie “variable” et la catégorie “au-dessus du sol” sont significativement différentes car elles ne partagent pas de lettre commune.

4.3.3. Liens entre traits morphologiques et géographiques

Aucune relation significative n'a été observée entre les traits morphologiques et le SCI. Il en va de même pour l'ITD et l'indice de pilosité avec le STI (Ann. 12). Le STI diminue significativement avec l'augmentation de la longueur des soies (LM, $\chi^2 = 108,18$, $df = 1$, $p = 0,0088$, Fig. 17A) et la diminution de la densité des soies (LM, $\chi^2 = 86,79$, $df = 1$, $p = 0,0196$, Fig. 17B). Le STI est également lié avec la longueur des soies normalisée et diminue quand celle-ci augmente (LM, $\chi^2 = 187,96$, $df = 1$, $p = 0,0004$, Fig. 17C). Par conséquent, plus une espèce vit, en Europe, sous un climat chaud, plus elle a une pilosité courte et dense.

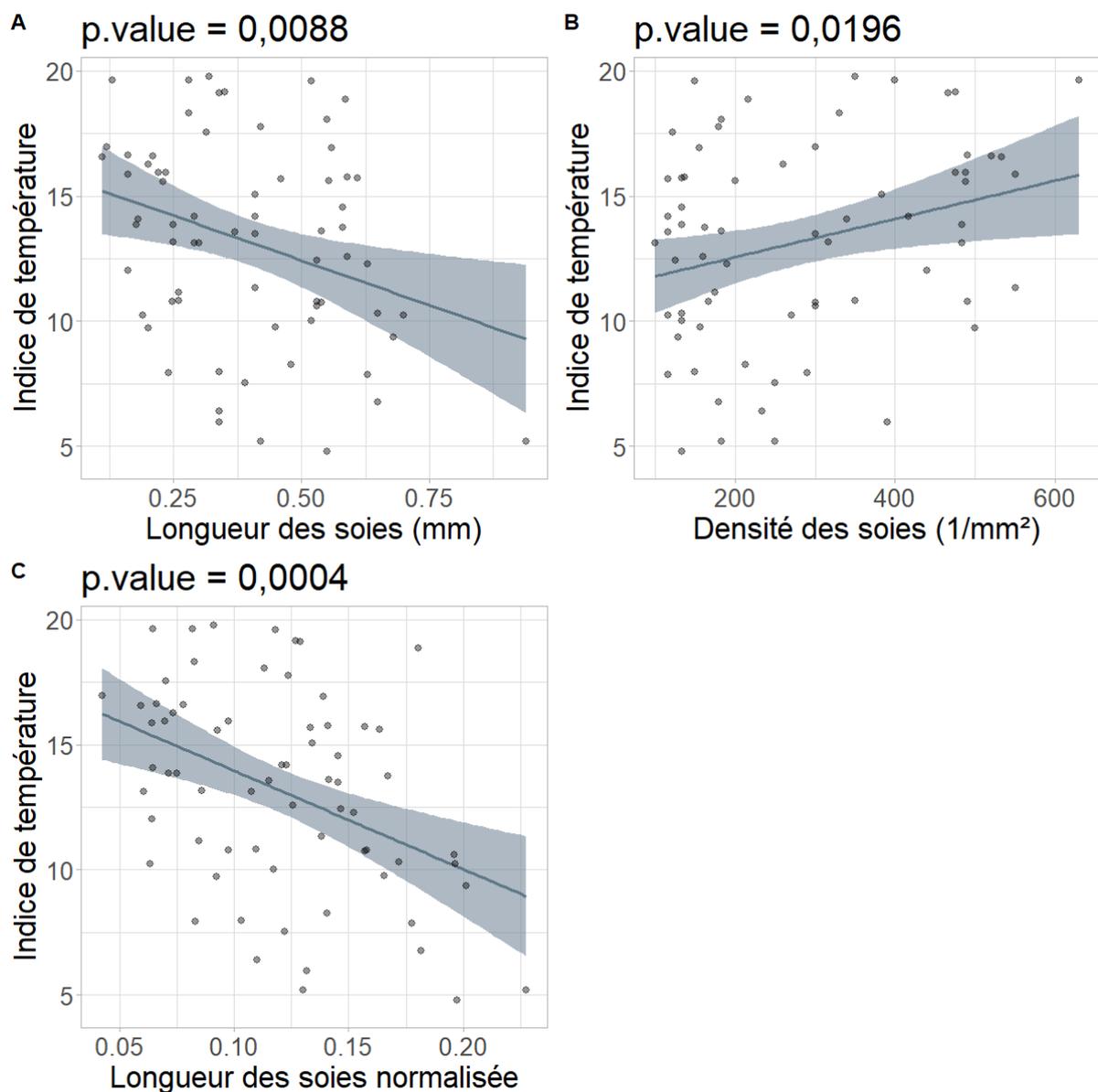


Figure 17. Relations entre la pilosité et l'indice de température spécifique (STI). Liens entre le STI et (A) la longueur des soies, (B) la densité des soies et (C) la longueur des soies normalisée.

4.3.4. Liens entre traits écologiques et géographiques

Aucun lien significatif n'a été établi entre les traits écologiques et géographiques ($p > 0,05$) bien qu'une relation fut proche de l'être entre le lectisme et le SCI (GLM, $\chi^2 = 2,9448$, $df = 1$, $p = 0,08615$) (Ann. 13).

4.4. Liens entre traits et sous-genres de *Megachile* d'Europe

Sur base des données collectées pour ce mémoire, l'analyse du lien entre le sous-genre et les traits morphologiques a indiqué que le sous-genre a un lien significatif avec l'ITD (LM, $\chi^2 = 20,279$, $df = 9$, $p < 0,0001$, Fig. 18A), la longueur des soies (LM, $\chi^2 = 1,3106$, $df = 8$, $p < 0,0001$, Fig. 18B) et la densité des soies (LM, $\chi^2 = >10^2$, $df = 8$, $p < 0,0001$, Fig. 18C). Ce serait également le cas avec l'indice de pilosité (LM, $\chi^2 > 10^3$, $df = 8$, $p = 0,0173$, Fig. 18D), ce qui n'a pas été supporté par les tests *post-hoc*. Enfin, le lien entre sous-genre et la longueur des soies est confirmé par le lien significatif que les sous-genres ont avec la longueur des soies normalisée (LM, $\chi^2 = 0,054$, $df = 8$, $p < 0,0001$, Fig. 18E). Considérant l'ITD, les sous-genres *Anodonteutricharaea* et *Eutricharaea* ont une ITD significativement plus faible que les sous-genres *Chalicodoma*, *Xanthosarus* et *Callomegachile* qui ont les plus grandes ITD. Les *Callomegachile* sont également significativement plus grandes que les sous-genres *Pseudomegachile* et *Megachile*. Enfin, les *Megachile* sont significativement plus petites que les *Chalicodoma*. Ces valeurs d'ITD vont de 1,86 mm pour *M. (Eutricharaea) minutissima* à 4,96 mm pour *M. (Callomegachile) sculpturalis*. Concernant la longueur des soies, les sous-genres *Xanthosarus* et *Chalicodoma* ont des soies significativement plus longues que les taxons *Pseudomegachile*, *Anodonteutricharaea* et *Eutricharaea*. Ce dernier a également des soies significativement plus courtes que le sous-genre *Megachile*. C'est également *M. (Eutricharaea) minutissima* qui a la plus basse valeur pour ce trait avec des soies d'une longueur de 0,11 mm alors que *M. (Xanthosarus) nigriventris* a des soies de 0,94 mm. Enfin, le lien entre les sous-genres et la densité des soies traduit que les *Eutricharaea* et les *Anodonteutricharaea* ont une densité de soies plus grande que tous les autres sous-genres à l'exception des *Eurymella*. Les espèces avec la plus faible densité en soies sont *M. (Creightonella) doriae* et *M. (Callomegachile) sculpturalis* avec 100 soies par mm^2 alors que *M. (Eutricharaea) posti* en a 630 par mm^2 . Enfin, l'indice de pilosité varie d'une valeur de 29,85 pour *M. (Callomegachile) sculpturalis* à une valeur de 232,5 pour *M. (Xanthosarus) nigriventris*.

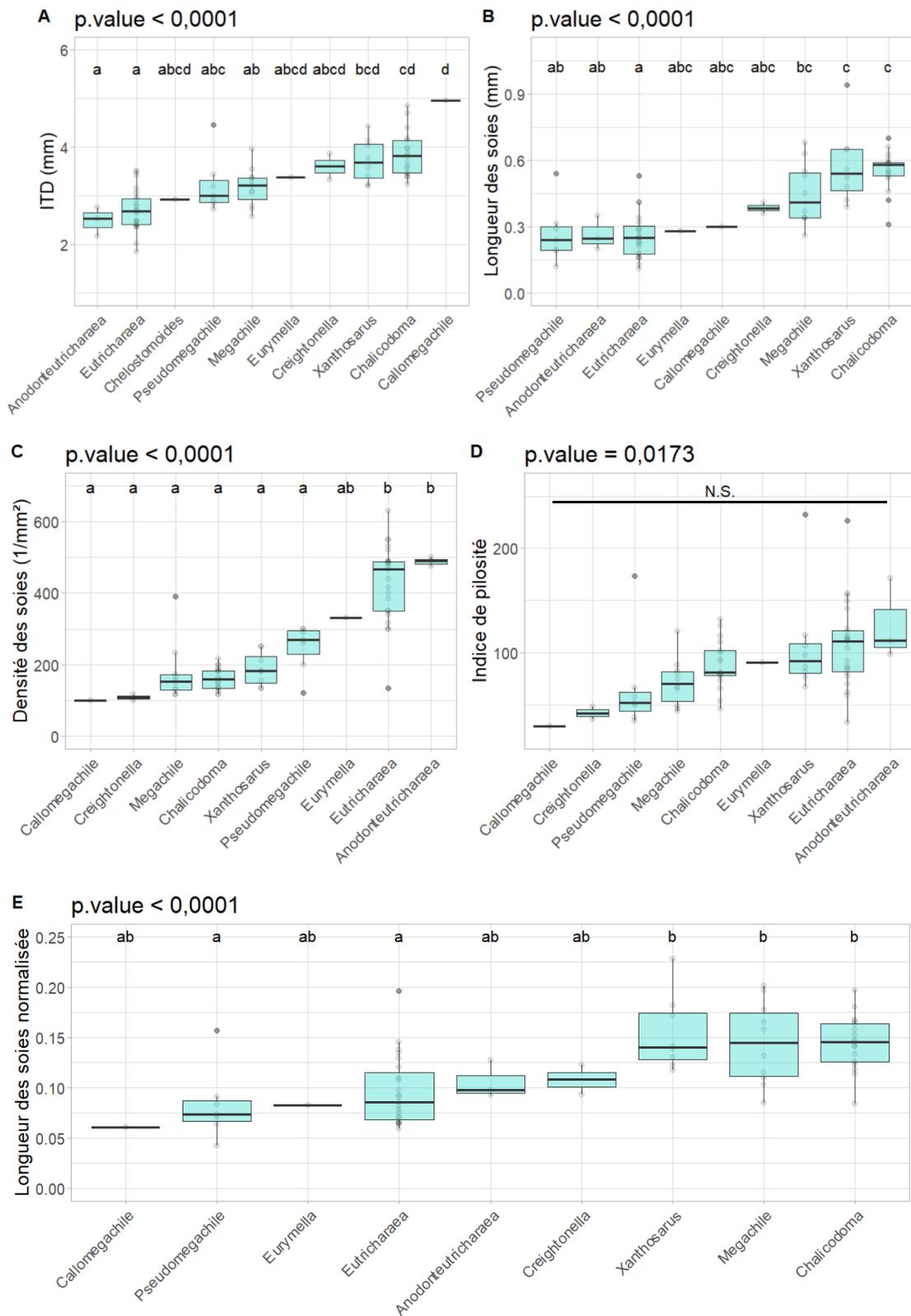


Figure 18. Relations entre les traits morphologiques et les sous-genres de *Megachile*. Variation de (A) la distance inter-tégulaire (ITD), (B) la longueur des soies, (C) la densité des soies, (D) l'indice de pilosité et (E) la longueur des soies normalisée entre les sous-genres. Les lettres, au-dessus des boxplots, se réfèrent aux résultats des tests *post-hoc*. Les sous-genres ne partageant pas de lettre commune avec d'autres sont significativement différents de ces autres sous-genres. N.S. : Non significatif.

L'étude du lien entre le sous-genre et les traits écologiques a aussi montré des variations entre les sous-genres. Concernant le lectisme, certains sous-genres sont entièrement polylectiques (*i.e. Callomegachile, Chelostomoides et Eurymella*) alors que les *Creightonella* sont entièrement oligolectiques (ce sous-genre étant uniquement composé d'espèces n'allant que sur des Asteraceae, parfois même que sur le genre *Echinops*). Les autres sous-genres possèdent des espèces dans les deux catégories de lectisme. On retrouve ainsi, des 22 espèces dites oligolectiques et dont on connaît la diète, neuf espèces ne récoltant des ressources que sur une ou plusieurs espèces de Fabaceae, sept sur des Asteraceae, deux sur des Lamiaceae et une par famille des Amaranthaceae, des Campanulaceae et des Onagraceae (Fig. 19A). Pour la position du nid, le sous-genre *Anodonteutricharaea* est le seul à nidification variable pour toutes les espèces. Les sous-genres *Callomegachile* et *Chelostomoides* sont les seuls à nicher uniquement au-dessus du sol et les *Creightonella* et les *Eurymella* nichent seulement sous le sol. Les cinq autres sous-genres ont une nidification variable entre espèces avec les *Chalicodoma* et les *Pseudomegachile* nichant soit uniquement sous terre, soit au-dessus et en dessous du sol en fonction des espèces. Les sous-genres *Megachile, Xanthosarus* et *Eutricharaea* nichent, quant à eux, uniquement en dessous ou au-dessus du sol, certaines espèces faisant les deux. Les abeilles de ce genre sont donc capables de toutes les options possibles pour ce trait (Fig. 19B). Enfin, pour la méthode de nidification, les sous-genres *Anodonteutricharaea, Callomegachile, Chelostomoides* et *Pseudomegachile* sont tous de la catégorie *renter* alors que les *Creightonella* sont toutes de la catégorie *renter/excavator*. Les *Chalicodoma* sont les seules espèces à adopter le mode de nidification *mason* en étant *renter, mason* ou *renter/mason*. Enfin, le sous-genre *Xanthosarus* est le seul à être *renter/excavator* ou *excavator* alors que les deux derniers sous-genres (*i.e. Eutricharaea* et *Megachile*) peuvent, en plus de ces deux catégories, appartenir à la catégorie *renter*. Les *Megachile* sont donc capables de pratiquer tous les modes de nidification et en combinent parfois plusieurs, les seules combinaisons inexistantes chez ces abeilles sont *excavator/mason* et *renter/excavator/mason* (Fig. 19C).

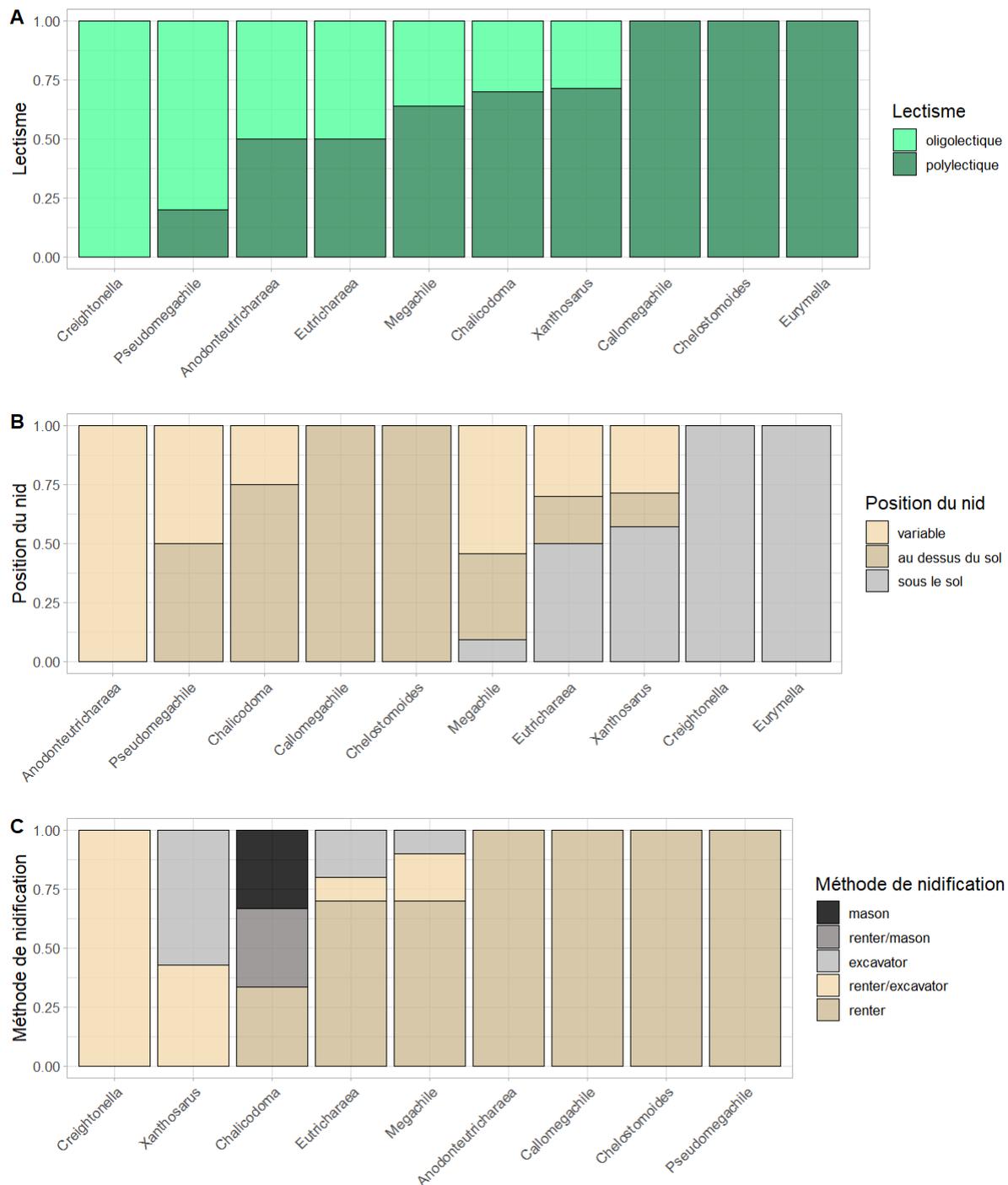


Figure 19. Relations entre les traits écologiques et les sous-genres de *Megachile*. Variation (A) du lectisme, (B) de la position du nid et (C) des méthodes de nidification entre les sous-genres.

Enfin, l'analyse du lien entre le sous-genre et les traits géographiques révèle que le sous-genre a un lien significatif avec le STI (LM, $\chi^2 = 601,20$, $df = 9$, $p < 0,0001$, Fig. 20A) et le SCI (LM, $\chi^2 = 51,92$, $df = 9$, $p < 0,0085$, Fig. 20B). Les sous-genres *Xanthosarus* et *Megachile* ont un STI significativement plus petit que les *Eutricharaea* et *Chalicodoma*, les différences avec les autres sous-genres n'étant pas significatives. Ainsi, le genre *Megachile* reprend des espèces

vivant dans des environnements ayant une température moyenne annuelle (STI) allant de 4,45 °C pour *M. (Megachile) bombycina* à 19,79 °C pour *M. (Eutricharaea) hohmanni*. Le sous-genre *Chelostomoides* a un SCI significativement plus faible que le sous-genre *Pseudomegachile*, les autres sous-genres n'étant pas significativement différents. Ce genre voit ses espèces vivre dans des gammes de température annuelle allant de 2,44 °C pour *M. (Chalicodoma) fuerteventurae* à 11,17 °C pour *M. (Pseudomegachile) tecta*.

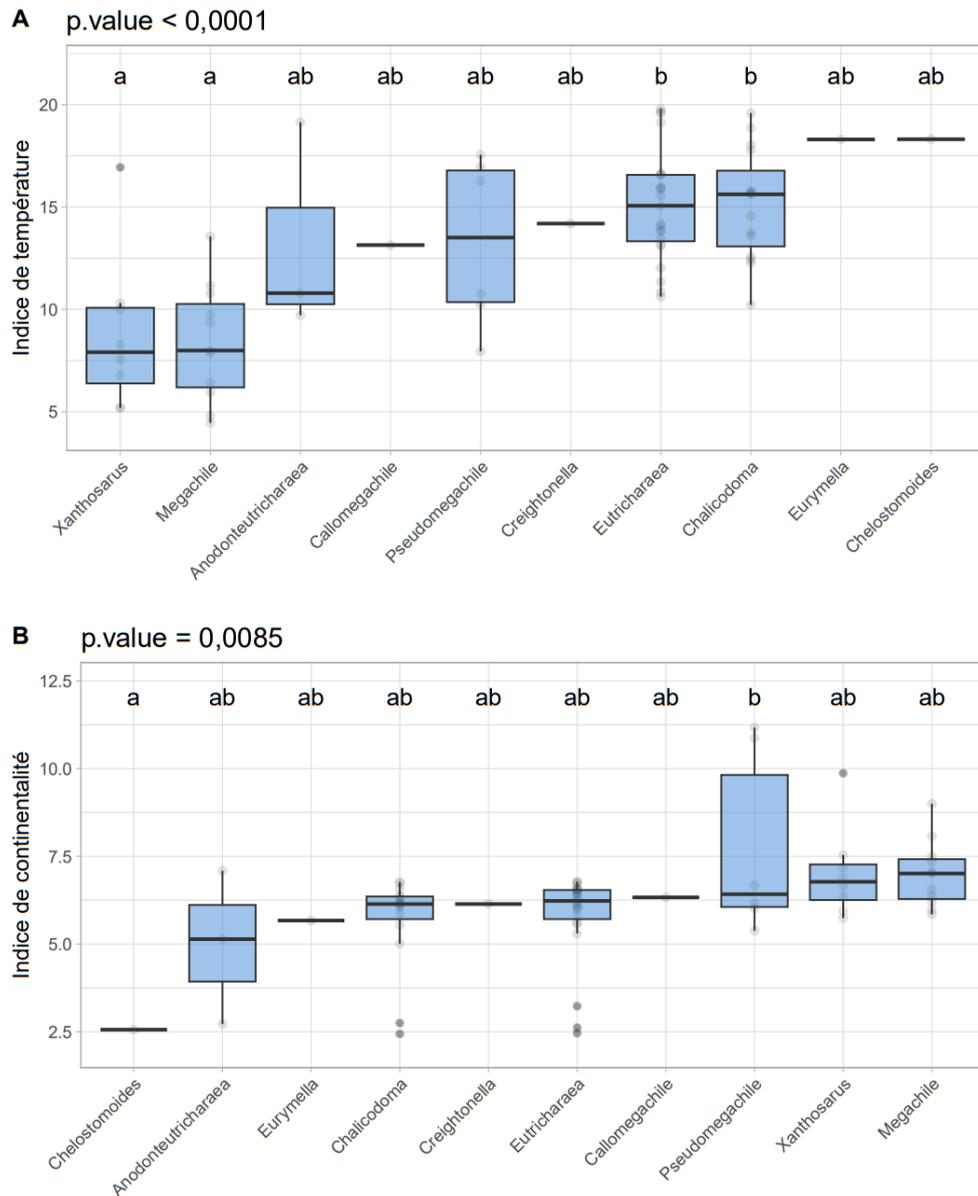


Figure 20. Relations entre les traits géographiques et les sous-genres de *Megachile*. Variation de (A) l'indice de température spécifique (STI) et (B) l'indice de continentalité spécifique (SCI) entre les sous-genres. Les lettres, au-dessus des boxplots, se réfèrent aux résultats des tests *post-hoc*. Les sous-genres ne partageant pas de lettre commune avec d'autres sont significativement différents de ces autres sous-genres.

5. Discussion

5.1. Nouveaux statuts de conservation des *Megachile* d'Europe

Le principal changement dans les statuts de conservation des *Megachile* d'Europe est le passage de 43 espèces d'un statut DD à un nouveau bien déterminé (NA, LC, NT, VU, EN), dont 31 en LC. Cette avancée majeure pour la conservation des *Megachile* d'Europe découle de l'important travail de compilation des données européennes ayant permis de compléter les fiches SIS et de créer des cartes de distribution spécifiques. Ces cartes, ainsi que les traits associés (A00 et E00), ont rendu possible l'utilisation de nouveaux critères d'évaluation de l'IUCN (*e.g.* critère B) qui ont permis d'éclaircir certains statuts de conservation incertains auparavant. Si on ne considère que les espèces hors DD ou NA, 82,69 % des 51 espèces restantes sont classées LC et dans les neuf espèces restantes, cinq sont évaluées NT. Par conséquent, 92,31 % des espèces évaluées de *Megachile* d'Europe ne sont pas considérées actuellement en danger. Ce groupe se porte donc bien à l'échelle continentale. Néanmoins, cela ne signifie pas qu'il ne subit pas les effets des différents facteurs de déclin. Les populations des *Megachile* sont, en effet, en baisse actuellement. C'est d'ailleurs l'un des genres avec la plus mauvaise évolution sur ce plan (Bartomeus *et al.*, données non-publiées). De plus, les statuts des *Megachile* au niveau national ne sont pas aussi optimistes (Głowaciński *et al.*, 2002 ; Westrich, 2011 ; Hejda *et al.*, 2017 ; Reemer, 2018 ; Drossart *et al.*, 2019 ; Hyvärinen *et al.*, 2019 ; Soon, 2020 ; Müller *et al.*, 2024 ; www.uradni-list.si). Les causes du déclin par espèce ne sont que très peu renseignées, même s'il s'agit sûrement d'un ensemble de facteurs comme présenté auparavant. Néanmoins, des hypothèses sont avancées pour les espèces de *Megachile* catégorisées comme "En danger", sauf pour *M. leucomalla*. Dans les cas de *M. cypricola*, *M. hohmanni* et *M. diabolica*, il est fait mention du tourisme grandissant, notamment sur les côtes de Chypre et des îles Canaries où vivent respectivement les deux premières espèces, et de la destruction d'habitat que ça implique pour ces trois espèces (Ruiz Carreira, comm. pers. 2024 ; Praz, comm. pers. 2024). De plus, *M. cypricola* est fortement dépendante de son espèce de plante hôte et est donc sensible aux changements environnementaux. Enfin, *M. diabolica* est également en danger à cause des tontes intensives que subit son milieu de vie et de la destruction de celui-ci pour la création de cultures ou de zones urbaines (Praz, comm. pers. 2024)

Les statuts LC au niveau continental de la majorité des autres espèces peuvent, malgré les statuts nationaux, être considérés rassurants pour l'espèce. Car si une espèce compte beaucoup de populations, dont seulement certaines sont en danger, les chances de survie de l'espèce sont bonnes, même si une de ces populations à risque venait à disparaître (Herrera, 2019). Les experts ajoutent même que le manque de données, pouvant parfois justifier un statut de danger, est parfois simplement dû à la difficulté à accéder aux habitats de l'espèce, ce qui

engendre l'idée d'un danger fictif pesant sur l'espèce et justifiant son statut de conservation (Flaminio, comm. pers. 2024 ; Praz, comm. pers. 2024). Pourtant, il est possible que ces statuts soient parfois trop optimistes. En effet, les tendances de populations de nombreuses espèces de bourdons, par exemple, sont négatives ou estimées négatives, ce qui ne correspond pas au statut LC de beaucoup d'entre eux. Ainsi, suivant le critère A3 des Listes Rouges, nombre d'espèces pourraient en fait être en danger (Ghisbain *et al.*, 2024). On peut imaginer qu'il en va de même pour les *Megachile*. Malheureusement, les tendances de populations sont trop peu connues pour beaucoup d'espèces de *Megachile* pour affirmer un tel déclin et donc pour utiliser ce critère.

En comparant ces nouveaux statuts à ceux d'autres groupes à l'écologie similaire (solitaires, plutôt thermophiles, *etc.*) tels que les *Osmiini*, les *Eucerini* ou le genre des *Hylaeus*, la première observation est le bien moins grand pourcentage d'espèces classées NA ou DD chez ces trois groupes. Ce pourcentage va d'environ 15 à 20 %, alors que 31,58 % des espèces de *Megachile* sont dans ces catégories (17,11 % de NA et 14,47 de DD) (Données non publiées). Cela découle principalement du plus grand nombre d'espèces NA, étant toutes des espèces se retrouvant seulement en marge de l'Europe. Cela impacte donc le pourcentage des espèces non évaluées comme NA ou DD. Considérant seulement les autres catégories (LC, NT, VU, EN et CR), les *Osmiini*, les *Eucerini* ou les *Hylaeus* ont un pourcentage d'espèces LC allant de 83 à 92 % contre 82,69 % pour les *Megachile* et un pourcentage d'espèces non en danger (LC et NT) allant de 90 à 95 % contre 92,31 % des espèces de *Megachile* (Données non publiées). On peut donc conclure que le groupe d'intérêt de cette étude voit ses espèces être menacées d'une façon similaire à celle des autres groupes à même écologie. À l'inverse, considérant différents genres d'abeilles parasites (*Ammobates*, *Coelioxys*, *Sphecodes*, *etc.*) à l'écologie bien différente, on remarque que ces espèces sont également catégorisées DD ou NA à hauteur d'environ 19 %. Par contre, en ne considérant que les autres catégories (LC, NT, VU, EN et CR), seulement environ 42 % des espèces sont LC et 55 % ne sont pas en danger (LC ou NT) (Données non publiées). On remarque donc que les abeilles solitaires sont bien moins en danger que leur(s) parasite(s).

5.2. Relations entre traits et statuts de conservation

Les analyses ont relevé qu'aucun des traits morphologiques n'a de lien significatif avec le niveau de danger pesant sur les *Megachile* d'Europe ; ils ne seront donc pas utiles dans la conservation de ce groupe. Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer ces résultats. (i) L'ITD : l'absence de relation entre la taille (ITD) et le statut de conservation peut s'expliquer par des stratégies d'adaptation différentes adoptées par les espèces pour s'adapter aux contraintes auxquelles elles font face. Il existe, en effet, des avantages à être de grande taille comme à être de petite taille. Une grande taille permet de limiter le nombre de prédateurs, d'améliorer la

thermorégulation et de contrer la fragmentation des habitats et la baisse de ressources par une plus grande capacité de dispersion (Cohen *et al.*, 1993 ; Bishop & Armbruster, 1999 ; Greenleaf *et al.*, 2007 ; Warzecha *et al.*, 2016 ; Gérard *et al.*, 2020). À l'inverse, une petite taille permet d'augmenter la capacité de voler à basse température, de contrer le réchauffement climatique, l'homogénéisation du paysage ou bien encore la diminution des ressources, parfois dûe à de la compétition, l'impact des pesticides et le parasitisme (Ray, 1960 ; Atkinson, 1994 ; Bishop & Armbruster, 1999 ; Colla *et al.*, 2006 ; Müller *et al.*, 2006 ; Goulson & Sparrow, 2009 ; Couvillon & Dornhaus, 2010 ; Persson & Smith, 2011 ; Scheper *et al.*, 2014 ; Barbosa *et al.*, 2015 ; Bernauer *et al.*, 2015 ; CaraDonna *et al.*, 2018). La relation entre l'ITD et le statut de conservation n'est donc probablement pas linéaire, mais espèce-dépendante et contexte-dépendante. (ii) La pilosité : les soies ont pour plus grand rôle la thermorégulation par la protection contre le froid et la chaleur (Peters *et al.*, 2016 ; Perez & Aron, 2020). Bien que cela reste essentiel dans un contexte de changement climatique, d'autres facteurs de déclin, impliqués dans les statuts de conservation, ne sont pas compensés par la pilosité, comme la fragmentation des habitats, les pesticides ou l'impact des espèces invasives (Tosi *et al.*, 2022 ; Stout & Morales, 2009 ; Potts *et al.*, 2010). Cela pourrait expliquer l'absence de lien entre la pilosité et les statuts de conservation.

