



DIPARTIMENTO DI SCIENZE AGRARIE ALIMENTARI E AMBIENTALI

CORSO DI LAUREA IN: SCIENZE FORESTALI E AMBIENTALI

# GLI APOIDEI SELVATICI: IMPORTANZA CARATTERISTICHE E CONSERVAZIONE

TIPO TESI: COMPILATIVA

Studentessa: SARA INNAMORATI

Relatrice: PROF. SARA RUSCHIONI

ANNO ACCADEMICO 2020-2021

*Alla mia famiglia e a me stessa.*

# INDICE

INTRODUZIONE .....	5
CAPITOLO 1: GLI IMENOTTERI APOIDEI .....	7
1.1 COEVOLUZIONE CON LE ANGIOSPERME .....	11
1.2 : ALIMENTAZIONE E MORFOLOGIA.....	13
1.3 NIDIFICAZIONE .....	22
1.4 SOCIALITÀ E CICLI VITALI .....	27
CAPITOLO 2: IMPORTANZA E CONSERVAZIONE .....	31
CONCLUSIONI.....	41
BIBLIOGRAFIA.....	43
SITOGRAFIA .....	57

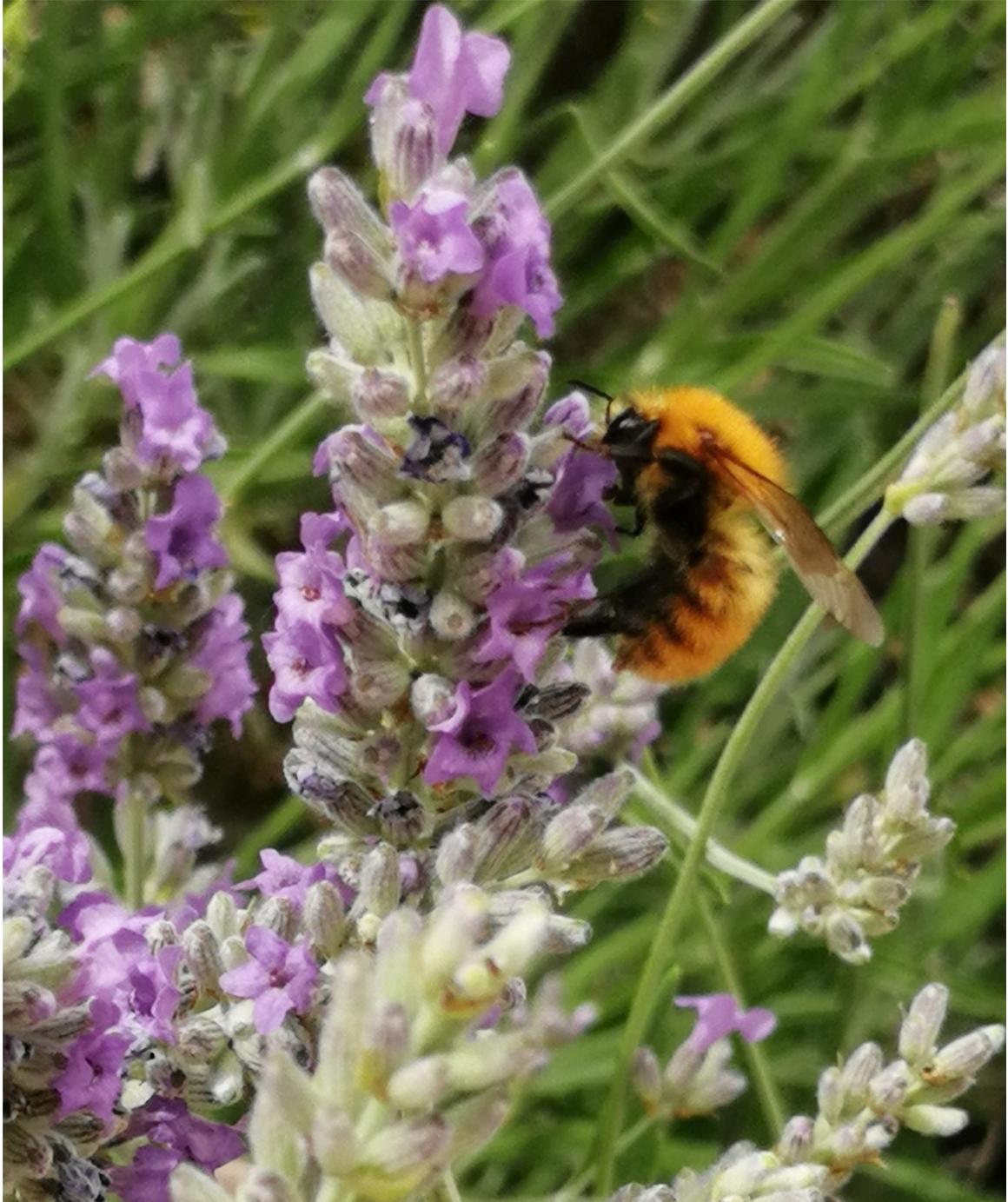


Figura 1. Femmina di *Bombus pascuorum* Scopoli 1763, su *Lavandula angustifolia* Mill., 1768. (Foto di Sara Innamorati, 2021).

## INTRODUZIONE

Quando si parla di Api, spesso l'unica immagine che viene in mente è quella di *Apis mellifera* spp., cioè l'ape da miele per antonomasia, ma la realtà è che nel Mondo esistono tantissime altre specie di Apoidei, molto spesso solitari e con stili di vita e morfologie differenti dall'ape che noi tutti conosciamo. La caratteristica che però accomuna tutti è la dieta: esclusivamente a base di nettare e di polline, riguardante sia lo stadio di adulto che quello larvale (Manino et al., 2013) ed è proprio per la loro dieta che sono considerati gli insetti pronubi per eccellenza (Ricciardelli d'Albore et al., 2000). È grazie a questa dipendenza trofica dalle piante a fiore che è nato un lungo processo di coevoluzione tra gli antenati delle specie attuali di Apoidei, e i fiori, nel corso del quale gli Apoidei hanno sviluppato strutture anatomiche e comportamenti che consentono loro di ottimizzare la raccolta di nettare e polline, mentre le piante hanno modificato la struttura degli organi fiorali e la disponibilità di queste ricompense alimentari in modo da assecondare l'azione pronuba degli Apoidei (Manino et al, 2013).

Per coevoluzione si intende l'evoluzione interdipendente di caratteri a determinazione genetica in due o più specie che mostrano un'interazione ecologica evidente; è spesso rappresentata da una serie di risposte evolutive reciproche in ognuna delle due o più specie che partecipano all'interazione, attivate dal cambiamento evolutivo di una di esse ([www.treccani.it](http://www.treccani.it)). Talvolta la coevoluzione può sfociare, come in questo caso, in relazioni mutualistiche, nelle quali entrambi gli organismi partecipanti alla simbiosi traggono reciproco vantaggio: gli Apoidei il nutrimento, le Angiosperme l'impollinazione.

Sebbene molte specie di insetti siano impollinatori, si è frequentemente ritenuto che la maggior parte dell'impollinazione delle colture agricole fosse associata alle api mellifere. Con il progredire della conoscenza, si è visto che quest'ultime si limiterebbero ad integrare il processo dell'impollinazione, come dimostrano diversi

studi (Gresty et al., 2018; Biella P. et al., 2019), anziché sostituire l'impollinazione da parte degli insetti selvatici, che hanno invece un ruolo vitale nell'impollinazione delle coltivazioni (Garibaldi et al., 2013).

La presenza significativa di popolazioni di Apoidei selvatici è in grado di favorire un incremento nella resa produttiva in termini di quantità e di qualità delle colture ed è indispensabile per il mantenimento degli equilibri ecologici (ISPRA, 2021), ma il calo nelle popolazioni di questi insetti, segnalato in molti territori, si traduce in un fenomeno e una tendenza preoccupanti per la conservazione delle comunità vegetali (Biesmeijer et al., 2006; Potts et al., 2010; Winfree, 2010).

La riproduzione di circa l'84% delle specie vegetali e il 76% della produzione alimentare europea dipende dall'impollinazione degli Apoidei, con un valore economico stimato di 14,2 miliardi di euro all'anno (Hanley N. et al., 2015; Leonhardt, S. D., et al., 2013).

Nonostante tutto, negli ultimi anni sta sempre più aumentando il declino dell'abbondanza, della diversità e dello stato di salute degli impollinatori, selvatici e domestici. Numerose specie impollinatrici sono a rischio di estinzione a causa di rischi di varia natura che spesso agiscono in sinergia tra loro: distruzione, degradazione e frammentazione degli habitat, inquinamento da agenti fisici e chimici, cambiamenti climatici e diffusione di specie aliene invasive, parassiti e patogeni (ISPRA, 2020). Le principali minacce sono dovute alle attività umane che modificano il loro habitat: sottrazione di suolo, uso sconsiderato di agrofarmaci, modificazione di indirizzi colturali, urbanizzazione, inquinamento, eccessivo sfruttamento dei pascoli, abbandono delle aree rurali con la conseguente riforestazione naturale, cambiamenti climatici e diffusione di parassiti e malattie veicolate dall'introduzione di nuove specie aliene invasive (ISPRA, 2021).

Un'impollinazione adeguata è, infatti, condizione necessaria per la conservazione a lungo termine della flora selvatica e per il miglioramento quantitativo e qualitativo di numerose coltivazioni (Corbet et al., 1991).

## CAPITOLO 1 - GLI IMENOTTERI APOIDEI

Gli Imenotteri (Hymenoptera) sono un ordine di insetti che comprende oltre 120.000 specie diffuse in tutto il mondo. Il nome si riferisce alle ali membranose, e deriva dal greco antico *hymèn*, “membrana” e *pteròn*, “ala”. (Pinzauti, 2000).

Gli Imenotteri si dividono in due sottordini: i Sinfiti (Synphyta), caratterizzati dall'aver l'addome unito al torace senza strozzatura e gli Apocriti (Apocrita), più evoluti, con torace ben separato dall'addome (Pinzauti, 2000).

La superfamiglia Apoidea è una delle molte superfamiglie appartenente alla sezione Aculeata del sottordine degli Apocriti, ed è quella che comprende le specie di Apoidei di grande interesse ed importanza per l'impollinazione delle piante spontanee e coltivate (Pinzauti, 2000). Alla sezione Aculeata appartengono, oltre agli Apoidei, anche vespe e formiche (Michener, 2007). Gli Apoidei sono divisibili in due gruppi: le vespe sfecoidi (o spoidi), o Spheciformes, e gli Apoidei, o Apiformes (Brothers, 1975).

Nel mondo si enumerano circa 20.000 specie di Apoidei, appartenenti a circa 1200 generi e sono solitamente ripartiti in 7 famiglie: *Andreeanidae*, *Apidae*, *Colletidae*, *Halictidae*, *Melittidae*, *Megachilidae* e *Stenotritidae* (Michener 2007, Engel 2005, 2011).

In Europa è stata censita una fauna di circa 2000 specie di Apoidei (Tab. 1; Fig. 2); precisamente per la redazione della Lista Rossa delle Api Europee (Nieto et al. 2014) sono state censite 1965 specie, ma questo numero è stato aggiornato successivamente a 2051 specie (Rasmont et al., 2017), quindi l'Europa ospita circa il 10% della diversità mondiale degli Apoidei, anche se il continente rappresenta solo il 7% degli habitat terrestri (Nieto et al., 2014).

Tabella 1. Apoidei presenti in Europa (Pinzauti, 2000).

<b>Famiglie</b>	<b>Generi</b>
Apidae	<i>Apis</i>
	<i>Bombus</i>
Anthophoridae	<i>Eucera</i>
	<i>Anthophora</i>
	<i>Ceratina</i>
	<i>Xylocopa</i>
	<i>Megachile</i>
Megachilidae	<i>Osmia</i>
	<i>Heriades</i>
	<i>Anthidium</i>
	<i>Coelioxys</i>
	<i>Megachile</i>
Andrenidae	<i>Andrena</i>
	<i>Melitturga</i>
Melittidae	<i>Melina</i>
Halictidae	<i>Halictus</i>
	<i>Nomia</i>
Colletidae	<i>Colletes</i>
	<i>Propolis</i>

Per quanto riguarda l'Italia, l'ultimo elenco ufficiale compilato in occasione della realizzazione della Checklist della Fauna Italiana, annovera 944 specie appartenenti a sei delle sette famiglie conosciute a livello mondiale: *Colletidae*, *Andrenidae*, *Halictidae*, *Melittidae*, *Megachilidae* e *Apidae* (Pagliano, 1995).

La grande diversità di specie presenti in Italia è possibile per motivi diversi. Gli Apoidei selvatici presentano in tutto il globo i principali hot-spot di biodiversità nelle aree a clima mediterraneo situate tra i 30° e i 45° di latitudine. L'Italia ricade quasi per intero in questa fascia, con una estensione nord-sud da 47° 29' N a 35° 29' N. Inoltre, il notevole gradiente altitudinale della penisola (dalla pianura ai 4810 m s.l.m. del Monte Bianco) e la complessità geologica e orografica, determinano una grande diversità di climi e ambienti naturali. Questi fattori contribuiscono a rendere

la fauna apistica italiana una tra le più ricche del mondo in rapporto alla superficie del paese (Quaranta et al., 2018).

