



**HAL**  
open science

# Systemes de pollinisation et perturbations anthropiques : de l'échelle paysagère à l'échelle macroécologique

Léa Lugassy

► **To cite this version:**

Léa Lugassy. Systemes de pollinisation et perturbations anthropiques : de l'échelle paysagère à l'échelle macroécologique. Sciences du Vivant [q-bio]. Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN), 2016. Français. NNT: . tel-04700332

**HAL Id: tel-04700332**

**<https://mnhn.hal.science/tel-04700332v1>**

Submitted on 17 Sep 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LÉA LUGASSY

SYSTÈMES DE POLLINISATION ET PERTURBATIONS  
ANTHROPIQUES : DE L'ÉCHELLE PAYSAGÈRE À L'ÉCHELLE  
MACROÉCOLOGIQUE

Sous la direction de : M. ROMAIN JULLIARD, PROFESSEUR AU MNHN ET M. COLIN  
FONTAINE, CHARGÉ DE RECHERCHE AU CNRS



THÈSE pour obtenir le grade de  
Docteur du Muséum National d'Histoire Naturelle  
dans la spécialité écologie

soutenue le 16 septembre 2016 devant le jury composé de

Mme	Isabelle Dajoz	rapporteur	Professeur, Université Pierre et Marie Curie, Paris
M.	Bertrand Schatz	rapporteur	Directeur de recherche CEFE/CNRS, Montpellier
Mme	Sophie Nadot	examinateur	Professeur, Université Paris-Sud, Orsay
M.	Romain Julliard	directeur de thèse	Professeur, MNHN, Paris
M.	Colin Fontaine	co-directeur de thèse	Chargé de recherche, MNHN/CNRS, Paris



## RÉSUMÉ

Cette thèse interroge sous trois angles différents le potentiel des pollinisateurs comme indicateurs, de la ressource florale puis de la fonction de pollinisation, dans un contexte d'anthropisation des paysages. Son originalité réside dans la multiplicité des approches utilisées, de l'espèce unique, puis du groupe d'espèces étudiées à l'échelle du paysage, à la communauté des pollinisateurs dans leur ensemble étudiée à l'échelle macroécologique.

L'aspect bénéfique de l'urbanisation sur les colonies d'abeilles domestiques, suspecté par de nombreux apiculteurs, est confirmé. Les colonies implantées en milieu urbain connaissent des mortalités hivernales plus faibles, et une productivité en miel plus forte, que les colonies implantées dans les milieux ruraux alentours. L'augmentation de la productivité ne semble pas être imputable aux espaces verts urbains ni aux arbres urbains, mais semble davantage liée aux conditions favorables que rencontrent les colonies en ville, possiblement une moindre exposition aux pesticides.

La production de miel par l'abeille domestique n'est donc pas un bon indicateur de la ressource florale disponible dans le paysage. En revanche la croissance des colonies de bourdons terrestres et la nidification des abeilles solitaires semblent être de bons indicateurs, respectivement de la ressource florale contenue dans les éléments seminaturels linéaires et dans les prairies. Toutefois la validité de ces deux indicateurs est remise en cause lorsque les conditions météorologiques sont défavorables au butinage. L'intensification agricole, en diminuant la quantité de ces éléments seminaturels dans les paysages agricoles, nuit donc à la croissance des colonies de bourdons terrestres et à la reproduction de certaines abeilles solitaires. La flore sauvage entomogame des bords de routes et de chemins est beaucoup moins abondante et riche à proximité de champs qu'à proximité de prairies, de bois ou de jardins. A l'échelle du paysage, ces éléments linéaires fournissent donc moins de nourriture aux pollinisateurs dans les paysages agricoles intensifs que dans les paysages agricole extensifs où les champs cohabitent spatialement de manière plus étroite avec les prairies et les bois.

A l'échelle macroécologique, les 4 grands ordres de pollinisateurs sont complémentaires dans la fonction de pollinisation qu'ils assurent. Cette complémentarité fonctionnelle résulte à la fois de différences phénologiques et de différences dans l'identité des plantes qu'ils butinent.

Ce travail de thèse permet de mieux comprendre l'effet de l'anthropisation sur les abeilles sauvages et domestiques et ouvre la porte à de futures études sur l'impact de l'anthropisation sur la complémentarité fonctionnelle entre pollinisateurs.