Parmi les traits écologiques, (i) malgré une absence d'effet significatif, le lectisme révèle tout de même une tendance plus importante chez les espèces "Non_LC" (et donc plus en danger) à être oligolectiques. Cela peut s'expliquer par la dépendance associée à l'oligolectisme. En cas de disparition des espèces de plantes auxquelles les abeilles oligolectiques sont associées, ces abeilles disparaissent aussi, alors que les abeilles généralistes peuvent s'adapter et récolter des ressources sur d'autres espèces de fleurs (Carrié *et al.*, 2017 ; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019 ; Bogusch *et al.*, 2020). Cette capacité à visiter une large gamme d'espèces justifie également cette tendance par une plus grande résistance à la fragmentation des habitats (Bommarco *et al.*, 2010 ; Hoiss *et al.*, 2015). Ce trait peut donc être considéré dans les démarches de protection de ce genre. (ii) Une absence de relation entre les statuts de conservation et la position du nid a également été observée, bien qu'aucune espèce généraliste ne soit menacée, ce qui traduit peut-être un avantage sélectif de ce généralisme. Il a été mis en avant que l'agriculture (et donc la destruction des habitats) impacte toutes les méthodes de nidification d'une façon ou d'une autre (Williams *et al.*, 2010). Néanmoins, les pesticides s'accumulent dans les couches superficielles du sol (Yang *et al.*, 2015). Ils devraient donc davantage impacter les espèces nichant dans le sol (Sgolastra *et al.*, 2019). Or, les larves, qui passent la plus grosse partie du temps dans le nid, sont toutes nourries, peu importe la position du nid par rapport au sol, avec du pollen, principalement, contaminé par des pesticides également (Michener, 1964 ; Gierer *et al.*, 2019 ; Uhl & Brühl, 2019). Ajoutons que les pesticides ont une réelle capacité de volatilisation qui leur permet également de toucher les espèces vivant hors du sol (Ferrari *et al.*,

2003). L'absence de lien entre la position du nid et le niveau de danger pesant sur l'espèce découlerait donc de ces hypothèses. Enfin, (iii) la méthode de nidification n'aurait pas de lien avec le statut de conservation, bien que, à nouveau, les espèces plus généralistes ne soient jamais en danger, ce qui peut traduire un avantage sélectif. Il est possible que la méthode de nidification ne représente simplement aucun facteur de risque. En effet, le risque ne résiderait pas dans le fait d'utiliser des cavités préexistantes pour nicher (*i.e. renter*), de les creuser (*i.e. excavator*) ou de les construire (*i.e. mason*), mais bien dans la localisation de ces nids, comme précédemment expliqué. On peut facilement imaginer qu'une espèce nichant, peu importe la méthode, dans une zone où les impacts de l'homme sont multiples et présents partout sera plus en danger qu'une espèce nichant dans une zone plus naturelle. Le lieu de nidification serait donc plus important que la méthode.

Enfin, (i) nous observons que le seul trait ayant une influence significative sur le statut de conservation est l'AOO, une espèce LC ayant un plus grand AOO. En effet, une espèce en danger sera légitimement moins fréquente dans son aire de distribution qu'une espèce dont les populations se portent bien. Il est avantageux d'avoir un grand AOO, car cela traduit la présence de nombreuses populations qui permettent à l'espèce de survivre si l'une d'entre elles venait à disparaître (Herrera, 2019). Cela se confirme avec les espèces à faible AOO en raison de leur endémisme (*e.g. M. binominata* sur les îles Canaries) qui, même si elles sont LC, restent à risque, car la moindre perturbation dans la distribution de l'espèce peut toucher toutes les populations et ainsi impacter fortement l'espèce entière (Gaston, 1998 ; Ghisbain *et al.*, 2021). Cela appuie le fait qu'avoir un faible AOO est un facteur de risque et qu'il est à considérer dans la démarche de conservation. Ce résultat met également en lumière l'importance de l'AOO par rapport à (ii) l'aire de distribution générale telle que décrite par l'EOO. Par exemple, *M. leucomalla* possède une EOO bien plus grande que celles de nombreuses espèces classées en tant que LC. Toutefois, cette espèce a un faible AOO, ce qui justifie son statut VU. En comparaison, *M. versicolor*, classée LC, a une AOO 88 fois plus grande que celle de *M. leucomalla* pour une EOO à peine deux fois plus grande ; *M. leucomalla* est donc bien moins fréquente dans son aire de distribution. À l'inverse, on retrouve des espèces endémiques (d'îles, par exemple) avec un faible EOO, mais néanmoins classées LC. L'EOO n'est donc pas suffisante pour décrire l'aire de distribution d'une espèce et il est donc assez logique qu'il n'y ait pas de lien avec les statuts. Néanmoins, une grande EOO peut constituer un avantage, qui n'est pas ressorti de nos tests, qu'est la possibilité d'accès à des zones non perturbées de repli pour l'espèce (Herrera, 2019 ; Mathiasson & Rehan, 2019). Enfin, les (iii) SCI et (iv) STI des espèces sont, eux aussi, non significativement liés aux statuts. En effet, le réchauffement climatique impacte toute l'Europe, que ce soit en été ou en hiver en fonction des régions considérées (www.climat.be, consulté le 11 mai 2024). Toutes les espèces souffriront donc, une saison ou l'autre, de la hausse des températures.

5.3. Relations entre traits

5.3.1. Relations entre traits morphologiques

Les résultats soulignent une relation de proportionnalité entre l'ITD et la longueur des soies et inversement pour leur densité, ce qui est confirmé par la relation inverse entre densité et longueur des soies également observée. Ces constatations concordent avec l'hypothèse qu'une espèce de plus grande taille arrive à contrebalancer les contraintes physiques, empêchant les espèces de petite taille d'avoir de longues soies (Roquer-Beni *et al.*, 2020). De ce fait, les taxons de grande taille peuvent porter de longues soies et en ont donc une densité réduite, alors que chez les petites espèces, ne pouvant physiquement avoir que des courtes soies, leur densité augmente (Roquer-Beni *et al.*, 2020). Précisons que cet effet n'est pas lié à l'ITD, puisque la longueur des soies normalisée est, elle aussi, variable avec l'ITD. Malgré cet effet, l'ITD n'a pas montré d'effet significatif sur l'indice de pilosité général des individus. Les effets de l'ITD sur ces deux composantes semblent donc s'annuler et ne pas se refléter sur l'indice de pilosité, signifiant peut-être que, comme expliqué précédemment, avoir une pilosité est toujours un avantage et que la sélection naturelle en fait varier les composantes pour l'adapter aux contraintes que l'espèce subit (Peters *et al.*, 2016 ; Perez & Aron, 2020).

5.3.2. Relations entre traits morphologiques et écologiques

Les résultats indiquent que les espèces dont la position du nid est variable auraient une ITD plus petite que celles nichant au-dessus du sol. Avoir une plus petite taille pourrait être un avantage pour avoir accès à un plus grand nombre de cavités. Une petite taille serait une stratégie pour être plus généraliste. Ajoutons que les plus grandes abeilles ont tendance à nicher au-dessus du sol comme cela a déjà été observé (Williams *et al.*, 2010). Une explication est la plus grande sensibilité au froid des petits organismes (Ray, 1960). Les plus petites espèces nicheraient donc sous le sol, où l'isolation est plus grande (Linsley & MacSwain, 1957 ; Torchio *et al.*, 1967). Cela étant peu renseigné dans la littérature, de nouvelles études pourraient l'éclaircir. L'une étudierait (i) le lien entre la température et la position du nid chez des abeilles de même espèce, de même ITD et à la position du nid variable, tandis que l'autre s'intéresserait (ii) au choix de la position du nid chez des abeilles d'ITD et d'espèces différentes auxquelles toutes les options de nidification auront été proposées dans le dispositif expérimental (matériaux adaptés formant le sol et les structures au-dessus de celui-ci pour les espèces *excavator* et des trous de toutes les tailles dans le sol et au-dessus de ce dernier pour les espèces *renter*).

Les deux autres traits écologiques (*i.e.* lectisme et méthode de nidification) n'ont pas de lien avec les traits morphologiques. Il existe cependant une tendance entre la méthode de nidification et l'ITD, les abeilles *renter/mason* étant plus grandes que les *renter*. Cela pourrait

s'expliquer par une plus grande difficulté, pour les petites espèces, de transporter et modérer des matériaux pour construire un nid. Cette relation s'expliquerait donc par l'évolution des méthodes de nidification entre sous-genres, les plus grands ayant développé cette capacité de construction du nid. On peut également imaginer que cette relation soit un simple artéfact, les seules espèces maçonnées d'Europe étant du sous-genre *Chalicodoma* qui présente une plus grande ITD. Même s'il existe de petites espèces *mason* sur d'autres continents, on observera logiquement comme conséquence cette relation (Engel & Gonzalez, 2011). Ce sujet de recherche étant très peu exploré, des études plus approfondies devront être menées à plus grande échelle géographique, sur de plus nombreuses espèces pour compléter la littérature, confirmer cette tendance des abeilles maçonnées à être plus grandes et en comprendre la raison exacte.

5.3.3. Relations entre traits morphologiques et géographiques

Un lien significatif entre la longueur des soies (normalisée ou non) et le STI et entre leur densité et le STI a été trouvé. La longueur des soies d'une espèce augmente et leur densité diminue lorsque la température moyenne de son environnement diminue. Remarquons que les deux composantes de la pilosité ont, une fois de plus, évolué en sens contraire. Par conséquent, l'indice de pilosité n'a pas de relation significative avec le STI. Il semble donc que la pilosité générale ne varie pas en fonction de l'environnement, mais que ses composantes (longueur et densité des soies) s'adaptent aux pressions de sélection de celui-ci. Comme expliqué précédemment, *M. nigriventris*, par exemple, a une longue pilosité pour se protéger du froid (Gogala, 1999 ; Peters *et al.*, 2016). D'autres espèces de milieux plus méditerranéens comme *M. farinosa* ou *M. troodica*, ont une pilosité très dense, à défaut d'être longue au vu de leur petite taille, permettant de refléter la lumière et de limiter ainsi l'assimilation de chaleur et la dessiccation (Perez & Aron, 2020 ; Praz comm. pers., 2024). La pilosité agirait donc à différents niveaux en favorisant l'une ou l'autre composante en fonction des contraintes de l'environnement. Cette explication implique que les grandes espèces vivent préférentiellement dans des milieux plus froids au vu de leur pilosité et inversement. Et c'est bien ce que confirme la règle de Bergmann et ce qui est observé dans de nombreuses études (Ray, 1960 ; Peters *et al.*, 2016 ; Gérard *et al.*, 2018 ; Szentgyörgyi *et al.*, 2018). Pour ne citer qu'un de ces exemples, les espèces du genre *Bombus*, connues pour être plutôt retrouvées sous des climats tempérés ou froids, ont une ITD tournant aux alentours de 3 à 5 mm, soit supérieure à celle des *Megachile*, un groupe moins cryophile (Williams, 1998 ; De Luca *et al.*, 2019 ; Gérard *et al.*, 2023). La longueur de leurs soies est, elle aussi, assez importante comparée à celle des *Megachile* et, de plus, elle augmente dans les environnements plus frais (plus grande latitude ou altitude) en même temps que leur ITD (Peat *et al.*, 2005 ; Peters *et al.*, 2016 ; Roquer-Beni *et al.*, 2020). Il y aurait donc

bien moins de petites espèces dans les environnements plus froids, car leur petite taille, et la faible longueur de leurs soies qui en découle, ne serait pas suffisante pour les protéger du froid.

5.3.4. Relations entre traits écologiques et géographiques

L'absence de lien entre le lectisme et le STI, alors que l'oligolectisme est supposé augmenter en proportion dans les régions plus chaudes, découle peut-être de la trop petite échelle géographique de ce travail (Michener, 1979). Le même travail réalisé en incluant également l'Afrique, par exemple, aurait pu faire ressortir un lien entre ces deux traits. Néanmoins, une tendance existe entre le SCI et le lectisme. Or, une plus grande continentalité est le signe d'été plus chauds, car les températures extrêmes (cela inclut les températures froides des hivers) sont moins tamponnées par les océans (Viers & Vigneau, 1994 ; Beck *et al.*, 2018). La tendance à observer plus d'oligolectiques dans les régions arides serait donc plutôt liée aux températures des étés (traduites plus précisément par le SCI). Cela fait sens au vu de la période d'activité des abeilles centrée autour de l'été (Michener, 1979). Cette adaptation aux étés chauds permet ainsi de limiter la compétition dans des milieux où les plantes ne fleurissent que peu de temps (Michener, 1979). La nidification ne serait, quant à elle, aucunement affectée par le STI. On peut imaginer, pour la position du nid premièrement, que, si nicher sous le sol est une manière de s'isoler des températures extérieures, cela peut être tout autant avantageux dans les milieux froids que chauds (Gérard *et al.*, 2018). Concernant la méthode de nidification, il est compréhensible qu'aucun lien ne soit ressorti avec le STI, car ce qui importerait le plus ne serait pas la façon dont on crée le nid, mais bien l'endroit où il est placé. Deux espèces nichant dans un même arbre, l'une dans une cavité pré-existante (*i.e. renter*) et l'autre dans un trou qu'elle a creusé (*i.e. excavator*), seront affectées de la même manière par la température de l'habitat. Ce sujet est néanmoins très peu étudié et des recherches plus approfondies devraient être menées.

5.4. Relations entre traits et sous-genres de *Megachile* d'Europe

Si l'on considère tout d'abord les traits morphologiques, (i) les résultats indiquent que l'ITD varie avec les sous-genres. Le plus grand sous-genre serait celui des *Callomegachile*. En effet, de nombreuses espèces asiatiques de ce sous-genre approchent ou dépassent, parfois très largement, les 2 cm (Vereecken & Barbier, 2009 ; Ascher *et al.*, 2016). Cela peut s'expliquer par leur origine tropicale ; tropiques dans lesquels les insectes ont la possibilité de développer une grande taille en raison de la plus longue saison de croissance et l'accès à plus de ressources (Schoener & Janzen, 1968 ; Roubik, 1989 ; Trunz *et al.*, 2016). Les *Chalicodoma* se distinguent également par leur grande taille avec des espèces d'autres continents d'environ 2 cm de long (Engel & Gonzalez, 2011 ; Gonzalez & Engel, 2012). À l'inverse, certains sous-genres

rassemblent uniquement des espèces de petite taille tels que les *Anodonteutricharaea* et *Eutricharaea*. Ce dernier regroupe, dans le monde, des espèces telles que *M. simplex* ou *M. albiscopa* mesurant 1 cm (de Saussure, 1890 ; www.gbif.org, consulté le 27 mai 2024). Ces deux sous-genres, bien qu'ils habitent des régions relativement chaudes, ne viennent pas des tropiques et les paramètres de ces milieux (*i.e.* grande quantité de ressources et longue saison de croissance) ne peuvent donc peut-être pas agir en faveur d'une grande taille (Trunz *et al.*, 2016). Leur petite taille est probablement due à d'autres facteurs, ayant appliqué une pression de sélection, tels que la règle de Bergmann (Ray, 1960). En termes de pilosité, (ii) se distinguent des sous-genres avec des soies plus longues comme les *Xanthosarus* et *Chalicodoma*, au contraire des sous-genres tels que les *Anodonteutricharaea* et *Eutricharaea*. Cette différence peut s'expliquer, en partie, par les contraintes physiques auxquelles sont soumises les plus petites espèces de ces derniers sous-genres qui ne peuvent pas porter de soies aussi longues que les espèces plus grandes (Roquer-Beni *et al.*, 2020). Certaines espèces de *Xanthosarus*, comme *M. nigriventris*, sont, de plus, des espèces boréoalpines vivant dans des milieux plus froids et nécessitant donc une pilosité plus longue leur fournissant une couche d'air isolante (Peters *et al.*, 2016 ; Praz, 2017). C'est également ce qu'on observe chez les bourdons, les espèces avec les plus longues soies vivant dans les milieux plus froids (Williams, 1998 ; Peat *et al.*, 2005 ; Peters *et al.*, 2016). Enfin, (iii) la densité de soies oppose les sous-genres *Anodonteutricharaea* et *Eutricharaea*, à soies denses, à tous les autres sous-genres, sauf les *Eurymella*. De la même manière que la longueur des soies diminue avec une baisse de la taille, leur densité augmente pour compenser ce phénomène (Roquer-Beni *et al.*, 2020). Ce sont également des sous-genres que l'on retrouve dans des environnements plus chauds nécessitant une pilosité plus dense pour réfléchir les rayons lumineux, la longueur protégeant peu de la chaleur (Peters *et al.*, 2016 ; Perez & Aron, 2020). Néanmoins, un phénomène est à observer. Les *Callomegachile* et les *Pseudomegachile* ont à la fois une faible longueur et une faible densité de soies. Cela s'explique peut-être par l'origine d'Asie orientale des *Callomegachile* et par celle des espèces européennes de *Pseudomegachile*, venant toutes de pays chauds, sauf *M. ericetorum* (Iwata, 1933 ; Hirashima, 1974 ; Wu, 2006 ; Lee & Ryu, 2013 ; Dorchin & Praz, 2018 ; Ghisbain *et al.*, 2023). Le climat d'Asie orientale est plus chaud que celui de nos régions et impose donc peut-être une pilosité de plus faible longueur, la couche d'air isolante étant plutôt utilisée pour protéger du froid (Williams, 1998 ; Peat *et al.*, 2005 ; Peters *et al.*, 2016 ; fr.climate-data.org, consulté le 22 mai 2024). Leur longueur a donc peut-être diminué, sans que leur densité n'augmente. Il en va de même pour le second sous-genre qui a tout de même une densité de soies importante, peut-être pour réfléchir les rayons du soleil (Perez & Aron, 2020). Pour finir, (iv) l'indice de pilosité n'a pas été affecté par le sous-genre et nous pouvons donc conclure qu'avoir une pilosité suffisante peut toujours être un avantage. Les composantes vont simplement être sélectionnées différemment

pour répondre aux besoins générés par l'habitat, pour contrer les pressions de sélection (*i.e.* nécessité d'une couche d'air isolante ou d'une couche réfléchissante) (Peters *et al.*, 2016 ; Perez & Aron, 2020).

Si l'on considère maintenant les traits écologiques, les résultats ont montré que (i) le lectisme était parfois conservé au niveau du sous-genre, ce qui a déjà été observé chez d'autres genres (Larkin *et al.*, 2008 ; Wood *et al.*, 2021). Premièrement, les *Callomegachile*, les *Chelostomoides* et les *Eurymella* seraient purement polylectiques et c'est bien le cas d'espèces non européennes de ces sous-genres (Mitchell, 1937 ; Gikungu, 2006 ; Ascher *et al.*, 2016 ; Gess & Roosenschoon, 2017). En revanche, le sous-genre *Creightonella*, qui était entièrement oligolectique dans nos analyses, regroupe un mélange d'espèces oligolectiques et polylectiques (Eardley, 2012a ; Ortiz-Sánchez *et al.*, 2012 ; Ascher *et al.*, 2016 ; Praz, 2017). Ainsi, certains sous-genres ont bien un lien avec le lectisme. Malgré ces résultats, le caractère primitif de la famille des Megachilidae semble être l'oligolectisme (Rozen, 1970 ; Parker & Potter, 1973 ; Rozen, 1977 ; Roberts, 1978 ; Brach, 1981 ; Yáñez, 1997 ; Bosch *et al.*, 2001). Pourtant, le genre *Megachile*, en Europe, a une plus grande tendance au polylectisme, puisque les sous-genres sont tous composés, au moins partiellement, d'espèces polylectiques. Or, l'oligolectisme est plus avantageux dans des climats arides (limitant la compétition dans un environnement où la période de floraison est courte) (Michener, 1979). L'arrivée des *Megachile* sur le continent européen, au climat plus doux, a donc diminué les pressions de sélection contre le polylectisme et ses avantages auraient donc peut-être été préférés à ceux de l'oligolectisme (Schlindwein, 2004 ; Schlindwein & Medeiros, 2006 ; Weiner *et al.*, 2010 ; Lawson *et al.*, 2016 ; Carrié *et al.*, 2017 ; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019 ; Bogusch *et al.*, 2020). (ii) Pour la position du nid, les *Callomegachile* et les *Chelostomoides*, pour commencer, nicheraient toutes au-dessus du sol et c'est bien ce qui a été mis en avant pour de nombreuses autres espèces (Armbrust, 2004 ; Ascher *et al.*, 2016 ; Le Féon & Geslin, 2018 ; Strudwick & Jacobi, 2018 ; Kunjwal *et al.*, 2021 ; Akram *et al.*, 2022 ; Richards, 2022). Ensuite, le sous-genre *Eurymella* serait uniquement composé d'espèces nichant sous le sol et c'est effectivement ce qui a été observé pour les quelques espèces suffisamment étudiées. Cette observation est soutenue par leur morphologie mandibulaire (Pasteels, 1965 ; Schulten, 1977 ; Gess & Roosenschoon, 2017 ; Praz, 2017). Le sous-genre *Creightonella* est supposé, d'après les résultats, nicher entièrement sous le sol et c'est bien le cas des espèces les plus renseignées (Michener & Szent Ivany, 1960 ; Willmer & Stone, 1989 ; Praz, 2017). Il est néanmoins intéressant de noter que six sous-genres sur 10 regroupent des espèces dont la position du nid est variable en interspécifique ou en intraspécifique. Cela témoigne de la plus grande labilité de ce trait, qui serait peut-être donc moins soumis à des pressions de sélection. On peut supposer que cette position, pour les sous-genres dans lesquels elle est homogène, dépendait du type d'habitat dans lequel les

sous-genres ont vu le jour. Un habitat plus tropical, où les fortes pluies sont communes, impose peut-être de nicher au-dessus du sol pour se protéger des inondations (Potts *et al.*, 2005). Alors qu'un habitat plus aride pousserait à nicher sous le sol pour se protéger de la chaleur (Gérard *et al.*, 2018). (iii) Enfin, la méthode de nidification aurait un lien avec le sous-genre, car, premièrement, les *Callomegachile* et *Chelostomoides* d'Europe nicheraient toutes dans des cavités préexistantes et c'est également le cas des autres espèces de ce sous-genre (Armbrust, 2004 ; Ascher *et al.*, 2016 ; Le Féon & Geslin, 2018 ; Strudwick & Jacobi, 2018 ; Kunjwal *et al.*, 2021 ; Akram *et al.*, 2022 ; Richards, 2022). Ensuite, les *Creightonella* regrouperaient uniquement des espèces sachant à la fois creuser et utiliser des cavités préexistantes pour faire leur nid. Les espèces de ce sous-genre auraient, en effet, des mandibules d'*excavator* et plusieurs sources indiquent qu'elles sont capables, en dehors de l'Europe, de nicher dans des cavités préexistantes ou de creuser leur propre nid dans le sol (Michener & Szent Ivany, 1960 ; Willmer & Stone, 1989 ; Michener, 2007 ; Praz, 2017). On peut donc supposer, au vu de leurs pièces buccales et de leur capacité à nicher dans des cavités préexistantes, que ces espèces sont capables de pratiquer les deux techniques. Quant aux *Pseudomegachile*, elles seraient uniquement des *renter*, d'après nos résultats. Pourtant, parmi les espèces non européennes, on observe de nombreuses *renter*, mais aussi des *excavator* (Gupta *et al.*, 2003 ; Dorchin & Praz, 2018). Enfin, les *Chalicodoma* composeraient le seul sous-genre regroupant des espèces maçonnes de *Megachile* en Europe. Ce sous-genre est d'ailleurs reconnu pour cette méthode (Mourikis *et al.*, 1978 ; Hefetz & Tengo, 1992 ; Raw, 2007). Une hypothèse expliquant cette spécialisation serait que leur plus grande taille ne leur permettrait pas de rentrer dans toutes les cavités. Les *Chalicodoma* pallieraient ce problème en construisant un nid entièrement. Deux hypothèses se présentent quant au caractère ancestral le plus probable. Il est possible que ce fut *renter* et que certaines espèces se sont ensuite différenciées en *excavator* ou en *mason*. L'autre option, soutenue par la littérature, fut que ce soit *excavator* pour la famille des Megachilidae (et, par extension, peut-être des *Megachile*) (Bosch *et al.*, 2001). Pourtant, au vu de leur phylogénie, le nombre de pas évolutifs nécessaires depuis un ancêtre *renter* pour obtenir nos résultats serait moindre comparé à un ancêtre *excavator* (Trunz *et al.*, 2016). Pour finir, six sous-genres sur neuf ont des méthodes de nidification diverses en intraspécifique ou interspécifique, ce qui peut laisser penser que ce trait est, également, moins soumis à des pressions de sélection.

Les dernières relations étudiées sont celles entre les sous-genres et les traits géographiques. (i) Le STI des sous-genres *Xanthosarus* et *Megachile* serait plus bas que celui des *Eutricharaea* et des *Chalicodoma*. L'origine des *Megachile* se trouvant sûrement proche des tropiques, en Afrique ou en Asie, ces deux derniers sous-genres de *Megachile* auraient donc conservé cette préférence à vivre dans des environnements chauds comme le méditerranéen (Michener, 1979 ; Trunz *et al.*, 2016). À l'opposé, d'autres sous-genres auraient fini par remonter

à des latitudes plus extrêmes et à s'y adapter, tels que les *Xanthosarus* vivant plutôt dans le centre de l'Europe en altitude et dans le nord de l'Europe (Westrich, 1989 ; Amiet *et al.*, 2004 ; Falk, 2019 ; Praz, 2017). Le sous-genre *Megachile*, lui aussi, regrouperait des espèces à tendance plus cryophile, d'après nos résultats. Cela concorde avec ce que l'on peut observer sur les cartes de distribution, et dans la littérature, où elles sont retrouvées préférentiellement dans la partie nord de l'Europe (Amiet *et al.*, 2004). De plus, dans ce sous-genre, trois espèces sont décrites comme boréo-alpines (*i.e.* *M. alpicola*, *M. pyrenaea* et *M. lapponica*) (Gogala, 1999 ; Reemer, 2018). (ii) Concernant le SCI, le sous-genre des *Chelostomoides* vivrait dans une gamme de températures plus faible que celle des *Pseudomegachile*. Cela est peut-être dû aux valeurs en SCI de ce dernier sous-genre, portées par deux espèces aux valeurs extrêmes, suivant nos résultats. Il est intéressant de noter que les autres espèces endémiques, peu importe le sous-genre, des îles Canaries ont aussi un SCI plus faible. En effet, le SCI maximum des endémiques des Canaries est de 3,23 °C alors que le minimum des autres espèces est de 5,01 °C. La situation géographique de ces îles justifierait ce phénomène. En effet, en tant qu'îles, la continentalité y est très faible, puisque l'océan joue le rôle de tampon de températures entre les saisons et diminue ainsi sa variation (Viers & Vigneau, 1994 ; Beck *et al.*, 2018). La plus faible latitude des îles implique également que la variation de températures entre les saisons sera moindre (*e.g.* Kinshasa à 4,31 °S de latitude avec 1 ou 2 °C de variation annuelle, Santa Cruz de Tenerife à 28,46 °N avec 7 ou 8 °C et Bruxelles à 50,85 °N avec 15 °C) (Estienne & Godard, 1998 ; fr.climate-data.org, consulté le 16 mai 2024). Enfin, il existe un courant chaud passant au niveau des îles réchauffant les terres et diminuant ainsi les variations de températures (Vélez-Belchí *et al.*, 2015). En ne considérant pas les espèces endémiques des îles Canaries, les sous-genres ne vivent donc pas dans des gammes de températures significativement différentes.

5.5. Perspectives

Plusieurs améliorations peuvent être apportées à cette étude pour mieux comprendre les traits et menaces pesant sur les *Megachile* d'Europe. (i) Il faudrait adapter au taxon considéré les critères utilisés par l'IUCN. Seuls les critères A et B ont pu être utilisés et ils ne tiennent pas compte d'éléments importants de l'écologie des espèces. (ii) Le manque de données devra être compensé par l'étude des traits des espèces peu connues. Les données géographiques devront être complétées pour contrebalancer le biais de l'effort de collecte qui varie énormément entre pays (Nardi *et al.*, données non-publiées). Cela permettra peut-être de confirmer des tendances ou de faire ressortir de nouvelles relations. Ces relations seraient d'autant plus précises, leur étude ne nécessitant plus la fusion de catégories comme dans le cas de ce travail pour le lectisme ou les statuts de conservation. (iii) Le nombre d'espèces incluses pourrait être augmenté, en

travaillant à une plus large échelle géographique sur le genre *Megachile* ou en incluant d'autres groupes d'abeilles européennes que celles-ci. (iv) Il faudrait améliorer le calcul de l'EEO, qui omet de supprimer la surface des masses d'eaux ou des hautes montagnes se trouvant dans l'aire de répartition de l'espèce et où ladite espèce ne peut se trouver. D'autres possibilités d'améliorations seraient (v) la recherche de liens entre des combinaisons de traits et les statuts de conservation (et non pas traiter les traits un par un), mais aussi (vi) de considérer les espèces insulaires à part des autres, au moins pour ce qui concerne les traits géographiques.

Un travail de conservation comme celui-ci débute par l'identification des espèces menacées et des raisons de cette menace (Primack *et al.*, 2012 ; Potts *et al.*, 2016 ; Powney *et al.*, 2019 ; Drossart & Gérard, 2020 ; Harvey *et al.*, 2020). Il a révélé que les espèces à diète pollinique plus spécialisée et à faible AOO sont plus susceptibles d'être en danger que les autres. Ajoutons que l'étude du lien entre le lectisme et les sous-genres précise lesquels sont le plus à risque. Les collectes de données devront donc se faire sur ces espèces avant tout, d'autant que l'écologie d'une espèce est un facteur clé de sa conservation (Harmon-Threatt, 2020). Malgré cela, si ce sont ces espèces qu'il faut prioriser à l'échelle européenne en matière de protection, aucune espèce n'est à laisser de côté, car beaucoup voient certaines de leurs populations décliner au niveau national (Głowaciński *et al.*, 2002 ; Westrich, 2011 ; Hejda *et al.*, 2017 ; Reemer, 2018 ; Drossart *et al.*, 2019 ; Hyvärinen *et al.*, 2019 ; Soon, 2020 ; Müller *et al.*, 2024 ; www.uradni-list.si). En effet, les menaces pesant sur les abeilles ne s'arrêtent pas à quelques espèces. Le réchauffement climatique et la destruction des habitats, pour ne citer qu'eux, touchent plus ou moins fortement chaque espèce (Memmott *et al.*, 2007 ; Potts *et al.*, 2010 ; Zambra *et al.*, 2020). Avec cette étude et celles qui la compléteront, il sera possible de découvrir les tendances de populations de toutes *Megachile* et de mettre en avant, par espèce, les menaces principales causant le déclin de l'espèce. Les solutions et démarches de protection sont variées et pourront ensuite être mises en place en fonction de l'écologie et des problèmes que connaît le groupe étudié (Isman, 2000 ; Potts *et al.*, 2005 ; Tripathi *et al.*, 2009 ; MacIvor & Packer, 2015 ; Fortel *et al.*, 2016 ; Le Féon *et al.*, 2018 ; Drossart & Gérard, 2020 ; Geslin *et al.*, 2020 ; Saunders *et al.*, 2020). Ces démarches concrètes de protection devront être, avant tout, de nature juridique, avec la protection légale du taxon ou des zones naturelles où on le retrouve et devront être accompagnées d'un monitoring strict de ces espèces et de leur(s) milieu(x) de vie (Goulson *et al.*, 2002 ; Byrne & Fitzpatrick, 2009 ; Stout & Morales, 2009 ; Drossart & Gérard, 2020). Des exemples concrets de démarche sont la limitation de l'urbanisation et de l'agriculture, ainsi que de ses pratiques telles que l'utilisation de pesticides (Harmon-Threatt, 2020). Enfin, une dernière aide à apporter à leur conservation est l'éducation du grand public qui, une fois sensibilisé et formé, pourra aider au quotidien ces espèces (www.safeguard.biozentrum.uni-wuerzburg.de, consulté le 20 mai 2024).