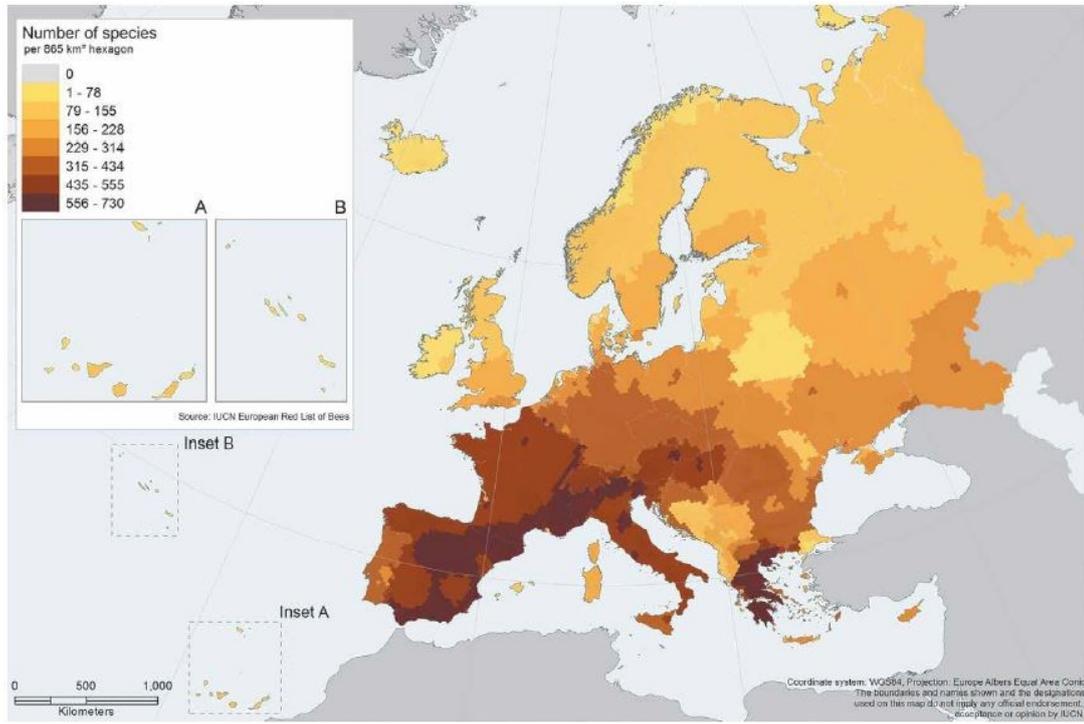


Figura 2. Ricchezza delle specie di Apoidei in Europa. (Nieto et al., 2014).

Gli Apoidei comparsero nel pianeta Terra, probabilmente tra l'inizio e la metà del Cretaceo, circa 140 a 110 Milioni di anni fa (Danforth et al., 2013) da un gruppo parafiletico, ovvero un gruppo sistematico avente un antenato comune, ma che non comprende tutte le specie discendenti da esso ([www.treccani.it](http://www.treccani.it)), di vespe cacciatrici denominate collettivamente vespe sfeciformi (Michener 2007), vespe sfecoidi (Prentice 1998) o vespe apoidi (Melo 1999).

Gli Apoidei sono quindi essenzialmente "vespe vegetariane" (Danforth et al., 2013), che hanno sostituito la loro dieta carnivora, di ragni e insetti, con polline e nettare (Danforth, 2007) in quanto cercare ricompense polliniche regolarmente e ben visibili, sarebbe stato più facile che cercare e sottomettere prede mobili, che generalmente cercavano di nascondersi (Engel, 2001; Engel, 2004). Il consumo di polline è stato il precursore evolutivo dell'impollinazione (Labandeira, 1998).

A livello filogenetico, studi molecolari abbastanza recenti (Ohl et al., 2006; Pilgrim et al., 2008), hanno suggerito che gli Apoidei si originano all'interno dei *Crabronidae*, anche se il posizionamento preciso degli Apoidei all'interno di essi rimane poco chiaro. (Danforth et al., 2013).

Per quanto riguarda la filogenesi a livello di famiglie (Fig. 3), i dati molecolari hanno fornito nuove informazioni: in passato, la famiglia dei *Colletidae* era tradizionalmente vista come la famiglia di Apoidei più basale, cioè la famiglia sorella delle restanti famiglie di Apoidei, in quanto condividono una forma glossale simile alle vespe apoidi, ma studi morfologici e molecolari hanno ampiamente supportato un nodo radice vicino, o all'interno, ai Melittidi (Alexander et al., 1995; Engel, 2001; Michener, 2007, Danfoft et al., 2013).

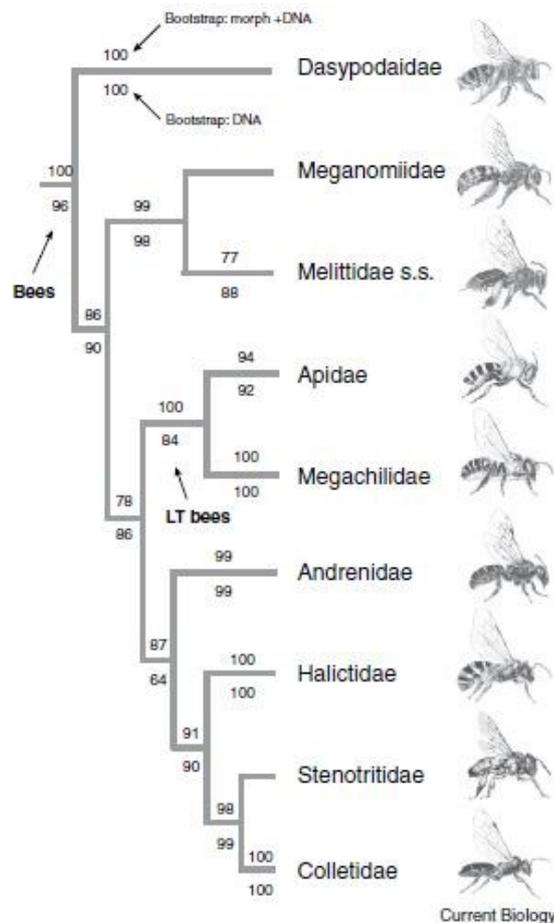


Figura 3. Filogenesi delle famiglie di Apoidei basata su cinque geni più la morfologia.

Sui rami sono indicati i valori bootstrap. (Danforth et al., 2006).

L'albero filogenetico di figura 3 ha alcune importanti implicazioni per la comprensione dell'evoluzione degli Apoidei, ovvero che la specializzazione nel polline della pianta ospite, comportamento praticamente universale all'interno dei *Melittidae*, è un tratto primitivo per gli Apoidei. Inoltre, l'albero suggerisce che la prima diversificazione degli Apoidei può essere avvenuta in Africa, dove si concentra la maggior parte della diversità dei melittidi. Infine, questa topologia dell'albero corrisponde più strettamente alla comparsa cronologica dei fossili di Apoidei, rispetto alla topologia alternativa (*status quo*) (Danforth, 2007).

### 1.1 COEVOLUZIONE CON LE ANGIOSPERME

Gli insetti pronubi e le piante a impollinazione entomofila sono legati da un rapporto di mutua dipendenza, in cui gli insetti dipendono dalle piante per le fonti alimentari, mentre le piante dipendono dagli insetti per la riproduzione (Bortolotti, 2019). Si stima che le Angiosperme comprendono più di 352.000 specie (Paton et al., 2008) e sono il gruppo più diversificato di piante vascolari, coprendo quasi tutti gli habitat terrestri e molti habitat acquatici (Soltis et al., 2004). Fino ad oggi, hanno sviluppato caratteristiche finalizzate ad attirare gli impollinatori, attraverso forme, colori, odori e strutture floreali, ma soprattutto, attraverso le tanto ambite “ricompense” di nettare e polline (Fig. 4) (Bortolotti, 2019).

Gli Apoidei sono probabilmente il gruppo più importante di insetti impollinatori di Angiosperme (Danforth et al., 2013), ma per aver contribuito alla diversità delle piante da fiore osservate oggi, gli Apoidei devono essere stati presenti e diversificatesi nello stesso momento in cui si stavano diversificando le Angiosperme (Cardinal et al., 2013).

Analisi bayesiane forniscono un'ampia gamma di date sulla supposta comparsa delle Angiosperme del gruppo della corona: 221,5-275 milioni di anni fa (Magallon, 2010); 147-183 milioni di anni fa (Smith et al., 2010); 167-199 milioni di anni fa (Bell et al., 2010). Ma a prescindere da quando si siano precisamente originate le Angiosperme, le informazioni dai reperti fossili mostrano chiaramente che una

maggior radiazione di Angiosperme si è verificata durante il Cretaceo medio (Doyle, 2012).



Figura 4. Femmina di *Halictus simplex* Blüthgen 1923, su *Malva sylvestris* L. (Foto di Maurizio Censini).

La conoscenza dell'antica impollinazione è stata principalmente dedotta indirettamente attraverso le caratteristiche morfologiche specializzate degli insetti fossili (Grimaldi, 1999; Ramirez et al., 2007; Michez et al., 2007) e dei fiori (Crepet, 1979; Crepet et al., 1991; Gandolfo et al., 2004), poiché il ritrovamento di fossili in cui sono presenti contemporaneamente sia la pianta che l'impollinatore sono estremamente rare (Michez, 2011). Tra i principali tipi di prove di associazione passata, tra insetti e piante, sono due quelli più frequenti: i danni causati alle piante mediato dagli Apoidei (come i danni da *Megachilidae* per la costruzione del nido) e le strutture morfologiche degli Apoidei fossili legate alle piante, ovvero strutture associate al foraggiamento del polline, nettare e oli (Michez, 2011).

Hu et al. (2008) hanno trovato prove di adattamenti per consentire l'aggregazione del polline e modalità di impollinazione più specializzate, durante la diversificazione delle Angiosperme del Cretaceo medio, ipotizzando che l'aumento delle modalità di

impollinazione specializzate, osservato durante questo periodo, fosse legato all'impollinazione degli Apoidei.

Vamosi et al. (2010), inoltre, hanno ipotizzato che l'evoluzione delle modalità di impollinazione specializzate possa aver avuto un effetto sulla diversificazione delle Angiosperme sulla base della loro scoperta, ovvero che i tratti associati all'impollinazione biotica, una volta presa in considerazione l'area, hanno avuto il maggiore impatto sulla diversificazione nelle famiglie di Angiosperme.

Ulteriori prove di Angiosperme dipendenti dagli Apoidei per l'impollinazione provengono dai fossili di *Ericaceae* (*Ericales*) trovati nei depositi del Turoniano (il secondo dei sei stadi stratigrafici del Cretaceo superiore ([www.wikipedia.it](http://www.wikipedia.it))). Questi fiori fossili mostrano un complesso di caratteri (es. sepali allungati, disco nettareo, carpelli con stimmi separati, una corolla simpetalica, ecc.) che sono ora associati a impollinatori altamente specifici, solitamente *Apidi* (Crepet, 2008). Cardinal et al. (2013) stimano che gli *Apidi* fossero presenti durante il Turoniano e quindi forniscono un ulteriore supporto per l'impollinazione di queste *Ericaceae* estinte da parte degli *Apidi*.

La maggior parte delle famiglie di Apoidei hanno avuto origine durante il medio e tardo Cretaceo, quando le Angiosperme divennero dominanti nel numero di specie; gli studi di Cardinal et al. (2013) supportano l'idea che gli Apoidei fossero presenti all'inizio dell'evoluzione delle Angiosperme e che abbiano potuto svolgere un ruolo importante nella diversificazione delle eudicotiledoni, un gruppo che comprende il 75% delle specie di Angiosperme esistenti.

Nel lungo periodo del Cretaceo, l'aspetto della Terra mutò gradualmente, passando da una copertura vegetale fatta di felci, conifere e cycas ad impollinazione anemofila, al mondo come oggi lo conosciamo, ricco di piante a fiori entomofili, con le quali gli Apoidei si evolsero in modo interdipendente (Quaranta, 2004).

## 1.2 ALIMENTAZIONE E MORFOLOGIA

Gli Apoidei adulti si nutrono principalmente di nettare, che è la loro fonte di carboidrati, e di polline in misura variabile (Michener, 2007; Cane, 2016; Cane et al., 2017), mentre la prole si sviluppa quasi esclusivamente e invariabilmente su volumi

immagazzinati di polline, che è fonte essenziale di proteine e steroli. Il polline fornisce anche lipidi e altri importanti nutrienti per gli Apoidei (Dobson et al., 1997).

Il foraggiamento delle ricompense delle piante è un'attività meccanicamente complessa, che richiede determinate abilità di manipolazione, che differiscono da specie a specie (Westerkamp et al., 2007). Tutti gli Apoidei raccolgono nettare e polline dai fiori, ma le diverse specie possono presentare preferenze, o addirittura specializzazioni esclusive per una certa tipologia florale, mostrando una grande varietà di comportamenti; alcuni Apoidei si mantengono più o meno fedeli a una sola specie vegetale, o ad uno o più generi di una stessa famiglia, mentre altri bottinano indifferentemente su piante appartenenti a famiglie botaniche diverse (Ricciardelli d'Albore et al., 2000).

Sono definiti “specialisti del polline” quei Taxa che presentano specificità florale, limitando perciò le loro visite a specie di piante strettamente correlate tra loro; mentre i “generalisti del polline” sono quelle specie di Apoidei più opportunistiche, che sfruttano un'ampia gamma di fiori diversi (Cane et al., 2006; Müller et al., 2008; Dötterl et al., 2010). Dal punto di vista riproduttivo del fiore, entrambe le strategie, generalista o specialista, presentano vantaggi e svantaggi: i fiori generalisti, attirando molti visitatori, si assicurano un'elevata dispersione del polline, che però andrà disperso su altri fiori, a causa del comportamento generalista dei visitatori; i fiori specialisti, al contrario, riceveranno un numero minore di visitatori, ma questi saranno più efficaci nel portare il polline maschile sul fiore femminile della stessa specie, proprio grazie alla loro specializzazione. Ne deriva che le piante specialiste, rispetto a quelle generaliste, possono risparmiare sulla quantità di polline prodotto, poiché la sua dispersione sarà limitata. La specializzazione è dunque una strategia riproduttiva più efficace ed economica, ma comporta maggiori rischi, perché, essendo molto legata alla specie impollinatrice, la scomparsa di quest'ultima potrebbe mettere a repentaglio la sopravvivenza della pianta ospite, e viceversa (Bortolotti, 2019).

Varie strategie di foraggiamento sono state descritte e si basano principalmente sul comportamento di raccolta del polline. Il grado di specializzazione degli Apoidei alle piante ospiti è stato progressivamente caratterizzato da termini diversi (Michez,

2011) e secondo Müller et al. (2008), le categorie principali sono tre: Apoidei monolettici, oligolettici e polilettici.

Gli Apoidei monolettici sono quelli che si nutrono solo sui fiori di una o poche specie di piante. Ad esempio, l'*Hoplitis adunca* Panzer 1798, è specializzata sui fiori del genere *Echium* (Fig. 5 A), le diverse specie del genere *Andrena*, le cosiddette andrene, hanno preferenze specifiche per alcune specie botaniche e anche tra le specie del genere *Melitta* Kirby, 1802 vi sono molti casi di monolessia, come ad esempio la *Melitta tricincta* Kirby, 1802 per il genere *Odontites*. (Fig. 5 B) (Bortolotti, 2019).