Cette thèse est le résultat de trois années et demi de recherche menées au Museum d'Histoire Naturelle, dans l'écrin du Jardin des Plantes, et à travers la campagne francilienne.

Je remercie tout d'abord mes encadrants, Romain Julliard et Colin Fontaine, qui m'ont confié ce beau projet de thèse, et qui m'ont assistée et conseillée dans sa réalisation.

Ce travail n'aurait pas pu se faire sans les nombreux apiculteurs qui m'ont ouvert les portes de leur rucher, de leur jardin et parfois de leur maison, et qui m'ont généreusement transmis une partie de leurs connaissances sur ces insectes fascinants. Merci à Michel Colin pour m'avoir servi de guide dans le monde de l'apiculture et des apiculteurs. Merci également aux centaines d'apiculteurs et aux milliers de citoyens qui ont contribué à l'Observatoire Francilien des Abeilles et au Suivi Photographique des Insectes Pollinisateurs, sur lesquels s'appuie cette thèse.

Je remercie toutes les personnes qui m'ont aidée et accompagnée sur le terrain, pendant ces longues journées de déluge puis de canicule. Elles n'ont reculé ni devant les embouteillages, ni devant les embourbements à répétition, ni devant les piqûres, ni devant les chasseurs, et je leur dois en partie la réussite de ce projet. Merci donc à Etienne, Odile, Simon, Théophile, Antoine, Ivain, Nicolas, Diane, Yves, Martin et Reto, ainsi qu'à mes stagiaires, Stéphanie, Franck et Laëtitia.

Je remercie également Isabelle Dajoz, Elisa Thébault, Mathilde Baude, Mickael Henry, Ignasi Bartomeus, Bernard Vaissière et Benoit Geslin pour leurs précieux conseils.

L'ambiance chaleureuse et unique du laboratoire Cesco en ont fait un environnement stimulant et enrichissant à tous points de vue, et pour cela je remercie particulièrement Martin, Reto, Nicolas, Anne, Julie, Noëlie, Christie, Leyli, Maud et Alan.

Merci enfin aux membres de mon jury d'avoir manifesté leur intérêt et accepté d'examiner ce travail, malgré les contraintes de temps qu'impliquent leurs nombreuses responsabilités ; à la Région Ile-de-France d'avoir financé cette thèse, ainsi qu'à Natureparif d'avoir soutenu financièrement l'étude de terrain.

Je dois au soutien inconditionnel de ma famille d'avoir mené cette thèse jusqu'au bout. Merci donc à Etienne de n'avoir jamais envisagé, ne serait-ce qu'une seconde, que cette thèse puisse autre chose qu'un succès, à mes parents et beaux-parents de n'avoir pas compté les heures de baby-sitting pour me permettre de concilier presque sereinement travail et maternité, et à Judith d'être la plus merveilleuse des petites filles.

Enfin, j'ai une pensée pour mon oncle Xavier qui aurait aimé voir cette thèse aboutir et dont le souvenir m'a accompagnée et motivée tout au long de ces derniers mois.



## SOMMAIRE

---

	<b>i</b>	<b>INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
	0.1	Les insectes pollinisateurs	3
	0.2	Visiteur de fleurs ou pollinisateur ?	5
115	0.3	Interactions entre plantes et insectes pollinisateurs	7
	0.4	Crises de pollinisation	12
	0.5	Les causes du déclin des pollinisateurs	16
	0.6	Plan	22
	<b>ii</b>	<b>CHAPITRES</b>	<b>25</b>
120	1	URBANIZATION INCREASES HONEYBEE SURVIVAL AND HONEY PRODUCTION	27
	1.1	Background	28
	1.2	Methods	29
	1.3	Results	31
125	1.4	Discussion	33
	2	AGRICULTURAL INTENSIFICATION AFFECTS WILD BEES THROUGH AN IMPOVERISHMENT OF THE WILD FLORAL RESOURCE AT THE LANDSCAPE-SCALE	43
	2.1	Background	44
130	2.2	Material and Methods	45
	2.3	Results	50
	2.4	Discussion	51
	3	FUNCTIONAL COMPLEMENTARITY IN POLLINATION SYSTEMS AT MACROECOLOGICAL SCALE	63
135	3.1	Background	64
	3.2	Material and Methods	66
	3.3	Results	71
	3.4	Dicussion	75
	<b>iii</b>	<b>CONCLUSION ET PERSPECTIVES</b>	<b>103</b>
140	3.5	Les insectes pollinisateurs comme indicateurs de la ressource florale et de la fonction de pollinisation ?	106
	3.6	Relations entre abeille domestique et pollinisateurs sauvages	107
145	3.7	Modélisation intégrée de la dynamique des colonies d'abeille domestique et de leur productivité	110
		<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>113</b>