6. Conclusion

Ce mémoire a permis d'améliorer la compréhension des dangers pesant sur les espèces européennes du genre *Megachile* via la collecte de nombreuses données de distribution et de traits géo-éco-morphologiques. Ces données ont, premièrement, servi à réévaluer leurs statuts de conservation pour mettre en avant que les *Megachile* se portent bien au niveau continental avec 63,16 % des espèces, toutes confondues, qui ne sont pas en danger. Ensuite, la recherche d'un lien entre ces traits et les statuts de conservation des *Megachile* d'Europe a montré que seul une faible AOO semble être un facteur de risque. L'étude des relations entre les différents traits a ensuite mis en évidence des liens entre les traits morphologiques et les autres traits : (i) l'ITD et la position du nid, car les espèces de petite taille seraient plus généralistes et auraient des nids à position plus variable ; (ii) la longueur et la densité des soies et le STI, car les zones plus fraîches favorisent les longs soies et leur plus faible densité. Entre traits morphologiques, l'ITD augmente avec la longueur des soies et diminue avec leur densité. La dernière partie de ce mémoire a permis de mettre en évidence la disparité des traits géo-éco-morphologiques entre sous-genres des *Megachile*.

Ce mémoire ouvre de nombreuses nouvelles possibilités d'études et surtout d'actions sur ce groupe d'abeilles. Il est, de plus, envisageable d'appliquer ces conclusions à d'autres espèces solitaires aux écologies similaires. Maintenant que les menaces sont mieux comprises et que les groupes d'abeilles à risques sont identifiés, il est, enfin, temps de mettre en place des actions afin d'inverser la tendance et d'agir en faveur de la conservation de ces abeilles.

Références

- A -

Akram, W., Sajjad, A., Ghramh, H. A., Ali, M., & Khan, K. A. (2022). Nesting Biology and Ecology of a Resin Bee, *Megachile cephalotes* (Megachilidae: Hymenoptera). *Insects*, *13*(11), 1058.

Aldercotte, A. H., Simpson, D. T., & Winfree, R. (2022). Crop visitation by wild bees declines over an 8-year time series: A dramatic trend, or just dramatic between-year variation?. *Insect Conservation and Diversity*, *15*(5), 522-533.

Aldridge, G., Inouye, D. W., Forrest, J. R., Barr, W. A., & Miller-Rushing, A. J. (2011). Emergence of a mid-season period of low floral resources in a montane meadow ecosystem associated with climate change. *Journal of Ecology*, *99*(4), 905-913.

Alexander, B. A. (1992). An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera). *J. Hym. Res.*, *1*(1), 25.

Almeida, E. A., & Danforth, B. N. (2009). Phylogeny of colletid bees (Hymenoptera: Colletidae) inferred from four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *50*(2), 290-309.

Alqarni, A. S., Hannan, M. A., Gonzalez, V. H., & Engel, M. S. (2014). Nesting biology of the leafcutting bee *Megachile minutissima* (Hymenoptera: Megachilidae) in central Saudi Arabia. *Annals of the Entomological Society of America*, *107*(3), 635-640.

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., & Neumeyer, R. (2004). *Fauna Helvetica 9. Apidae 4: Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis*. Centre suisse de cartographie de la faune.

Araújo, P., de Araujo, F. F., Vidal, D. M., Mota, T., & Schlindwein, C. (2024). The role of visual and olfactory floral cues in twilight foraging by *Ptiloglossa* and *Xylocopa* bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *78*(2), 25.

Arbetman, M. P., Gleiser, G., Morales, C. L., Williams, P., & Aizen, M. A. (2017). Global decline of bumblebees is phylogenetically structured and inversely

related to species range size and pathogen incidence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *284*(1859), 20170204.

Akram, W., Sajjad, A., Ghramh, H. A., Ali, M., & Khan, K. A. (2022). Nesting Biology and Ecology of a Resin Bee, *Megachile cephalotes* (Megachilidae: Hymenoptera). *Insects*, *13*(11), 1058.

Armbrust, E. A. (2004). Resource use and nesting behavior of *Megachile prosopidis* and *M. chilopsidis* with notes on *M. discorhina* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, *77*(2), 89-98.

Ascher, J. S., Risch, S., Soh, Z. W., Lee, J. X., & Soh, E. J. (2016). *Megachile* leaf-cutter and resin bees of Singapore (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Raffles Bulletin of Zoology*, *32*, 33-55.

Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size—a biological law for ectotherms?. *Adv. Ecol. Res.*, *25*, 1-58.

Austin, M. W., & Dunlap, A. S. (2019). Intraspecific variation in worker body size makes North American bumble bees (*Bombus* spp.) less susceptible to decline. *The American Naturalist*, *194*(3), 381-394.

- B -

Banaszak, J. (1992). Strategy for conservation of wild bees in an agricultural landscape. *Agriculture, ecosystems & environment*, *40*(1-4), 179-192.

Barbosa, W. F., De Meyer, L., Guedes, R. N. C., & Smagghe, G. (2015). Lethal and sublethal effects of azadirachtin on the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Ecotoxicology*, *24*, 130-142.

Bartomeus, I., Ascher, J. S., Gibbs, J., Danforth, B. N., Wagner, D. L., Hedtke, S. M., & Winfree, R. (2013). Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(12), 4656-4660.

Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., & Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific data*, *5*(1), 1-12.

- Benoist, R. (1935). Remarques Sur Quelques Espèces du Genre Megachile. *Annales de la Société entomologique de France*, 104, 97.
- Benoist, R. (1940). Remarques sur Quelques Espèces de Mégachiles Principalement de la Faune Française:[Hymen. Apidae.]. *Annales de la Société entomologique de France*, 109(1), 41-88.
- Bernauer, O. M., Gaines-Day, H. R., & Steffan, S. A. (2015). Colonies of bumble bees (*Bombus impatiens*) produce fewer workers, less bee biomass, and have smaller mother queens following fungicide exposure. *Insects*, 6(2), 478-488.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., & Kunin, W. E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351-354.
- Bishop, J. A., & Armbruster, W. S. (1999). Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. *Functional Ecology*, 13(5), 711-724.
- Bissuel-Belaygue, C., Cowan, A. A., Marshall, A. H., & Wery, J. (2002). Reproductive development of white clover (*Trifolium repens* L.) is not impaired by a moderate water deficit that reduces vegetative growth: II. Fertilization efficiency and seed set. *Crop science*, 42(2), 414-422.
- Blackburn, T. M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Kühn, I., Kumschick, S., Marková, Z., Mrugała, A., Nentwig, W., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Ricciardi, A., Richardson, D. M., Sendek, A., Vilà, M., Wilson, J. R. U., Winter, M., Genovesi, P., & Bacher, S. (2014). A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS biology*, 12(5), e1001850.
- Bogusch, P., Bláhová, E., & Horák, J. (2020). Pollen specialists are more endangered than non-specialised bees even though they collect pollen on flowers of non-endangered plants. *Arthropod-Plant Interactions*, 14(6), 759-769.
- Borrell, B. J. (2005). Long tongues and loose niches: evolution of euglossine bees and their nectar flowers 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 664-669.
- Bosch, J., & Kemp, W. P. (2000). Development and emergence of the orchard pollinator *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae). *Environmental Entomology*, 29(1), 8-13.
- Bosch, J., & Kemp, W. P. (2004). Effect of pre-wintering and wintering temperature regimes on weight loss, survival, and emergence time in the mason bee *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae). *Apidologie*, 35(5), 469-479.
- Bosch, J., Kemp, W. P., & Peterson, S. S. (2000). Management of *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) populations for almond pollination: methods to advance bee emergence. *Environmental Entomology*, 29(5), 874-883.
- Bosch, J., Maeta, Y., & Rust, R. (2001). A phylogenetic analysis of nesting behavior in the genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(4), 617-627.
- Bosch, J., Sgolastra, F., & Kemp, W. P. (2010). Timing of eclosion affects diapause development, fat body consumption and longevity in *Osmia lignaria*, a univoltine, adult-wintering solitary bee. *Journal of Insect Physiology*, 56(12), 1949-1957.
- Bossert, S., Murray, E. A., Almeida, E. A., Brady, S. G., Blaimer, B. B., & Danforth, B. N. (2019). Combining transcriptomes and ultraconserved elements to illuminate the phylogeny of Apidae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 130, 121-131.
- Bossert, S., Wood, T. J., Patiny, S., Michez, D., Almeida, E. A., Minckley, R. L., Packer, L., Neff, J. L., Copeland, R. S., Straka, J., Pauly, A., Griswold, T., Brady, S. G., Danforth, B. N., & Murray, E. A. (2022). Phylogeny, biogeography and diversification of the mining bee family Andrenidae. *Systematic Entomology*, 47(2), 283-302.
- Brach, V. (1981). Notes on the biology of *Lithurgus gibbosus* Smith in Florida (Hymenoptera: Megachilidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 77(3), 144-147.
- Breeze, T. D., Bailey, A. P., Balcombe, K. G., & Potts, S. G. (2011). Pollination services in the UK: How

important are honeybees?. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 142(3-4), 137-143.

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

Buchmann, S. L., & Nabhan, G. P. (2012). *The forgotten pollinators*. Island Press.

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.

Byrne, A., & Fitzpatrick, Ú. (2009). Bee conservation policy at the global, regional and national levels. *Apidologie*, 40(3), 194-210.

- C -

Cameron, S. A., Lozier, J. D., Strange, J. P., Koch, J. B., Cordes, N., Solter, L. F., & Griswold, T. L. (2011). Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 662-667.

Cane, J. H., & Neff, J. L. (2011). Predicted fates of ground-nesting bees in soil heated by wildfire: thermal tolerances of life stages and a survey of nesting depths. *Biological Conservation*, 144(11), 2631-2636.

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.

Cardoso, P. (2017). red-an R package to facilitate species red list assessments according to the IUCN criteria. *Biodiversity Data Journal*, (5, e20530).

Cariveau, D. P., Nayak, G. K., Bartomeus, I., Zientek, J., Ascher, J. S., Gibbs, J., & Winfree, R. (2016). The allometry of bee proboscis length and its uses in ecology. *PLoS one*, 11(3), e0151482.

Carrié, R., Andrieu, E., Cunningham, S. A., Lentini, P. E., Loreau, M., & Quin, A. (2017). Relationships among ecological traits of wild bee communities along gradients of habitat amount and fragmentation. *Ecography*, 40(1), 85-97.

Carroll, A. B., Pallardy, S. G., & Galen, C. (2001). Drought stress, plant water status, and floral trait

expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 88(3), 438-446.

Carter, J. C. H., Dadswell, M. J., & Goudie, K. (1984). Univoltine and semivoltine life histories in *Senecella calanoides* (Copepoda: Calanoida) and their relationship to body size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(8), 1167-1175.

Carvalho, L. G., Kunin, W. E., Keil, P., Aguirre-Gutiérrez, J., Ellis, W. N., Fox, R., Groom, G., Hennekens, S., Van Landuyt, W., Maes, D., Van de Meutter, F., Michez, D., Rasmont, P., Ode, B., Potts, S. G., Reemer, M., Roberts, S. P. M., Schaminée, J., WallisDeVries, M. F., & Biesmeijer, J. C. (2013). Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants. *Ecology letters*, 16(7), 870-878.

Chacoff, N. P., & Aizen, M. A. (2007). Pollination requirements of pigmented grapefruit (*Citrus paradisi* Macf.) from Northwestern Argentina. *Crop science*, 47(3), 1143-1150.

Christenhusz, M. J., & Byng, J. W. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201-217.

Cockerell, T. D. A. (1911). Description and records of bees. XXXV. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(8), 316.

Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P., & Saldana, J. (1993). Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of animal ecology*, 67-78.

Colla, S. R., Otterstatter, M. C., Gegear, R. J., & Thomson, J. D. (2006). Plight of the bumble bee: pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biological conservation*, 129(4), 461-467.

Couvillon, M. J., & Dornhaus, A. (2010). Small worker bumble bees (*Bombus impatiens*) are hardier against starvation than their larger sisters. *Insectes sociaux*, 57, 193-197.

Crane, P. R., Friis, E. M., & Pedersen, K. R. (1995). The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, 374(6517), 27-33.

Cros, A. (1939). Considérations générales sur le Genre *Lithurgus* Latreille et Biologie du *Lithurgus*

tibialis Mor. *Bulletin de la Société Fouad 1er d'Entomologie*, 23, 37-57.

- D -

Danforth, B. (2007). Bees. *Current biology*, 17(5), R156-R161.

Danforth, B. N., Cardinal, S., Praz, C., Almeida, E. A., & Michez, D. (2013). The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annual review of Entomology*, 58, 57-78.

Danforth, B. N., Minckley, R. L., & Neff, J. L. (2019). *The solitary bees: biology, evolution, conservation*. Princeton University Press.

Danforth, B. N., Sipes, S., Fang, J., & Brady, S. G. (2006). The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(41), 15118-15123.

De Luca, P. A., Buchmann, S., Galen, C., Mason, A. C., & Vallejo-Marín, M. (2019). Does body size predict the buzz-pollination frequencies used by bees?. *Ecology and evolution*, 9(8), 4875-4887.

de Keyser, C. W., Colla, S. R., Kent, C. F., Rafferty, N. E., Richardson, L. L., & Thomson, J. D. (2016). Delving deeper: questioning the decline of long-tongued bumble bees, long-tubed flowers and their mutualisms with climate change. *Journal of Pollination Ecology*, 18(6), 36-42.

de Saussure, H. (1890). *Histoire naturelle des Hyménoptères* (Vol. 20). L'Imprimerie nationale.

Denlinger, D. L. (1986). Dormancy in tropical insects. *Annual review of entomology*, 31(1), 239-264.

Denlinger, D. L. (2002). Regulation of diapause. *Annual review of entomology*, 47(1), 93-122.

Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., & Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1652), 2743-2748.

Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L. P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J., & Alaux, C. (2013). Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter?. *PLoS one*, 8(8), e72016.

Diekötter, T., Kadoya, T., Peter, F., Wolters, V., & Jauker, F. (2010). Oilseed rape crops distort

plant-pollinator interactions. *Journal of Applied ecology*, 47(1), 209-214.

Dominoni, D. M., Halfwerk, W., Baird, E., Buxton, R. T., Fernández-Juricic, E., Frstrup, K. M., McKenna, M. F., Mennitt, D. J., Perkin, E. K., Seymoure, B. M., Stoner, D. C., Tennessen, J. B., Toth, C. A., Tyrrell, L. P., Wilson, A., Francis, C. D., Carter, N. H., & Barber, J. R. (2020). Why conservation biology can benefit from sensory ecology. *Nature Ecology & Evolution*, 4(4), 502-511.

Dorchin, A., & Praz, C. J. (2018). Taxonomic revision of the Western Palaearctic bees of the subgenus *Pseudomegachile* (Hymenoptera, Apiformes, Megachilidae, Megachile). *Zootaxa*, 4524(3), 251-307.

Dötterl, S., & Vereecken, N. J. (2010). The chemical ecology and evolution of bee-flower interactions: a review and perspectives. *Canadian Journal of Zoology*, 88(7), 668-697.

Douglas, M. R., Sponsler, D. B., Lonsdorf, E. V., & Grozinger, C. M. (2020). County-level analysis reveals a rapidly shifting landscape of insecticide hazard to honey bees (*Apis mellifera*) on US farmland. *Scientific reports*, 10(1), 797.

Doyle, J. A. (1969). Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance. *Journal of the Arnold Arboretum*, 50(1), 1-35.

Drossart, M., & Gérard, M. (2020). Beyond the decline of wild bees: Optimizing conservation measures and bringing together the actors. *Insects*, 11(9), 649.

Drossart, M., Rasmont, P., Vanormelingen, P., Dufrêne, M., Folschweiller, M., Pauly, A., Vereecken, N. J., Vray, S., Zambra, E., D'Haeseleer, J., & Michez, D. (2019). *Belgian red list of bees*. Presse universitaire de l'Université de Mons, Mons, Belgium.

Dubois, A. (2003). The relationships between taxonomy and conservation biology in the century of extinctions. *Comptes rendus biologies*, 326, 9-21.

Duchenne, F., Thébaud, E., Michez, D., Gérard, M., Devaux, C., Rasmont, P., Vereecken, N. J., & Fontaine, C. (2020). Long-term effects of global change on occupancy and flight period of wild bees in Belgium. *Global Change Biology*, 26(12), 6753-6766.

- E -

Eardley, C. (2012)a. A taxonomic revision of the southern African species of the subgenus *Creightonella* Cockerell (Apoidea: Megachilidae: Megachile Latreille). *Zootaxa*, 3159(1), 1-35.

Eardley, C. (2012)b. A taxonomic revision of the southern African species of dauber bees in the genus *Megachile* Latreille (Apoidea: Megachilidae). *Zootaxa*, 3460(1), 1-165.

Eickwort, G. C., & Ginsberg, H. S. (1980). Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual review of entomology*, 25(1), 421-446.

Eickwort, G. C., Matthews, R. W., & Carpenter, J. (1981). Observations on the nesting behavior of *Megachile rubi* and *M. texana* with a discussion of the significance of soil nesting in the evolution of megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 557-570.

Eltz, T., Roubik, D. W., & Whitten, M. W. (2003). Fragrances, male display and mating behaviour of *Euglossa hemichlora*: a flight cage experiment. *Physiological Entomology*, 28(4), 251-260.

Eltz, T., Whitten, W. M., Roubik, D. W., & Linsenmair, K. E. (1999). Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, 25, 157-176.

Engel, M. S. (2019). Notes on the classification of *Ctenocolletes* (Hymenoptera: Stenotritidae). *Journal of Melittology*, 92, 1-6.

Engel, M. S., & Gonzalez, V. H. (2011). *Alocanthedon*, a new subgenus of *Chalicodoma* from Southeast Asia (Hymenoptera, Megachilidae). *ZooKeys*, (101), 51.

Epps, C. W., & Keyghobadi, N. (2015). Landscape genetics in a changing world: disentangling historical and contemporary influences and inferring change. *Molecular ecology*, 24(24), 6021-6040.

Esch, H., & Goller, F. (1991). Neural control of fibrillar muscles in bees during shivering and flight. *Journal of Experimental Biology*, 159(1), 419-431.

Evertz, S. (1995). Inter-specific competition amongst honey-bees (*Apis mellifera*) and solitary wild bees (Hymenoptera Apoidea). *Natur Landschaft*, 70, 165-172.

Estienne, P., & Godard, A. (1998). *Climatologie*. FeniXX.

- F -

Falk, S. (2019). *Field guide to the bees of Great Britain and Ireland*. Bloomsbury Publishing.

Ferrari, F., Trevisan, M., & Capri, E. (2003). Predicting and measuring environmental concentration of pesticides in air after soil application. *Journal of environmental quality*, 32(5), 1623-1633.

Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2006). Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, 4(1), e1.

Forrest, J. R., & Thomson, J. D. (2011). An examination of synchrony between insect emergence and flowering in Rocky Mountain meadows. *Ecological Monographs*, 81(3), 469-491.

Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Mouret, H., & Vaissière, B. E. (2016). Use of human-made nesting structures by wild bees in an urban environment. *Journal of insect conservation*, 20(2), 239-253.

Franceschinelli, E. V., Neto, C. M. S., Lima, F. G., Gonçalves, B. B., Bergamini, L. L., Bergamini, B. A. R., & Elias, M. A. (2013). Native bees pollinate tomato flowers and increase fruit production. *Journal of Pollination Ecology*, 11, 41-45.

Frankham, R. (2003). Genetics and conservation biology. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 22-29.

Friis, E. M., Chaloner, W. G., & Crane, P. R. (1987). The origins of angiosperms and their biological consequences. (*No Title*).

Fründ, J., Zieger, S. L., & Tschardtke, T. (2013). Response diversity of wild bees to overwintering temperatures. *Oecologia*, 173, 1639-1648.

- G -

Gaglianone, M. C., Werneck, H. A., & Campos, L. A. O. (2015). Univoltine life cycle of two species of *Epicharis* Klug, 1807 (Apidae, Centridini) and notes on their cleptoparasites *Tetraonyx* spp. (Coleoptera, Meloidae). *Ensaio sobre as abelhas da Região Neotropical: homenagem aos*, 80, 401-414.

- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics*, 68(3), 810-821.
- Garcia, A. (1992). Conserving the species-rich meadows of Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40(1-4), 219-232.
- Gaston, K. J. (1998). Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1366), 219-230.
- Gelles, R. V., Davis, T. S., & Barrett, K. J. (2023). Prescribed fire is associated with increased floral richness and promotes short-term increases in bee biodiversity in the ponderosa pine forest of the Southern Rocky Mountains. *Agricultural and Forest Entomology*, 25(3), 435-448.
- Gérard, M., Guiraud, M., Cariou, B., Henrion, M., & Baird, E. (2023). Elevated developmental temperatures impact the size and allometry of morphological traits of the bumblebee *Bombus terrestris*. *Journal of Experimental Biology*, 226(8), jeb245728.
- Gérard, M., Martinet, B., Maebe, K., Marshall, L., Smagghe, G., Vereecken, N. J., Vray, S., Rasmont, P., & Michez, D. (2020). Shift in size of bumblebee queens over the last century. *Global Change Biology*, 26(3), 1185-1195.
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Franzen, M., Kuhlmann, M., Potts, S. G., Rasmont, P., Schweiger, O., & Michez, D. (2018). Patterns of size variation in bees at a continental scale: does Bergmann's rule apply?. *Oikos*, 127(8), 1095-1103.
- Geslin, B., Gachet, S., Deschamps-Cottin, M., Flacher, F., Ignace, B., Knoploch, C., Meineri, E., Robles, C., Ropars, L., Schurr, L., & Le Féon, V. (2020). Bee hotels host a high abundance of exotic bees in an urban context. *Acta Oecologica*, 105, 103556.
- Gess, S. K., & Roosenschoon, P. A. (2017). Notes on the nesting of three species of Megachilinae in the Dubai Desert Conservation Reserve, UAE. *Journal of Hymenoptera Research*, 54, 43-56.
- Ghisbain, G., Radchenko, V. G., Cejas, D., Molina, F. P., & Michez, D. (2021). Assessment and conservation status of an endemic bee in a diversity hotspot (Hymenoptera, Melittidae, Dasypoda). *Journal of Hymenoptera Research*, 81, 127-142.
- Ghisbain, G., Rosa, P., Bogusch, P., Flaminio, S., Le Divelec, R., Dorchin, A., Kasperek, M., Kuhlmann, M., Litman, J., Mignot, M., Müller, A., Praz, C., Radchenko, V. G., Rasmont, P., Risch, S., Roberts, S. P. M., Smit, J., Wood, T. J., Michez, D., & Reverté, S. (2023). The new annotated checklist of the wild bees of Europe (Hymenoptera: Anthophila). *Zootaxa*, 5327(1), 1-147.
- Ghisbain, G., Thiery, W., Massonnet, F., Erazo, D., Rasmont, P., Michez, D., & Dellicour, S. (2024). Projected decline in European bumblebee populations in the twenty-first century. *Nature*, 628(8007), 337-341.
- Gibbs, J. P. (2000). Wetland loss and biodiversity conservation. *Conservation biology*, 14(1), 314-317.
- Gibbs, J. P., Droege, S., & Eagle, P. (1998). Monitoring populations of plants and animals. *BioScience*, 48(11), 935-940.
- Gierer, F., Vaughan, S., Slater, M., Thompson, H. M., Elmore, J. S., & Girling, R. D. (2019). A review of the factors that influence pesticide residues in pollen and nectar: Future research requirements for optimising the estimation of pollinator exposure. *Environmental Pollution*, 249, 236-247.
- Gikungu, M. W. (2006). *Bee diversity and some aspects of their ecological interactions with plants in a successional tropical community*. Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Nairobi.
- Głowaciński, Z., Makomaska-Juchiewicz, M., & Połczyńska-Konior, G. (2002). Red list of threatened animals in Poland. *Polish Academy of Sciences, Institute of Nature Conservation, Krakow*.
- Gogala, A. (1999). *Bee fauna of Slovenia: checklist of species (Hymenoptera: Apoidea)*. Prirodoslovni muzej Slovenije.
- Gogala, A., & Zadavec, B. (2018). First record of *Megachile sculpturalis* Smith in Slovenia (Hymenoptera: Megachilidae). *Acta entomologica slovenica*, 26(1), 79-82.

Gonzalez, V. H., & Engel, M. S. (2012). African and Southeast Asian Chalicodoma (Hymenoptera: Megachilidae): new subgenus, new species, and notes on the composition of Pseudomegachile and Largella. *Annales Zoologici*, 62(4), 599-617. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences.

Gonzalez, V. H., Gustafson, G. T., & Engel, M. S. (2019). Morphological phylogeny of Megachilini and the evolution of leaf-cutter behavior in bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Melittology*, 85, 1-123.

Gotelli, N. J., Booher, D. B., Urban, M. C., Ulrich, W., Suarez, A. V., Skelly, D. K., Russell, D. J., Rowe, R. J., Rothendler, M., Rios, N., Rehan, S.M., Ni, G., Moreau, C. S., Magurran, A. E., Jones, F. A. M., Graves, G. R., Fiera, C., Burkhardt, U., & Primack, R. B. (2021). Estimating species relative abundances from museum records. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(2), 431-443.

Goulson, D. (2003). *Bumblebees: their behaviour and ecology*. Oxford University Press, USA.

Goulson, D. (2010). *Bumblebees Behaviour, Ecology, and Conservation* (2^e éd.). Oxford University Press.

Goulson, D., Hanley, M. E., Darvill, B., Ellis, J. S., & Knight, M. E. (2005). Causes of rarity in bumblebees. *Biological conservation*, 122(1), 1-8.

Goulson, D., Lye, G. C., & Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 191-208.

Goulson, D., & Sparrow, K. R. (2009). Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of insect conservation*, 13, 177-181.

Goulson, D., Stout, J. C., & Kells, A. R. (2002). Do exotic bumblebees and honeybees compete with native flower-visiting insects in Tasmania?. *Journal of Insect Conservation*, 6, 179-189.

Graystock, P., Blane, E. J., McFrederick, Q. S., Goulson, D., & Hughes, W. O. (2016). Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees?. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 5(1), 64-75.

Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153, 589-596.

Gupta, R. K., Naval, R. K., & Charan, S. K. (2003). Nesting biology of the solitary bee, Megachile (Pseudomegachile) creusa Bingham (Hymenoptera, Megachilidae). *Mellifera*, 3(5).

- H -

Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., & De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS one*, 12(10), e0185809.

Harmon-Threatt, A. (2020). Influence of nesting characteristics on health of wild bee communities. *Annual Review of Entomology*, 65, 39-56.

Hartig, F. (2022). *_DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models_*. R package version 0.4.6, <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.

Harvey, J. A., Heinen, R., Armbrrecht, I., Basset, Y., Baxter-Gilbert, J. H., Bezemer, T. M., Böhm, M., Bommarco, R., Borges, P. A. V., Cardoso, P., Clausnitzer, V., Cornelisse, T., Crone, E. E., Dicke, M., Dijkstra, K. B., Dyer, L., Eilers, J., Fartmann, T., Forister, M. L., Furlong, M. J., Garcia-Aguayo, A., Gerlach, J., Gols, R., Goulson, D., Habel, J., Haddad, N. M., Hallmann, C. A., Henriques, S., Herberstein, M. E., Hochkirch, A., Hughes, A. C., Jepsen, S., Jones, T. H., Kaydan, B. M., Kleijn, D., Klein, A., Latty, T., Leather, S. R., Lewis, S. M., Lister, B. C., Losey, J. E., Lowe, E. C., Macadam, C. R., Montoya-Lerma, J., Nagano, C. D., Ogan, S., Orr, M. C., Painting, C. J., Pham, T., Potts, S. G., Rauf, A., Roslin, T. L., Samways, M. J., Sanchez-Bayo, F., Sar, S. A., Schultz, C. B., Soares, A. O., Thancharoen, A., Tscharrntke, T., Tylianakis, J. M., Umbers, K. D. L., Vet, L. E. M., Visser, M. E., Vujic, A., Wagner, D. L., WallisDeVries, M. F., Westphal, C., White, T. E., Wilkins, V. L., Williams, P. H., Wyckhuys, K. A. G., Zhu, Z., & de Kroon, H. (2020). International scientists formulate a roadmap for insect conservation and recovery. *Nature Ecology & Evolution*, 4(2), 174-176.

Hedtke, S. M., Patiny, S., & Danforth, B. N. (2013). The bee tree of life: a supermatrix approach to apoid phylogeny and biogeography. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 1-13.

Hefetz, A., & Tengo, J. (1992). Dispersed versus gregarious nesting strategies in the mason bee *Chalicodoma siculum*. *Journal of Zoology*, 226(4), 529-537.

Heinrich, B. (1993). *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Harvard University Press.

Hejda, R., Farkač, J., & Chobot, K. (2017). Červený Seznam Ohrožených Druhů České Republiky: Bezobratlí: Red List of Threatened Species of Czech Republic: Invertebrates. *Příroda*, 1-611.

Herrera, C. M. (2019). Complex long-term dynamics of pollinator abundance in undisturbed Mediterranean montane habitats over two decades. *Ecological Monographs*, 89(1), e01338.

Hirashima, Y. (1974). Annotated Check List of the Japanese Species of the Genus *Megachile* sensu lato (Hymenoptera, Megachilidae), with Description of a New Species. *昆蟲*, 42(2), 174-180.

Hoiss, B., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2015). Interactive effects of elevation, species richness and extreme climatic events on plant-pollinator networks. *Global change biology*, 21(11), 4086-4097.

Houston, T. F. (1971). Notes on the biology of a lithurgine bee (Hymenoptera: Megachilidae) in Queensland. *Australian Journal of Entomology*, 10(1), 31-36.

Houston, T. F. (1975). Nids, comportement et larves de l'abeille *Stenotritus pubescens* (Smith) et comportement de quelques espèces apparentées (Hymenoptera : Apoidea : Stenotritidae). *Journal australien d'entomologie*, 14 (2), 145-154.

Humbert, J. Y., Pellet, J., Buri, P., & Arlettaz, R. (2012). Does delaying the first mowing date benefit biodiversity in meadowland?. *Environmental evidence*, 1, 1-13.

Hunter Jr., M. L., & Gibbs, J. P. (2006). *Fundamentals of conservation biology*. John Wiley & Sons.

Hyvärinen, E., Juslén, A. K., Kemppainen, E., Uddström, A., & Liukko, U. M. (2019). Suomen lajien uhanalaisuus 2019-Punainen kirja: The 2019 Red List of Finnish Species. *Ympäristöministeriö and Suomen ympäristökeskus*, Helsinki.

- I -

Isman, M. B. (2000). Plant essential oils for pest and disease management. *Crop protection*, 19(8-10), 603-608.

IUCN (2012)a. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition*. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK).

IUCN (2012)b. *Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels. Version 4.0*. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK).