Si dicono oligolettici quegli Apoidei che preferiscono bottinare su poche specie di un solo genere botanico (Ricciardelli d'Albore et al., 2000) o di una sola famiglia (Bortolotti, 2019). Ad esempio: il *Colletes succinctus* Linnaeus 1758 bottina solo su *Erica* spp. (Fig. 5 C) o, se questa manca, su *Hedera* spp.; la *Eucera nigrescens* Pérez 1879, preferisce strettamente la *Vicia* spp. (Fig. 5 D) (Quaranta, 2004); gli Apoidei del genere *Panurgus* Panzer, 1806, visitano esclusivamente i fiori delle *Asteraceae* di colore giallo (Fig. 5 E); alcune specie del genere *Chelostoma* Latreille 1809, prediligono i fiori delle *Campanulaceae*, come indicato dal nome specifico: *C. rapunculi* (Lepeletier, 1841) e *C. campanularum* (Kirby, 1802) (Fig. 5 F) (Bortolotti, 2019).

Il confine tra oligolessia e monolessia non è così netto: Apoidei oligolettici possono comportarsi da monolettici in ambienti con scarsa diversità florale, mentre Apoidei monolettici possono divenire oligolettici in assenza della pianta ospite specifica (Bortolotti, 2019). La monolessia assoluta è un fenomeno estremamente raro alle latitudini italiane (Bortolotti, 2019).

Infine, si definiscono polilettici quegli Apoidei che si nutrono su un elevato numero di specie di fiori; l'*A. mellifera* è l'ape polilettica per eccellenza, perché visita quasi ogni tipologia florale presente in natura (Bortolotti, 2019) ma all'interno di una stessa colonia, ogni singola bottinatrice tiene un comportamento monolettico, bottinando cioè, nel medesimo viaggio di foraggiamento, sempre e rigorosamente un unico tipo di pianta, massimizzando così i vantaggi di entrambi i comportamenti (Quaranta, 2004).

Per le associazioni Apoidei-pianta, una limitazione è la disponibilità e la distribuzione spaziale delle loro essenze alimentari. Gli Apoidei, per raggiungere una fonte di cibo, possono volare solo ad una certa distanza dal loro nido. Quest'ultima è determinata dalle dimensioni del corpo (Gathmann et al., 2002; Greenleaf et al., 2007) e presumibilmente dal loro tasso metabolico associato (Rasmussen et al., 2020). Ad esempio, se si aumenta la distanza di foraggiamento per gli Apoidei solitari, questo implicherà un costo più elevato sulla produzione della prole. È stato, infatti, riscontrato che il numero di celle di covata fornite per unità di tempo, è diminuito del 23% o più, ad un misero aumento della distanza di volo di 150 metri (Zurbuchen et al., 2010).

Gli Apoidei visitano i fiori principalmente per il nettare e il polline, che usano come provviste per la loro prole e per soddisfare le proprie esigenze energetiche e nutrizionali (Michener, 2007; Cane, 2016). Il polline è la risorsa primaria nelle provviste larvali della maggior parte delle specie (Thorp, 2000).

Nel lungo processo di co-evoluzione degli Apoidei con i fiori, esse si sono diversificate per rispondere alle differenti strutture floreali (Bortolotti, 2019), hanno perciò sviluppato caratteristiche morfologiche adattative per nutrirsi delle ricompense delle piante e queste hanno sviluppato tratti per annunciare tali ricompense. Le caratteristiche adattative sono descritte come “sindromi di impollinazione” (Michez, 2012). Si tratta di tendenze adattative, morfologicamente convergenti, esibite sia dalle caratteristiche floreali delle piante impollinate che dalle morfologie degli Apoidei (Proctor et al., 1996; Bronstein et al. 2006). Gli Apoidei, e le Angiosperme da essi impollinate, mostrano evidenti sindromi di impollinazione (Michez, 2012).

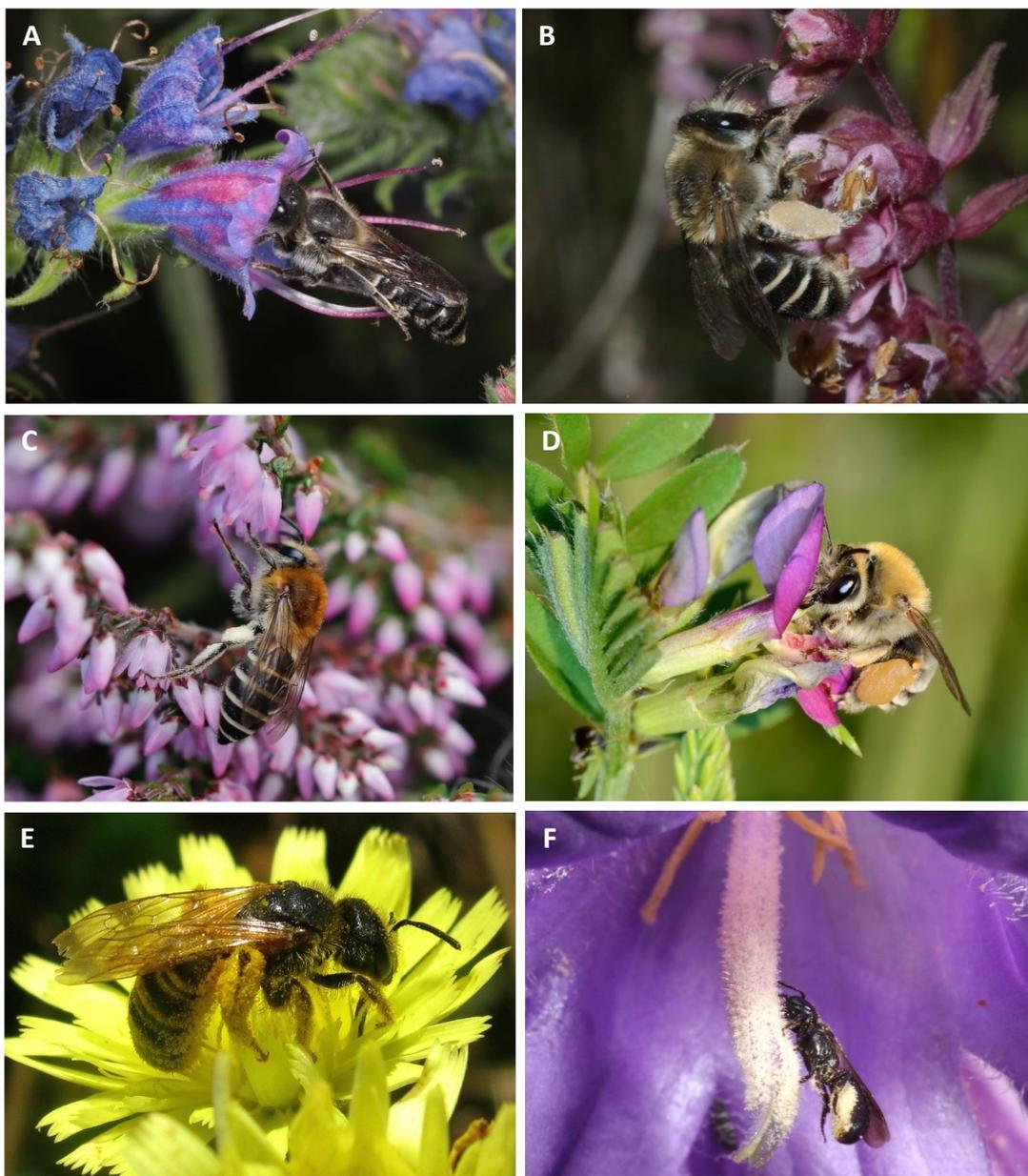


Figura 5. Strategie alimentari degli Apoidei selvatici. (A) *Hoplitis adunca*, su *Echium* (Foto di terraincognita96); (B) *Melitta tricincta*, su *Odontites* (Foto di terraincognita96); (C) *Colletes succinctus*, su *Erica* (Foto di Chris Barlow).; (D) *Eucera nigrescens*, su *Vicia sativa* L. (Foto di Pepe Garcia); (E) *Panurgus calcaratus* Scopoli 1763, su asteracea (Foto di Géraud de Premorel); (F) *Chelostoma campanularum*, su *Campanula rapunculoides* L. 1753 (Foto di terraincognita96).

Strutture morfologiche altamente modificate sono utilizzate dagli Apoidei per raccogliere il polline che è altrimenti di difficile accesso (Müller, 2006) o di grandi dimensioni (Pasteels et al., 1979; Thorp, 1979). La maggior parte delle femmine esibisce modifiche esterne e comportamenti per catturare il polline, per rimuoverlo dai loro corpi e caricarlo nelle spazzole per il trasporto (Engel, 2001; Michener, 1999). Le spazzole sono aree di peli lunghi e spesso densi. La densità e la piumosità dei peli delle spazzole sono presumibilmente legati alla dimensione e alla struttura dei granuli pollinici (Rasmussen et al., 2020). Le dimensioni del polline variano da <10 µm a più di 100 µm, e si presentano in una quantità enorme di morfologie sferiche (Hesse et al., 2009). In linea generale, sembra che i grandi granuli di polline possano essere raccolti e trasportati in modo efficiente, solo da Apoidei con peli robusti e non ramificati (Rasmussen et al., 2020). Un esempio riguarda alcune specie di *Eucerini* che hanno evoluto indipendentemente una specializzazione sulle *Malvaceae*, genere che produce granuli pollinici di notevoli dimensioni (Fig. 6): le spazzole degli Apoidei femmina mostrano spazi significativamente più grandi tra i singoli peli, rispetto a specie strettamente imparentate che visitano fiori di altre famiglie di piante ospiti (Eardley, 1989).



Figura 6. Spazzole di *Tetralonia macroglossa* Illiger 1806, con granuli pollinici di *Malva sylvestris* L. (Foto di terraincognita96).

Questo fenomeno è ulteriormente documentato esaminando le specializzazioni morfologiche degli Apoidei legate a particolari piante ospiti che producono granelli di polline insolitamente piccoli: i ricercatori, esaminando i carichi pollinici di diverse specie di Apoidei, hanno scoperto che i peli delle spazzole sulle zampe posteriori degli Apoidei che raccolgono questi piccoli granelli pollinici, hanno uno straordinario aspetto soffice, aumentando l'efficacia di captare particelle così estremamente piccole (Roberts et al., 1978; Robertson, 1925). Se la dimensione del granello di polline supera più di 100  $\mu\text{m}$ , la maggior parte degli Apoidei non è in grado di imballare e spingere i grandi granelli pollinici nella rete di peli per il trasporto (Roberts et al., 1978).

Strutture morfologiche specializzate si sono evolute per raccogliere il polline in antere nascoste o situate in profondità di una stretta corolla, come ad esempio la presenza di peli modificati, lunghi e solitamente uncinati, che possono essere presenti sul capo, in prossimità dell'apparato boccale o sugli arti anteriori (Thorp, 1979; Neff, 2004; Muller, 1996). Queste sono caratteristiche che si verificano in vari generi e famiglie di Apoidei non correlati (Parker et al., 1982; Thorp, 2000), come in diverse specie di *Apidae* che raccolgono polline dai fiori di *Pontederiaceae* (Alves-dos-Santos, 2003). Le specie appartenenti alla Famiglia *Megachilidae* (Osmie, Megachili e Antidi) hanno le setole per la raccolta del polline situate nella parte ventrale dell'addome, definita spazzola ventrale (Fig. 7 A; B) (Quaranta, 2004; Bortolotti, 2019).



Figura 7. (A) Spazzola ventrale di *Megachile centuncularis* con polline, su *Centaurea nigra* (Foto di AndyorDij); (B) su *Pilosella aurantiaca* (Foto di Richard Becker).

Altri gruppi (Fam. *Halictidae*, Fam. *Andrenidae*), hanno sviluppato ciuffi di peli in altre zone, quali ad esempio la parte terminale del torace o i primi articoli delle zampe posteriori (Quaranta, 2004).

Nell'ape mellifera e nei bombi (Fam. *Apidae*) il dispositivo è particolarmente evoluto: la faccia esterna delle tibie posteriori è liscia, il polline vi viene accumulato gradualmente in modo che alla fine formi una pallottola quasi sferica (Fig. 8). All'estremità della tibia vi è un pettine di spine, con il compito di raccogliere i granuli dal corpo e poi una pressa per il polline, formata da una concavità interposta tra la tibia e il tarso basale. La palla di polline viene trattenuta da setole con la punta ricurva che costituiscono un contorno tutt'intorno al bordo. La cornice di setole prende il nome di corbicula o cestella del polline (Quaranta, 2004).



Figura 8.: Corbicula di *Bombus pascuorum* con polline su *Antirrhinum* (Foto di Bram Reinders).

Gli Apoidei del genere *Hylaeus*, non possiedono nessuna struttura di trasporto del polline, ma bensì lo trasportano direttamente nell'ingluvie (la borsa melaria interna (Quaranta, 2004), assieme al nettare (Bortolotti, 2019).

La caratteristica morfologica utilizzata per la raccolta del nettare è il complesso labiomascellare che può essere differenzialmente accorciato o allungato per

raggiungere rispettivamente riserve di nettare in fiori poco profondi o il nettare nascosto in profondità in corolle tubolari (Wcislo et al., 1996).

L'apparato boccale degli Apoidei è costituito da una glossa e dalle relative strutture di presa del labium e delle mascelle, e rappresenta uno degli apparati più complicati per l'alimentazione fluida tra gli insetti (Labandeira, 2000). Nella famiglia *Colletidae* è di tipo lambente, ed ha una conformazione con ligula bilobata (Fig. 9 A). Nei restanti gruppi esso ha subito trasformazioni verso un apparato di tipo lambente-succhiante (Quaranta, 2004). La ligula, o glossa modificata, è quella parte dell'apparato boccale con cui l'ape sugge il nettare dai fiori (Bortolotti, 2019). Nel corso dell'evoluzione, questa ha subito un notevole allungamento e si possono distinguere Apoidei a ligula corta o lunga (Quaranta, 2004).