Première partie

INTRODUCTION



150 Dans la quasi-totalité des écosystèmes terrestres à travers la pla-  
nète, des plantes à fleurs, dites entomogames, se reproduisent sexuel-  
lement grâce à des insectes pollinisateurs [Ollerton et al., 2011]. Cette  
relation mutualiste implique un très grand nombre d'espèces d'in-  
sectes et de plantes à l'échelle planétaire, bien qu'il soit impossible de  
155 le quantifier de manière précise. Certaines études, qui relèvent davan-  
tage du dire d'expert que de réelles quantifications, permettent d'esti-  
mer qu'environ 290000 espèces d'insectes pollinisateurs [Nabhan and  
Buchmann, 1997] participent à la reproduction d'environ 200000 es-  
pèces de plantes entomogames [Renner and Ricklefs, 1995]. Il n'existe  
160 pas d'estimation précise du nombre d'espèces cultivées pollinisées  
par les insectes, mais l'étude séminale de Klein et al. [2007] indique  
que 87 des principales cultures à l'échelle mondiale bénéficient de  
l'action des insectes pollinisateurs pour la production de fruits, de  
graines ou de légumes. Les insectes pollinisateurs remplissent donc  
165 une fonction écosystémique primordiale pour le fonctionnement des  
écosystèmes naturels [Kearns et al., 1998] comme pour celui des agro-  
systèmes.

#### 0.1 LES INSECTES POLLINISATEURS

En France métropolitaine, les insectes qui participent à la pollinisa-  
170 tion des fleurs sauvages et cultivées appartiennent principalement à  
4 ordres : ce sont les Hyménoptères, les Lépidoptères, les Diptères, et  
les Coleoptères [Kevan and Baker, 1983]. A ces 4 ordres principaux,  
on peut ajouter celui plus marginal des Hémiptères [Kevan and Ba-  
ker, 1983].

175 L'ordre des Hyménoptères contient entre autres la super-famille  
des Apoïdae, qui rassemble les abeilles et certaines guêpes. Les abeilles  
sont très certainement les insectes les plus étudiés en écologie de la  
pollinisation, probablement en raison de leur grande efficacité en tant  
que pollinisateur [Goulson, 2003; Garibaldi et al., 2013], et donc de  
180 leur importance économique majeure [Gallai et al., 2009]. Les abeilles  
forment en France un groupe riche de plusieurs centaines d'espèces,  
865 selon Rasmont et al. [2005], à l'écologie variée. De nombreuses  
espèces sont solitaires. Certaines pondent leurs oeufs dans le sol,  
d'autres dans des cavités au-dessus du sol (e.g. coquilles d'escargots,  
185 trous dans le bois ou la roche, tiges). Parmi ces espèces, certaines  
comme les halictes se regroupent en bourgades. Les 46 espèces de  
bourdons (*Bombus* sp.) vivant en France continentale [Iserbyt et al.,  
2008] sont, elles, sociales et vivent en colonies de quelques dizaines  
d'individus. C'est également le cas de l'abeille mellifère *Apis mellifera*,  
190 seule espèce de pollinisateur à n'exister qu'à l'état domestique en  
France, et qui forme des colonies de plusieurs milliers à dizaines de  
milliers d'individus vivant au sein de ruches. On peut toutefois trou-  
ver certaines colonies dite férales, qui ont retrouvé la liberté après un  
essaimage, et vivent cachées dans des cavités naturelles tant qu'au-  
195 cun apiculteur ne vient en prendre possession [Le Féon et al., 2010].  
Les abeilles ne sont pas les seuls Hyménoptères à participer à la polli-

nisation des fleurs. C'est également le cas, entre autres, des frelons et de certaines guêpes, qui sont des visiteurs de fleurs fréquents [Kevan and Baker, 1983]. Les fourmis sont également des pollinisateurs importants de certaines espèces de plantes comme *Herniaria ciliolata* [Proctor et al., 1973] ou *Polygonum cascadenense* [Hickman, 1974]. Il semble que leur rôle dans la pollinisation soit accru dans les milieux d'altitude [Proctor et al., 1973], mais ce rôle reste globalement mal connu en raison du peu d'études qui leur a été consacré.