Iwata, K. (1933). Studies on the nesting habits and parasites of *Megachile sculpturalis* Smith (Hymenoptera, Megachilidae). *Mushi, Fukuoka*, 6, 4-24.

- J -

James, R. R., & Pitts-Singer, T. L. (Eds.). (2008). *Bee pollination in agricultural ecosystems*. Oxford University Press.

- K -

Kammerer, M., Goslee, S. C., Douglas, M. R., Tooker, J. F., & Grozinger, C. M. (2021). Wild bees as winners and losers: Relative impacts of landscape composition, quality, and climate. *Global change biology*, 27(6), 1250-1265.

Kenta, T., Inari, N., Nagamitsu, T., Goka, K., & Hiura, T. (2007). Commercialized European bumblebee can cause pollination disturbance: an experiment on seven native plant species in Japan. *Biological Conservation*, 134(3), 298-309.

Klein, A. M., Steffan-Dewenter, I., & Tscharrntke, 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.

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

Košťál, V. (2006). Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of insect physiology*, 52(2), 113-127.

Kremen, C., Williams, N. M., & Thorp, R. W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from

agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(26), 16812-16816.

Krunic, M. D., & Hinks, C. F. (1972). The effect of temperature and of temperature pretreatment on diapause and on the synchronization of adult emergence in *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). *The Canadian Entomologist*, 104(6), 889-893.

Kunjwal, N., Khan, M. S., Kumar, G., & Srivastava, P. (2021). Notes on the nesting ecology of the Megachile bees from North India. *Journal of Apicultural Research*, 60(5), 807-816.

- L -

Lane, I. G., Herron-Sweet, C. R., Portman, Z. M., & Cariveau, D. P. (2020). Floral resource diversity drives bee community diversity in prairie restorations along an agricultural landscape gradient. *Journal of Applied Ecology*, 57(10), 2010-2018.

Langlois, A., Jacquemart, A. L., & Piqueray, J. (2020). Contribution of extensive farming practices to the supply of floral resources for pollinators. *Insects*, 11(11), 818.

Larkin, L. L., Neff, J. L., & Simpson, B. B. (2008). The evolution of a pollen diet: host choice and diet breadth of *Andrena* bees (Hymenoptera: Andrenidae). *Apidologie*, 39(1), 133-145.

Larsen, T. H., Williams, N. M., & Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology letters*, 8(5), 538-547.

Lawson, S. P., Ciaccio, K. N., & Rehan, S. M. (2016). Maternal manipulation of pollen provisions affects worker production in a small carpenter bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 1891-1900.

Laycock, I., Cotterell, K. C., O'Shea-Wheller, T. A., & Cresswell, J. E. (2014). Effects of the neonicotinoid pesticide thiamethoxam at field-realistic levels on microcolonies of *Bombus terrestris* worker bumble bees. *Ecotoxicology and environmental safety*, 100, 153-158.

Laycock, I., Lenthall, K. M., Barratt, A. T., & Cresswell, J. E. (2012). Effects of imidacloprid, a neonicotinoid pesticide, on reproduction in worker bumble bees (*Bombus terrestris*). *Ecotoxicology*, 21, 1937-1945.

Le Féon, V., Aubert, M., Genoud, D., Andrieu-Ponel, V., Westrich, P., & Geslin, B. (2018). Range expansion of the Asian native giant resin bee *Megachile sculpturalis* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) in France. *Ecology and Evolution*, 8(3), 1534-1542.

Le Feon, V., & Geslin, B. (2018). Écologie et distribution de l'abeille originaire d'Asie *Megachile sculpturalis* SMITH 1853 (Apoidea - Megachilidae - Megachilini): un état des connaissances dix ans après sa première observation en Europe. *Osmia*, (7), 31-39.

Leather, S. R. (2017). "Ecological Armageddon"-more evidence for the drastic decline in insect numbers. *Annals of Applied Biology*, 172(1), 1-3.

LeBuhn, G., & Luna, J. V. (2021). Pollinator decline: what do we know about the drivers of solitary bee declines?. *Current opinion in insect science*, 46, 106-111.

Lee, H. S., & Ryu, D. P. (2013). *Flora and fauna of Korea: Arthropoda: Insecta: Hymenoptera: Megachilidae : leafcutter bees*. National Institute of Biological Resources, Ministry of Environment, Incheon, Republic of Korea.

Lencioni, V. (2004). Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *Journal of limnology*, 63(1s), 45-55.

Lindenmayer, D., & Burgman, M. (2005). *Practical conservation biology*. CSIRO publishing.

Linsley, E. G., & MacSwain, J. W. (1957). The nesting habits, flower relationships, and parasites of some North American species of *Diadasia* (Hymenoptera: Anthophoridae). *The Wasmann Journal of Biology*, 15(2), 199.

Livory, A., Lair, X., Sagot, P., & Baldock, D. (2010). Inventaire analytique des mégachilides de la Manche (Hymenoptera Megachilidae). *Bull. trim. ass. Manche-Nature, L'Argiope*, 69, 10-50.

- M -

MacIvor, J. S., & Packer, L. (2015). 'Bee hotels' as tools for native pollinator conservation: a premature verdict?. *PloS one*, 10(3), e0122126.

Mallinger, R. E., Werts, P., & Gratton, C. (2015). Pesticide use within a pollinator-dependent crop has negative effects on the abundance and species richness

- of sweat bees, *Lasioglossum* spp., and on bumble bee colony growth. *Journal of Insect Conservation*, 19, 999-1010.
- Malyshev, S. I. (1935). The nesting habits of solitary bees. *Eos*, 11, 201-309.
- Malysheva M.S. (1958) Leaf-cutting bees of the genus *Megachile* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) injurious to young forest stands and shelter belts in the USSR. *Entomological review* 37: 268–276.
- Marinho, D., Muniz, D. B., & Azevedo, G. G. (2018). Nesting biology of three *Megachile* (Hymenoptera: Megachilidae) species from eastern Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de entomologia*, 62, 97-106.
- Mathiasson, M. E., & Rehan, S. M. (2019). Status changes in the wild bees of north-eastern North America over 125 years revealed through museum specimens. *Insect Conservation and Diversity*, 12(4), 278-288.
- Mavromoustakis, G. A. (1938). LIV.—New bees of the genera *Osmia* and *Megachile* from cyprus (Hymenoptera, Apoidea). *Annals and Magazine of Natural History*, 2(11), 464-473.
- May, R. M. (1988). How many species are there on earth?. *Science*, 241(4872), 1441-1449.
- Mayer, C., & Kuhlmann, M. (2004). Synchrony of pollinators and plants in the winter rainfall area of South Africa—observations from a drought year. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 59(2), 55-57.
- McCracken, I. (1909). Heredity of the race-characters univoltinism and bivoltinism in the silkworm (*Bombyx mori*). A case of non-Mendelian inheritance. *Journal of Experimental Zoology*, 7(4), 747-764.
- McDonald, K. I. (2003, February). IUCN: a history of constraint. In *Address given to the Permanent Workshop of the Centre for the Philosophy of Law, Université Catholique de Louvain* (Vol. 6).
- McGinley, R. J. & Rozen, J. G. (1987). Nesting biology, immature stages, and phylogenetic placement of the Palearctic bee *Pararhophites* (Hymenoptera: Apoidea). *Am. Mus. Nov*, 2903, 1–21.
- McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban ecosystems*, 11, 161-176.
- McQuillan, P. B., & Hingston, A. B. (1999). Displacement of Tasmanian native megachilid bees by the recently introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758)(Hymenoptera: Apidae). *Australian Journal of Zoology*, 47(1), 59-65.
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. V. (2007). Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology letters*, 10(8), 710-717.
- Michener, C. D. (1941). A synopsis of the genus *Trachusa* with notes on the nesting habits of *T. perdita*. *The Pan-Pacific Entomologist*, 17(3), 119-125.
- Michener, C. D. (1953). The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates. *University of Kansas Science Bulletin*, 35(3), 1659.
- Michener, C. D. (1964). Evolution of the nests of bees. *American Zoologist*, 227-239.
- Michener, C. D. (1965). *A classification of the bees of the Australian and South Pacific regions*. American museum of natural history.
- Michener, C. D. (1979). Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri botanical Garden*, 66(3), 277-347.
- Michener, C. D. (1999). The corbiculae of bees. *Apidologie*, 30(1), 67-74.
- Michener, C. D. (2000). *The bees of the world*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore & London.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd edition). Johns Hopkins Univ. Press.
- Michener, C. D., & Szent Ivany, J. H. (1960). Observations on the biology of a leaf cutter bee" *Megachile frontalis*" in New Guinea. *Papua New Guinea Agricultural Journal*, 13(1), 22-35.
- Michez, D., Patiny, S., & Danforth, B. N. (2009). Phylogeny of the bee family Melittidae (Hymenoptera: Anthophila) based on combined molecular and morphological data. *Systematic entomology*, 34(3), 574-597.
- Milet-Pinheiro, P., Herz, K., Dötterl, S., & Ayasse, M. (2016). Host choice in a bivoltine bee: how sensory constraints shape innate foraging behaviors. *BMC ecology*, 16, 1-12.
- Mitchell, T. B. (1937). A revision of the genus *Megachile* in the Nearctic region. Part VIII. Taxonomy of

the subgenus *Chelostomoides*, addenda and index (Hymenoptera: Megachilidae). *Transactions of the American Entomological Society (1890-)*, 63(4), 381-421.

Mitchell, T. B. (1943). On the classification of neotropical Megachile (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 36(4), 656-971.

Mitchell, T. B. (1980) *A generic revision of the Megachiline bees of the Western Hemisphere*. Department of Entomology, North Carolina State University.

Moroń, D., Grześ, I. M., Skorka, P., Szentgyörgyi, H., Laskowski, R., Potts, S. G., & Woyciechowski, M. (2012). Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution. *Journal of Applied Ecology*, 49(1), 118-125.

Moroń, D., Lenda, M., Skórka, P., Szentgyörgyi, H., Settele, J., & Woyciechowski, M. (2009). Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biological Conservation*, 142(7), 1322-1332.

Mourikis, P. A., Argyriou, L., & Bouras, L. (1978). Mason bees (*Chalicodoma muraria* F.) defacing Byzantine monuments in Greece. *Zeitschrift für Angewandte Zoologie*, 65(2), 229-236

Mueller, A., & Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4), 719-733.

Müller, A., Diener, S., Schnyder, S., Stutz, K., Sedivy, C., & Dorn, S. (2006). Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological conservation*, 130(4), 604-615.

Müller, A., Krebs, A. & Amiet, F. (1997). *Bienen: Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung*. Naturbuch Verlag, Augsburg.

Müller, A., Praz, C., Hermann, M., Neumeyer, R., Bénon, D., Bur, M., & Gonseth, Y. (2024). *Liste rouge des abeilles. Espèces menacées en Suisse. État 2022*. Office fédéral de l'environnement (OFEV), info fauna, Centre national de données et d'informations sur la faune de Suisse. Berne & Neuchâtel.

- N -

Neumann, P., & Carreck, N. L. (2010). Honey bee colony losses. *Journal of apicultural research*, 49(1), 1-6.

Nieto A., Roberts S. P. M., Kemp J., Rasmont P., Kuhlmann M., García Criado M., Biesmeijer, J. C., Bogusch, P., Dathe, H. H., De la Rúa, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-Sánchez, F. J., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S. G., Praz, C., Quaranta, M., Radchenko, F. G., Scheuchl, F., Smit, J., Straka, J., Terzo, M., Tomozii, B., Window, J., & Michez, D. (2014) *European Red List of bees*. Luxembourg: Publication Office of the European Union.

Nooten, S. S., & Rehan, S. M. (2020). Historical changes in bumble bee body size and range shift of declining species. *Biodiversity and Conservation*, 29(2), 451-467.

- O -

O'Donnel, M. S., & Ignizio, D. A. (2012). *Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States* (No. 691). US Geological Survey.

Ogilvie, J. E., Griffin, S. R., Gezon, Z. J., Inouye, B. D., Underwood, N., Inouye, D. W., & Irwin, R. E. (2017). Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology. *Ecology letters*, 20(12), 1507-1515.

Ohl, M., & Bleidorn, C. (2006). The phylogenetic position of the enigmatic wasp family Heterogynaidae based on molecular data, with description of a new, nocturnal species (Hymenoptera: Apoidea). *Systematic Entomology*, 31(2), 321-337.

Oliveira, M. O., Freitas, B. M., Scheper, J., & Kleijn, D. (2016). Size and sex-dependent shrinkage of Dutch bees during one-and-a-half centuries of land-use change. *PloS one*, 11(2), e0148983.

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326.

Ortiz-Sánchez, F. J., Ornos, C., & Torres, F. (2012). *Especies ibéricas de los géneros Lithurgus Berthold, 1827, Creightonella Cockerell, 1908 y Chalicodoma Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Megachilidae): claves de identificación y nuevos datos de distribución*. *Graellsia*, 68(1), 181-206.

Oskay, D., & Oskay, G. S. (2023). Climate change and bees. *International Academic Research and Reviews in Agriculture, Forestry and Aquaculture Sciences*, 43-56.

- P -

Packer, J. G., Delean, S., Kueffer, C., Prider, J., Abley, K., Facelli, J. M., & Carthew, S. M. (2016). Native faunal communities depend on habitat from non-native plants in novel but not in natural ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 25, 503-523.

Packer, L., Genaro, J. A., & Sheffield, C. S. (2007). The bee genera of eastern Canada. *Canadian Journal of Arthropod Identification*, 3(3), 1-32.

Packer, L., & Taylor, J. S. (1997). How many hidden species are there? An application of the phylogenetic species concept to genetic data for some comparatively well known bee "species". *The Canadian Entomologist*, 129(4), 587-594.

Paini, D. R. (2004). Nesting biology of an Australian resin bee (Megachile sp.; Hymenoptera: Megachilidae): a study using trap nests. *Australian Journal of Entomology*, 43(1), 10-15.

Parker, F. D., & Potter, H. W. (1973). Biological notes on Lithurgus apicalis Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 49(4), 294-299.

Pasteels, J.J. (1965) *Révision des Megachilidae (Hymenoptera Apoidea) de l'Afrique Noire. 1. Les genres Creightoniella, Chalicodoma et Megachile (s. str.)*. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Annales Série 8, Sciences Zoologiques 137, Tervuren, Belgium.

Pasteels, J. J., & Pasteels, J. M. (1974). Etude au microscope électronique à balayage des scopas abdominales chez de nombreuses espèces d'abeilles (Apoidea, Megachilidae). *Tissue and Cell*, 6(1), 65-83.

Pauly, A. (2015). Clés Illustrées Pour L'identification des Abeilles de Belgique et des Régions Limitrophes (Hymenoptera: Apoidea) II. *Megachilidae. Document de travail du projet BELBEES*.

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.

Peeters, T. M. J., Raemakers, I. P., & Smit, J. (1999). *Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen*

(Apidae). European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden.

Pekkarinen, A. (1997). Oligolectic bee species in northern Europe (Hymenoptera, Apoidea). *Entomologica Fennica*, 8(4), 205-214.

Perez, R., & Aron, S. (2020). Adaptations to thermal stress in social insects: recent advances and future directions. *Biological Reviews*, 95(6), 1535-1553.

Persson, A. S., & Smith, H. G. (2011). Bumblebee colonies produce larger foragers in complex landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 12(8), 695-702.

Pesenko, Y. A., Banaszak, J., & Cierniak, T. (2002). Klucze do oznaczania owadów Polski, Cz. XXIV Błonkówki—Hymenoptera. Zeszyt 68b. Podrodzina smuklikowate—Halictinae. *Polskie Tow Entomol, Toruń*.

Pesson, P., & Louveaux, J. (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.

Pimm, S. L., & Joppa, L. N. (2015). How many plant species are there, where are they, and at what rate are they going extinct?. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 100(3), 170-176.

Pitts-Singer, T. L., & Cane, J. H. (2011). The alfalfa leafcutting bee, Megachile rotundata: the world's most intensively managed solitary bee. *Annual review of entomology*, 56, 221-237.

Plateaux-Quénu, C., Plateaux, L., & Packer, L. (1990). Biological notes on Evylaeus villosulus (K.) (Hymenoptera, Halictidae), a bivoltine, largely solitary halictine bee. *Insectes Sociaux*, 36(4), 245-263.

Polidori, C., & Sánchez-Fernández, D. (2020). Environmental niche and global potential distribution of the giant resin bee Megachile sculpturalis, a rapidly spreading invasive pollinator. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01365.

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 345-353.

- Potts, S. G., Imperatriz Fonseca, V., Ngo, H. T., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., Dicks, L., Garibaldi, L. A., Hill, R., Settele, J., Vanbergen, A. J., Aizen, M. A., Cunningham, S. A., Eardley, C., Freitas, B. M., Gallai, N., Kevan, P. G., Kovács Hostyánszki, A., Kwapong, P. K., Li, J., Li, X., Martins, D. J., Nates Parra, G., Pettis, J. S., Rader, R., & Viana, B. F. (2016). Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production.
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., & Willmer, P. (2005). Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 30(1), 78-85.
- Powney, G. D., Carvell, C., Edwards, M., Morris, R. K., Roy, H. E., Woodcock, B. A., & Isaac, N. J. (2019). Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nature communications*, 10(1), 1-6.
- Praz, C. J. (2017). Subgeneric classification and biology of the leafcutter and dauber bees (genus *Megachile* Latreille) of the western Palearctic (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 55, 1-54.
- Praz, C., Al-Shahat, A. M., & Gadallah, N. S. (2021). Taxonomic revision of the subgenus *Eutricharaea* Thomson in Egypt, with a key to the species and the description of two new species (Hymenoptera, Anthophila, Megachilidae, genus *Megachile* Latreille). *Zootaxa*, 5032(3), 301-330.
- Praz, C. J., & Bénon, D. (2023). Revision of the leachella group of *Megachile* subgenus *Eutricharaea* in the Western Palaeartic (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae): A renewed plea for DNA barcoding type material. *Journal of Hymenoptera Research*, 95, 143-198.
- Primack, R. B., Sarrazin, F., & Lecomte, J. (2012). *Biologie de la conservation* (Vol. 102). Paris: Dunod.
- Pullin, A. S. (2002). *Conservation biology*. Cambridge University Press.
- R -
- R Core Team, (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Radchenko, V. G., & Pesenko, Y. A. (1994). *Biology of bees (Hymenoptera Apoidea)*. Russian Academy of Sciences, Zoological Institut.
- Ramírez, V. M., Calvillo, L. M., & Kevan, P. G. (2013). Effects of human disturbance and habitat fragmentation on stingless bees. *Pot-Honey: A legacy of stingless bees*, 269-282.
- Ramírez-Delgado, V. H., Sanabria-Urbán, S., Serrano-Meneses, M. A., & Cueva del Castillo, R. (2016). The converse to Bergmann's rule in bumblebees, a phylogenetic approach. *Ecology and Evolution*, 6(17), 6160-6169.
- Rasmont, P., Franzen, M., Lecocq, T., Harpke, A., Roberts, S. P., Biesmeijer, J. C., Castro, L., Cederberg, B., Dvořák, L., Fitzpatrick, Ú., Gonseth, Y., Haubruge, E., Mahé, G., Manino, A., Michez, D., Neumayer, J., Ødegaard, F., Paukkunen, J., Pawlikowski, T., Potts, S. G., Reemer, M., Settele, J., Straka, J., & Schweiger, O. (2015). *Climatic risk and distribution atlas of European bumblebees* (Vol. 10, pp. 1-236). Pensoft Publishers.
- Raw, A. (2004). *Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination* (175-184). Federal University of Ceara.
- Raw, A. (2007). An annotated catalogue of the leafcutter and mason bees (genus *Megachile*) of the Neotropics. *Zootaxa*, 1601(1), 1-127.
- Ray, C. (1960). The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of morphology*, 106(1), 85-108.
- Rebmann, O. (1968). 3. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Megachile* Latr.(Hym. Apidae): Subgenus *Eutricharaea* und seine bisher bekanntgewordenen Arten. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 15(1-3), 21-48.
- Rebmann, O. (1970). Neue und wenig bekannte Arten der Untergattungen *Eutricharaea* Thomson und *Neoeutricharaea* Rebmann. 5. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Megachile* (Hym., Apidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 217, 1-10.
- Reemer, M. (2018). *Basisrapport voor de rode lijst bijen*. EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden.

- Renauld, M., Hutchinson, A., Loeb, G., Poveda, K., & Connelly, H. (2016). Landscape simplification constrains adult size in a native ground-nesting bee. *PLoS One*, *11*(3), e0150946.
- Reverté, S., Miličić, M., Ačanski, J., Andrić, A., Aracil, A., Aubert, M., Balzan, M. V., Bartomeus, I., Bogusch, P., Bosch, J., Budrys, E., Cantú-Salazar, L., Castro, S., Cornalba, M., Demeter, I., Devalez, J., Dorchin, A., Dufrière, E., Đorđević, A., Fislér, L., Fitzpatrick, Ú., Flaminio, S., Földesi, R., Gaspar, H., Genoud, D., Geslin, B., Ghisbain, G., Gilbert, F., Gogala, A., Grković, A., Heimbürg, H., Herrera-Mesías, F., Jacobs, M., Milosavljević, M. J., Janssen, K., Jensen, J., Ješovnik, A., Józán, Z., Karlis, G., Kaspárek, M., Kovács-Hostyánszki, A., Kuhlmann, M., Le Divelec, R., Leclercq, N., Likov, L., Litman, J., Ljubomirov, T., Madsen, H. B., Marshall, L., Mazánek, L., Milić, D., Mignot, M., Mudri-Stojnić, S., Müller, A., Nedeljković, Z., Nikolić, P., Ødegaard, F., Patiny, S., Paukkunen, J., Pennards, G., Pérez-Bañón, C., Perrard, A., Petanidou, T., Pettersson, L. B., Popov, G., Popov, S., Praz, C., Prokhorov, A., Quaranta, M., Radchenko, V. G., Radenković, S., Rasmont, P., Rasmussen, C., Reemer, M., Ricarte, A., Risch, S., Roberts, S. P. M., Rojo, S., Ropars, L., Rosa, P., Ruiz, C., Sentil, A., Shparyk, V., Smit, J., Sommaggio, D., Soon, V., Ssymank, A., Ståhls, G., Stavrinides, M., Straka, J., Tarlap, P., Terzo, M., Tomozii, B., Tot, T., van der Ent, L., van Steenis, J., van Steenis, W., Varnava, A. I., Vereecken, N. J., Veselić, S., Vesnić, A., Weigand, A., Wisniewski, B., Wood, T. J., Zimmermann, D., Michez, D., & Vujić, A. (2023). National records of 3000 European bee and hoverfly species: A contribution to pollinator conservation. *Insect conservation and diversity*, *16*(6), 758-775.
- Riaño-Jiménez, D., Cure, J. R., & Gutierrez, A. P. (2023). Nesting Behavior, Phenology, and Bionomics of the High Andean Leaf-Cutter Bee *Megachile* (*Cressoniella*) *amparo*. *Neotropical Entomology*, 1-12.
- Richards, Brooklyn Alaina. (2022). *Nesting behavior of Megachile prosopidis in urban and naturalized areas*. University of Arizona, Tucson, USA.
- Rhoades, P. (2013). The importance of bees in natural and agricultural ecosystems. *National Proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations-2012*, 77.
- Roberts, R. B. (1978). The Nesting Biology, Behavior and Immature Stages of *Lithurge chrysurus*, an Adventitious Wood-Boring Bee in New Jersey (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, *51*(4), 735-745.
- Robertson, C. (1925). Heterotropic bees. *Ecology*, *6*(4), 412-436.
- Roig-Alsina, A., & Michener, C. D. (1993). Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, *55*(4/5), 124-162.
- Ropars, L. (2020). *Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens: diversité, interactions et co-occurrence avec l'abeille domestique*, Aix-Marseille, France.
- Roquer-Beni, L., Rodrigo, A., Arnan, X., Klein, A. M., 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.
- Roubik, D.W. (1989). *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Roubik, D. W. (2012). *Ecology and social organisation of bees*. eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester
- Rozen Jr, J. G. (1970). Biology, immature stages, and phylogenetic relationships of fideline bees, with the description of a new species of *Neofidelia* (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum novitates*, 2427.
- Rozen Jr, J. G. (1973). Life history and immature stages of the bee *Neofidelia* (Hymenoptera, Fideiidae). *American Museum Novitates*, 2519, 14.
- Rozen Jr, J. G. (1977). The Ethology and Systematic Relationships of Fideline Bees, Including a Description of the Mature Larva of *Parafidelia* (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum novitates*, 2637, 1-15.
- Rozen Jr, J. G. (2000). Systematic and geographic distributions of Neotropical cleptoparasitic bees, with notes on their modes of parasitism. *Anais do IV encontro sobre abelhas, 2000*, 204-210.
- Rozen Jr, J. G., & Buchmann, S. L. (1990). Nesting biology and immature stages of the bees *Centris*

caesalpiniae, *C. pallida*, and the cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). *American Museum novitates*, 2985.

Ruhnke H. (2000). Zur Nistbiologie der *Megachile genalis* Mor (Hymenoptera: Apidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 12, 513–516.

- S -

Şahan, Ü. ve Kesici, T. (1991). İpekböceğinde voltinizm ve voltinizme etki eden çevre faktörleri. *Uludağ Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 8(1), 227-236.

Sánchez-Bayo, F., & Goka, K. (2016). Impacts of pesticides on honey bees. *Beekeeping and bee conservation-advances in research*, 4, 77-97.

Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232, 8-27.

Santos, P. K. F., Arias, M. C., & Kapheim, K. M. (2019). Loss of developmental diapause as prerequisite for social evolution in bees. *Biology Letters*, 15(8), 20190398.

Saunders, M. E., Janes, J. K., & O'Hanlon, J. C. (2020). Semantics of the insect decline narrative: recommendations for communicating insect conservation to peer and public audiences. *Insect Conservation and Diversity*, 13(2).

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.

Schlundwein, C. (2004). Are oligolectic bees always the most effective pollinators. *Solitary bees. Conservation, rearing and management for pollination. Imprensa Universitária, Fortaleza*, 231-240.

Schlundwein, C., & Medeiros, P. C. (2006). Pollination in *Turnera subulata* (Turneraceae): Unilateral reproductive dependence of the narrowly oligolectic bee *Protomeliturga turnerae* (Hymenoptera, Andrenidae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201(3), 178-188.

Schoener, T. W., & Janzen, D. H. (1968). Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *The American Naturalist*, 102(925), 207-224.

Schulten, G. (1977). Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea) from Malaŵi (Central Africa). The genera *Creightonella*, *Megachile* (s. str.) and *Chalicodoma*. *Beaufortia*, 26(331), 43-76.

Senapathi, D., Carvalheiro, L. G., Biesmeijer, J. C., Dodson, C. A., Evans, R. L., Mc Kerchar, M., Morton, R. D., Moss, E. D., Roberts, S. P. M., Kunin, W. E., & Potts, S. G. (2015). The impact of over 80 years of land cover changes on bee and wasp pollinator communities in England. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806), 20150294.

Sgolastra, F., Hinarejos, S., Pitts-Singer, T. L., Boyle, N. K., Joseph, T., Lückmann, J., Raine, N. E., Singh, R., Williams, N. M., & Bosch, J. (2019). Pesticide exposure assessment paradigm for solitary bees. *Environmental entomology*, 48(1), 22-35.

Sheffield, C. S., Ratti, C., Packer, L., & Griswold, T. (2011). Leafcutter and mason bees of the genus *Megachile* Latreille (Hymenoptera: Megachilidae) in Canada and Alaska. *Canadian Journal of Arthropod Identification*, 18(1), 1-107.

Sher, A. (2022). *An introduction to conservation biology*. Oxford University Press.

Skórka, P., Settele, J., & Woyciechowski, M. (2007). Effects of management cessation on grassland butterflies in southern Poland. *Agriculture, ecosystems & environment*, 121(4), 319-324.

Soltani, G. G., Bénon, D., Alvarez, N., & Praz, C. J. (2017). When different contact zones tell different stories: putative ring species in the *Megachile concinna* species complex (Hymenoptera: Megachilidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(4), 815-832.

Soltis, D. E., Bell, C. D., Kim, S., & Soltis, P. S. (2008). Origin and early evolution of angiosperms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133(1), 3-25.

Sommaggio, D., Fusco, G., Uliana, M., & Minelli, A. (2021). Possible epigenetic origin of a recurrent

gynandromorph pattern in Megachile wild bees. *Insects*, 12(5), 437.

Soon, V. (2020). Eesti mesilaste (Hymenoptera: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae, Apidae) ohustatuse hindamise tulemused 2020. SA KIK projekt nr. 14436 "Eesti mesilaste fauna baasuuring".

Soroye, P., Newbold, T., & Kerr, J. (2020). Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents. *Science*, 367(6478), 685-688.

Soulé, M. E. (1985). What is conservation biology?. *BioScience*, 35(11), 727-734.

Southwick, E. E. (1991). Overwintering in honey bees: implications for apiculture. *Insects at Low Temperature*, 446-460.

Stang, M., Klinkhamer, P. G., & Van Der Meijden, E. (2006). Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos*, 112(1), 111-121.

Stark, R. E. (1992). Sex ratio and maternal investment in the multivoltine large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* (Apoidea: Anthophoridae). *Ecological Entomology*, 17(2), 160-166.

Steffan-Dewenter, I., & Tschardt, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121, 432-440.

Steiner, K. E., & Whitehead, V. B. (1990). Pollinator adaptation to oil-secreting flowers--*Rediviva* and *Diascia*. *Evolution*, 44(6), 1701-1707.

Stokstad, E. (2012). Field research on bees raises concern about low-dose pesticides. *Science*, 335, 1555.

Stone, G. N., & Willmer, P. G. (1989). Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology*, 147(1), 303-328.

Stout, J. C., & Morales, C. L. (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, 40(3), 388-409.

Strudwick, T., & Jacobi, B. (2018). The American Resin bee *Megachile* (*Chelostomoides*) *otomita* Cresson, 1878 established on Tenerife, Canary

Islands (Spain) (Hymenoptera, Anthophila). *Ampulex*, 10, 41-45.

Surholt, B., Greive, H., Baal, T., & Bertsch, A. (1990). Non-shivering thermogenesis in asynchronous flight muscles of bumblebees? Comparative studies on males of *Bombus terrestris*, *Xylocopa sulcatipes* and *Acherontia atropos*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 97(4), 493-499.

Szentgyörgyi, H., Czeakońska, K., & Tofilski, A. (2018). Honey bees are larger and live longer after developing at low temperature. *Journal of thermal biology*, 78, 219-226.

- T -

Tengö, J., Bergström, G., Borg-Karlson, A. K., Groth, I., & Francke, W. (1982). Volatile compounds from cephalic secretions of females in two cleptoparasite bee genera, *Epeolus* (Hym., Anthophoridae) and *Coelioxys* (Hym., Megachilidae). *Zeitschrift für Naturforschung C*, 37(5-6), 376-380.

Teppner, H. (2005). Pollinators of tomato, *Solanum lycopersicum* (Solanaceae), in central Europe. *Python*, 45(2), 217-235.

Thapa, R. (2003). Himalayan honey bees and beekeeping in Nepal. *Apiacta*, 30, 51-55.

Thorp, R. W. (1979). Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 788-812.

Thorp, R. W. (2000). The collection of pollen by bees. *Pollen and pollination*, 211-223.

Thorp, R. W., Shepherd, M. D., Vaughan, D. M., & Black, S. H. (2005). *Bombus franklini* Frison, 1921. Franklin's Bumble Bee (Hymenoptera: Apidae: Apinae: Bombini). *Red List of Pollinator Insects of North America. CO-ROM Version, 1*.