Oltre ai *Colletidae*, anche gli Apoidei delle famiglie *Andrenidae* (Fig. 9 B) e *Halictidae* hanno una ligula abbastanza corta, ciò gli permette di suggerre il nettare solo dai fiori con calice poco profondo e nettari ben esposti, come ad esempio i fiori di *Rosaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Apiaceae*. Gli Apoidei delle famiglie *Melittidae*, *Megachilidae* e *Apidae* (Fig. 9 C.), hanno una ligula di lunghezza variabile tra lunga a molto lunga, che permette loro di visitare quei fiori a tubo corollino asimmetrico e allungato, con il nettario situato sul fondo, come nelle famiglie *Ericaceae*, *Genzianaceae*, *Boraginaceae*, *Lamiceae* (Kirk et al., 2012).

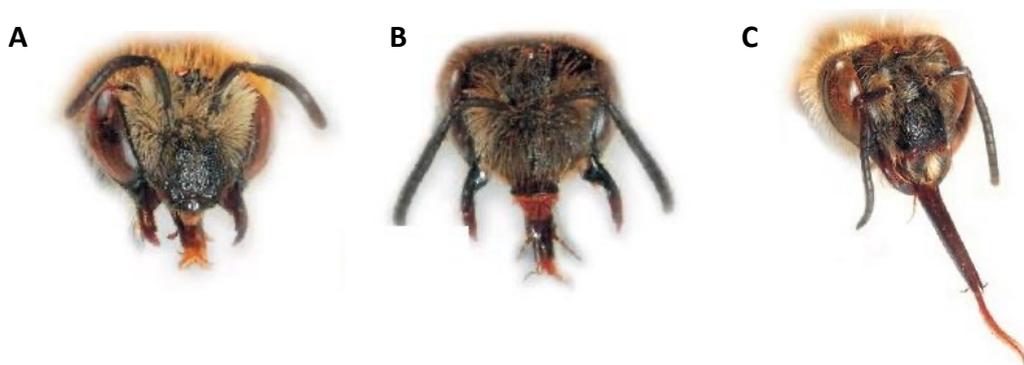


Figura 9. Esempi di apparati boccali negli Apoidei: (A) Ligula bilobata dei *Colletidae*; (B) Ligula corta della famiglia *Andrenidae*; (C) Ligula lunga del genere *Habropoda* (Famiglia *Apidae*); (Foto di Murizio Censini).

### 1.3 NIDIFICAZIONE

Sono diversi gli adattamenti che gli Apoidei mostrano rispetto all'habitat in cui nidificano, come il tipo di substrato che utilizzano ed i materiali di cui hanno bisogno per la costruzione del nido (Potts et al., 2005). Per questo motivo, c'è una grande variabilità nelle tipologie dei nidi (ISPRA, 2021).

Per quanto riguarda gli habitat di nidificazione, essi possono essere sia acquatici, ovvero paludi e rive dei corsi d'acqua; che terrestri: pascoli naturali, boschi, foreste, sottoboschi, siepi, brughiere, macchie, garighe, steppe, ma anche scarpate, margini di strade, argini, terreni rocciosi, terreni da riporto, cave, sentieri, dune, piccole strutture per ricoveri come muri, case abbandonate, legname morto e anche giardini, parchi e i campi coltivati (Linsley, 1958). Alcuni Apoidei apprezzano anche le strutture realizzate appositamente dall'uomo, quali arnie, cassette, ecc., nelle quali trovano dimora soprattutto alcune specie del genere *Apis* e *Bombus* (ISPRA, 2020).

I diversi elementi che caratterizzano l'habitat, quali appunto il sito, i materiali di nidificazione, ed anche le piante alimentari, possono essere distanti tra loro centinaia di metri, ma devono necessariamente essere presenti nell'areale ecologico della specie (ISPRA, 2021).

Il nido è quasi sempre costruito dalla femmina feconda o, nelle specie sociali, dalle operaie (ISPRA, 2021) e principalmente sono tre le modalità riconducibili a tutte le differenti tipologie di nidificazione degli Apoidei: nel terreno, in cavità precostituite o in nidi da loro stessi costruiti (O'toole et al., 1991).

La nidificazione nel terreno è comune alla maggior parte degli Apoidei (Bortolotti, 2019), infatti quelli nidificanti a terra rappresentano circa il 50% (Schindler et al., 2013) di tutte le specie selvatiche, soprattutto nelle famiglie *Colletidae*, *Andrenidae*, *Halictidae*, *Melittidae* e, tra gli *Apidae*, nei generi delle tribù *Antophorini* ed *Eucerini*. Gli Apoidei di questo gruppo sono dette anche "minatrici", perché scavano gallerie nel terreno verticali o oblique, profonde da poche decine di centimetri fino anche a un metro (Bortolotti, 2019). Per scavare si aiutano con delle specifiche modificazioni morfologiche simili a placche dure che sono situate all'estremità dell'addome, pigidio, e all'inizio delle tibie delle zampe posteriori, placche basitibiali (Quaranta, 2004). Le gallerie sono formate da un asse principale

dal quale hanno origine diversi cunicoli laterali, ognuno dei quali terminante con una singola cella pedotrofica (Michener, 1964; Radchenko et al., 1994a, 1994b; Radchenko, 1996), di forma ovale, in cui viene deposto un uovo e l'alimento per la larva che ne uscirà (Bortolotti, 2019). Inoltre, sono spesso rivestite internamente da un secreto ghiandolare che ne assicura l'impermeabilità e l'isolamento da funghi e batteri; ad esempio, gli Apoidei del genere *Colletes*, sono dette "api del cellophane" perché rivestono il nido con un materiale trasparente e impermeabile, somigliante al cellophane. All'uscita del nido, può essere presente o meno una torretta di terra (Fig. 10A) (Bortolotti, 2019). Anche i bombi nidificano sottoterra (Fig. 10B), ma utilizzano spesso cavità già esistenti, come tane abbandonate di roditori (Prÿs -Jones et al., 1987) o cavità di alberi (ISPRA, 2021). Per le specie che scavano il proprio nido nel terreno, la possibilità di colonizzazione è associata alla profondità e alla tessitura del suolo, nonché alla periodicità di eventuali lavorazioni svolte, rispetto al ciclo di attività della singola specie (ISPRA, 2021).



Figura 10. (A) Torre di terra nel nido di *Andrena fulva* Müller, 1766 (Foto: [www.entomart.be](http://www.entomart.be)); (B) Nido nel terreno di *Bombus Lapidarius* Linnaeus, 1758 (Foto di quisnovus).

Gli Apoidei che nidificano in cavità precostituite appartengono principalmente alla famiglia *Megachilidae* (Bortolotti, 2019) e *Apidae*. Queste ultime depositano le uova in buche preesistenti (Roubik, 1989; Michener, 2007) o scavano le proprie cavità in un substrato solido come i fusti di piante o il legno tenero (Roubik, 1989;

Michener, 2007). I siti di nidificazione più comuni sono costituiti da gallerie nel legno (Fig. 11) o nella pietra, da fusti cavi di piante, canne palustri, o anche cavità artificiali vuote, come tubi metallici o condotte idrauliche (Bortolotti, 2019).



Figura 11. *Osmia cornuta* che entra nel suo nido nel legno (Foto di Gilles San Martin).

Alcune specie utilizzano come nido anche i gusci abbandonati delle chioccioline (Bortolotti, 2019) che sono un ambiente particolarmente attrattivo per il genere *Osmia* (Fig. 12A). In particolare, alcune specie, ad esempio *Osmia rufohirta* (Latreille, 1811), *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758), *Osmia cornuta* (Latreille, 1805) lo utilizzano in modo facoltativo (Müller et al., 2018) ma altre come *Osmia melanura* (Morawitz, 1872), *Osmia andrenoides* (Spinola, 1808), *Osmia aurulenta* (Panzer, 1799), *Osmia croatica* (Friese, 1893), *Osmia spinulosa* (Kirby, 1802), *Osmia bicolor* (Shrank, 1781), *Osmia versicolor* (Latreille, 1811) considerano tale ambiente come l'unico sito di nidificazione (ISPRA, 2021). Tra le specie di altri generi presenti in Italia, che nidificano nei gusci di lumaca, si ricordano *Hoplitis fertoni* Pérez 1891 (Fig. 12B) (ISPRA, 2021). L'uso di prodotti lumachicidi, gli sfalci ripetuti delle piante erbacee e le lavorazioni intensive hanno un impatto fortemente negativo sulle popolazioni delle chioccioline e, indirettamente, causano la rarefazione degli Apoidei che nidificano nei loro gusci (ISPRA, 2021).

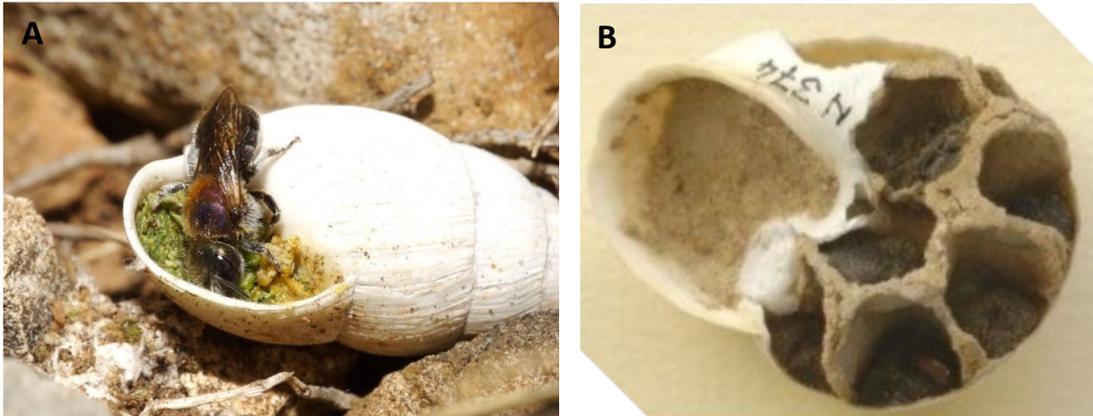


Figura 12. (A) *Osmia versicolor* che approvvigiona il suo nido nel guscio abbandonato di *Zebrina detrita* O.F. Müller, 1774 (Foto di Nicolas Vereecken); (B) Nido multicellulare di *Hoplitis fertoni* costruito in un guscio di lumaca vuoto di *Otala Lactea* Müller, 1774: le pareti delle celle sono interamente costruite con fango (Foto di G. le Goff).

Qualsiasi sia il sito di nidificazione preesistente, le cavità vengono riempite per tutta la lunghezza da una serie di celle consecutive, separate da setti trasversali, in ognuna delle quali viene deposto un uovo e l'alimento larvale (Bortolotti, 2019). Il foro di entrata viene poi chiuso esternamente da un robusto tappo, che isola il nido dall'esterno e lo protegge da predatori e parassiti (Bortolotti, 2019). I materiali usati per i setti interni del nido e per la chiusura esterna sono molto vari: fango, usato dagli Apoidei del genere *Osmia*; pezzetti di foglia tagliati con precisione, usati dagli Apoidei del genere *Megachile*, chiamati "api tagliafoglie" (Fig. 13); lanugine vegetale simile a ovatta, raccolta dalle femmine del genere *Anthidium* (*Megachilidae*), sulle piante tomentose o anche da manufatti umani (Fig. 14) (Bortolotti, 2019). Altri materiali usati sono la resina di conifere, usata da alcune femmine dei generi *Heriades* e *Megachile*; la polpa vegetale masticata o i pezzetti di petalo, raccolti dalle femmine di *Osmia* e *Hoplitis*, talvolta in modo selettivo, come nell'*Hoplitis papaveris* Latreille 1799, che utilizza solo petali di questo fiore per tappezzare internamente il suo nido (Vereecken, 2017). Le femmine del genere *Xylocopa*, nidificano anch'esse in cavità del legno, spesso scavate da loro stesse grazie alle robuste mandibole (Bortolotti, 2019). In questi nidi, i setti di separazione tra le celle e quelli di chiusura sono costituiti da pezzetti di legno agglomerato (Bortolotti, 2019).



Figura 13. *Megachile centuncularis* Linnaeus 1758, con una porzione di foglia circolare verso il suo nido (Foto di Rolf Nagel).

Figura 14. *Anthidium strigatum* Panzer 1805, che raccoglie la peluria di una pianta tomentosa (Foto di Heinz Dieter Heil).



Per quanto riguarda gli Apoidei che si costruiscono i nidi da soli, anch'essi utilizzano diversi tipi di materiale (Bortolotti, 2019). Il più comune è la cera, secreta da apposite ghiandole e utilizzata dalle femmine del genere *Apis* o dal genere *Bombus* per edificare favi costituiti di numerose celle (Quaranta, 2004; Bortolotti, 2019) con l'aiuto di mandibole dall'estremità a bordo netto e a forma di cucchiaio, adatte a plasmare la cera (Quaranta, 2004). Alcune *Megachile* del sottogenere *Chalicodoma*, come la *Megachile parietina* Geoffroy 1785, costruiscono nidi di sabbia, limo e pietre, agglomerati con un secreto ghiandolare che li rende robusti e impermeabili (Fig. 15) (Bortolotti, 2019). *Megachile sicula* Rossi 1792, costruisce nidi attaccati ai rami, utilizzando come materie prime fango o terra (Fig. 16), cementati dalle secrezioni delle ghiandole labiali (ISPRA, 2021).

Altre specie, chiamate nidificatori gregari, come l'*O. bicornis* (Fliszkiewicz et al., 2013) o l'*Andrena vaga* Panzer 1799 (Rezkova et al., 2012), si riproducono

individualmente come Apoidei solitari, ma nidificano vicino agli individui della stessa specie, talvolta con una alta densità di nidificazione in un'area di limitata estensione (ISPRA, 2021).



Figura 15. *Megachile parietina* nel nido di sabbia (Foto di Nicolas Vereecken).

Figura 16. Nido di terra attaccato ad un ramo di *Megachilide sicula* (Foto di Michele Aleo).



#### 1.4 SOCIALITÀ E CICLI VITALI

Tra gli Apoidei esistono molti differenti stili di vita, con grande ricchezza di livelli di comportamento sociale. La socialità si manifesta, infatti, in diversi gradi evolutivi, con agli estremi le specie che conducono una vita solitaria e le specie altamente eusociali, passando per gradi intermedi di socialità (Aldini, 2007).