L'ordre des Lépidoptères rassemble 253 espèces de papillons diurnes [MNHN, 2012] et près de 5000 espèces de papillons nocturnes. Au stade adulte, ces insectes se nourrissent exclusivement de nectar, à l'aide d'une longue trompe qu'ils gardent enroulée lorsqu'ils ne butinent pas. Les papillons de nuit sont dans nos contrées les principaux pollinisateurs nocturnes, avec quelques Coléoptères [Kevan and Baker, 1983]. Certaines fleurs comme la Belle-de-nuit (*Mirabilis jalapa*), qui s'ouvre la nuit et se referme le jour, dépendent d'eux pour leur reproduction.

Les Diptères sont, avec les Coléoptères [Faegri and Van Der Pijl, 2013], parmi les pollinisateurs les plus anciens [Ren, 1998]. En effet, des fossiles de mouches de la famille des Brachycera datant de la fin du Jurassique (150 millions d'années avant notre ère) ont été retrouvés dans les montagnes de la Province de Liaoning, au Nord-Est de la Chine [Ren, 1998]. Quelques familles de Diptères ont été plus étudiées que d'autres en écologie de la pollinisation. C'est par exemple le cas des Syrphidae. Cette famille regroupe en France environ 500 espèces [Sarthou and Speight, 2005], ressemblant par certains traits morphologiques à des guêpes ou des abeilles. Ces insectes sont des pollinisateurs majeurs de certaines cultures fruitières, et ils supplanteraient même les abeilles pour certaines d'entre elles [Thompson and Vockeroth, 1989]. Les Empidinae ont également attiré l'attention de certains chercheurs, qui ont montré que ces insectes accomplissent une part importante de la fonction de pollinisation dans les milieux d'altitude [Lefebvre et al., 2014], ainsi que dans les milieux arctiques [Kevan, 1972].

Selon Nabhan and Buchmann [1997], l'ordre des Coléoptères contient la grande majorité des taxons d'insectes pollinisateurs. Cependant, il est certainement l'ordre de pollinisateur le moins étudié. Considérés comme très peu spécialisés, les Coléoptères présents sur les fleurs sont souvent considérés, à tort, comme des visiteurs accidentels [Faegri and Van Der Pijl, 1979]. On sait néanmoins que de nombreuses familles de Coléoptères participent à la pollinisation de plusieurs dizaines de familles de plantes, dont des espèces cultivées comme le poirier (*Pyrus communis*), le fraisier (*Fragaria x ananassa*) ou encore la luzerne (*Medicago sativa*) [Mawdsley, 2003].

L'ordre des Hémiptères compte également en son sein quelques familles de pollinisateurs, telles que les Miridae, les Coreidae ou les Pentatomidae pour citer les plus communes, que l'on retrouve sur les fleurs dont le nectar est facilement accessible, comme les ombellifères par exemple [Porsch, 1958].

## 0.2 VISITEUR DE FLEURS OU POLLINISATEUR ?

Nous l'avons vu, une très grande diversité d'espèces visite les plantes à fleurs et participe donc potentiellement à leur pollinisation, à des degrés divers. Je les ai tous appelés de manière indifférenciée "insectes pollinisateurs", et pourtant l'usage de ce terme n'est pas toujours accepté au sein de la communauté scientifique. En effet, un débat existe entre scientifiques pour déterminer quels insectes sont des pollinisateurs, et quels insectes sont de simples visiteurs de fleurs ne participant pas à la reproduction des plantes.

### 0.2.1 *Débat sur l'identité des pollinisateurs*

Le développement des analyses de réseaux et de communautés en écologie de la pollinisation a entraîné de fait l'intégration de très nombreux insectes peu étudiés auparavant dans la catégorie des insectes pollinisateurs.