Tkalců, B. (1988). Neue Paläarktische Arten und Unterarten der Gattungen *Chalicodoma* und *Megachile* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Věstník Československé společnosti zoologické*, 52(1), 48-62.

Tkalců, B. (1993). Neue Taxa der Bienen von den Kanarischen Inseln. *Bienen, Wespen und Ameisen der Kanarischen Inseln, Band II*, 12, 791-858.

Tommasi, D., Miro, A., Higo, H. A., & Winston, M. L. (2004). Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist*, *136*(6), 851-869.

Tonietto, R. K., & Larkin, D. J. (2018). Habitat restoration benefits wild bees: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *55*(2), 582-590.

Torchio, P. F., Rozen Jr, J. G., Bohart, G. E., & Favreau, M. S. (1967). Biology of Dufourea and of its cleptoparasite, Neopasites (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the New York Entomological Society*, 132-146.

Tourbez, C., Gómez-Martínez, C., González-Estévez, M. Á., & Lázaro, A. (2023). Pollen analysis reveals the effects of uncovered interactions, pollen-carrying structures, and pollinator sex on the structure of wild bee-plant networks. *Insect Science*.

Tripathi, A. K., Upadhyay, S., Bhuiyan, M., & Bhattacharya, P. (2009). A review on prospects of essential oils as biopesticide in insect-pest management. *Journal of Pharmacognosy and Phytotherapy*, *1*(5), 52-63.

Trunz, V., Packer, L., Vieu, J., Arrigo, N., & Praz, C. J. (2016). Comprehensive phylogeny, biogeography and new classification of the diverse bee tribe Megachilini: Can we use DNA barcodes in phylogenies of large genera?. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *103*, 245-259.

Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, *445*(7124), 202-205.

- U -

Uhl, P., & Brühl, C. A. (2019). The impact of pesticides on flower-visiting insects: A review with regard to European risk assessment. *Environmental toxicology and chemistry*, *38*(11), 2355-2370.

Underwood, B. A. (1991). Thermoregulation and energetic decision-making by the honeybees *Apis cerana*, *Apis dorsata* and *Apis laboriosa*. *Journal of Experimental Biology*, *157*(1), 19-34.

- V -

Van Dyke, F. (2008). *Conservation biology: foundations, concepts, applications*. Springer Science & Business Media.

Van Engelsdorp, D., Evans, J. D., Saegerman, C., Mullin, C., Haubruge, E., Nguyen, B. K., Frazier, M., Frazier, J., Cox-Foster, D., Chen, Y., Underwood, R., Tarpay, D. R., & Pettis, J. S. (2009). Colony collapse disorder: a descriptive study. *PloS one*, *4*(8), e6481.

Van Klink, R., Bowler, D. E., Gongalsky, K. B., Swengel, A. B., Gentile, A., & Chase, J. M. (2020). Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science*, *368*(6489), 417-420.

Varnava, A. I., Roberts, S. P., Michez, D., Ascher, J. S., Petanidou, T., Dimitriou, S., Devalez, J., Pittara, M., & Stavrínides, M. C. (2020). The wild bees (Hymenoptera, Apoidea) of the island of Cyprus. *ZooKeys*, *924*, 1.

Vélez-Belchí, P., González-Carballo, M., Pérez-Hernández, M. D., & Hernández-Guerra, A. (2015). Open ocean temperature and salinity trends in the Canary Current Large Marine Ecosystem. *Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem*, *115*, 299-308.

Vereecken, N. J. (2018). Wallace's Giant Bee for sale: implications for trade regulation and conservation. *Journal of insect conservation*, *22*(5-6), 807-811.

Vereecken, N. J., & Barbier, É. (2009). Premières données sur la présence de l'abeille asiatique *Megachile (Callomegachile) sculpturalis* Smith (Hymenoptera, Megachilidae) en Europe. *Osmia*, *3*(4), 6.

Vereecken, N. J., Niolu, P., Dufrene, E., & Le Goff, G. (2010). Observations sur les nids de deux chalicodomes et leurs occupants en Sardaigne (Italie). *Osmia*, *4*, 15-19.

Vié, J. C., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. N. (Eds.). (2009). *Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN Red List of threatened species*. IUCN.

Viers, G., & Vigneau, J.-P. (1994). *Éléments de climatologie*. Nathan.

Vinchesi, A., Cobos, D., Lavine, L., & Walsh, D. (2013). Manipulation of soil temperatures to influence brood emergence in the alkali bee (*Nomia melanderi*). *Apidologie*, *44*, 286-294.

- W -

Wagner, D. L., & Van Driesche, R. G. (2010). Threats posed to rare or endangered insects by

- invasions of nonnative species. *Annual review of entomology*, *55*, 547-568.
- Warrant, E. J. (2007). Nocturnal bees. *Current Biology*, *17*(23), R991-R992.
- Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V., & Jauker, F. (2016). Intraspecific body size increases with habitat fragmentation in wild bee pollinators. *Landscape Ecology*, *31*, 1449-1455.
- Weekers, T., Marshall, L., Leclercq, N., Wood, T. J., Cejas, D., Drepper, B., Hutchinson, L., Michez, D., Molenberg, J., Smagghe, G., Vandamme, P., & Vereecken, N. J. (2022). Dominance of honey bees is negatively associated with wild bee diversity in commercial apple orchards regardless of management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *323*, 107697.
- Weiner, C. N., Hilpert, A., Werner, M., Linsenmair, K. E., & Blüthgen, N. (2010). Pollen amino acids and flower specialisation in solitary bees. *Apidologie*, *41*(4), 476-487.
- Westerfelt, P., Widenfalk, O., Lindelöw, Å., Gustafsson, L., & Weslien, J. (2015). Nesting of solitary wasps and bees in natural and artificial holes in dead wood in young boreal forest stands. *Insect Conservation and Diversity*, *8*(6), 493-504.
- Westrich, P. (1989). *Die wildbienen deutschlands*. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer.
- Westrich, P., Frommer, U., Mandery, K., Riemann, H., Ruhnke, H., Saure, C., & Voith, J. (2011). Rote Liste und Gesamtartenliste der Bienen (Hymenoptera, Apidae) Deutschlands. *Rote liste gefährdeter tiere, pflanzen und pilze deutschlands*, *3*, 373-416.
- White, E. R. (2019). Minimum time required to detect population trends: the need for long-term monitoring programs. *BioScience*, *69*(1), 40-46.
- Wiklund, C., Nylin, S., & Forsberg, J. (1991). Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi*. *Oikos*, *241*-250.
- Williams, P. H. (1998). An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin-Natural History Museum Entomology Series*, *67*, 79-152.
- Williams, N. M., Crone, E. E., T'ai, H. R., Minckley, R. L., Packer, L., & Potts, S. G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, *143*(10), 2280-2291.
- Willis, G. H., & McDowell, L. L. (1982). Pesticides in agricultural runoff and their effects on downstream water quality. *Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal*, *1*(4), 267-279.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press.
- Willmer, P., & Stone, G. (1997). Temperature and water relations in desert bees. *Journal of Thermal biology*, *22*(6), 453-465.
- Willmer, P. G., & Stone, G. N. (1989). Incidence of entomophilous pollination of lowland coffee (*Coffea canephora*); the role of leaf cutter bees in Papua New Guinea. *Entomologia experimentalis et applicata*, *50*(2), 113-124.
- Wilson, J. S., Forister, M. L., & Carril, O. M. (2017). Interest exceeds understanding in public support of bee conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *15*(8), 460-466.
- Wittmann, D., & Blochtein, B. (1995). Why males of leafcutter bees hold the females' antennae with their front legs during mating. *Apidologie*, *26*(3), 181-196.
- Wojcik, V. A., Frankie, G. W., Thorp, R. W., & Hernandez, J. L. (2008). Seasonality in bees and their floral resource plants at a constructed urban bee habitat in Berkeley, California. *Journal of the Kansas Entomological Society*, *81*(1), 15-28.
- Wood, T. J., Ghisbain, G., Rasmont, P., Kleijn, D., Raemakers, I., Praz, C., Killewald, M., Gibbs, J., Bobiwash, K., Boustani, M., Martinet, B., & Michez, D. (2021). Global patterns in bumble bee pollen collection show phylogenetic conservation of diet. *Journal of Animal Ecology*, *90*(10), 2421-2430.
- Wood, T. J., Gibbs, J., Graham, K. K., & Isaacs, R. (2019). Narrow pollen diets are associated with declining Midwestern bumble bee species. *Ecology*, *100*(6), e02697.
- Wood, T. J., Holland, J. M., & Goulson, D. (2016). Diet characterisation of solitary bees on farmland:

dietary specialisation predicts rarity. *Biodiversity and Conservation*, 25, 2655-2671.

Wood, T. J., Holland, J. M., & Goulson, D. (2017). Providing foraging resources for solitary bees on farmland: current schemes for pollinators benefit a limited suite of species. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 323-333.

Woodard, S. H., Lozier, J. D., Goulson, D., Williams, P. H., Strange, J. P., & Jha, S. (2015). Molecular tools and bumble bees: revealing hidden details of ecology and evolution in a model system. *Molecular Ecology*, 24(12), 2916-2936.

Woodcock, B. A., Garratt, M. P. D., Powney, G. D., Shaw, R. F., Osborne, J. L., Soroka, J., Lindström, S. A. M., Stanley, D., Ouvrard, P., Edwards, M. E., Jauker, F., McCracken, M. E., Zou, Y., Potts, S. G., Rundlöf, M., Noriega, J. A., Greenop, A., Smith, H. G., Bommarco, R., van der Werf, W., Stout, J. C., Steffan-Dewenter, I., Morandin, L., Bullock, J. M., & Pywell, R. F. (2019). Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nature Communications*, 10(1), 1481.

Wu, Y. R. (2006). Fauna Sinica Insecta Vol. 44. Hymenoptera. Megachilidae. *Science, Beijing*.

- Y -

Yañez Ordoñez, O. (1997). *Biología de Lithurge Cockerell, (Lithurgopsis) littoralis 1917 (Apoidea: Megachilidae) en la reserva ecológica del Pedregal de San Angel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Yang, X., Wang, F., Bento, C. P., Xue, S., Gai, L., van Dam, R., Mol, H., Ritsema, C. J., & Geissen, V. (2015). Short-term transport of glyphosate with erosion in Chinese loess soil—a flume experiment. *Science of the Total Environment*, 512, 406-414.

Yocum, G. D., Rinehart, J. P., West, M., & Kemp, W. P. (2010). Interrupted incubation and short-term storage of the alfalfa pollinator *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae): a potential tool for synchronizing bees with bloom. *Journal of economic entomology*, 103(2), 234-241.

- Z -

Zambra, E., Martinet, B., Brasero, N., Michez, D., & Rasmont, P. (2020). Hyperthermic stress resistance of bumblebee males: test case of Belgian species. *Apidologie*, 51, 911-920.

Zattara, E. E., & Aizen, M. A. (2021). Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth*, 4(1), 114-123.

Zayed, A., & Packer, L. (2005). Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(30), 10742-10746.

Zayed, A. (2009). Bee genetics and conservation. *Apidologie*, 40(3), 237-262.

Annexes

Annexe 1. Critères d'évaluation des Listes Rouges de l'IUCN (IUCN, 2012a).

A. Réduction de la taille de la population. Réduction (mesurée sur la plus longue des deux durées : 10 ans ou 3 générations) sur la base d'un ou plusieurs des critères A1 à A4			
	En danger critique	En danger	Vulnérable
A1	≥ 90%	≥ 70%	≥ 50%
A2, A3 & A4	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%
<p>A1 Réduction de la population constatée, estimée, déduite ou supposée, dans le passé, lorsque les causes de la réduction sont clairement réversibles ET comprises ET ont cessé.</p> <p>A2 Réduction de la population constatée, estimée, déduite ou supposée, dans le passé, lorsque les causes de la réduction n'ont peut-être pas cessé OU ne sont peut-être pas comprises OU ne sont peut-être pas réversibles.</p> <p>A3 Réduction de la population prévue, déduite ou supposée dans le futur (sur un maximum de 100 ans) [(a) ne peut pas être utilisé pour A3].</p> <p>A4 Réduction de la population constatée, estimée, déduite, prévue ou supposée, sur une période de temps devant inclure à la fois le passé et l'avenir (sur un maximum de 100 ans dans le futur), lorsque les causes de la réduction n'ont peut-être pas cessé OU ne sont peut-être pas comprises OU ne sont peut-être pas réversibles.</p>	<i>en se basant sur l'un des éléments suivants :</i>		<p>(a) l'observation directe [excepté A3]</p> <p>(b) un indice d'abondance adapté au taxon</p> <p>(c) la réduction de la zone d'occupation (AOO), de la zone d'occurrence (EOO) et/ou de la qualité de l'habitat</p> <p>(d) les niveaux d'exploitation réels ou potentiels</p> <p>(e) les effets de taxons introduits, de l'hybridation, d'agents pathogènes, de substances polluantes, d'espèces concurrentes ou parasites</p>
B. Répartition géographique, qu'il s'agisse de B1 (zone d'occurrence) ET/OU B2 (zone d'occupation)			
	En danger critique	En danger	Vulnérable
B1. Zone d'occurrence (EOO)	< 100 km ²	< 5 000 km ²	< 20 000 km ²
B2. Zone d'occupation (AOO)	< 10 km ²	< 500 km ²	< 2 000 km ²
ET au moins 2 des 3 conditions suivantes :			
(a) Sévèrement fragmentée OU nombre de localités	= 1	≤ 5	≤ 10
(b) Déclin continu constaté, estimé, déduit ou prévu de l'un des éléments suivants : (i) zone d'occurrence, (ii) zone d'occupation, (iii) superficie, étendue et/ou qualité de l'habitat, (iv) nombre de localités ou de sous-populations, (v) nombre d'individus matures			
(c) Fluctuations extrêmes de l'un des éléments suivants : (i) zone d'occurrence, (ii) zone d'occupation, (iii) nombre de localités ou de sous-populations, (iv) nombre d'individus matures			
C. Petite population et déclin			
	En danger critique	En danger	Vulnérable
Nombre d'individus matures	< 250	< 2 500	< 10 000
ET au moins un des sous-critères C1 ou C2 :			
C1. Un déclin continu constaté, estimé ou prévu (sur un maximum de 100 ans dans le futur) d'au moins :	25% en 3 ans ou 1 génération (sur la plus longue des deux durées)	20% en 5 ans ou 2 générations (sur la plus longue des deux durées)	10% en 10 ans ou 3 générations (sur la plus longue des deux durées)
C2. Un déclin continu constaté, estimé, prévu ou déduit ET au moins 1 des 3 conditions suivantes :			
(a) (i) Nombre d'individus matures dans chaque sous-population :	≤ 50	≤ 250	≤ 1 000
(ii) % d'individus matures dans une sous-population =	90–100%	95–100%	100%
(b) Fluctuations extrêmes du nombre d'individus matures			
D. Population très petite ou restreinte			
	En danger critique	En danger	Vulnérable
D. Nombre d'individus matures	< 50	< 250	D1. < 1 000
D2. Pour la catégorie VU uniquement Zone d'occupation restreinte ou nombre de localités limité et susceptibles d'être affectées à l'avenir par une menace vraisemblable pouvant très vite conduire le taxon vers EX ou CR.	-	-	D2. en règle générale : AOO < 20 km ² ou nombre de localités ≤ 5
E. Analyse quantitative			
	En danger critique	En danger	Vulnérable
Indiquant que la probabilité d'extinction dans la nature est :	≥ 50% sur 10 ans ou 3 générations, sur la plus longue des deux durées (100 ans max.)	≥ 20% sur 20 ans ou 5 générations, sur la plus longue des deux durées (100 ans max.)	≥ 10% sur 100 ans

Annexe 2. Exemple de fiche SIS de *M. rotundata*. Fiche reprenant les informations les plus importantes sur l'écologie, l'habitat et les populations de l'espèce *M. rotundata* dans un but de synthèse servant à déterminer le statut de conservation de l'espèce.

***Megachile rotundata* - (Fabricius, 1793)**

ANIMALIA - ARTHROPODA - INSECTA - HYMENOPTERA - MEGACHILIDAE - Megachile - rotundata

Common Names: Mégachile de la Luzerne (French)

Synonyms: *Megachile pacifica*

Red List Status

DD - Data Deficient, (IUCN version 3.1)

Data Deficient reason: :

Red List Assessment

Assessment Information

Assessor(s): Dewulf, A. & Praz, C.

Regions: Europe

Regional Expert Questions: No change,-1,3,2

Assessment Rationale

European regional assessment: Data Deficient (DD)

EU 27 regional assessment: Data Deficient (DD)

Listed as Data Deficient as there is no information available on the population size, trends and threats. Research should be conducted in order to determine the status of this species.

Distribution

Geographic Range

In Europe, this species is present in all Europe except Norway and Sweden. It is bounded to the southeast by Spain, to the north by Finland, and extends into Central Asia (Ascher and Pickering 2023).

Outside of Europe, it is widely distributed in the Palearctic and Nearctic. In the Southern Hemisphere it is also present in some neotropical and australasian countries (Ascher and Pickering 2023).

The species has been introduced to various regions of the globe for the pollination of *Medicago sativa* (Pitts-Stinger and Cane 2011, Danforth et al. 2019).

Map Status

Map Status	Use map from previous assessment	How the map was created, including data sources/methods used:	Please state reason for map not available:	Data Sensitive ?	Justification	Geographic range this applies to:	Date restriction imposed:
Done	-	-	-	-	-	-	-

Biogeographic Realms

Biogeographic Realm: Palearctic

Occurrence

Countries of Occurrence

Country	Presence	Origin	Formerly Bred	Seasonality
Austria	Extant	Native	-	Resident
Belgium	Extant	Native	-	Resident
Czechia	Extant	Native	-	Resident
Finland	Extant	Native	-	Resident
France	Extant	Native	-	Resident
France → France (mainland)	Extant	Native	-	Resident
Germany	Extant	Native	-	Resident
Hungary	Extant	Native	-	Resident
Italy	Extant	Native	-	Resident
Italy → Italy (mainland)	Extant	Native	-	Resident
Italy → Sardegna	Extant	Native	-	Resident
Italy → Sicilia	Extant	Native	-	Resident
Moldova, Republic of	Extant	Native	-	Resident
Netherlands	Extant	Native	-	Resident
Poland	Extant	Native	-	Resident
Slovakia	Extant	Native	-	Resident
Slovenia	Extant	Native	-	Resident
Spain	Extant	Native	-	Resident
Spain → Balears	Extant	Native	-	Resident
Spain → Spain (mainland)	Extant	Native	-	Resident
Switzerland	Extant	Native	-	Resident

Population

Megachile rotundata is very common in the places where it has been introduced, but it is less common in Europe. There is no information available for the population trend of this species.

Population Information

Current Population Trend: Unknown

Habitats and Ecology

This species places its brood cells made of leaf discs (or fragments of petals according to Praz (2017)) in various pre-existing cavities (holes in walls, in dead wood or soil, empty stems or beetle burrows said Praz (2017)). It is host of the cuckoo bee *Coelioxys echinata* (Amiet *et al.*, 2004). It is polylectic, in that it prefers to forage upon a wide range of plant species, although it has a distinct preference for Fabaceae species. The species is present in temperate grasslands. Males fly from mid-June to early September, females from mid-June to early September. The bee can be found in Europe, as far as Central Asia and North Africa (Amiet *et al.*, 2004).

The emergence of this species and its circadian cycle is mediated by thermoperiod and to a lesser extent by photoperiod. This regulation could indirectly influence the reproduction and feeding of this species by causing males and females to emerge at the same time for example. Obviously, if we depend on temperature, we can be influenced by global warming and therefore the plants that these insects pollinate will also be affected (Bennett *et al.*, 2018)

IUCN Habitats Classification Scheme

Habitat	Season	Suitability	Major Importance ?
4.4. Grassland → Grassland - Temperate	Resident	Suitable	Yes

Systems

System: Terrestrial

Use and Trade

General Use and Trade Information

Megachile rotundata is commercially used to pollinate *Medicago sativa* in many areas, particularly in North America, where the bee was deliberately imported to pollinate the food crops (Milius 2007). This species was also introduced to New Zealand in 1971 and Australia in 1987, and it has now become widespread (Milius 2007). It is also used for the pollination of *Brassica napus* and *Vaccinium angustifolium*.

Threats

The threats to the species are unknown.

Threats Classification Scheme

The threats to this species are unknown. true

Conservation

The species is listed in the National Red Lists or Red Data Books of Belgium (Least Concern; Drossart *et al.* 2019), Germany (Not Threatened; Westrich *et al.* 2011), Estonia (Near Threatened; Soon 2020), Finland (Hyvärinen *et al.* 2019), Moldova (Endangered; Anonymous 2002) and Switzerland (Vulnerable; Amiet 1994).

The species was categorised Data Deficient in the European Red List of bees (Nieto *et al.* 2014).

It is likely to occur within some protected areas due to its wide distribution. Further research should be conducted to determine the population size, trends and threats to the species.

Conservation Actions In- Place

Occur in at least one PA	Note
--------------------------	------

Unknown

-

Research Needed

Research	Note
1.2. Research → Population size, distribution & trends	-
1.5. Research → Threats	-

Ecosystem Services

Ecosystem Services Provided by the Species

	Importance	Geographic range of benefit
10. Pollination	1 - Very important	Global

Bibliography

Amiet, F. 1994. Liste rouge des abeilles menacées de Suisse. In: P. Duelli (ed.), *Listes rouges des espèces animales menacées de Suisse*, pp. 38-44. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne.

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. and Neumeyer, R. 2004. *Apidae 4: Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune (CSCF)/Schweizerische Entomologische Gesellschaft (SEG).

Anonymous. 2002. Cartea Rosie a Republicii Moldova. Available at: <http://bsapm.moldnet.md/BDcr/cr2.html>.

Ascher, J.S. and Pickering, J. 2023. Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). Available at: http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species. (Accessed: 2023/02/28).

Bennett M.M., Rinehart J.P., Yocum G.D., Doetkott C., Greenlee K.J. 2018. Cues for cavity nesters: investigating relevant zeitgebers for emerging leafcutting bees, *Megachile rotundata*. *Journal of Experimental Biology* 221(10).

D'Haeseleer, J., Pauly, A., Rasmont, P., Vanormelingen, P. and Vereecken, N. 2023. *Megachile rotundata*. Atlas Hymenoptera, Mons, Gembloux. Available at: http://www.atlashymenoptera.net/pagetaxon.aspx?tx_id=6707.

Danforth, B. N., Mincley, R; L., Neff, J. L., and Fawcett, F. 2019. *The solitary bees: biology, evolution, conservation*. Princeton University Press.

Drossart, M., Rasmont, P., Vanormelingen, P., Dufrêne, M., Folschweiller, M., Pauly, A., Vereecken, N. J., Vray, S., Zambra, E., D'Haeseleer, J. and Michez, D. 2019. Belgian red list of bees.

Hayward A., Beadle K., Singh K.S., Exeler N., Zaworra M., Almanza M.T., Nikolakis A., Garside C., Glaubitz J., Bass C. and Nauen R. 2019. The leafcutter bee, *Megachile rotundata*, is more sensitive to N-cyanoamidine neonicotinoid and butenolide insecticides than other managed bees. *Nature Ecology & Evolution* 3: 1521- 1524.

Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. and Liukko, U.M. 2019. *Suomen lajien uhanalaisuus 2019 - Punainen kirja [The 2019 Red List of Finnish Species]*. Ympäristöministeriö and Suomen ympäristökeskus, Helsinki.

Milius, S. 2007. Most Bees Live Alone: No hives, no honey, but maybe help for crops. *Science News* 171(1): 11-13.

Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J.C., Bogusch, P., Dathe, H.H., De la Rúa, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-Sánchez, F.J., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S.G., Praz, C., Quaranta, M., Radchenko, V.G., Scheuchl, E., Smit, J., Straka, J., Terzo, M., Tomozii, B., Window, J. and Michez, D. 2014. *European Red List of bees*. Publication Office of the European Union, Luxembourg.

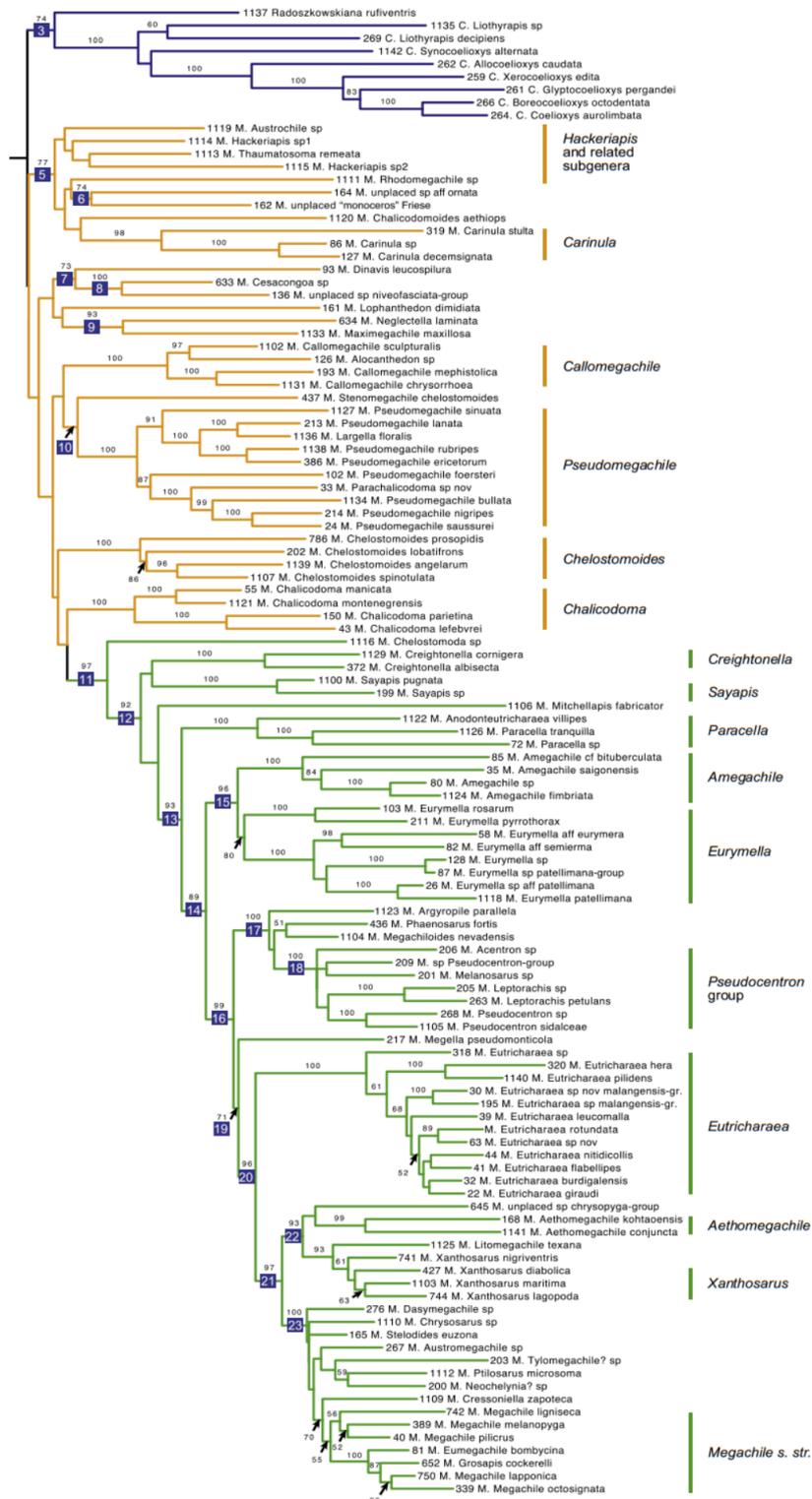
Pitts-Singer, T.L. and Cane J.H. 2011. The alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata*: The world's most intensively managed solitary bee. *Annual Review of Entomology* 56(1): 221 - 237.

Soon, V. 2020. Eesti mesilaste (Hymenoptera: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae, Apidae) ohustatuse hindamise tulemused 2020. SA KIK projekt nr. 14436 "Eesti mesilaste fauna baasuuring" lõpparuanne + Lisa 1.

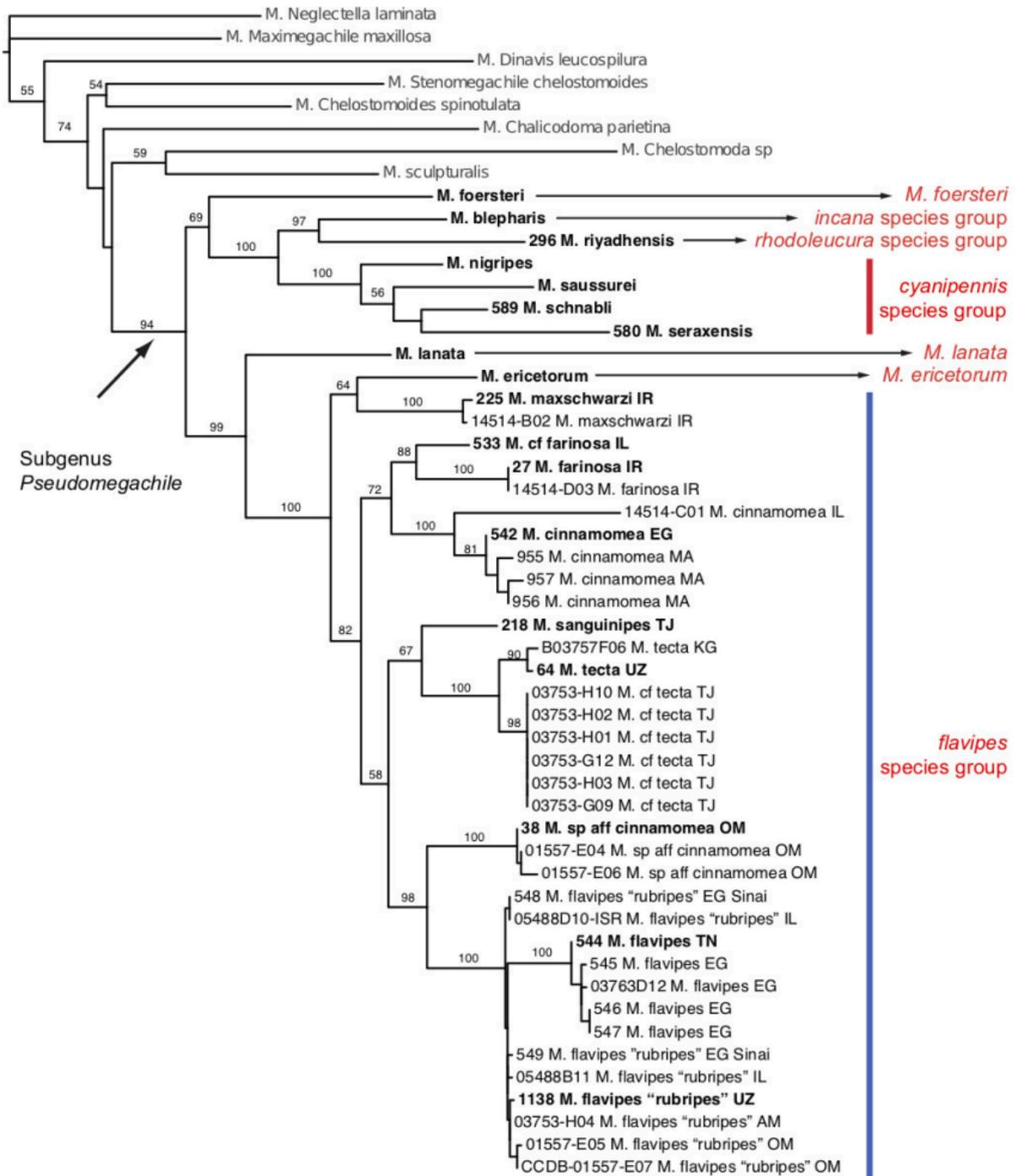
Stephen, W.P. 2003 . Solitary bees in North American agriculture: a perspective. *Entomological Society of America, Lanham, MD.*: 41–66.