Le specie degli Apoidei possono essere classificate in: specie solitarie, gregarie, comunitarie, subsociali, quasi-sociali, semi-sociali, eusociali primitive ed eusociali evolute (Nicoli Aldini, 2007; ISPRA, 2021).

La maggior parte delle specie è solitaria, infatti oltre l'80% degli Apoidei selvatici europei conducono questo stile di vita (Schindler et al., 2013). Le specie solitarie non condividono il nido con altre femmine e non manifestano cure parentali. Dopo l'incontro e l'accoppiamento con il maschio, che solitamente avviene in primavera ed estate, (ISPRA, 2021) sono le singole femmine ad occuparsi della costruzione dei nidi e dell'accumulo dei nutrienti per le future larve, il pabulum (Bortolotti, 2019; ISPRA, 2021) ed abbandonano il nido o muoiono, prima che la prole abbia raggiunto la maturità (Aldini, 2007). Il pabulum è costituito da un miscuglio di nettare e polline. Il maschio conduce una vita solitaria ed indipendente (ISPRA, 2021).

Per quanto riguarda il ciclo di vita, gli Apoidei solitari sono caratterizzati da un ciclo vitale di breve durata, che può variare dalle quattro alle sei settimane (ISPRA, 2021). Anche se la conservazione di queste specie non è condizionata dalla sempre più crescente trasmissione di malattie associata alla socialità (Fu et al., 2015) tali individui sono sottoposti al rischio di parassitismo e predazione (Wcislo et al., 1996), di fatto considerati fattori ecologici predisponenti (Rehan et al., 2011).

Le specie gregarie come, ad esempio, *O. cornuta* (*Megachilidae*) (Aldini, 2007), occupano un livello di socialità superiore perché hanno la tendenza a costruire nidi affiancati, ma senza cooperare nella cura della prole (ISPRA, 2021). In altre specie gli adulti si riuniscono in gruppo per trascorrere insieme la notte (Aldini, 2007).

Nelle specie comunitarie e subsociali gli individui condividono lo stesso nido, senza cooperare tra di essi nelle cure parentali, tuttavia, nelle specie subsociali, gli adulti forniscono alla propria prole un certo tipo di cure parentali (ISPRA, 2021), in quanto la femmina non si limita a conservare il cibo per la progenie, ma la nutre e se ne prende cura (Michener, 2007). Il nido condiviso ha il vantaggio di una migliore difesa perché è provvisto di un solo ingresso comune per tutte le femmine del gruppo (Aldini, 2007).

Nelle specie quasi-sociali vi è la cooperazione di più femmine della stessa generazione per la costruzione del nido, per l'approvvigionamento delle celle e per la sorveglianza del nido stesso, ma non c'è suddivisione del lavoro (Aldini, 2007).

Sono semi-sociali, invece, quelle colonie dove c'è anche la divisione dei lavori. In queste specie le femmine, coetanee o sorelle, oltre che a cooperare tra di esse nella costruzione e nell'approvvigionamento del nido, sono divise in due caste funzionali:

la casta riproduttiva, composta da una o poche femmine con il compito di deporre le uova e, le altre femmine che svolgono esclusivamente mansioni da operaie (Aldini, 2007). In genere le specie quasi-sociali e semi-sociali hanno un ciclo di vita annuale (ISPRA, 2021).

Gli Apoidei eusociali vivono in colonie che possono durare anni. In Europa sono primariamente eusociali la maggioranza dei bombi e l'*A. mellifera* L., la cui colonia può essere considerata perenne, in quanto la regina può vivere fino a 5 anni ed è successivamente sostituita da una figlia (ISPRA, 2021).

Alcune specie, come la maggior parte dei bombi, possono vivere in piccole colonie fondate dalle singole femmine, che inizialmente lavorano individualmente per costruire il nido, per il foraggiamento, approvvigionamento delle celle o nell'alimentazione progressiva delle larve e deposizione delle uova. Alla comparsa successiva delle figlie, la vita coloniale può sorgere, assieme alla divisione del lavoro tra la fondatrice del nido, la regina e i lavoratori. Queste sono colonie primitivamente eusociali. A livello morfologico regina e operaie sono simili, differiscono invece nella fisiologia e nel comportamento (Michener, 2007).

In *Bombus* spp. le colonie sono formate da un centinaio di individui e la vita della famiglia dura un anno. In tarda estate vengono prodotte nuove regine che verranno fecondate e saranno le uniche a superare l'inverno per poi rifondare la colonia la primavera successiva (ISPRA, 2021).

Gli Apoidei altamente eusociali come l'ape da miele (genere *Apis*) e gli Apoidei senza pungiglione dei tropici (*Trigona*, *Melipona*, ecc.), vivono in colonie perenni, ognuna composta da una regina e dalle sue numerose operaie figlie che, in questo caso, sono morfologicamente molto diverse. La regina non è in grado di vivere da sola perché, ad esempio, non foraggia, ma neanche le operaie da sole possono formare colonie vitali, perché non possono accoppiarsi; perciò, questi Apoidei vivono sempre in colonie e le nuove colonie sono stabilite socialmente da gruppi o sciami (Michener, 2007). L'eusocialità si è probabilmente evoluta perché rappresenta un grande vantaggio nella competizione con altri Apoidei e più in generale, con l'ambiente (Michener, 2007).

Alcuni Apoidei hanno invece la tendenza a sottrarre le risorse trofiche, e non solo, ad altri Apoidei che avevano provveduto a procurarsele autonomamente, adottando

perciò, uno stile di vita cleptoparassita (Danforth et al., 2008; Cardinal et al., 2010; Ramirez et al., 2010). Questi, in generale, non costruiscono né possiedono nidi e tantomeno approvvigionano le celle, perché depongono le proprie uova nelle celle di covata, sia chiuse che ancora aperte, costruite e fornite dalla femmina ospitante (Westrich, 1989). Alla schiusa della larva cleptoparassita, questa, solitamente, uccide la larva ospite e si nutre delle provviste nella cella contenute (ISPRA, 2021).

Ci sono anche Apoidei cleptoparassiti delle specie sociali, le quali femmine uccidono la regina ospite e prendono il controllo delle colonie, quindi, dei lavoratori. Successivamente, saranno le operaie della regina originale a nutrire le larve della progenie del parassita (Sedivy et al. 2013). Un esempio di cleptoparassitismo è quello tra il sottogenere *Psithyrus*, il cleptoparassita, e il genere *Bombus*, l'ospite (ISPRA 2021).

Il cleptoparassitismo si è evoluto in modo simile in sette diverse famiglie di Apoidei, ma in maniera indipendente tra di esse (Michener, 2007; Danforth et al., 2008; Cardinal et al., 2010). Circa il 25% delle specie di Apoidei europei utilizza per la propria riproduzione i nidi e le deposizioni di una specie di ape ospite; tali Apoidei sono anche detti “api cuculo” (Schindler et al., 2013) e sono generalmente associate a specie ospiti ben definite, spesso, ma non sempre, appartenenti alla stessa famiglia delle loro ospiti (ISPRA, 2021). Ad attaccare taxa di Apoidei non imparentate, sono le specie della sottofamiglia *Nomadinae* (Michener, 2007). Le *Nomada* rappresentano il più vasto genere di Apoidei cleptoparassiti, vivendo a spese del genere *Andrena*, *Melitta*, *Lasioglossum*, *Panurgus* ed *Eucera* (ISPRA, 2021). Le femmine non posseggono neanche strutture per la raccolta del polline (ISPRA, 2021).

## CAPITOLO 2: IMPORTANZA E CONSERVAZIONE

In tutti i continenti del mondo ad eccezione dell'Antartide e nella maggior parte dei biomi, ad eccezione della tundra, dove dominano le mosche (Ollerton, 2017), gli Apoidei selvatici e gestiti sono il gruppo di impollinatori principale ed economicamente più importante (Kremen et al. 2007). Questi sono gli impollinatori più efficaci grazie alla loro affidabilità e costanza nei fiori (Garibaldi et al. 2013; Rader et al., 2016) dovute all'esclusività della dieta, che ha nel tempo creato una forte simbiosi con le Angiosperme. Infatti, in cambio di nutrimento, viene assicurato il servizio di fecondazione (Monterastelli, 2018).

Gli Apoidei garantiscono circa il 70% dell'impollinazione di tutte le specie vegetali viventi sul pianeta (ISPRA, 2020) e visitano oltre il 90% delle colture più importanti a livello mondiale (Klein et al., 2007; Potts et al., 2016) per le quali, anche se non sono visitate solo dagli Apoidei, da esse dipende la loro impollinazione e quindi riproduzione (Klein et al., 2017). In Italia, la riproduzione di oltre l'80% della flora erbacea, arbustiva e arborea è favorita dagli Apoidei selvatici e da quelli di allevamento, come l'ape domestica e i bombi (Quaranta et al., 2018). Questi dati risultano ancora più sorprendenti se si pensa che per gli Apoidei, l'impollinazione, è un compito svolto involontariamente mentre si spostano da un fiore all'altro (Monterastelli, 2018). Gli Apoidei hanno perciò un ruolo cardine nell'impollinazione incrociata (ISPRA, 2020) fungendo da vettori del polline da una pianta all'altra, garantiscono alla pianta una maggiore diversità genetica e una più alta fitness, ovvero una maggiore possibilità di sopravvivenza e di successo riproduttivo (Monterastelli, 2018).

Nei casi di alta specializzazione pianta-impollinatore, la scomparsa di quest'ultimo può causare la diretta estinzione di una specie vegetale (Monterastelli, 2018). Esistono prove correlative del fatto che gli Apoidei e le piante selvatiche sono strettamente collegate e diminuiscono in parallelo (Pauw et al., 2011; Burkle et al.,

2013). Tutto questo può avere drastiche conseguenze sulla conservazione dell'ambiente. Le specie spontanee che, ad una analisi poco attenta potrebbero sembrare di poca importanza, sono in realtà il punto di partenza per la vita di molte specie animali a esse associate (Monterastelli, 2018). Sebbene le reti pianta-impollinatore siano generalmente abbastanza “robuste” da compensare sia il declino, che l'estinzione di un impollinatore o di una specie impollinata, bisogna presumere che queste reti abbiano una riserva di compensazione limitata e possano raggiungere un punto critico, portando al collasso dell'ecosistema e ad un profondo cambiamento di composizione delle specie (Memmott et al., 2004). Un ulteriore rischio è quello di modificare l'ecologia ambientale a vari livelli: da quello geologico, che porterebbe ad un aumento di alluvioni e frane, a quello alimentare, che causerebbe una minore produzione botanica e, quindi, un calo drastico di nutrimento per gli erbivori (Monterastelli, 2018).

L'impollinazione delle piante da parte degli insetti è fondamentale per mantenere la biodiversità vegetale: un elevato numero di specie di piante, sia spontanee che coltivate, potrà esistere solo in presenza di un numero adeguatamente alto di impollinatori, quindi in presenza di una buona biodiversità animale (Monterastelli, 2018). Le cenosi, ovvero l'insieme delle specie vegetali e animali che vivono in un determinato ambiente, sono dunque strettamente dipendenti da una diversificata comunità di insetti impollinatori per la loro sussistenza (ISPRA, 2020).

A livello globale, più del 40% delle specie di impollinatori invertebrati rischiano di scomparire, mettendo a rischio l'equilibrio ecosistemico e il servizio per la società umana che da esso dipende (ISPRA, 2020). In Europa, quasi la metà delle specie di insetti è in grave declino e un terzo è in pericolo di estinzione. Per quanto riguarda gli Apoidei, il 4% delle specie conosciute in Europa è in pericolo di estinzione e un altro 5,2% corre il rischio di esserlo. Queste potrebbero sembrare percentuali non molto alte, se non fosse che c'è un 56,7% delle specie delle quali non si hanno informazioni sulla presenza e lo stato di conservazione (Nieto et al., 2014).

Gli Apoidei selvatici e gestiti, oltre a fornire i servizi di impollinazione alle colture e alle piante selvatiche, forniscono una varietà di altri servizi benefici per

l'uomo e per l'ambiente (Hristov et al., 2020). Direttamente o indirettamente, gli impollinatori forniscono servizi ecosistemici, oltre all'impollinazione, come il sequestro del carbonio, il ciclo dell'acqua e la sua purificazione, la conservazione della biodiversità e altri. Il primo vantaggio significativo è associato al sequestro del carbonio: non meno dell'80% di tutte le piante da fiore ha bisogno dell'impollinazione per riprodursi (Ollerton et al., 2011) e, utilizzando l'anidride carbonica dell'atmosfera per crescere attraverso il processo di fotosintesi, rilasciano, come prodotto di scarto del loro metabolismo, l'ossigeno (De Gara et al., 2010). Le piante svolgono anche il processo di traspirazione, che produce il 10% del contenuto totale di umidità nell'atmosfera, contribuendo al ciclo dell'acqua (Dawson et al., 2007). L'impollinazione delle piante selvatiche da parte degli Apoidei consente una grande varietà di servizi ecosistemici derivati proprio dalle stesse piante, che vanno dai valori estetici e culturali, ai benefici economici e per la salute (Potts et al., 2016; Matias et al., 2017). Gli esseri umani dipendono dagli Apoidei per i servizi ecosistemici, altresì gli Apoidei dipendono anche dagli esseri umani per la sopravvivenza, poiché la maggior parte dei fattori di cambiamento nei sistemi Apoidei-uomo selvatici sono mediati dalle attività antropogeniche (Matias et al., 2017).