Pour qu'un insecte participe efficacement à la pollinisation d'une fleur, il ne suffit pas qu'il vienne la visiter, encore faut-il que cet insecte ait acquis du pollen conspécifique lors de visites précédentes sur cette même espèce, et qu'il soit capable de déposer ce pollen sur les stigmates lors de sa visite afin de permettre la fertilisation. Si certaines études se sont attelées à quantifier l'efficacité de pollinisation de certains insectes sur certaines plantes [Jennersten, 1984] avec un focus marqué sur les plantes cultivées [Sahli and Conner, 2007; Jauker et al., 2012; Benachour and Louadi, 2013; Lee et al., 2013; Oliveira et al., 2013; Putra and Kinasih, 2014], cette connaissance n'est que très parcellaire car une partie seulement des combinaisons entre espèces de plantes et d'insectes visiteurs de fleurs a été testée. Or, une étude menée il y a plus de 30 ans par Jennersten [1984] sur les Lépidoptères a bien montré que l'efficacité de pollinisation d'un insecte peut être extrêmement variable d'une plante à l'autre, ce qui complexifie grandement l'évaluation exhaustive de l'efficacité de pollinisation de tous les espèces de visiteurs de fleurs sur toutes les espèces de fleurs pollinisées par les insectes.

La plupart des réseaux de pollinisation étudiés actuellement sont rebaptisés "réseaux d'interactions plantes-visiteurs de fleurs" pour bien marquer le fait qu'ils incluent l'ensemble des insectes qui butinent sur les fleurs sans considérer leur efficacité de pollinisateur. Dans un article récent, King et al. [2013] suggèrent que ce glissement est la raison pour laquelle on trouve dans ces réseaux un niveau de généralisme bien supérieur à celui attendu auparavant, c'est à dire que les espèces qui constituent ces réseaux interagissent pour beaucoup d'entre elles avec un grand nombre de partenaires différents. L'hypothèse développée par les auteurs pour expliquer ce constat est qu'en incluant dans les communautés plantes-pollinisateurs des insectes qui potentiellement n'en sont pas, la structure de ces communautés serait brouillée. Ainsi, ils démontrent que pour la plupart des plantes testées dans leur étude, les pollinisateurs "vrais" (capables

de déposer du pollen viable et conspécifique au bon endroit lors de leur visite) ne constituent qu'une petite partie des visiteurs, les autres étant considérés comme des profiteurs.

295 Une autre étude publiée la même année par [Popic et al. \[2013\]](#) suggère que cette distinction entre visiteur de fleur et pollinisateur s'applique également aux abeilles, pourtant généralement considérées comme les pollinisateurs les plus efficaces. Dans cette étude, les auteurs montrent qu'un tiers des abeilles échantillonnées dans le réseau  
300 ne transportait pas de pollen. Les auteurs de ces deux études recommandent donc fortement de n'inclure dans les réseaux plante-insecte que les insectes dont l'efficacité de pollinisation est documentée. Cette recommandation va toutefois à l'encontre des résultats obtenus par [Alarcón \[2010\]](#). Cette dernière étude soutient que réseaux de  
305 visiteurs et réseaux de transport de pollen sont proches, et que l'on peut utiliser les premiers comme *proxi* des seconds, plus difficiles à obtenir sur le terrain.

#### 0.2.2 Une frontière entre visiteur et pollinisateur difficile à établir

Afin d'apporter une réponse à ce débat, la principale interrogation  
310 qui se pose, et à laquelle les scientifiques n'ont à ce jour pas apporté de réponse, est la suivante : avec les données dont nous disposons, pouvons-nous réellement identifier quel insecte est un bon pollinisateur de quelle plante, et surtout dans quelles conditions ?

Car si l'adéquation morphologique entre forme de la fleur et pièces  
315 buccales de l'insecte permet d'identifier de bons pollinisateurs potentiels, nous savons que le comportement de butinage peut varier suivant les conditions environnementales et biotiques [[Balfour et al., 2015](#)], modifiant ainsi l'efficacité du pollinisateur. Par exemple, le bourdon *Bombus terrestris* accroît la palette des espèces qu'il visite  
320 lorsque la compétition est forte [[Fontaine et al., 2008](#)]. Les conséquences d'un tel changement de comportement sur l'efficacité de pollinisation de cette espèce dans des conditions de forte compétition ne sont pas connues, mais on peut envisager que ce généralisme accru entraîne une diminution de l'efficacité de pollinisation. En effet, plus  
325 un individu visite d'espèces de fleurs différentes, plus il est susceptible de déposer du pollen non-conspécifique sur les fleurs qu'il visite, autant de pollen "perdu" pour la reproduction des fleurs butinées.

Il est également possible que, sous certaines conditions météorologiques défavorables à des pollinisateurs "efficaces" (e.g. vent important, température basse), des pollinisateurs "peu efficaces" mais  
330 demeurant actifs sous ces conditions contribuent de manière plus importante à la pollinisation [[Vicens and Bosch, 2000](#)].