Westrich, P., Frommer, U., Mandery, K., Riemann, H., Ruhnke, H., Saure, C. and Voith, J. 2011. Rote Liste und Gesamtartenliste der Bienen (Hymenoptera, Apidae) Deutschlands - (5. Fassung, Dezember 2011) [Red List and complete species list of bees in Germany]. In: Bundesamt für Naturschutz (ed.), *Rote Liste der gefährdeten Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Band 3: Wirbellose Tiere (Teil 1) [Red List of threatened animals, plants and fungi of Germany]*, pp. 371-416. Bonn.

Annexe 3. Arbre phylogénétique de nombreuses espèces de *Megachile*. Arbre obtenu par l'analyse du maximum de vraisemblance. Les valeurs de bootstrap, basées sur 1000 réplicats, sont renseignées au-dessus des branches (uniquement les valeurs $\geq 50\%$). L'outgroup est coloré en bleu. Neuf des sous-genres de *Megachile* européens sur dix sont représentés dans cet arbre (le sous-genre manquant est celui des *Pseudomegachile*).

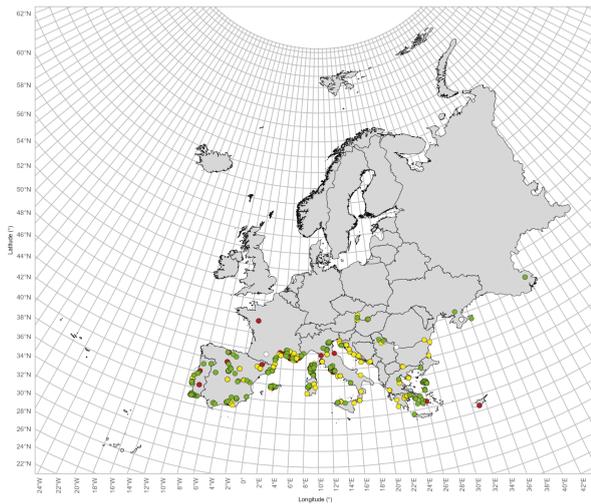


Annexe 4. Arbre phylogénétique des *Pseudomegachile*. Arbre phylogénétique du sous-genre *Pseudomegachile* obtenu par l'analyse du maximum de vraisemblance. Les valeurs de bootstrap, basées sur 1000 répliqués, sont indiquées aux nœuds. L'outgroup est représenté en gris.

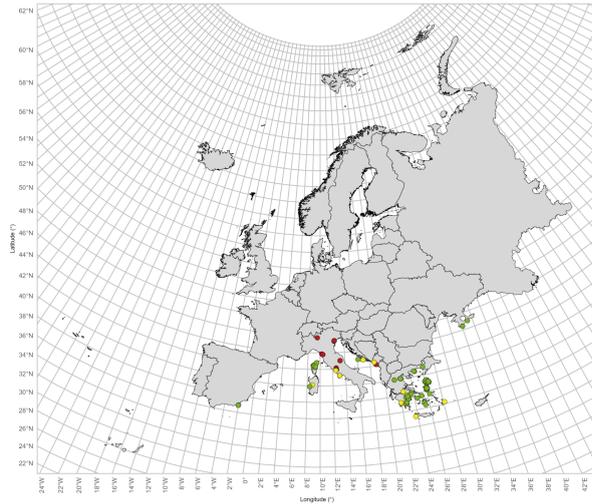


Annexe 5. Cartes de distribution des *Megachile* d'Europe. Seules 71 espèces sont représentées car 5 espèces sur les 76 n'ont pas de données de distribution disponibles pour l'Europe. La couleur des points donne une indication sur la date de collecte : rouges foncés = individus collectés avant 1950 ; jaunes = entre 1950 et 2000 ; verts = après 2000. Les points blancs représentent des insectes dont la date de collecte est inconnue.