Gli Apoidei, inoltre, sono considerati degli ottimi bioindicatori dell'ambiente, in quanto fortemente legati, per l'intero ciclo vitale, all'ambiente in cui vivono, risultando estremamente sensibili ad ogni sua alterazione e reagendo con numerose risposte a livello fisiologico, ecologico e popolazionistico (Monterastelli, 2018). Sono sensibili alla presenza di molteplici sostanze inquinanti (prodotti fitosanitari, metalli pesanti, polveri sottili, idrocarburi policiclici aromatici ecc.) e sono ubiquitari, stabili nel territorio e con la peculiarità però di non essere individui immobili, ma esploratori di tutti i comparti ambientali dell'areale di insediamento. Essi, infatti, esplorano il terreno, la vegetazione, l'acqua e l'aria alla ricerca di nettare, polline acqua e altri beni (ISPRA, 2021). Queste qualità consentono agli Apoidei sia di percepire la presenza di un singolo fattore di alterazione, sia di avvertirne un complesso di natura ecologica, con la conseguente capacità di fornire dati omogenei e informazioni utili per interpretare le modificazioni avvenute e in atto

nel territorio (Girotti et al., 2020). La lettura dei sintomi e dei comportamenti, la capacità di accumulare nei tessuti e negli organi gli eventuali inquinanti, la scomparsa e la mortalità degli individui e delle popolazioni, costituiscono l'insieme delle informazioni per le valutazioni della qualità dell'ambiente in cui gli Apoidei vivono. La presenza di specie nei diversi contesti consente di caratterizzare il quadro entomofaunistico e, grazie allo stretto legame con la flora (Bolchi Serini, 1988; Porrini, 2004), può essere indice di biodiversità, allo scopo di ottenere indicazioni circa lo stato di conservazione dell'ambiente (Aldini, 2007).

Il degrado e la scomparsa di habitat sono fra le cause maggiori di perdita complessiva di biodiversità a livello mondiale e costituiscono una delle minacce principali anche per le popolazioni di impollinatori (COM 395, 2018).

Per gli Apoidei sia selvatici che allevati, l'agricoltura intensiva ed estensiva, l'uso di pesticidi ed erbicidi sono tra i più rilevanti fattori di rischio (Bortolotti, 2019).

Nell'agro-ecosistema, in cui si assiste alla monocoltura intensiva, si è persa la continuità delle fioriture, assieme alle bordure e alle siepi tra un campo e l'altro. Tutto questo fa sì che gli Apoidei non sappiano più dove nutrirsi e nidificare. Inoltre, la rotazione e la diversificazione delle colture è stata perlopiù abbandonata, comportando che per interi mesi o stagioni manchino le fioriture nei campi, creando grandi difficoltà per l'alimentazione degli Apoidei (Monterastelli, 2018). Le monocolture non sono ambienti favorevoli alla sopravvivenza degli Apoidei anche per la presenza di una sola tipologia di polline, spesso di scarsa qualità, e per un periodo limitato della stagione (Bortolotti, 2019). In questi contesti già così precari, l'introduzione o l'aumento di arnie di *A. mellifera* può creare ulteriori difficoltà per gli Apoidei selvatici locali, poiché questi ultimi si ritroveranno a competere con un grande e numeroso concorrente, a volte appositamente portato per sfruttare al massimo la fioritura da miele, per le poche risorse presenti (Monterastelli, 2018). Non bisogna poi dimenticare che ci sono varie coltivazioni in cui la conformazione del fiore fa sì che le api mellifere non siano impollinatori efficienti, a differenza degli altri Apoidei, ad esempio il Bombo sul pomodoro. Infatti, per molte specie coltivate e non, la presenza di impollinatori di specie differenti è più efficace, in termini di

produzione, rispetto alla presenza di una sola specie impollinatrice (Monterastelli, 2018).

Una ricca comunità di insetti in un ambiente è resa possibile dalla disponibilità degli habitat idonei allo svolgimento delle diverse fasi del ciclo biologico. Gli impollinatori hanno due esigenze che sono basilari in termini di habitat: la presenza di una ricca comunità di piante a fiore, spontanee o naturalizzate, e la presenza di siti idonei alla nidificazione (ISPRA, 2020).

Le misure di conservazione sono infatti particolarmente importanti negli habitat altamente urbanizzati o gestiti in modo intensivo, poiché sono paesaggi in cui spesso mancano proprio le risorse alimentari e siti di nidificazione (Drossart et al., 2020).

Il contesto del ripristino delle popolazioni di Apoidei finora è stato prevalentemente quello agricolo, presumibilmente per i significativi finanziamenti governativi che esistono per ristabilire gli impollinatori in questi ambienti (Winfree, 2010). Le azioni di conservazione in questo tipo di habitat sono determinanti, poiché quasi il 40% dell'uso del suolo mondiale è dedicato all'agricoltura (Ritchie et al, 2013) e probabilmente un altro miliardo di ettari vi sarà convertito entro il 2050 per sfamare una popolazione umana in crescita (Tilman et al., 2001).

Attraverso la conservazione e il ripristino degli habitat naturali, il recupero di pratiche agricole tradizionali, abbandonate per motivi economici, una drastica riduzione dei prodotti agro-chimici e alla riprogettazione agricola, si possono efficacemente evitare ulteriori diminuzioni o scomparse degli insetti impollinatori, soprattutto nelle aree ad agricoltura intensiva (ISPRA, 2020).

Diversi studi hanno evidenziato che la presenza di ambienti naturali e semi-naturali nei pressi delle coltivazioni agricole, come ad esempio il mantenimento dei prati, siepi, boschetti, aree incolte, aree umide, muretti a secco, incrementa significativamente le popolazioni di impollinatori (NRCS, 2014).

Affinché queste misure siano efficaci è inoltre fondamentale che gli attuali modelli di utilizzo di pesticidi, principalmente insetticidi e fungicidi, siano ridotti al minimo, in modo da consentire il recupero delle popolazioni di insetti e dei servizi di controllo biologico dei patogeni e parassiti. Il controllo biologico costituisce uno strumento sottoutilizzato ma economicamente efficace e a basso impatto ambientale

per affrontare il problema, ed è al contempo in grado di preservare la biodiversità sia all'interno che al di fuori delle aziende agricole (ISPRA, 2020).

È noto da tempo che le risorse floreali sono uno degli argomenti centrali della conservazione degli Apoidei selvatici (Drossart et al., 2020) ma la scelta delle specie vegetali da includere nelle miscele rappresenta un elemento critico (Winfree, 2010). Queste miscele dovrebbero includere specie che, in combinazione, forniscono un lungo periodo di fioritura e possono essere bottinate da una diversificata comunità di impollinatori. Però, alcuni studi hanno evidenziato che le specie vegetali incluse nei miscugli sono spesso foraggiate solo da una piccola percentuale di specie di Apoidei (Winfree, 2010) basandosi principalmente sui bisogni delle specie di Apoidei generalisti, che sono ampiamente utilizzati nell'impollinazione delle colture agrarie (Kleijn et al., 2001; Morse et al., 2000; Goulson et al., 2009). Come sottolinea Drossart et al., (2020), la scelta delle piante incluse nelle miscele dovrebbe essere completamente ridisegnata, perché è spesso guidata da studi sulla frequenza solo di api e bombi (Tuell et al., 2014; Turo et al., 2019). Nella scelta delle specie floreali si dovrebbe tener conto dell'abbondanza di esse durante tutta la stagione di volo (Vaudo et al., 2015; Filipiak, 2018), del comportamento e della fenologia specie-specifici da conservare. Dovrebbe inoltre considerare il loro contenuto di nutrienti, che è un parametro cruciale per le popolazioni di Apoidei, che viene spesso trascurato nella scelta delle cosiddette piante-amiche (Drossart et al., 2020). Una maggiore ricchezza di specie vegetali con alti valori nutrizionali (es. *Brassica napus* per *O. bicornis*) possono influenzare positivamente il tasso di crescita delle popolazioni (Bukovinszky et al., 2017; Filipiak, 2019).

Un altro metodo per sostenere gli Apoidei in ambito agricolo è quello dell'agricoltura biologica (Winfree, 2010). Essa si basa sul fatto che territorio e paesaggio appartengono ad un unico concetto, per cui nella gestione colturale vengono adottate tecniche produttive più sostenibili per l'ambiente, utilizzando esclusivamente sostanze e procedimenti naturali (ISPRA, 2021). Rispetto alle aziende convenzionali, le aziende biologiche hanno spesso campi di dimensioni minori, una maggiore diversità nelle colture, aree maggiori di habitat seminaturali o incolti e una maggiore abbondanza e diversità di fiori spontanei, considerati

infestanti in agricoltura convenzionale. Queste appena elencate sono tutte caratteristiche importanti a favore del sostentamento degli Apoidei selvatici (Bengtsson et al., 2005; Gibson et al., 2007).

Gli Apoidei, però, non vivono solo in aperta campagna o nei prati montani, essi hanno colonizzato e sono presenti anche nei centri urbani (Monterastelli, 2018). Per gli Apoidei, che sono animali termofili, le città rappresentano ambienti molto attrattivi essendo di 2°-3° C in più rispetto alle aree extraurbane (Monterastelli, 2018). Tenendo conto di tutti i problemi legati agli ambienti agricoli, le aree residenziali sono potenziali zone di rifugio per numerose specie di Apoidei, ma la loro quantità è direttamente proporzionale al numero dei siti idonei alla loro vita (Monterastelli, 2018). Parchi, giardini privati e pubblici, aiuole, orti urbani, giardini botanici, rotonde spartitraffico ecc., costituiscono siti importanti per gli impollinatori selvatici, sia dal punto di vista della nidificazione che dell'alimentazione (Monterastelli, 2018). Il maggiore problema dei centri urbani riguarda la presenza di barriere architettoniche che creano un isolamento tra i vari luoghi a misura d'ape disseminati per la città (Monterastelli, 2018). La connettività nell'habitat antropico è di cruciale importanza perché particolarmente dannosa per gli Apoidei più piccoli, in quanto la dimensione corporea è spesso correlata con la capacità di dispersione (Greenleaf et al., 2007). Gli Apoidei più piccoli soffrono particolarmente in questi habitat antropici frammentati, perché possono non essere in grado di raggiungere lembi di habitat idonei (Warzecha et al., 2016; Gérard et al., 2020). I bordi stradali, le siepi, i parchi e giardini, ma non solo, rappresentano zone di transizione per la connettività degli habitat (Cramner et al., 2012; Crone et al., 2019) e spesso supportano una grande diversità di Apoidei (Fortel et al., 2014; Osborne et al., 2019). Gli elementi che consentono la connettività sono habitat relativamente preservati che forniscono siti di nidificazione e risorse floreali nell'ambito sia dell'urbanizzazione che dell'agricoltura intensiva (François et al., 2017). Attraverso un'attenta progettazione e gestione si possono unire le aree verdi tramite corridoi vegetali, raggiungendo così obiettivi ecologici, oltre che di utilità sociale (Monterastelli, 2018).

Per preservare e favorire gli Apoidei, serve inoltre una gestione gentile del verde cittadino: durante gli sfalci si possono lasciare aree fiorite o, nel caso delle strade, sfalciare le erbacee a lati alterni, così da non eliminare completamente le fioriture. Estremamente importante, per quanto riguarda le alberature, è non potare in fioritura (Monterastelli, 2018). Il verde urbano, non solo svolge un ruolo per i cittadini, ma costituisce una vera e propria risorsa multifunzionale (Monterastelli, 2018).

Per la creazione di giardini, ma anche di terrazze, è consigliato scegliere una vegetazione autoctona, così da avvantaggiare contemporaneamente la flora e la fauna del luogo, sia nell'ambito della progettazione pubblica che nella sfera privata. Non è rara però la presenza nei centri urbani di numerose piante esotiche, rappresentanti un problema per gli Apoidei, perché spesso la morfologia florale non è idonea all'anatomia o alle preferenze alimentari degli impollinatori autoctoni (Monterastelli, 2018).

I tetti verdi sono un altro esempio di sito potenzialmente prezioso per la conservazione degli Apoidei nelle zone urbane, soprattutto se vengono scelte specie botaniche locali, con fioriture scalari a coprire l'intero anno e se progettati per ospitare Apoidei con diversa modalità di nidificazione (Monterastelli, 2018).

Sempre più frequente è il posizionamento dei cosiddetti "hotel per api" nei parchi e nei giardini: strutture artificiali in cui possono trovare alloggio le specie che nidificano in cavità precostituite, ed altri insetti utili per la biodiversità (Bortolotti et al., 2015). Per favorire quegli Apoidei che nidificano nel terreno occorre inoltre mantenere zone di terreno non lavorato e parzialmente inerbito (Bortolotti, 2019).

Creare una città che rispetta gli Apoidei, che li attiri anziché allontanarli, è possibile (Monterastelli, 2018).

In generale, il miglioramento della qualità complessiva dell'habitat mediante misure di ripristino deve implicare un'indagine sulle preferenze di risorse e di habitat delle specie di Apoidei selvatici interessati perché è importante identificare ciò che si vuole conservare per applicare le misure di ripristino corrispondenti, a seconda del tipo di paesaggio (Drossart et al., 2020).

Un ulteriore passo per stabilire solide basi di conservazione è comunicare ad un ampio pubblico i risultati scientifici in modo più efficiente (Drossart et al., 2020). Silva et al. (2017) ha evidenziato che il grado di educazione e conoscenza degli Apoidei erano direttamente correlati ai comportamenti positivi delle persone intervistate nei confronti degli Apoidei, mettendo in rilievo il ruolo fondamentale della consapevolezza pubblica.

Sul piano legislativo, è attiva la Politica Agricola Comunitaria (PAC), che è uno strumento finanziario fondamentale per l'unione Europea, con un notevole impatto sia a livello economico che su quello ambientale e sociale (ISPRA, 2020). In Europa sono attualmente in corso i negoziati sulla futura PAC che va dal 2021 al 2027, denominata PAC post 2020, sulla base delle proposte di regolamentazione della Commissione Europea del 1° giugno 2018 a tutela degli impollinatori (COM 2018 392 final; COM 2018 393 final; COM 2018 394 final). In questo importante documento venivano stabiliti gli obiettivi strategici e le azioni che l'UE e gli stati membri avrebbero dovuto adottare per affrontare il declino degli impollinatori attraverso tre priorità: migliorare la conoscenza sul declino e sulle cause e conseguenze; attuare misure per ridurre le cause di questo declino; coinvolgere, sensibilizzare e impegnare la società per promuovere la collaborazione.

Parallelamente, in Italia e negli altri stati membri, sono in fase di discussione i piani d'azione le cui misure dovranno rispondere ai nove obiettivi specifici decisi a livello comunitario per la PAC post 2020 (Bellucci et al., 2021) (Fig. 17).