Enfin, la moindre efficacité d'un insecte peut être compensée par une plus forte abondance dans l'écosystème, ou par une fréquence de  
335 visite plus élevée sur les fleurs. Une méta-analyse récente de [Rader et al. \[2016\]](#) a montré que les insectes moins efficaces que les abeilles pour la pollinisation, effectuent plus de visites sur les fleurs, ce qui aboutit *in fine* à une contribution similaire au service de pollinisation.

En raison de l'impossibilité d'évaluer de manière exhaustive l'effi-  
340 cacité de tous les visiteurs de fleurs, je prends le parti dans cette thèse  
de considérer que tout insecte qui butine sur une plante participe au  
processus collectif de pollinisation, même s'il ne le fait que de ma-  
nière faible ou dans des conditions particulières. Je considère de plus  
qu'exclure des études de réseau ou de celles sur les communautés de  
345 pollinisateurs les espèces dont l'efficacité de pollinisation n'a pas été  
prouvée constitue un risque de simplification artificielle des systèmes  
écologiques que l'on cherche à étudier.

Avant de détailler plus avant les interactions qui unissent insectes  
pollinisateurs et plantes à fleurs, il est important de noter que notre  
350 connaissance est plus détaillée pour certains insectes, en particulier  
les abeilles (Hymenoptera : Apoidae) et les syrphes (Diptera : Syrphi-  
dae), que pour d'autres.

### 0.3 INTERACTIONS ENTRE PLANTES ET INSECTES POLLINISA- TEURS

355 La pollinisation repose sur les interactions existantes entre plantes  
entomogames et insectes pollinisateurs. L'assimilation en écologie des  
outils d'analyse des réseaux utilisés en informatique et en neurobiolo-  
gie a permis d'en étudier l'architecture [Bascompte and Jordano, 2007;  
Bastolla et al., 2009; Thébault and Fontaine, 2010; Nuismer et al., 2013].  
360 Olesen et al. [2007] a notamment montré qu'il existe dans tous les  
grands réseaux de pollinisation des groupes d'espèces de plantes et  
d'insectes qui interagissent ensemble de manière très étroite, et qui in-  
teragissent peu avec les espèces appartenant aux autres groupes. Ces  
groupes d'espèces forment ce que l'on nomme des compartiments,  
365 ou modules (Figure 1).

Identifier les forces responsables de cette structuration des inter-  
actions en compartiments, aussi bien dans l'identité des espèces de  
plantes et d'insectes qui interagissent ensemble, que dans leur dimen-  
sion temporelle et spatiale, est l'un des enjeux majeurs de l'écologie  
370 de la pollinisation. En effet, dans un contexte de déclin de nombreux  
pollinisateurs, sur lequel nous reviendrons dans la partie 0.4, mieux  
comprendre quels insectes assurent quelle partie de la fonction de  
pollinisation pourrait permettre de mieux mesurer les menaces qui  
pèsent sur cette fonction, et de mieux cibler les mesures de conserva-  
375 tion.

#### 0.3.1 Dimension morphologique

Pour qu'un insecte puisse butiner une fleur, il faut tout d'abord  
que ses pièces buccales lui permettent d'atteindre la ressource en nec-  
tar ou en pollen offerte par cette fleur. Deux espèces de bourdons  
380 (*Bombus terrestris* et *Bombus lucorum*) font exception à cette règle car  
il arrive souvent qu'ils percent la base des fleurs pour "siphonner"  
le nectar [Koeman-Kwak, 1973; Newton and Hill, 1983]. Les insectes  
qui possèdent des pièces buccales courtes visitent principalement des