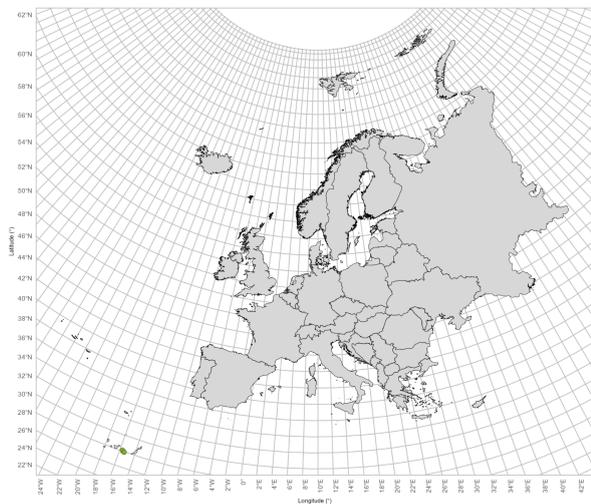
M. (Creightonella) albisecta



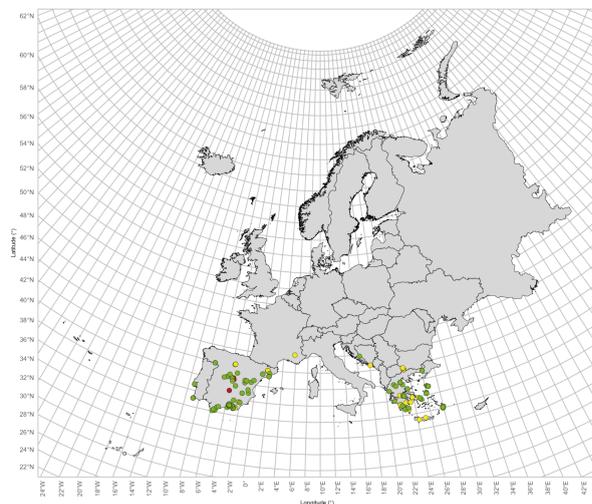
M. (Chalicodoma) albocristata



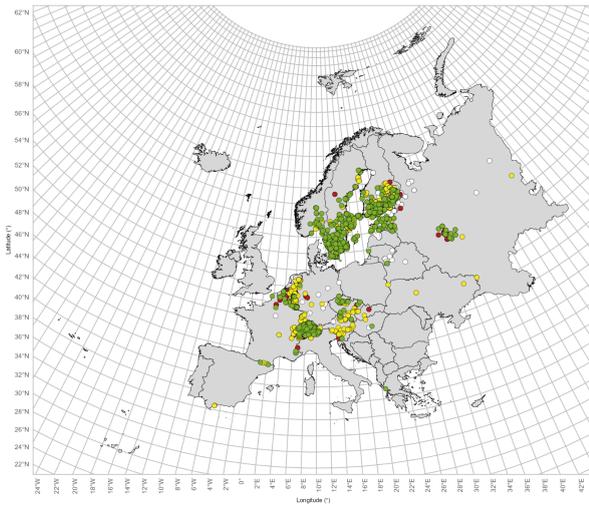
M. (Anodontetricharaea) albohirta



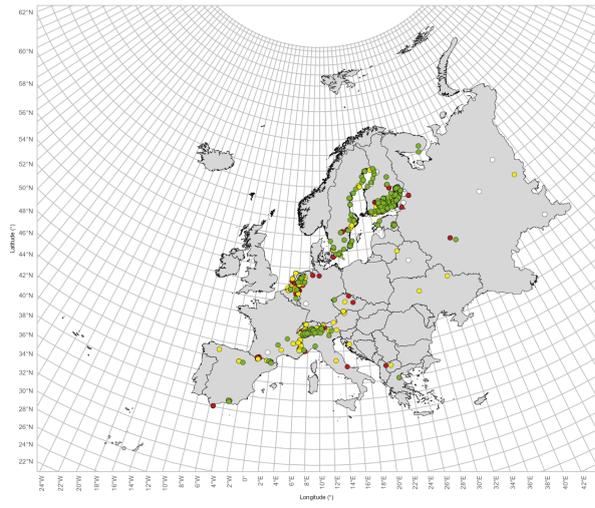
M. (Chalicodoma) albonotata



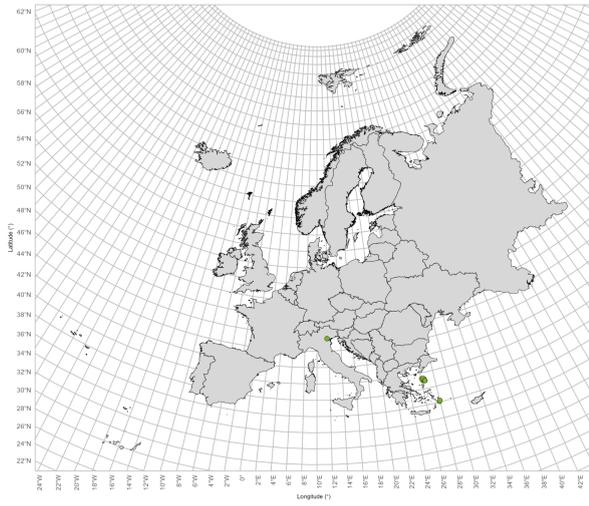
M. (Megachile) alpicola



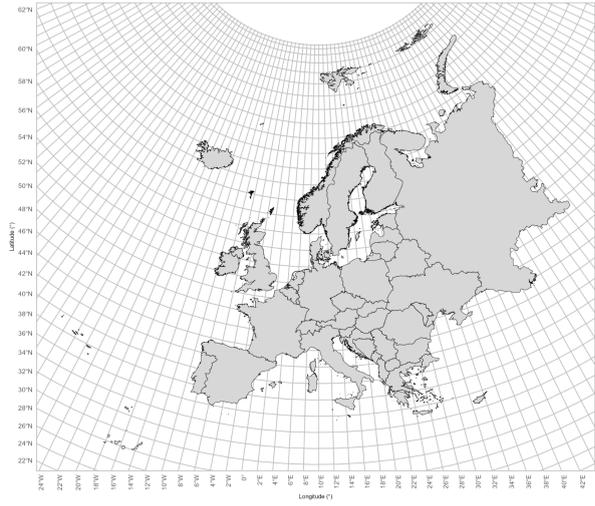
M. (Xanthosarus) analis



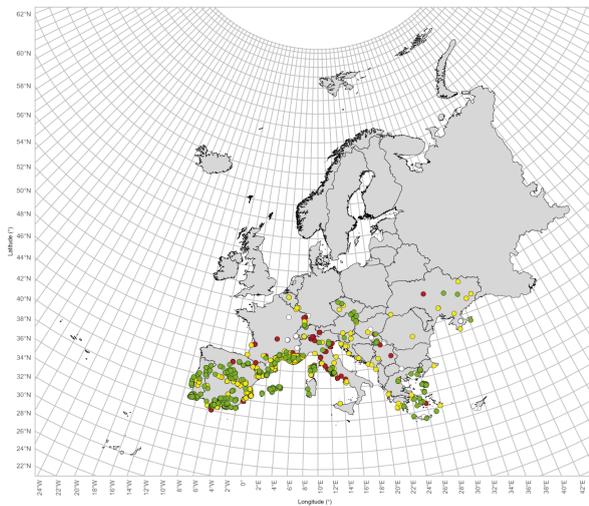
M. (Eutricharaea) anatolica



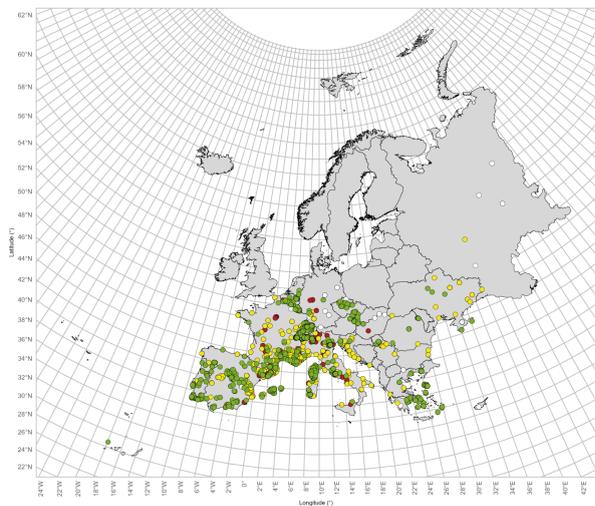
M. (Chalicodoma) appennina



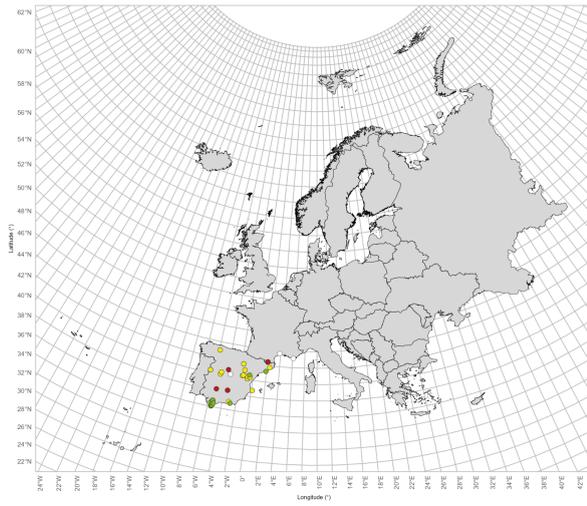
M. (Eutricharaea) apicalis



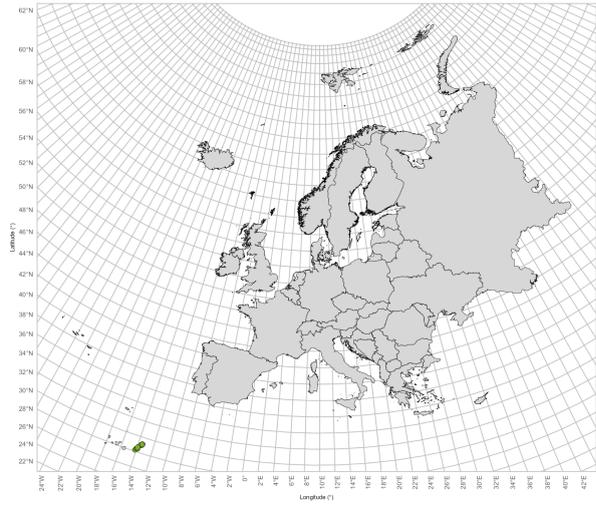
M. (Eutricharaea) argentata



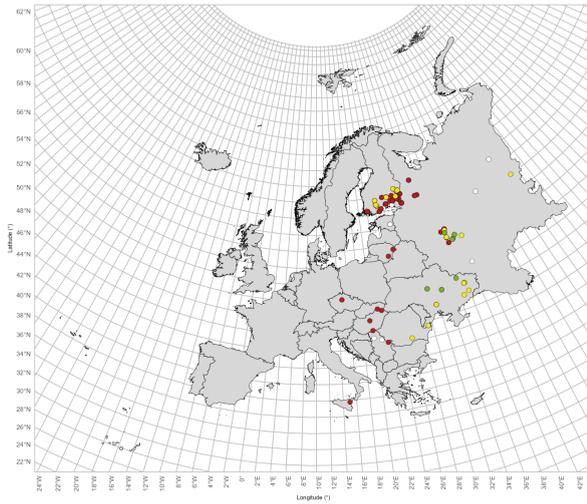
M. (Chalicodoma) baetica



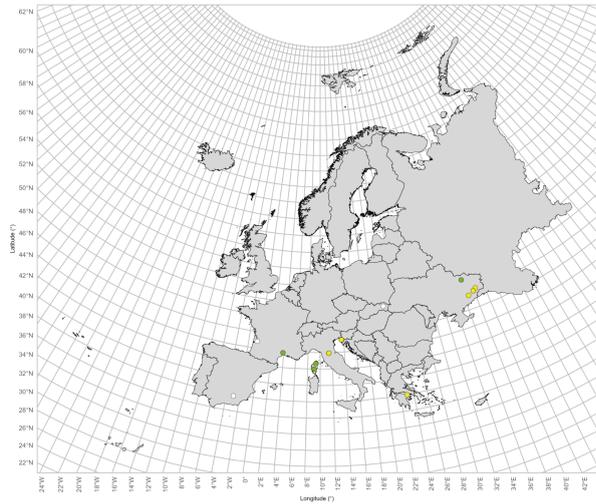
M. (Eutricharaea) binominata



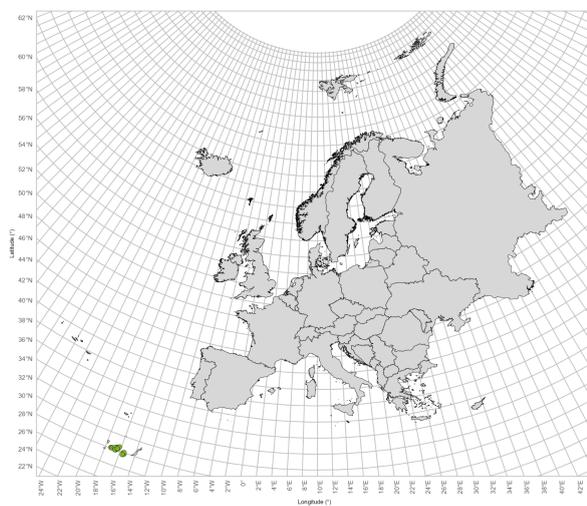
M. (Megachile) bombycina



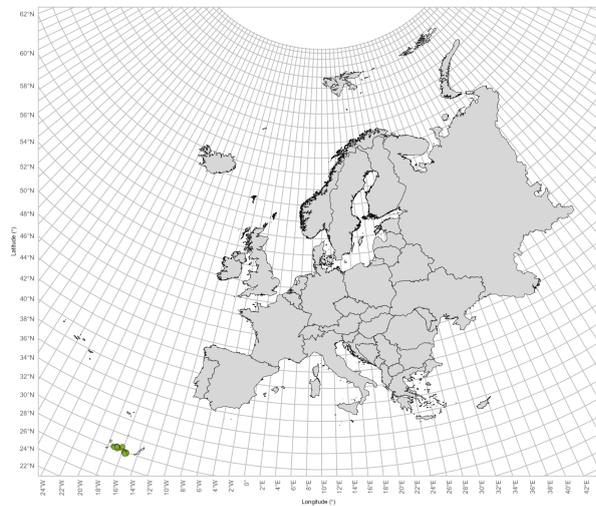
M. (Eutricharaea) burdigalensis



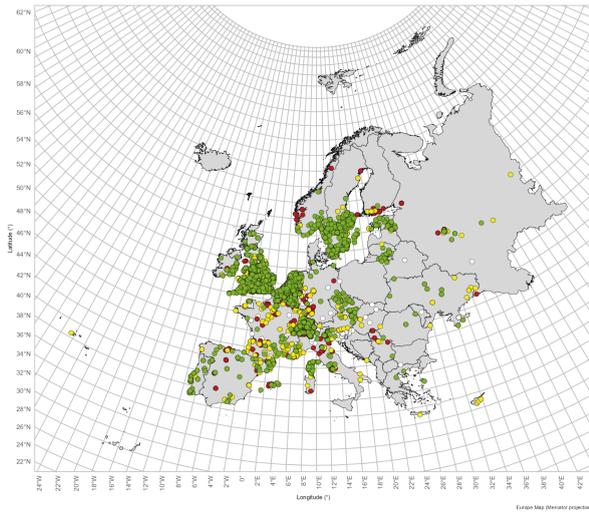
M. (Eutricharaea) canariensis



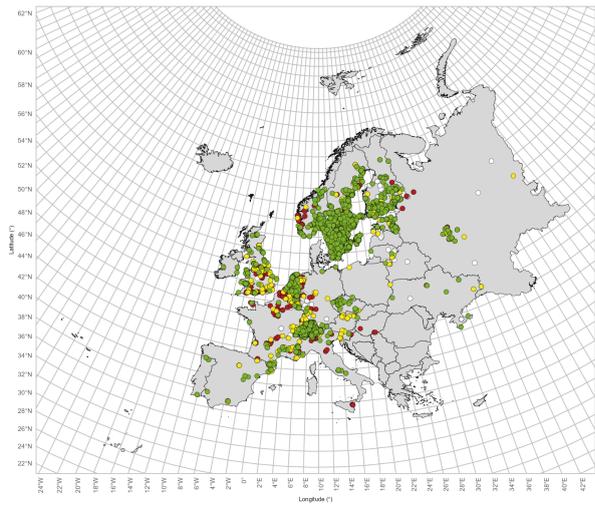
M. (Chalicodoma) canescens



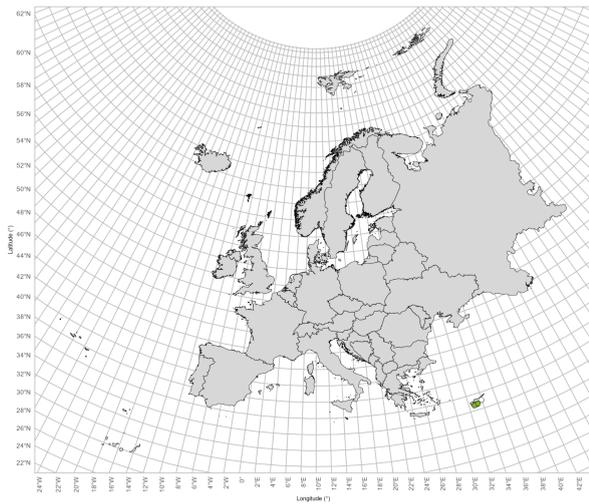
M. (Megachile) centuncularis



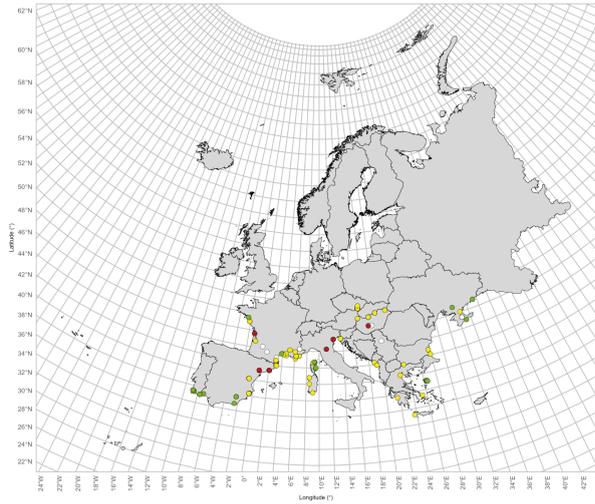
M. (Xanthosarus) circumcincta



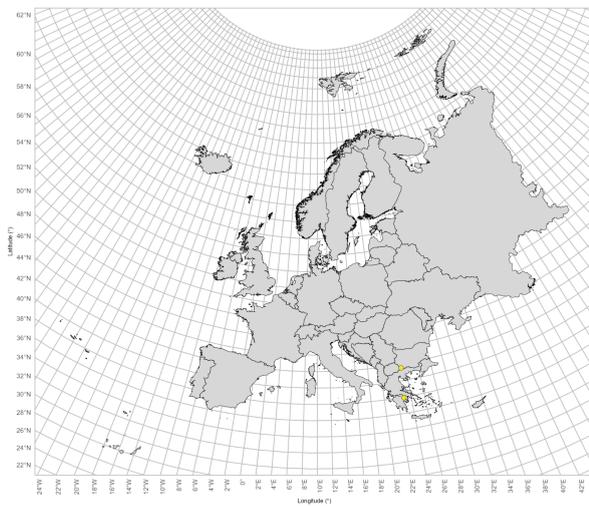
M. (Chalicodoma) cypricola



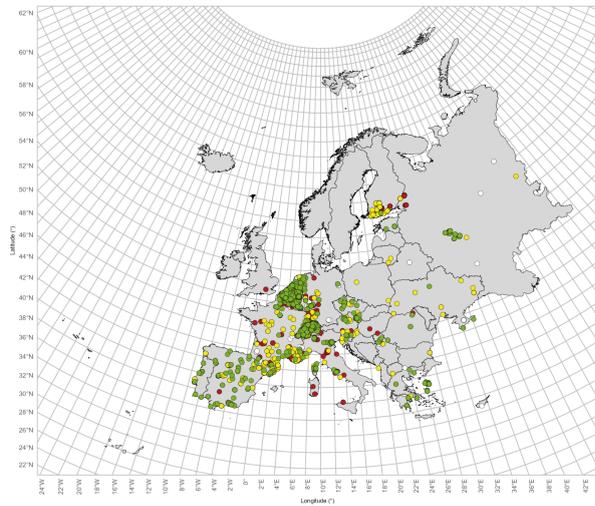
M. (Eutricharaea) deceptoria



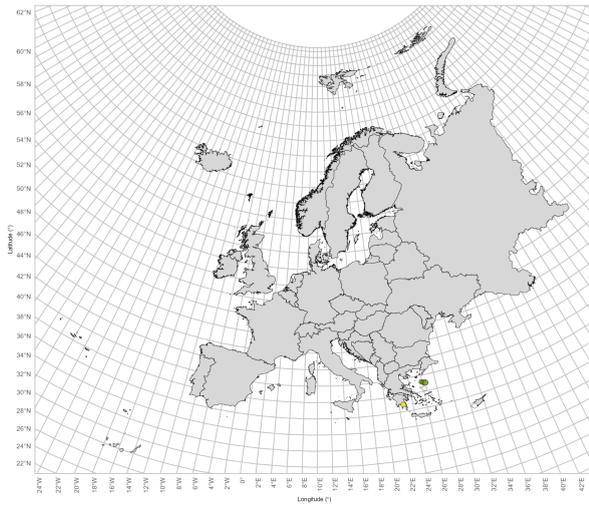
M. (Xanthosarus) diabolica



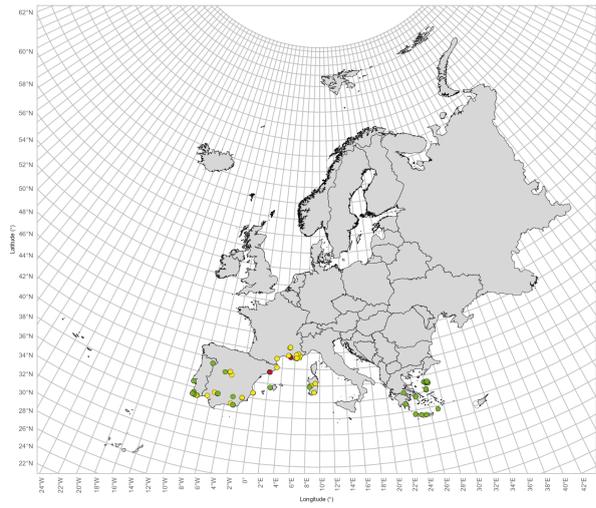
M. (Pseudomegachile) ericetorum



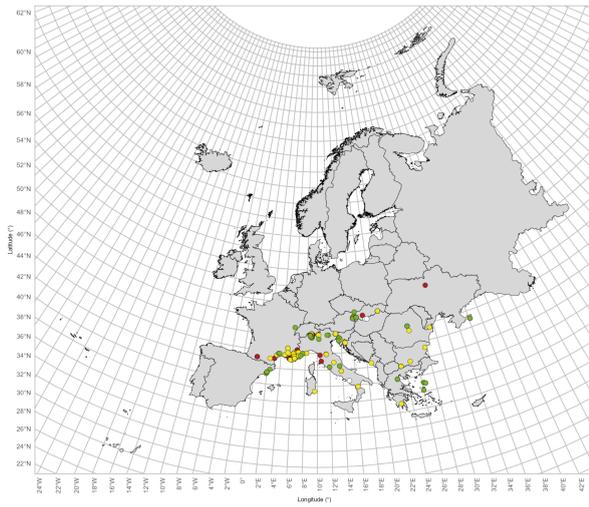
M. (Pseudomegachile) farinosa



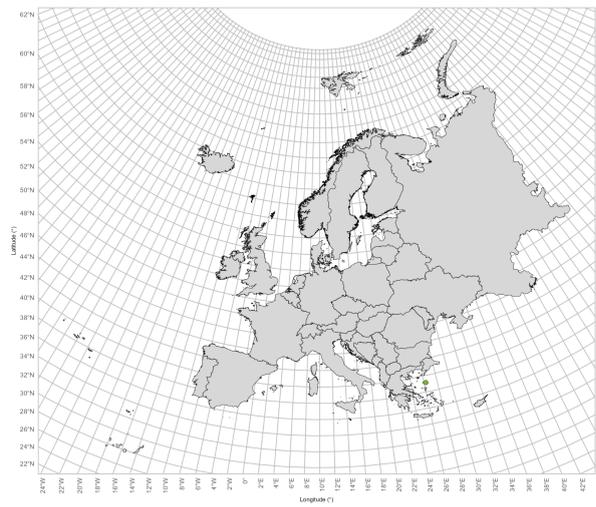
M. (Eutricharaea) fertoni



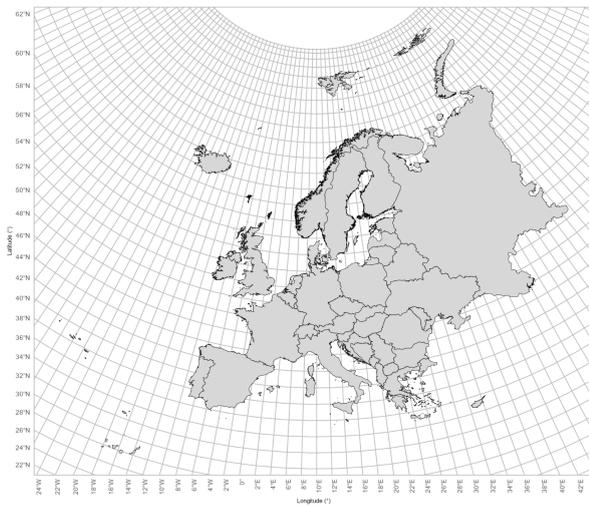
M. (Eutricharaea) flabellipes



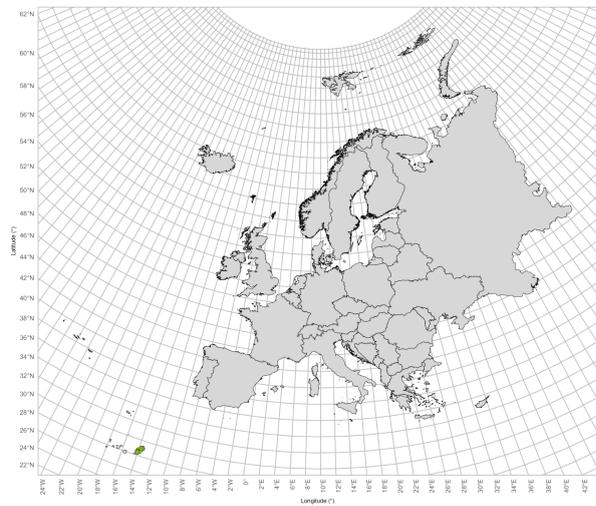
M. (Pseudomegachile) flavipes



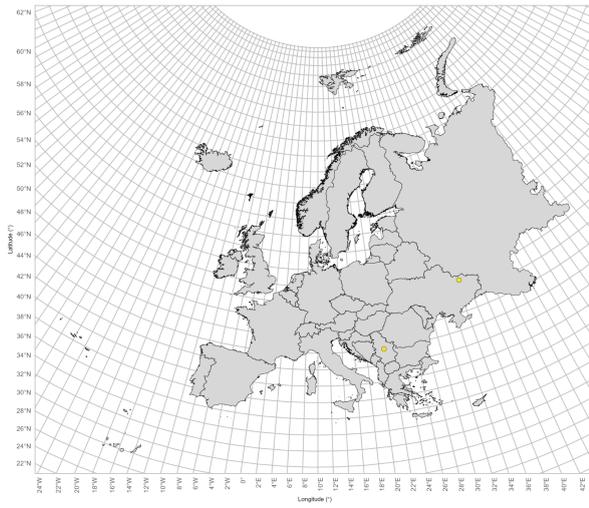
M. (Pseudomegachile) foersteri



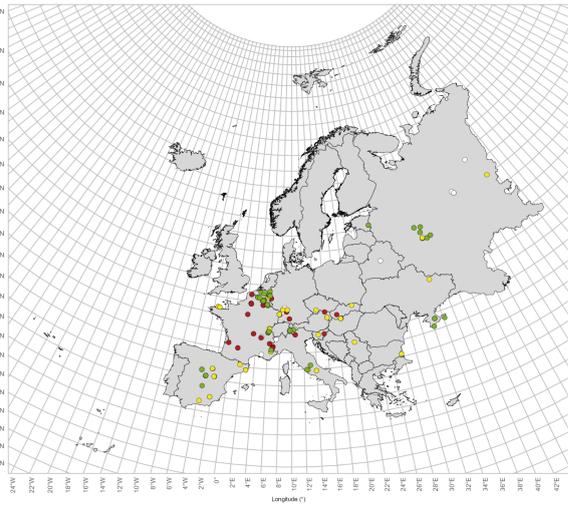
M. (Chalicodoma) fuerteventurae



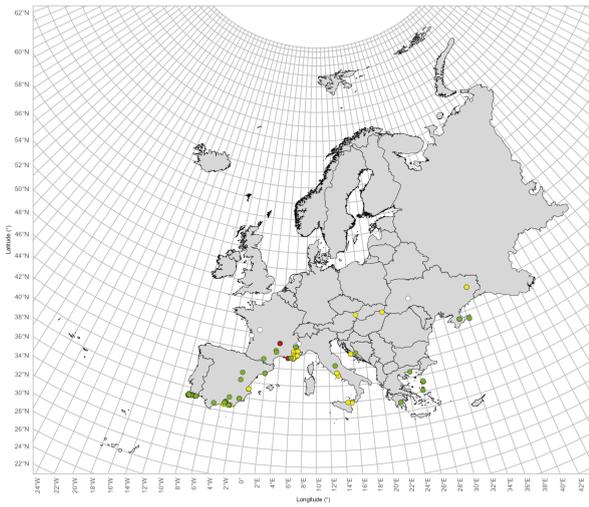
M. (Xanthosarus) fulvimana



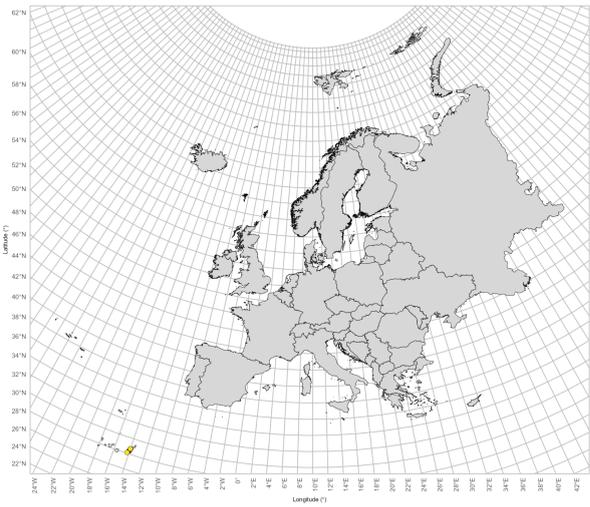
M. (Megachile) genalis



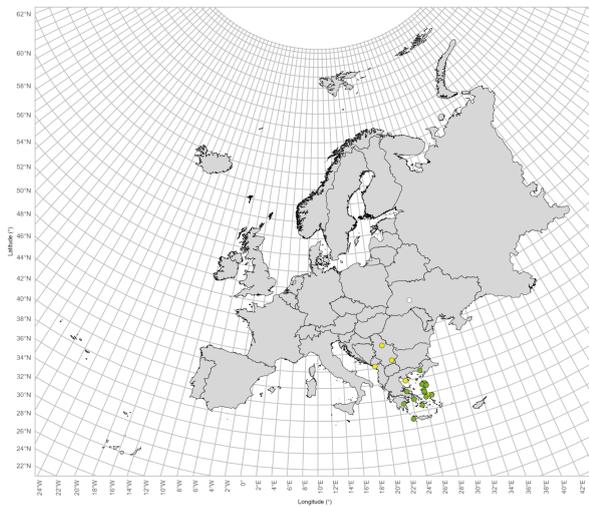
M. (Eutricharaea) giraudi



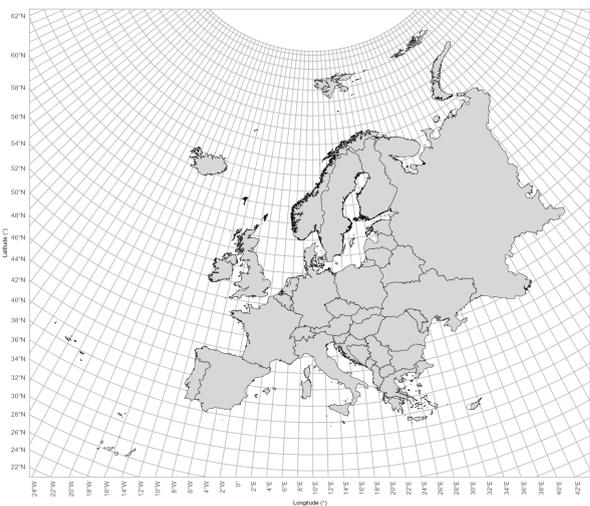
M. (Eutricharaea) hohmanni



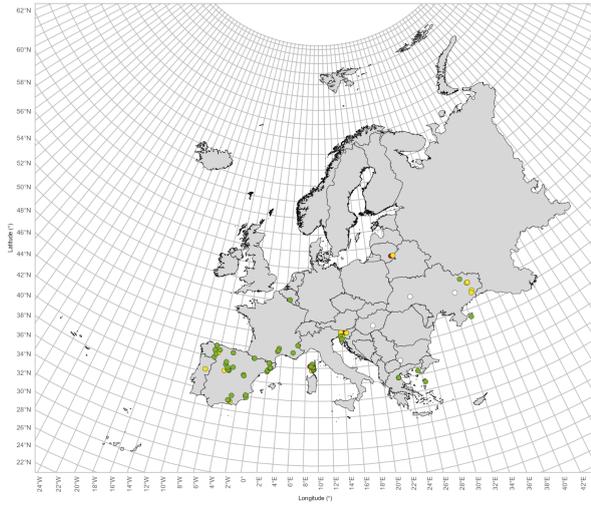
M. (Chalicodoma) hungarica



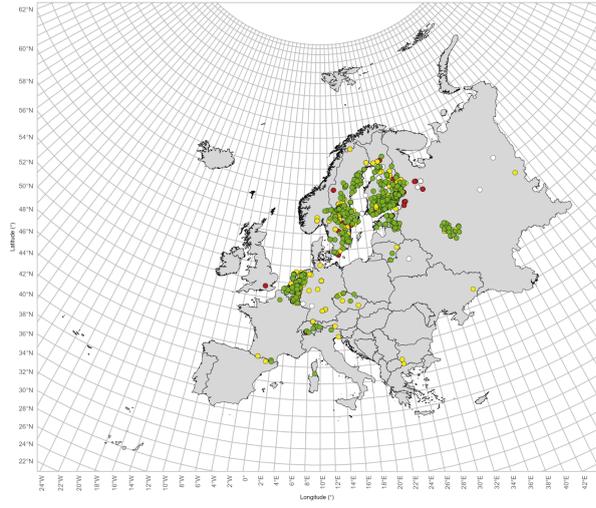
M. (Eutricharaea) inexpectata



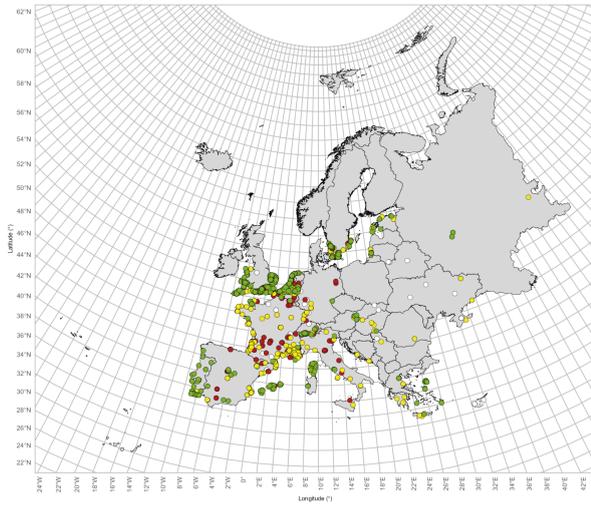
M. (Xanthosarus) lagopoda



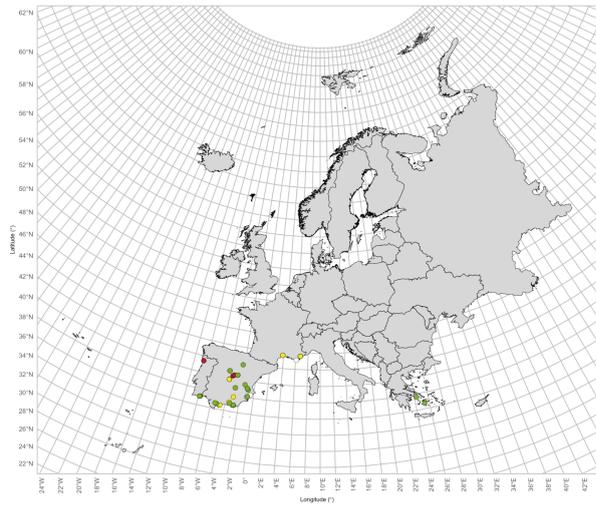
M. (Megachile) lapponica



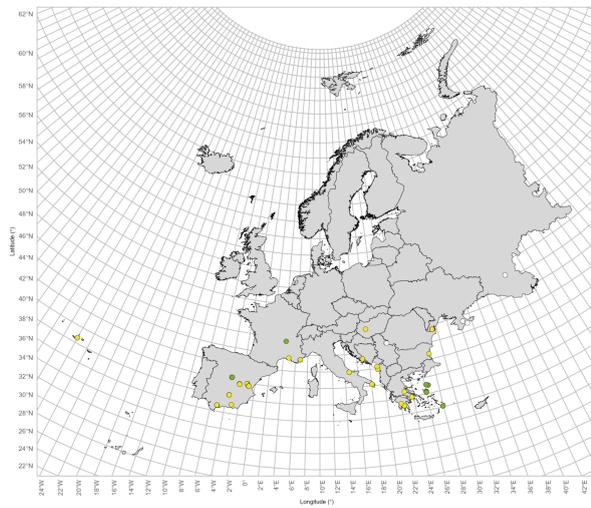
M. (Eutricharaea) leachella



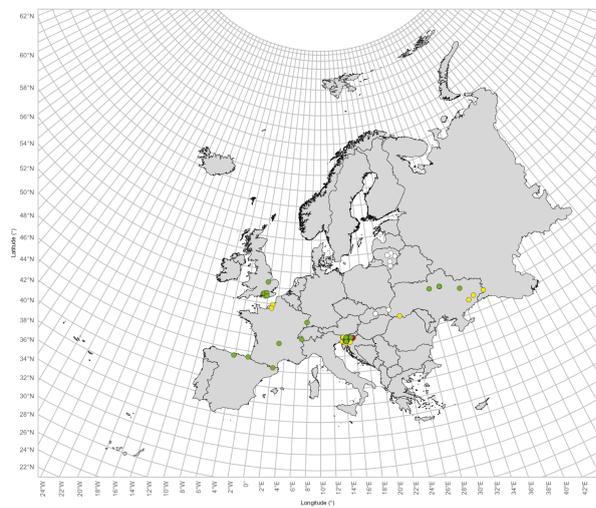
M. (Chalicodoma) lefebvrei



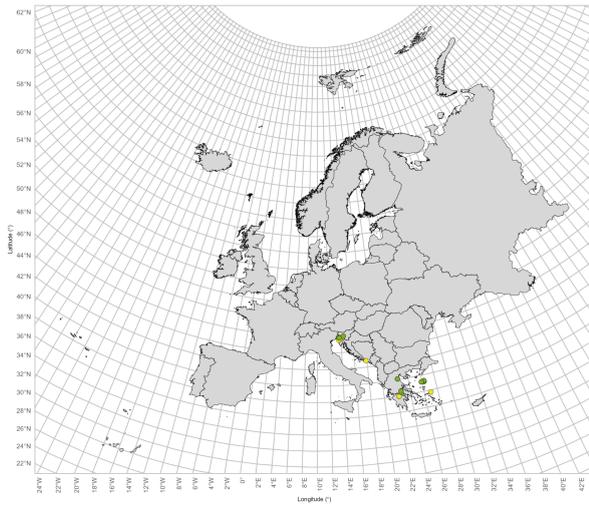
M. (Eutricharaea) leucomalla



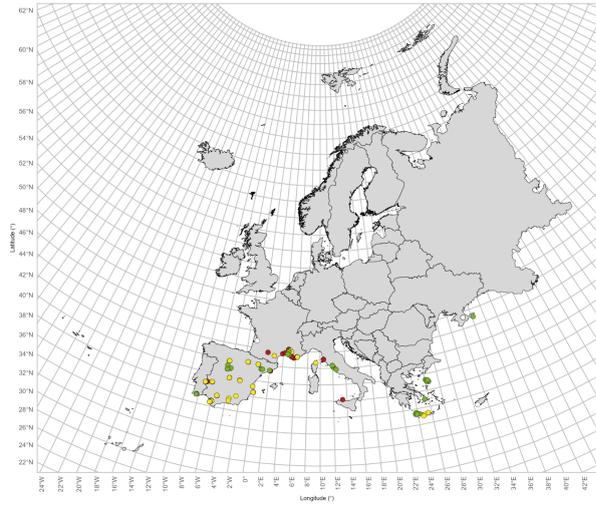
M. (Megachile) ligniseca



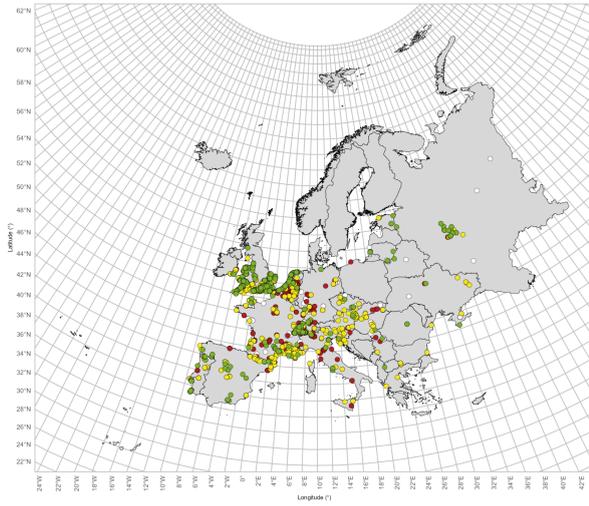
M. (Chalicodoma) manicata



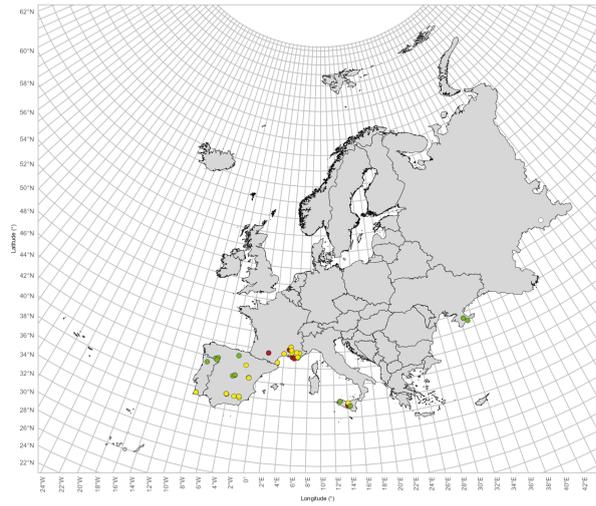
M. (Eutricharaea) marginata



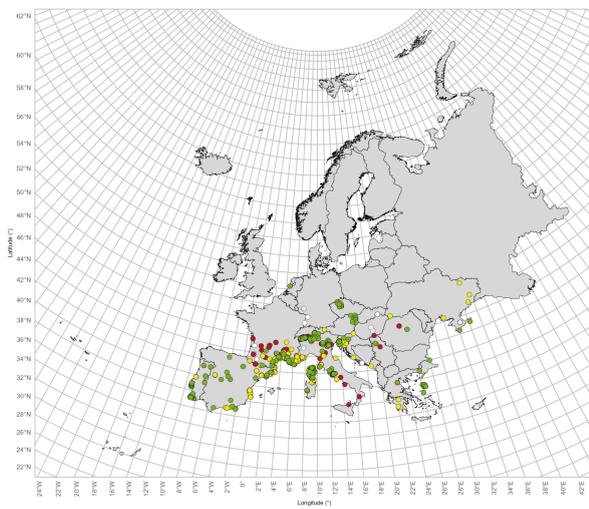
M. (Xanthosarus) maritima



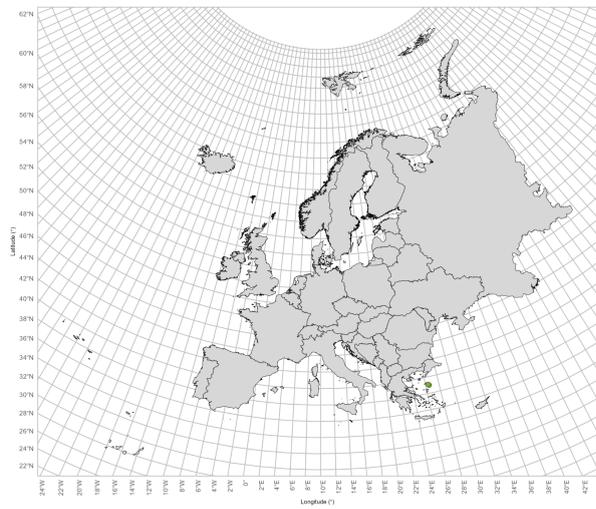
M. (Eutricharaea) melanogaster



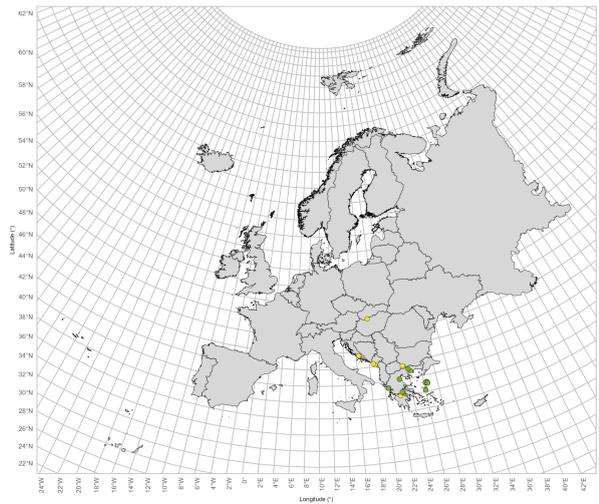
M. (Megachile) melanopyga



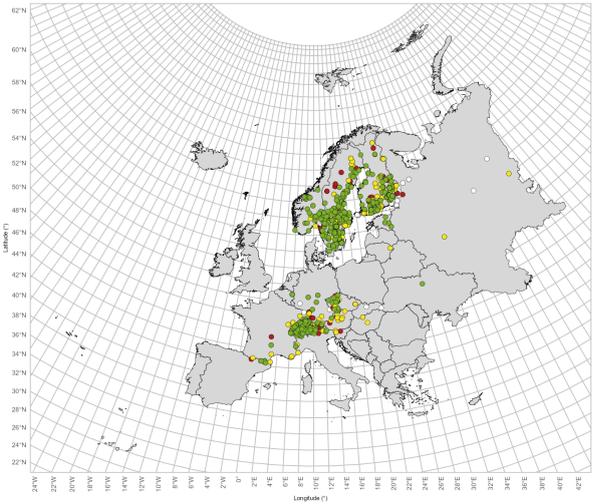
M. (Eutricharaea) minutissima



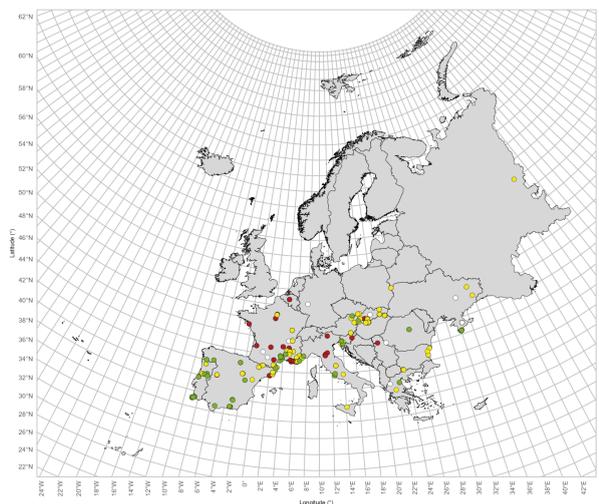
M. (Chalicodoma) montenegrensis



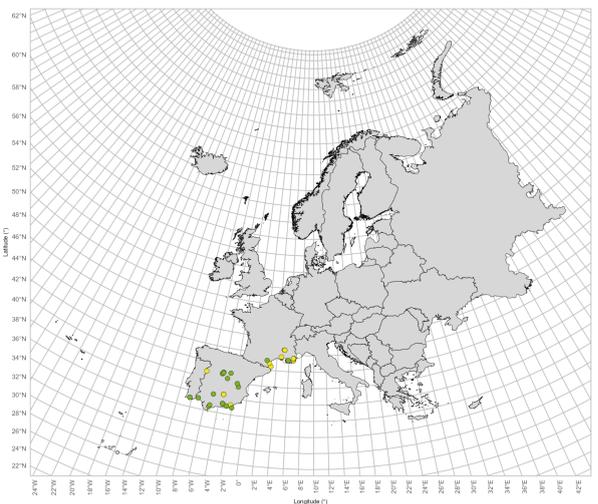
M. (Xanthosarus) nigriventris



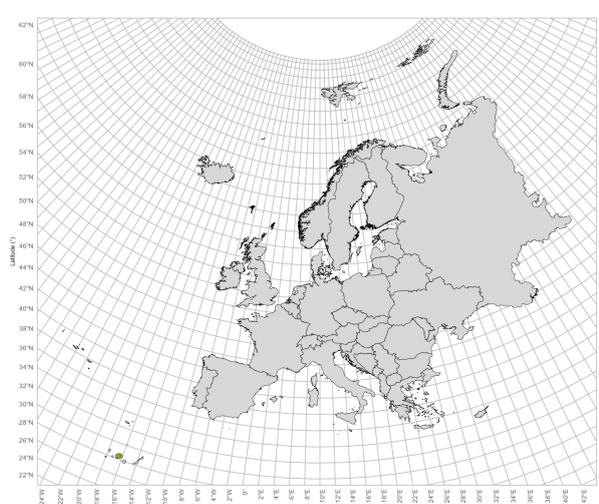
M. (Megachile) octosignata



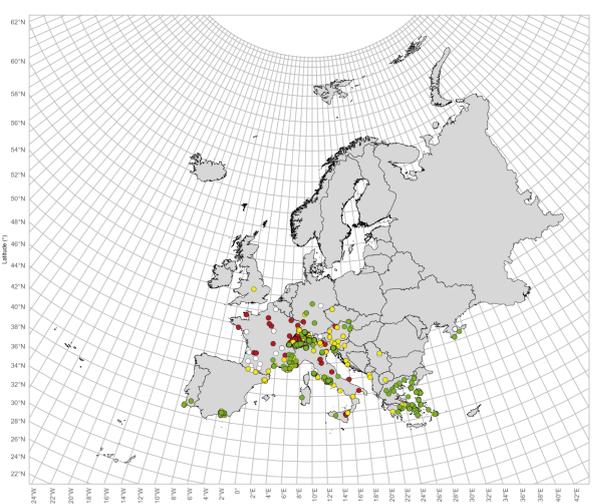
M. (Eutricharaea) opacifrons



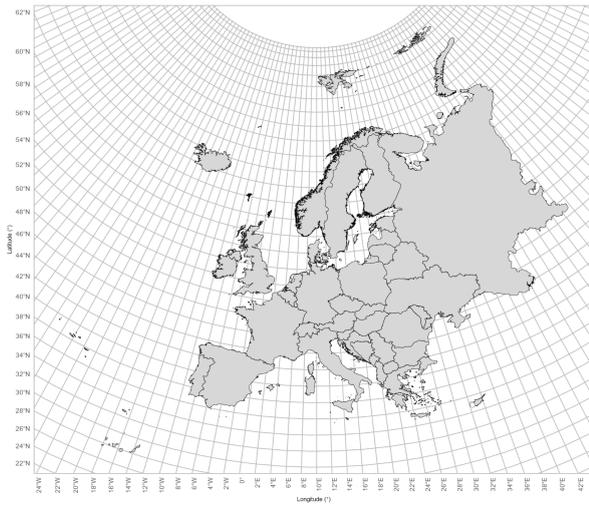
M. (Chelostomoides) otomita



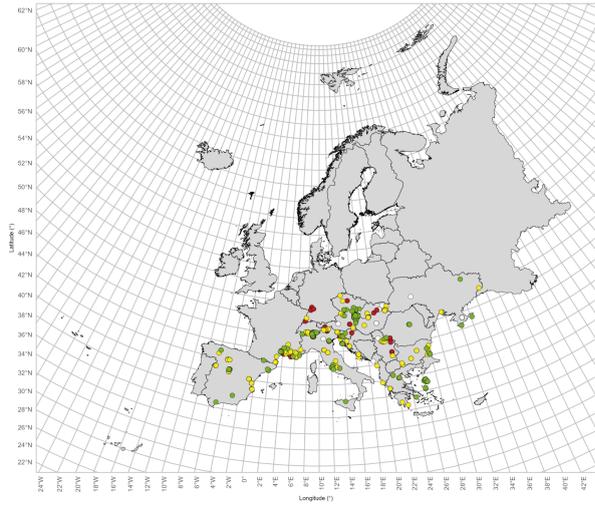
M. (Chalicodoma) parietina



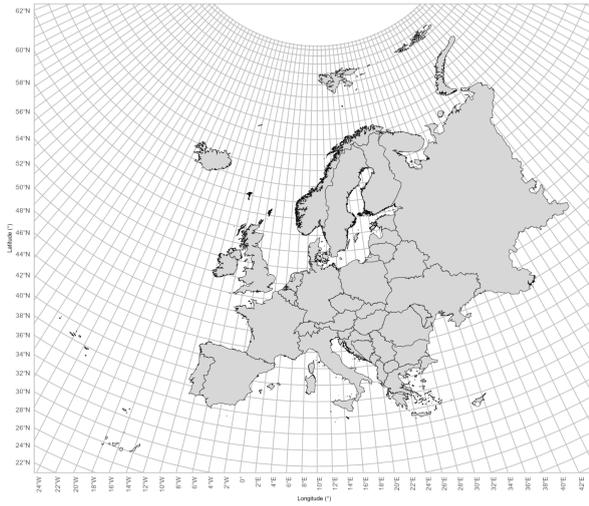
M. (Eurymella) patellimana



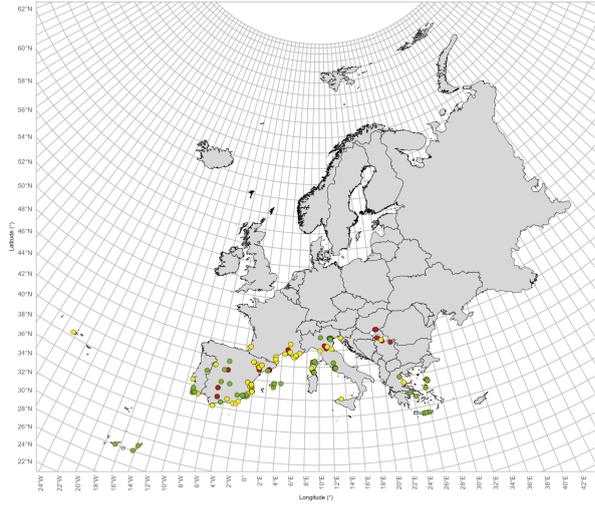
M. (Megachile) pilicrus



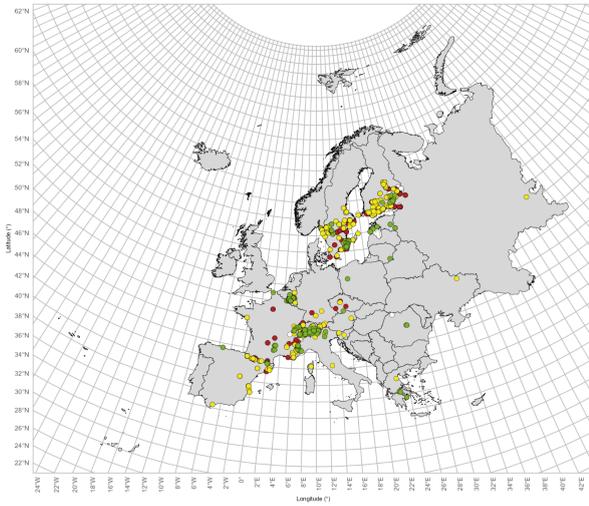
M. (Eutricharaea) posti



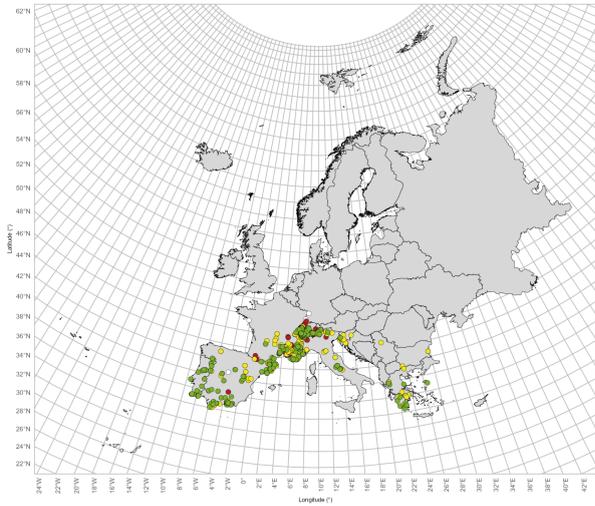
M. (Eutricharaea) pusilla



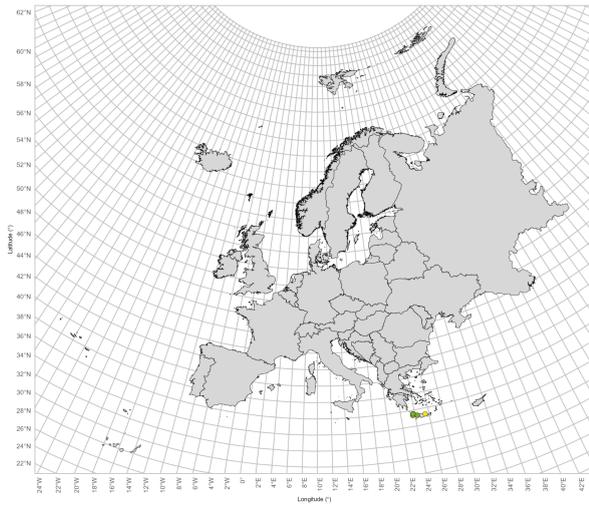
M. (Megachile) pyrenaea



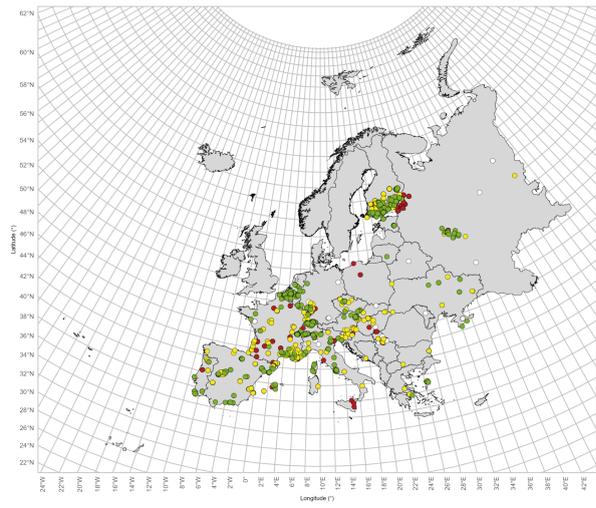
M. (Chalicodoma) pyrenaica



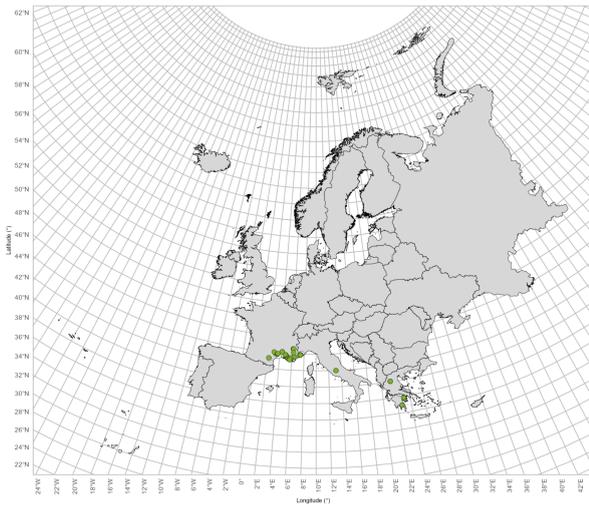
M. (Chalicodoma) roeweri



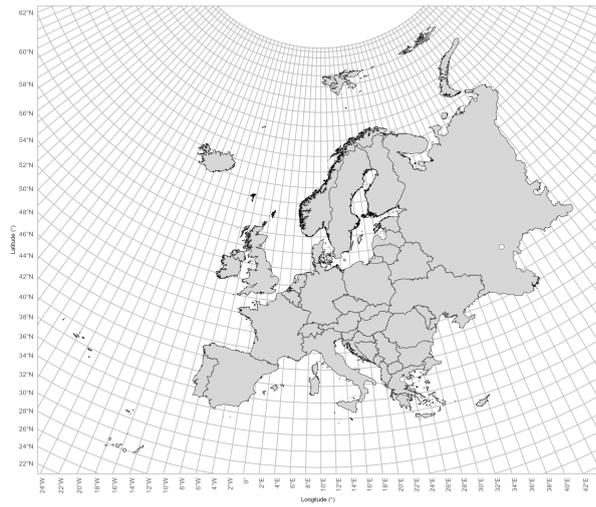
M. (Eutricharaea) rotundata



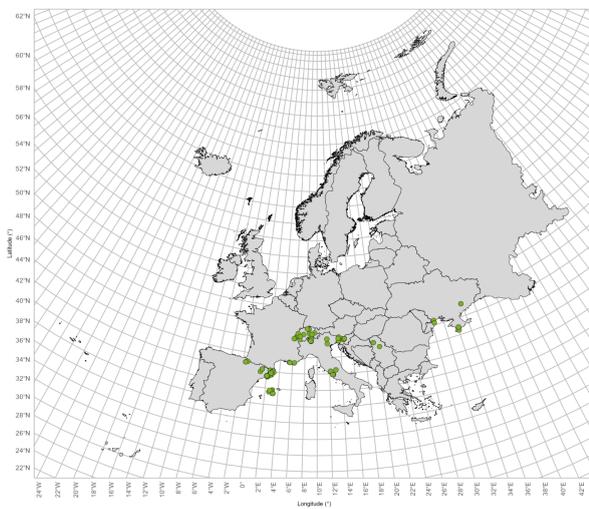
M. (Chalicodoma) rufescens



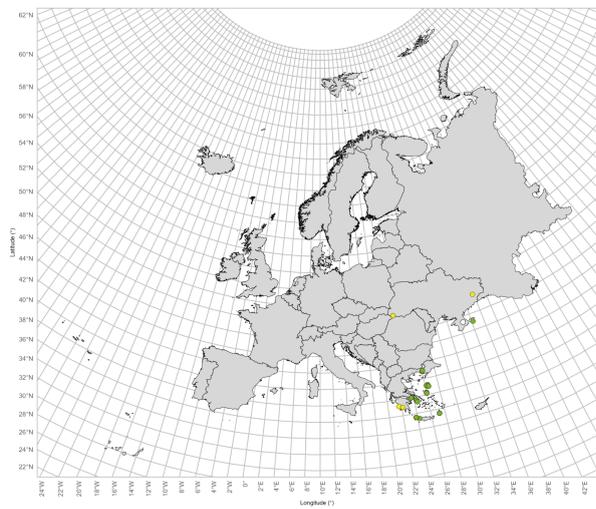
M. (Pseudomegachile) saussurei



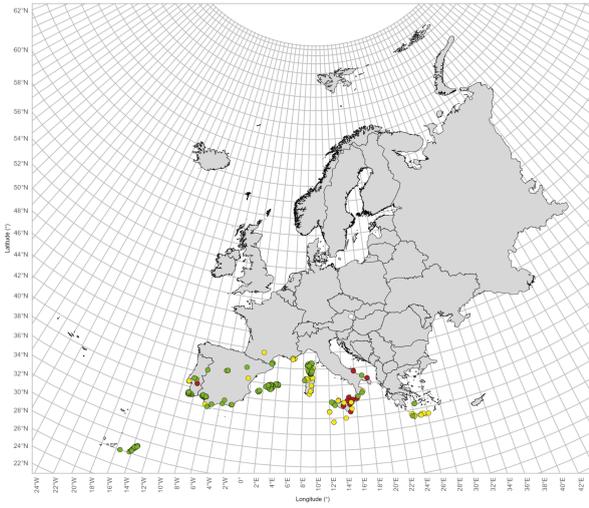
M. (Callomegachile) sculpturalis



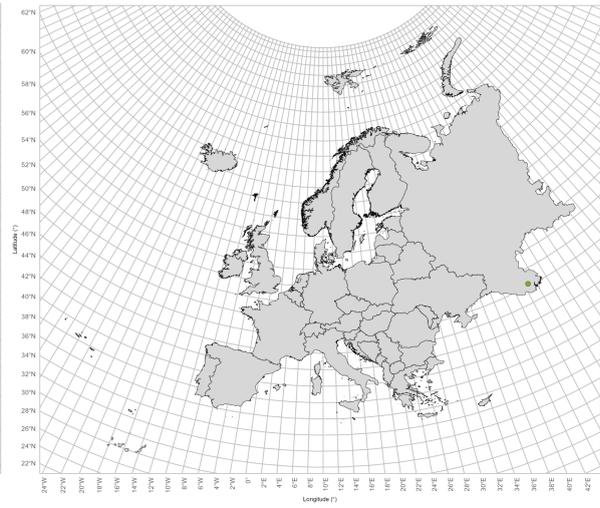
M. (Eutricharaea) semicircularis



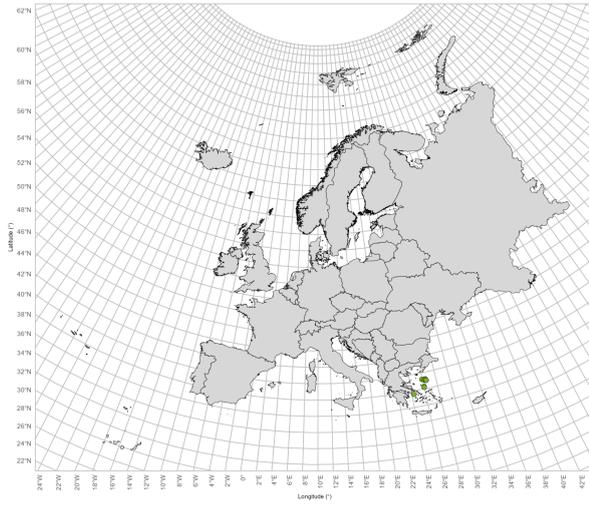
M. (Chalicodoma) sicula



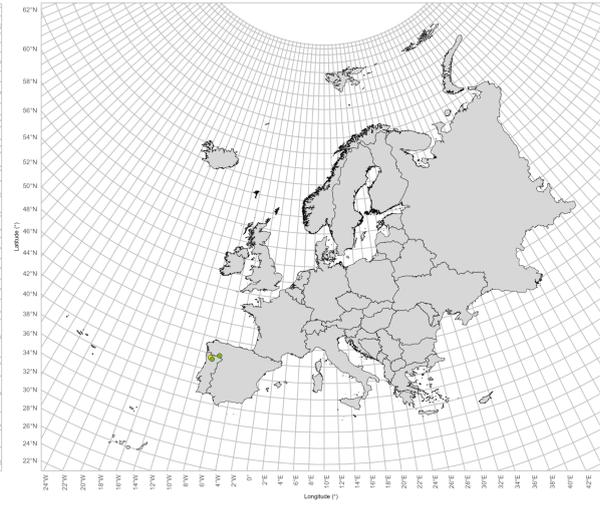
M. (Pseudomegachile) tecta



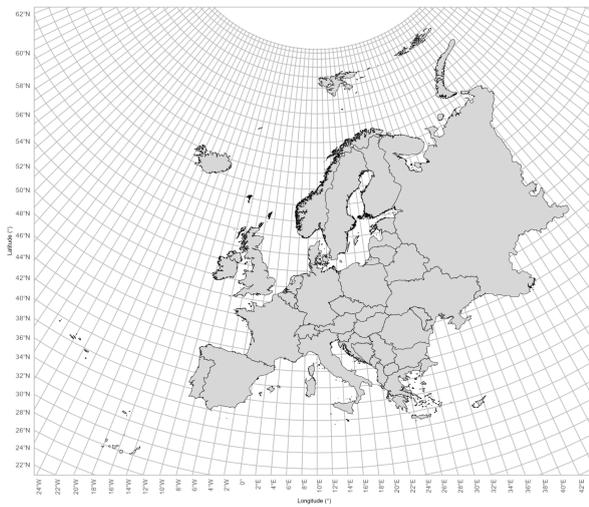
M. (Eutricharaea) tenuistriga



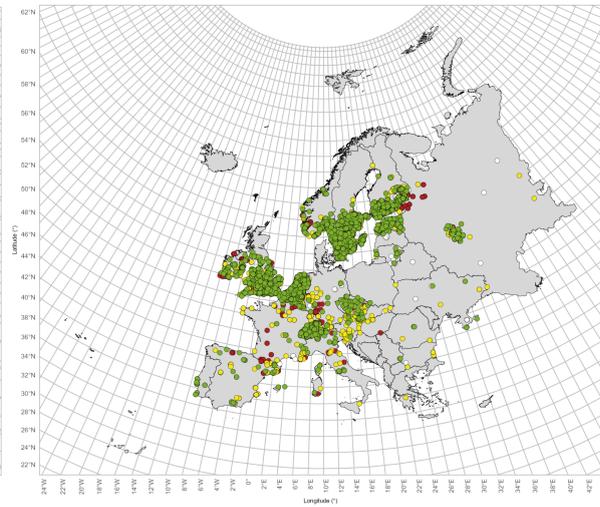
M. (Anodonteutricharaea) thevestensis