Gli impollinatori, in generale, necessitano di una PAC che assicuri un ambiente sano, sotto il profilo di suolo, aria, acqua, vegetazione e paesaggio, a tal punto da rispettare la loro ecologia e garantire l'approvvigionamento di risorse trofiche salubri e diversificate (Bellucci et al, 2021). Di diretto e indubbio interesse appaiono gli obiettivi specifici della futura PAC:

- a. mitigazione dei cambiamenti climatici; sviluppo sostenibile; gestione efficiente delle risorse naturali, quali acqua, suolo e aria;
- b. conservazione della biodiversità; rafforzamento dei servizi ecosistemici e della salvaguardia degli habitat e del paesaggio; in essi rientra la tutela delle specie della fauna benefica, comprese quindi le specie impollinatrici;

c. miglioramento della risposta dell'agricoltura in merito all'alimentazione e alla salute del consumatore, tra cui limitazioni nell'uso degli antibiotici e l'uso sostenibile dei pesticidi (Belluccini et al., 2021).



Figura 17. I nove obiettivi fissati dalla PAC post 2020 (COM 2018 392).

## CONCLUSIONI

Il mondo degli imenotteri Apoidei si estende molto più in là delle specie, generalmente conosciute, ape da miele e bombo: esso si esprime in una molteplicità di specie (20.000 specie nel mondo; oltre 2000 in Europa; circa 1000 in Italia), con una grande varietà di morfologie, comportamenti e abitudini. Tutte però hanno in comune la dieta che, per tutta la vita, è esclusivamente a base di nettare, durante lo stadio di adulto, e polline, assunto nello stadio larvale, prelevato dai fiori delle Angiosperme. Gli Apoidei però non sono gli unici a guadagnarci, anzi, esse bottinando da un fiore all'altro le ricompense floreali, svolgono involontariamente l'importantissimo e insostituibile servizio dell'impollinazione, fondamentale per il 70% delle specie vegetali viventi sul pianeta e per oltre il 90% delle colture di importanza mondiale.

Una simbiosi, quella tra Apoidei e piante da fiore, iniziata milioni di anni fa nell'era geologica del Cretaceo: periodo nel quale gli Apoidei si diversificarono dalle vespe sfecoidi, anche dette sfeciformi o apoidi, carnivore, in nome di una dieta vegetariana, incentivata proprio dalla comparsa delle Angiosperme, che stavano diventando dominanti nel numero di specie. Avendo alle spalle una tale storia evolutiva, il legame tra Apoidei e piante si traduce in una varietà di adattamenti morfologici, e non solo, di strategie, e comportamenti, in entrambi i protagonisti, che solo la natura può vantare.

Oltre alla bellezza ed al fascino che personalmente credo abbiano questi insetti, la loro importanza va al di là di opinioni soggettive. Attraverso l'impollinazione si garantisce, oltre alla riproduzione delle piante fecondate, una grande quantità di servizi ecosistemici resi possibili proprio dalla presenza delle piante stesse, la quale presenza non sarebbe possibile senza l'impollinazione da parte degli insetti pronubi.

Dato lo stato attuale di declino degli Apoidei, come degli altri insetti impollinatori, si deduce che proteggerli è indispensabile, non solo dal punto di vista

entomofaunistico, ma anche per mantenere l'equilibrio degli ecosistemi naturali e la biodiversità al loro interno, sia vegetale che animale, da cui pure la specie umana dipende, anche per l'alimentazione. Le azioni di conservazione sono necessarie. Oltre alle istituzioni, ognuno di noi, nel suo piccolo, può fare qualcosa, ma per farlo è necessario che la popolazione sia informata, consapevole e coinvolta, perché come spesso accade, l'ignoranza non è mai d'aiuto.

In questa tesi si sono volute illustrare e descrivere alcune caratteristiche degli Apoidei sotto vari aspetti, da quello evolutivo, fino ad arrivare agli stili di vita possibili che i suddetti insetti svolgono, passando per la morfologia, l'alimentazione e la nidificazione, sottolinearne l'inestimabile importanza, fino ad arrivare, quindi, alla doverosa conservazione. L'ambizione di questo lavoro è proprio quella di contribuire all'informazione ed alla sensibilizzazione di chi leggerà, sperando anche di affascinare attraverso la conoscenza, così da collaborare tutti insieme alla protezione ed al ripristino di questi splendidi, essenziali, esseri viventi.

## BIBLIOGRAFIA

- ALDINI, R. N. (2007). *Etologia degli Apoidei presociali (Hymenoptera Apoidea)*. APOidea, 4:150-162.
- ALEXANDER BA, Michener CD. (1995). *Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea)*. Univ. Kans. Sci. Bull. 55:377–424.
- ALVES-DOS-SANTOS, I. (2003). *Adaptations of bee proboscides for collecting pollen from Pontederiaceae flowers*. Apoidea neotropica: Homenagem aos, 90, 257-263.
- BELL, CD, Soltis DE, Soltis PS. (2010) *The age and diversification of the angiosperms re-revisited*. Am. J. Bot. 97, 1296–1303.
- BELLUCCI, V., Piotto B., Silli V. (2021). *Piante e insetti impollinatori: un'alleanza per la biodiversità*. ISPRA. Serie Rapporti, 350/2021.
- BENGTSSON, J., Ahnström, J., & WEIBULL, A. C. (2005). *The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis*. Journal of applied ecology, 42(2), 261-269.
- BIELLA, P., Tommasi, N., Akter, A., Guzzetti, L., Klecka, J., Sandionigi, A., ... & Galimberti, A. (2019). *Foraging strategies are maintained despite workforce reduction: A multidisciplinary survey on the pollen collected by a social pollinator*. PloS one, 14(11), e0224037.
- 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 (New York, N.Y.), 313(5785), 351–354.
- BOLCHI SERINI G., (1988). *Api e flora, un'alleanza antica*. Atti dell'Accademia Nazionale Italiana di Entomologia Rendiconti, 36:37-52.

- BORTOLOTTI, L. (2019). *Api e impollinazione: L'importanza della biodiversità per la produzione agricola e la conservazione degli ecosistemi*. Natura bresciana: annuario del Museo Civico di Storia Naturale di Brescia, (42), 73-84.
- BRONSTEIN, J. L., Alarcon, R., & Geber, M. (2006). *Tansley review: the evolution of plant-insect mutualisms*. New Phytologist, 172(3), 412-428.
- BROTHERS, D. J. (1975). *Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to the Mutillidae*. University of Kansas Science Bulletin 50: 483-648.
- BUKOVINSZKY, T., Rikken, I., Evers, S., Wäckers, F. L., Biesmeijer, J. C., Prins, H. H., & Kleijn, D. (2017). *Effects of pollen species composition on the foraging behaviour and offspring performance of the mason bee Osmia bicornis (L.)*. Basic and Applied Ecology, 18, 21-30.
- BURKLE, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M. (2013). *Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function*. Science, 339(6127), 1611-1615.
- CANE, J. H. (2016). *Adult pollen diet essential for egg maturation by a solitary Osmia bee*. Journal of Insect Physiology, 95, 105-109.
- CANE, J. H., & Sipes, S. (2006). *Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty*. Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization, 99, 122.
- CANE, J. H., Dobson, H. E., & Boyer, B. (2017). *Timing and size of daily pollen meals eaten by adult females of a solitary bee (Nomia melanderi) (Apiformes: Halictidae)*. Apidologie, 48(1), 17-30.
- CARDINAL, S., & Danforth, B. N. (2013). *Bees diversified in the age of eudicots*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280(1755), 20122686.
- CARDINAL, S., Straka, J., & Danforth, B. N. (2010). *Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism*. Proceedings of the national Academy of Sciences, 107(37), 16207-16211.
- COM 2018/395 final. *L'iniziativa dell'UE a favore degli impollinatori*. Bruxelles, 1.6.2018. Comunicazione della Commissione a Parlamento Europeo,

al Consiglio, al Comitato Economico e Sociale Europeo e al Comitato delle Regioni.

- CORBET, S.A., Williams, I.H., Osborne, J.L., (1991). *Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community*. *Bee World*, 72: 47-59.
- CRANMER, L., McCollin, D., & Ollerton, J. (2012). *Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success*. *Oikos*, 121(4), 562-568.
- CREPET, W. L. (1979). *Insect pollination: a paleontological perspective*. *BioScience*, 29(2), 102-108.
- CREPET, W. L. (2008). *The Fossil Record of Angiosperms: Requiem or Renaissance?* 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 95(1), 3-33.
- CREPET, W. L., Friis, E. M., & Nixon, K. C. (1991). *Fossil evidence for the evolution of biotic pollination*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 333(1267), 187-195.
- CRONE, E. E., Brown, L. M., Hodgson, J. A., Lutscher, F., & Schultz, C. B. (2019). *Faster movement in nonhabitat matrix promotes range shifts in heterogeneous landscapes*. *Ecology*, 100(7), e02701.
- 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., Eardley, C., Packer, L., Walker, K., Pauly, A., & Randrianambinintsoa, F. J. (2008). *Phylogeny of Halictidae with an emphasis on endemic African Halictinae*. *Apidologie*, 39(1), 86-101.
- 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.
- DAWSON, T. E., Burgess, S. S., Tu, K. P., Oliveira, R. S., Santiago, L. S., Fisher, J. B., ... & Ambrose, A. R. (2007). *Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems*. *Tree Physiology*, 27(4), 561-575.

- DE GARA, L., Locato, V., Dipierro, S., & de Pinto, M. C. (2010). *Redox homeostasis in plants. The challenge of living with endogenous oxygen production*. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 173, S13-S19.
- DOBSON, H. E., & Peng, Y. S. (1997). *Digestion of pollen components by larvae of the flower-specialist bee Chelostoma florissomne (Hymenoptera: Megachilidae)*. *Journal of Insect Physiology*, 43(1), 89-100.
- 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.
- DOYLE, JA. (2012). *Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms*. *Annu. Rev. Earth Pl. Sci.* 40, 301–326.
- DROSSART, M., & Gérard, M. (2020). *Beyond the decline of wild bees: Optimizing conservation measures and bringing together the actors*. *Insects*, 11(9), 649.
- EARDLEY, C. D. (1989). *The Afrotropical species of Eucara Friese, Tetralonia Spinola and Tetraloniella Ashmead (Hymenoptera: Anthophoridae)*. *Entomology Memoir*, 75, 1.
- ENGEL, M. S. (2001). *A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera)*. *Bulletin of the American Museum of natural History*, 2001(259), 1-192.
- ENGEL, M. S. (2004). *Geological history of the bees (Hymenoptera: Apoidea)*. *Revista de Tecnologia e Ambiente*, 10(2), 9-33.
- ENGEL, M. S. (2005). *Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea)*. *American Museum Novitates*, 2005(3476), 1-33.
- ENGEL, M. S. (2011). *Systematic melittology: where to from here?*. *Systematic Entomology*, 36(1), 2-15.
- FILIPIAK, M. (2018). *A better understanding of bee nutritional ecology is needed to optimize conservation strategies for wild bees—the application of ecological stoichiometry*. *Insects*, 9(3), 85.

- FILIPIAK, M. (2019). *Key pollen host plants provide balanced diets for wild bee larvae: A lesson for planting flower strips and hedgerows*. Journal of Applied Ecology, 56(6), 1410-1418.
- FLISZKIEWICZ, M., Langowska, A., & Tryjanowski, P. (2013). *Effect of manipulated sex ratio on insemination of the red mason bee Osmia bicornis L. under net cage conditions*. Journal of Apicultural Science, 57(2), 73.
- FORTEL, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A. L., Kuhlmann, M., Mouret, H., ... & Vaissière, B. E. (2014). *Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient*. PloS one, 9(8), e104679.
- FRANÇOIS D., Le Féon V., (2017). *Abeilles sauvages et dépendances vertes routières, Pourquoi et comment développer la capacité d'accueil des dépendances vertes routières en faveur des abeilles sauvages*. Marne-la-Vallée : Ifsttar, 2017. Ouvrages scientifiques, OSI2, 120 pages, ISBN 978-2-85782-733-7
- FU, F., Kocher, S. D., & Nowak, M. A. (2015). *The risk-return trade-off between solitary and eusocial reproduction*. Ecology letters, 18(1), 74-84.
- GANDOLFO, M. A., Nixon, K. C., & Crepet, W. L. (2004). *Cretaceous flowers of Nymphaeaceae and implications for complex insect entrapment pollination mechanisms in early angiosperms*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 101(21), 8056-8060.
- GARIBALDI, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... & Klein, A. M. (2013). *Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honeybee abundance*. science, 339(6127), 1608-1611.
- GATHMANN, A., & Tscharntke, T. (2002). *Foraging ranges of solitary bees*. Journal of animal ecology, 71(5), 757-764.
- GÉRARD, M., Martinet, B., Maebe, K., Marshall, L., Smaghe, G., Vereecken, N. J., ... & Michez, D. (2020). *Shift in size of bumblebee queens over the last century*. Global Change Biology, 26(3), 1185-1195.

- GIBSON, R. H., Pearce, S., Morris, R. J., Symondson, W. O. C., & Memmott, J. (2007). *Plant diversity and land use under organic and conventional agriculture: a whole-farm approach*. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), 792-803.
- GIROTTI, S., Ghini, S., Ferri, E., Bolelli, L., Colombo, R., Serra, G., ... & Sangiorgi, S. (2020). *Bioindicators and biomonitoring: honeybees and hive products as pollution impact assessment tools for the Mediterranean area*. *Euro-Mediterranean Journal for Environmental Integration*, 5(3), 1-16.
- GOULSON, D. (2009). *Bumblebees: Behaviour and Ecology*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- GREENLEAF, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). *Bee foraging ranges and their relationship to body size*. *Oecologia*, 153(3), 589-596.
- GRETTY, C., Clare, E., Devey, D. S., Cowan, R. S., Csiba, L., Malakasi, P., Lewis, O. T., & Willis, K. J. (2018). *Flower preferences and pollen transport networks for cavity-nesting solitary bees: Implications for the design of agri-environment schemes*. *Ecology and evolution*, 8(15), 7574–7587.
- GRIMALDI, D. (1999). *The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 373-406.
- HANLEY, N., Breeze, T.D., Ellis, C., & Goulson, D. (2015). *Measuring the economic value of pollination services: principles, evidence and knowledge gaps*. *Ecosystem services*, 14, 124-132.
- HRISTOV, P., Neov, B., Shumkova, R., & Palova, N. (2020). *Significance of apoidea as main pollinators. ecological and economic impact and implications for human nutrition*. *Diversity*, 12(7), 280.
- HU, S., Dilcher, D. L., Jarzen, D. M., & Taylor, D. W. (2008). *Early steps of angiosperm–pollinator coevolution*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(1), 240-245.
- ISPRA (2020). *Il declino delle api e degli impollinatori. Le risposte alle domande più frequenti*. *Quaderni Natura e Biodiversità n.12/2020*. ISBN 978-88-448-1000-9, 43 p.