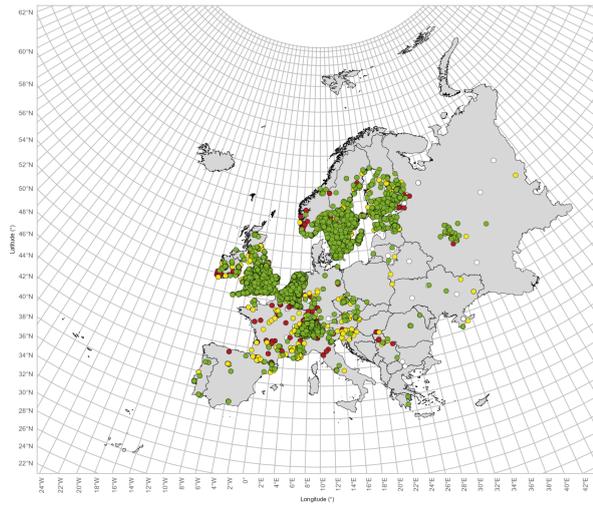
M. (Anodonteutricharaea) troodica



M. (Megachile) versicolor



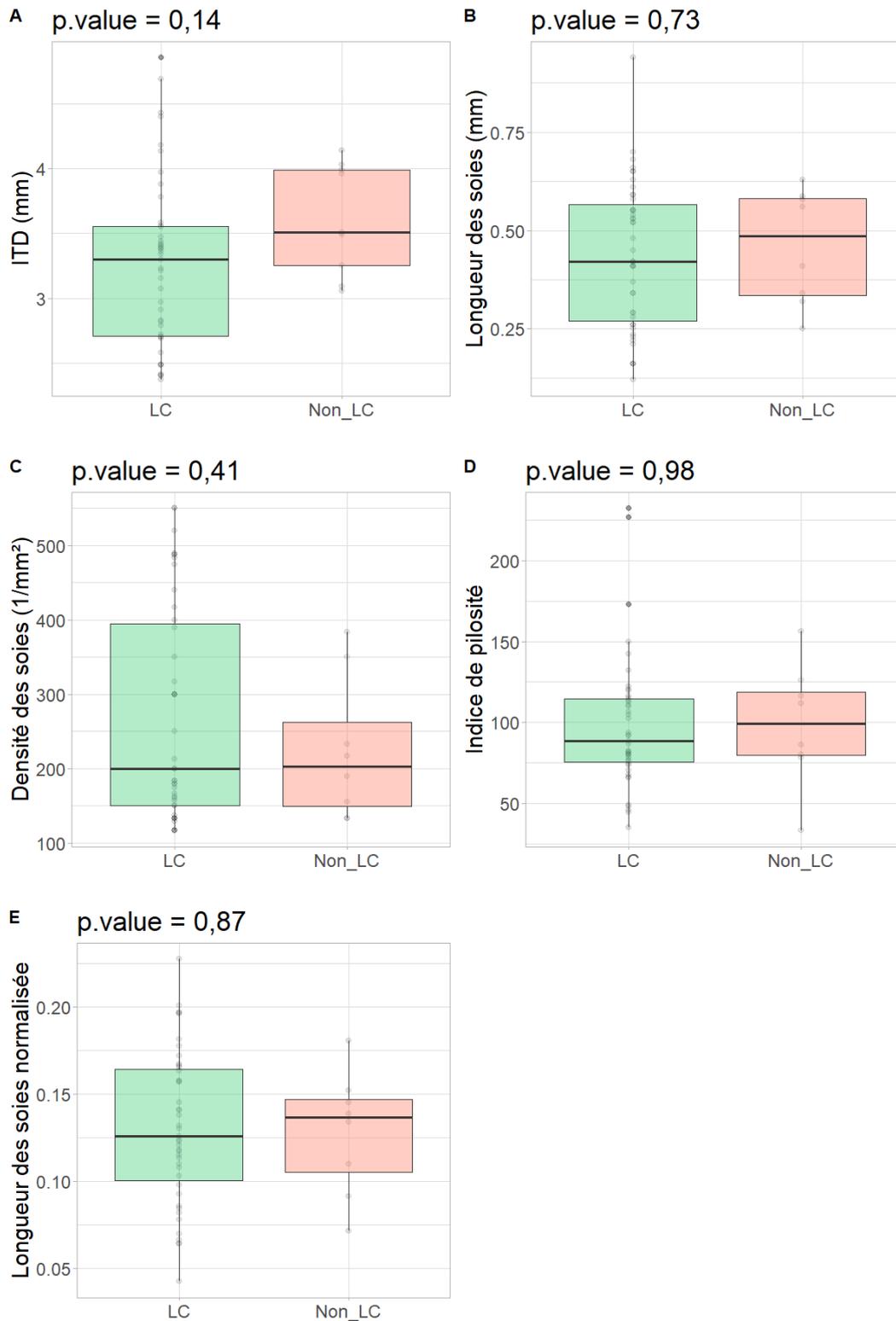
M. (Xanthosarus) willughbiella



Annexe 6. Tableau récapitulatif des tests statistiques cherchant une relation entre les traits et les statuts de conservation. Est mise en gras la ligne du seul test révélant un lien significatif.

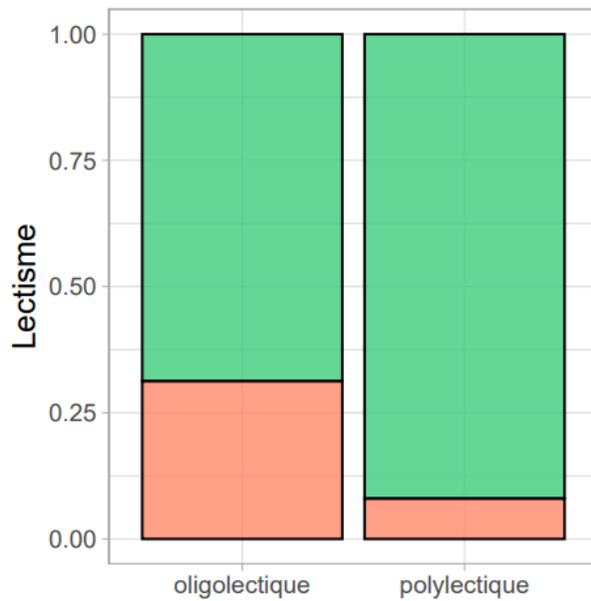
Traits		Modèle	χ^2	df	p.value
Morphologiques	ITD	GLM (binomial)	2,2095	1	0,137
	Longueur des soies	GLM (binomial)	0,1194	1	0,7297
	Longueur des soies normalisée	GLM (binomial)	0,0262	1	0,8713
	Densité des soies	GLM (binomial)	0,7899	1	0,4062
	Indice de pilosité	GLM (binomial)	0,0005	1	0,9816
Écologiques	Lectisme	GLM (binomial)	3,2783	1	0,0702
	Position du nid	GLM (binomial)	0,632	2	0,7291
	Méthode de nidification	GLM (binomial)	1,9966	4	0,7364
Géographiques	SCI	GLM (binomial)	0,2206	1	0,6386
	STI	GLM (binomial)	0,5464	1	0,4598
	AOO	GLM (binomial)	25,701	1	p<0,0001
	EOO	GLM (binomial)	0,519	1	0,4713

Annexe 7. Relations entre les traits morphologiques et les statuts de conservation. Pour les quatre graphes, les statuts de conservations sont scindés entre LC et "Non_LC" (NT, VU, EN). Les espèces classées en tant que DD ou NA n'ont pas été considérées dans ces tests. Les quatre graphes cherchent, respectivement, à mettre en lien le statut de conservation avec (A) la distance inter-tégulaire (ITD), (B) la longueur des soies, (C) la densité des soies, (D) l'indice de pilosité et (E) la longueur des soies normalisée.

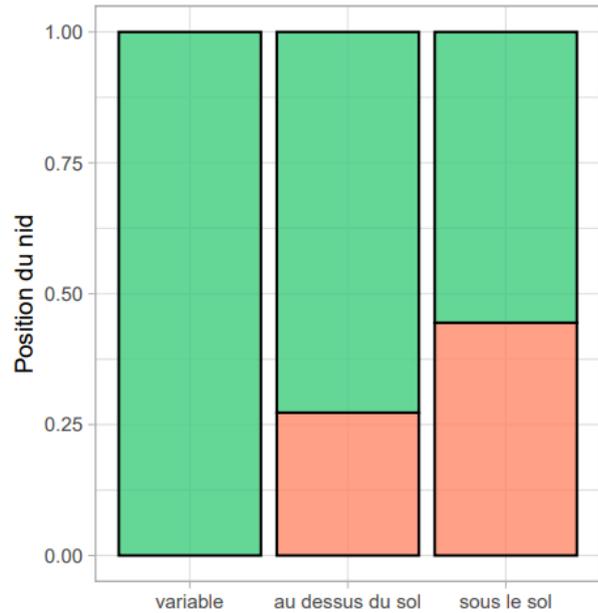


Annexe 8. Relation entre les traits écologiques et les statuts de conservation. Pour les trois graphes, les statuts de conservations sont scindés entre LC et "Non_LC" (NT, VU, EN). Les espèces classées en tant que DD ou NA n'ont pas été considérées dans ces tests. Les trois graphes cherchent, respectivement, à mettre en lien le statut de conservation avec (A) le lectisme, (B) la position du nid et (C) la méthode de nidification.

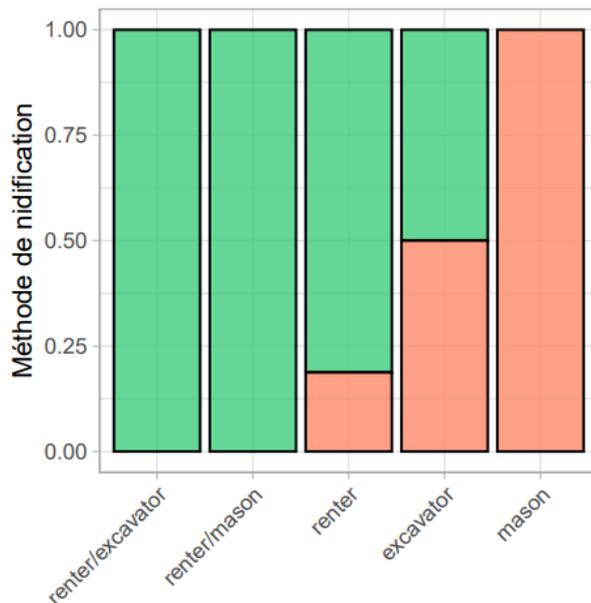
A p.value = 0,07



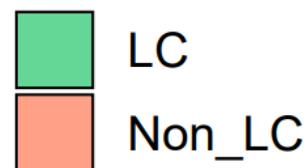
B p.value = 0,73



C p.value = 0,74

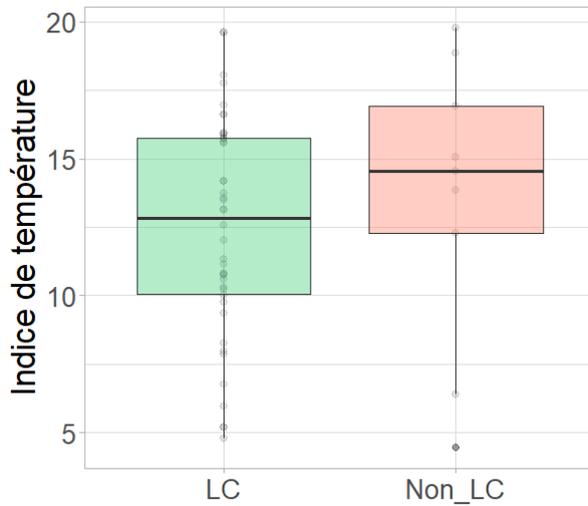


Statut 2023

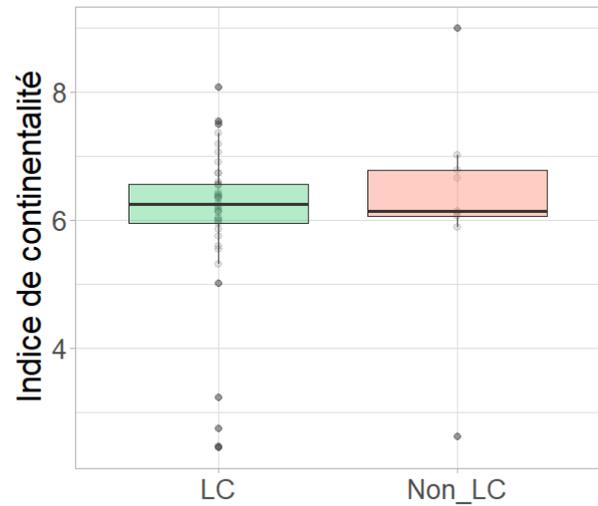


Annexe 9. Relation entre les traits géographiques et les statuts de conservation. Pour les quatre graphes, les statuts de conservations sont scindés entre LC et "Non_LC" (NT, VU, EN). Les espèces classées en tant que DD ou NA n'ont pas été considérées dans ces tests. Les quatre graphes cherchent, respectivement, à mettre en lien le statut de conservation avec (A) l'indice de température (STI), (B) l'indice de continentalité (SCI) et (C) la zone d'occurrence (E00).

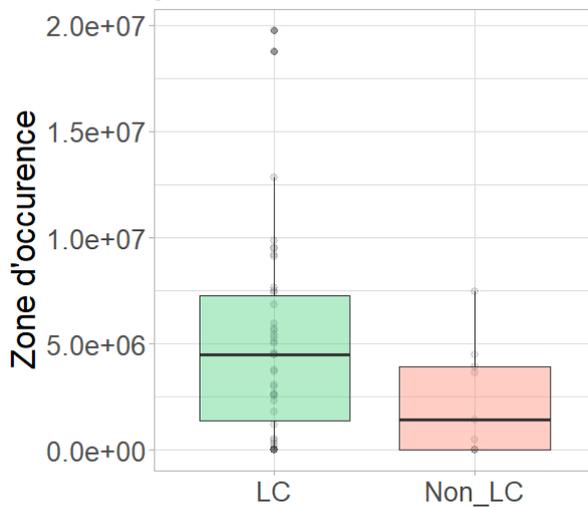
A p.value = 0,46



B p.value = 0,64



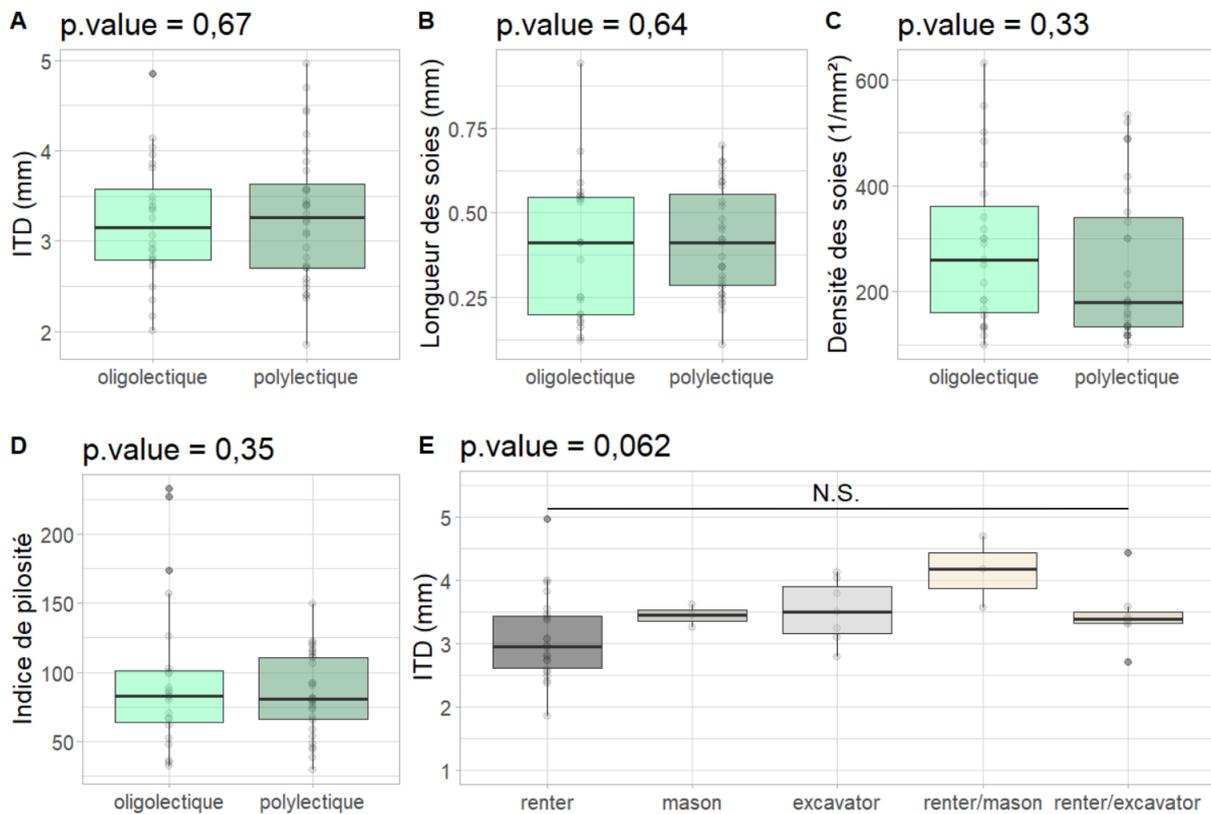
C p.value = 0,47



Annexe 10. Tableau récapitulatif des tests statistiques cherchant une relation entre les traits morphologiques et écologiques. Est mise en gras la ligne du seul test révélant un lien significatif.

Trait 1	Trait 2	Modèle	χ^2	df	p.value
Lectisme	ITD	GLM (binomial)	0,1762	1	0,6746
Lectisme	Longueur des soies	GLM (binomial)	0,2206	1	0,6386
Lectisme	Longueur des soies normalisée	GLM (binomial)	0,2831	1	0,5947
Lectisme	Densité des soies	GLM (binomial)	0,9682	1	0,3251
Lectisme	Indice de pilosité	GLM (binomial)	0,8596	1	0,3539
Position du nid	ITD	LM	2,7296	2	0,0336
Méthode de nidification	ITD	LM	3,6822	4	0,0617

Annexe 11. Graphes des tests statistiques cherchant à trouver une relation entre les traits morphologiques et écologiques. Les quatre premiers cherchent à mettre en lien le lectisme avec (A) la distance inter-tégulaire (ITD), (B) la longueur des soies, (C) la densité des soies et (D) l'indice de pilosité. Le dernier graphe traduit (E) la relation entre la méthode de nidification et l'ITD. N.S. : Non significatif.



Annexe 12. Tableau récapitulatif des tests statistiques cherchant une relation entre les traits morphologiques et géographiques. Sont mises en gras les lignes des tests révélant un lien significatif.

Trait 1	Trait 2	Modèle	χ^2	df	p.value
STI	ITD	LM	1,05	1	0,8073
STI	Longueur des soies	LM	108,18	1	0,0088
STI	Longueur des soies normalisée	LM	187,96	1	0,0004
STI	Densité des soies	LM	86,79	1	0,0196
STI	Indice de pilosité	LM	1,55	1	0,7602
SCI	ITD	GLM (gamma)	1,4104	1	0,235
SCI	Longueur des soies	GLM (gamma)	0,0698	1	0,7916
SCI	Densité des soies	GLM (gamma)	0,7122	1	0,3987
SCI	Indice de pilosité	GLM (gamma)	1,8695	1	0,1715

Annexe 13. Tableau récapitulatif des tests statistiques cherchant une relation entre les traits écologiques et géographiques.

Trait 1	Trait 2	Modèle	χ^2	df	p.value
STI	Lectisme	GLM (binomial)	0,0432	1	0,8353
STI	Position du nid	LM	63,66	2	0,1339
STI	Méthode de nidification	LM	100,13	4	0,1638
SCI	Lectisme	GLM (binomial)	2,9448	1	0,08615