- ISPRA (2021). *Gli Apoidei e l'agricoltura sostenibile*. Quaderni Natura e Biodiversità 16/2021 ISBN 978-88-448-1050-4
- KIRK, W. D. J., Howes F. N. (2012). *Plants for bees*. 27-56. IBRA, Cardiff.
- KLEIJN, D., Berendse, F., Smit, R., & Gilissen, N. (2001). *Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes*. Nature, 413(6857), 723-725.
- KLEIN, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). *Importance of pollinators in changing landscapes for world crops*. Proceedings of the royal society B: biological sciences, 274(1608), 303-313.
- KREMEN, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., ... & Ricketts, T. H. (2007). *Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change*. Ecology letters, 10(4), 299-314.
- LABANDEIRA, C. C. (1998). *How old is the flower and the fly?*. Science, 280(5360), 57-59.
- LABANDEIRA, C. C. (2000). *The paleobiology of pollination and its precursors*. The Paleontological Society Papers, 6, 233-270.
- LEONHARDT, S. D., Gallai, N., Garibaldi, L. A., Kuhlmann, M., & Klein, A. M. (2013). *Economic gain, stability of pollination and bee diversity decrease from southern to northern Europe*. Basic and Applied Ecology, 14(6), 461-471.
- LINSLEY, E. (1958). *The ecology of solitary bees*. Hilgardia, 27(19), 543-599.
- MAGALLON, S. (2010) *Using fossils to break long branches in molecular dating: a comparison of relaxed clocks applied to the origin of angiosperms*. Syst. Biol. 59, 384–399.
- MANINO, A., & Porporato, M. (2013). *Api selvatiche: importanza e problematiche*.
- MATIAS, D. M. S., Leventon, J., Rau, A. L., Borgemeister, C., & von Wehrden, H. (2017). *A review of ecosystem service benefits from wild bees across social contexts*. Ambio, 46(4), 456-467.

- MELO, G. A. (1998). *Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps*. University of Kansas.
- MEMMOTT, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). *Tolerance of pollination networks to species extinctions*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 271(1557), 2605-2611.
- MICHENER, C. D. (1964). *Evolution of the nests of bees*. American Zoologist, 227-239.
- MICHENER, C. D. (1999). *The corbiculae of bees*. Apidologie, 30(1), 67-74.
- MICHENER, C.D. (2007) *The Bees of the World*. 2nd Edition, John Hopkins University Press, Baltimore.
- MICHEZ, D., Nel, A., Menier, J. J., & Rasmont, P. (2007). *The oldest fossil of a melittid bee (Hymenoptera: Apiformes) from the early Eocene of Oise (France)*. Zoological Journal of the Linnean Society, 150(4), 701-709.
- MICHEZ, D., Vanderplanck, M., & Engel, M. S. (2012). *Fossil bees and their plant associates*. Evolution of plant-pollinator relationships, 103-164.
- MONTERASTELLI, E., (2018). *Le altre api*. Edizione Montaonda.
- MORSE, R. A., & Calderone, N. W. (2000). *The value of honey bees as pollinators of US crops in 2000*. Bee culture, 128(3), 1-15.
- 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. (1996). *Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae)*. Biological Journal of the Linnean Society, 57(3), 235-252.
- MÜLLER, A. (2006). *Unusual host plant of Hoplitis pici, a bee with hooked bristles on its mouthparts (Hymenoptera: Megachilidae: Osmiini)*. European Journal of Entomology, 103(2), 497.
- MÜLLER, A. D., Praz, C., & Dorchin, A. (2018). *Biology of Palaeartic Wainia bees of the subgenus Caposmia including a short review on snail shell nesting in*

- osmiine bees (Hymenoptera, Megachilidae)*. Journal of Hymenoptera Research, 65, 61-89.
- NEFF, J. L. (2004). *Hooked hairs and not so narrow tubes: two new species of Colletes Latreille from Texas (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae)*. J. Hymenoptera Res, 13, 250-261.
  - NIETO, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J.C., ... & Michez, D. (2014). *European Red List of bees*. Luxembourg: Publication Office of the European Union.
  - NRCS, Natural Resources Conservation., (2014). *Pollinator biology and habitat*. Service Michigan Biology Technical Note No. 20 April 2013, rev 3/2014.
  - 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.
  - OLLERTON, J. (2017). *Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 48, 353-376.
  - OLLERTON, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). *How many flowering plants are pollinated by animals?*. Oikos, 120(3), 321-326.
  - OSBORNE, J. L., Martin, A. P., Shortall, C. R., Todd, A. D., Goulson, D., Knight, M. E., ... & Sanderson, R. A. (2008). *Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats*. Journal of Applied Ecology, 45(3), 784-792.
  - O'TOOLE, C., & Raw, A. (1991). *Bees of the World*. Blandford Press.
  - PAGLIANO, G. (1994) *Catalogo degli Imenotteri Italiani. IV. (Apoidea: Colletidae, Andrenidae, Megachilidae, Anthophoridae, Apidae)* Memorie della Società Entomologica Italiana 72 331-467
  - PARKER, F. D., & Tepedino, V. J. (1982). *A nest and pollen-collection records of Osmia sculleni Sandhouse, a bee with hooked hairs on the mouthparts (Hymenoptera: Megachilidae)*. Journal of the Kansas Entomological Society, 329-334.

- PASTEELS, J. J. & Pasteels, J. M. (1979). *Etude au microscope e lectronique a balayage des scopas collectrices de pollen chez les Andrenidae (Hymenoptera:Apoidea:Andrenidae)* . Archives de Biologie, 90, 113–30.
- PATON, A. J., Brummitt, N., Govaerts, R., Harman, K., Hinchcliffe, S., Allkin, B., & Lughadha, E. N. (2008). *Towards Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation: A Working List of All Known Plant Species-Progress and Prospects*. Taxon, 57(2), 602–611.
- PAUW, A., & Hawkins, J. A. (2011). *Reconstruction of historical pollination rates reveals linked declines of pollinators and plants*. Oikos, 120(3), 344-349.
- PILGRIM, E. M., Von Dohlen, C. D., & Pitts, J. P. (2008). *Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies*. Zoologica Scripta, 37(5), 539-560.
- PINZAUTI M., (2000) - *Api e impollinazione*. Regione Toscana Giunta Regionale: 308 pp.
- PORRINI, C., (2004). *La salvaguardia degli insetti pronubi per la conservazione della biodiversità*. Atti XIX Congresso Nazionale Italiano di Entomologia, Catania 10-15 giugno 2002, Litografia Tipografica Polaris, Sondrio: 1303-1308.
- 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., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., ... & Vanbergen, A. J. (2016). *Safeguarding pollinators and their values to human well-being*. Nature, 540(7632), 220-229.
- POTTS, S. G., Ngo, H. T., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., Dicks, L. V., Garibaldi, L. A., ... & Vanbergen, A. (2016). *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.
- PRENTICE, M. A. (1998). *The comparative morphology and phylogeny of apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea)*. University of California, Berkeley.
  - PROCTOR, M., Yeo, P., & Lack, A. (1996). *The natural history of pollination*. HarperCollins Publishers.
  - PRŶS -JONES O. E., Corb et S. A., 1987. *Bumblebees*. 12-21. The Richmond Publishing Co. Ltd.
  - QUARANTA, M., (2004). *Le api del parco scientifico didattico di Isola Polvese*. Provincia di Perugia.
  - QUARANTA, M., Cornalba, M., Biella, P., Comba, M., Battistoni, A., Rondinini, C., Teofili, C. (2018). *Lista Rossa IUCN delle api italiane minacciate*.
  - RADCHENKO, V. G. (1996). *Evolution of nest building in bees (Hymenoptera, Apoidea)*. *Entomological Review*, 75(6), 20-32.
  - RADCHENKO, V. G., & Pesenko, Y. A. (1994). *Biology of bees (Hymenoptera, Apoidea)*. Russian Academy of Sciences, Zoological Institute, St. Petersburg.
  - RADCHENKO, V. G., & Pesenko, Y. A. (1996). *Protobee and Its Nests: A New Hypothesis Concerning the Early Evolution of Apoidea (Hymenoptera)*. *Entomological Review*, 75(2), 140-162.
  - RADER, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P., Howlett, B. G., Winfree, R., ... & Woyciechowski, M. (2016). *Non-bee insects are important contributors to global crop pollination*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 146-151.
  - RAMÍREZ, S. R., Gravendeel, B., Singer, R. B., Marshall, C. R., & Pierce, N. E. (2007). *Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator*. *Nature*, 448(7157), 1042-1045.
  - RAMIREZ, S. R., Roubik, D. W., Skov, C., & Pierce, N. E. (2010). *Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae)*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(3), 552-572.

- RASMONT P., Devalez J., Pauly A., Michez D., Radchenko V. (2017) *Addition to the checklist of IUCN European wild bees (Hymenoptera: Apoidea)* Annales Societe Entomologique de France. 53. 17-32. 10.1080/00379271.2017.1307696.
- RASMUSSEN, C., Engel, M. S., & Vereecken, N. J. (2020). *A primer of host-plant specialization in bees*. Emerging topics in life sciences, 4(1), 7-17.
- REHAN, S. M., Schwarz, M. P., & Richards, M. H. (2011). *Fitness consequences of ecological constraints and implications for the evolution of sociality in an incipiently social bee*. Biological Journal of the Linnean Society, 103(1), 57-67.
- REZKOVA, K., Žáková, M., Žáková, Z., & Straka, J. (2012). *Analysis of nesting behavior based on daily observation of Andrena vaga (Hymenoptera: Andrenidae)*. Journal of insect behavior, 25(1), 24-47.
- RICCIARDELLI D'ALBORE, Intoppa F., (2000) - *Fiori e Api. La flora visitata dalle Api e dagli altri Apoidei in Europa*. Calderini Edagricole, Bologna.
- RITCHIE, H., & Roser, M. (2013). *Crop yields*. Our World in Data.
- ROBERTS, R. B., & Vallespir, S. R. (1978). *Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees (Apoidea: Hymenoptera)*. Annals of the Entomological Society of America, 71(4), 619-627.
- ROBERTSON, C. (1925). *Heterotropic bees*. Ecology, 6(4), 412-436.
- ROUBIK, D. W. (1992). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press.
- SCHINDLER, M., Diestelhorst, O., Haertel, S., Saure, C., Scharnowski, A., & Schwenninger, H. R. (2013). *Monitoring agricultural ecosystems by using wild bees as environmental indicators*. BioRisk, 8, 53.
- SEDIVY, C., Dorn, S., & Müller, A. (2013). *Evolution of nesting behaviour and kleptoparasitism in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae)*. Biological Journal of the Linnean Society, 108(2), 349-360.
- SILVA, A., & Minor, E. S. (2017). *Adolescents' experience and knowledge of, and attitudes toward, bees: Implications and recommendations for conservation*. Anthrozoös, 30(1), 19-32.

- SMITH, AS, Beaulieu JM, Donoghue MJ. (2010) *An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants*. Proc. Natl Acad. Sci. USA 107, 5897–5902.
- SOLTIS, P. S., & Soltis, D. E. (2004). *The origin and diversification of angiosperms*. American Journal of Botany, 91(10), 1614-1626.
- 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*. Pl Syst Evol 222, 211–223.
- TILMAN, D., Fargione, J., Wolff, B., D'antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., ... & Swackhamer, D. (2001). *Forecasting agriculturally driven global environmental change*. science, 292(5515), 281-284.
- TUELL, J. K., Fiedler, A. K., Landis, D., & Isaacs, R. (2014). *Visitation by wild and managed bees (Hymenoptera: Apoidea) to eastern US native plants for use in conservation programs*. Environmental entomology, 37(3), 707-718.
- TURO, K. J., & Gardiner, M. M. (2019). *From potential to practical: conserving bees in urban public green spaces*. Frontiers in Ecology and the Environment, 17(3), 167-175.
- VAMOSI, J. C., & Vamosi, S. M. (2010). *Key innovations within a geographical context in flowering plants: towards resolving Darwin's abominable mystery*. Ecology Letters, 13(10), 1270-1279.
- VAUDO, A. D., Tooker, J. F., Grozinger, C. M., & Patch, H. M. (2015). *Bee nutrition and floral resource restoration*. Current opinion in insect science, 10, 133-141.
- VEREECKEN, N. (2017). *Découvrir e protéger nos abeilles sauvages*. 77-132. Édition Glénat, Grenoble.
- WARZECHA, D., Diekötter, T., Wolters, V., & Jauker, F. (2016). *Intraspecific body size increases with habitat fragmentation in wild bee pollinators*. Landscape Ecology, 31(7), 1449-1455.

- WCISLO, W. T., & Cane, J. H. (1996). *Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies*. Annual review of entomology, 41(1), 257-286.
- WESTERKAMP, C., & Classen-Bockhoff, R. (2007). *Bilabiate flowers: the ultimate response to bees?*. Annals of botany, 100(2), 361-374.
- WESTRICH, P., (1989). *Die wildbienen baden-württembergs*. Stuttgart: Ulmer.
- WINFREE, R. (2010). *The conservation and restoration of wild bees*. Annals of the New York academy of sciences, 1195(1), 169-197.
- ZURBUCHEN, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). *Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees*. Journal of Animal Ecology, 79(3), 674-681.

## SITOGRAFIA

- [www.treccani.it/enciclopedia/coevoluzione/](http://www.treccani.it/enciclopedia/coevoluzione/) - visitato il 2.08.2021
- [www.treccani.it/enciclopedia/parafiletico/](http://www.treccani.it/enciclopedia/parafiletico/) - visitato il 10.08.2021
- [www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search\\_topic=TSN&search\\_value=154344#null](http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=154344#null) - visitato il 15.10.2021
- <https://it.wikipedia.org/wiki/Turoniano> - visitato il 18.10.2021