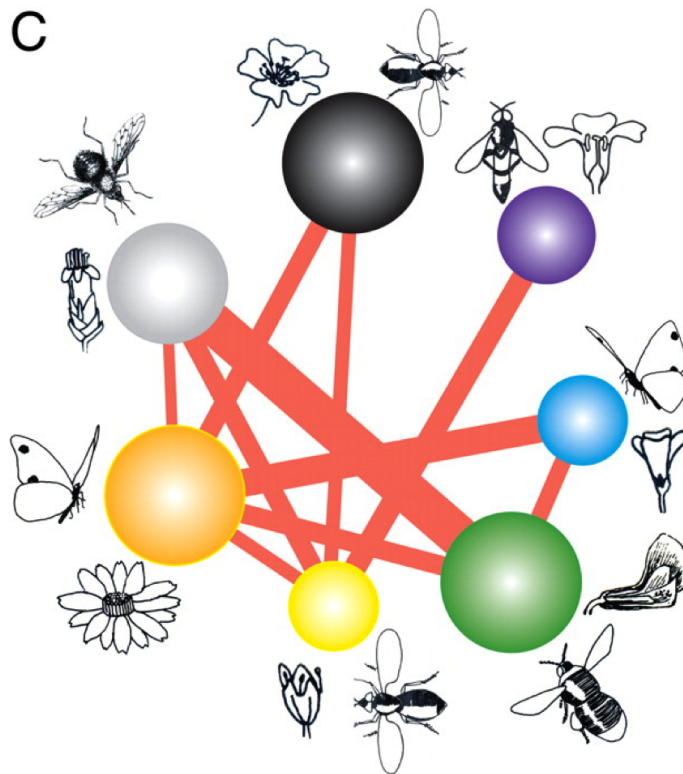


Figure 1 : Représentation graphique des modules identifiés dans le réseau de pollinisation. La largeur du lien entre les modules est indicative à la fois du nombre d'interactions entre les modules, et du nombre d'espèces au sein des modules. Les dessins représentent le type de fleur et de pollinisateur principal. D'après [Olesen et al. \[2007\]](#)

385 espèces de fleurs dont la récompense (nectar ou pollen) est facilement accessible, soit dans des corolles ouvertes, soit dans des tubes courts. C'est le cas des Coléoptères [[Faegri and Van Der Pijl, 1979](#)] et de nombreuses familles au sein de l'ordre des Diptères, telles que les Calliphoridae, les Muscidae, de la plupart des Nematocera et des Brachycera [[Kevan and Baker, 1983](#)]. C'est également le cas d'une  
390 partie des Hyménoptères, tels que les frelons et les guêpes [[Kevan and Baker, 1983](#)], ainsi que de certaines espèces d'abeilles sauvages [[Plowright and Plowright, 1997](#)].

Les insectes qui possèdent des pièces buccales longues sont eux capables d'accéder au nectar caché dans des corolles profondes ou au  
395 fond de tubes fins. Pour cette raison, les papillons diurnes sont des visiteurs importants des Fabacées, des Lamiacées [[Kevan and Baker, 1983](#)], et également des Astéracées [[Mani et al., 1999](#)]. Les espèces d'abeilles sauvages à langue longue visitent préférentiellement les fleurs à corolle profonde, bien qu'elles soient capables de butiner les  
400 fleurs à corolle ouverte [[Heinrich, 1976](#)]. Quelques Diptères, comme les Bibionidae, les Culicidae, les Bombyliidae ou les Tachinidae possèdent un proboscis long, qui leur permet de visiter des fleurs avec des corolles profondes [[Kevan and Baker, 1983](#)].

### 0.3.2 Théorie des syndromes de pollinisation

405 On retrouve cette notion "d'adéquation morphologique" dans une  
théorie proposée au 19<sup>ème</sup> siècle par le biologiste italien Frederico Del-  
pino pour formaliser les interactions entre plantes à fleurs et insectes  
pollinisateurs [Delpino, 1888]. Cette théorie a ensuite été graduelle-  
ment modifiée et remaniée tout au long du 20<sup>ème</sup> siècle [Vogel, 1954;  
410 Faegri and Van Der Pijl, 1979; Fenster et al., 2004]. Selon cette théo-  
rie, dite des "syndromes de pollinisation", les plantes qui partagent  
les mêmes pollinisateurs principaux ont évolué sous la pression de  
sélection de ces pollinisateurs vers un ensemble de traits communs,  
complémentaires de ceux de leurs pollinisateurs. Ces traits portent  
415 à la fois sur la morphologie de la corolle, mais aussi sur sa taille, sa  
couleur, le parfum qu'elle dégage ou encore le type de récompense of-  
ferte [Faegri and Van Der Pijl, 1979]. La dimension temporelle compte  
également pour l'un des syndromes, formé par les plantes pollini-  
sées principalement par les papillons nocturnes. Ces ensembles de  
420 traits permettent de rassembler les plantes à fleurs en 11 syndromes,  
nommés en fonction du type d'insecte qui les pollinise : chauve-  
souris, abeilles, guêpes, scarabées, papillons de jour, papillons de  
nuit/sphinx, mouches bleues, autres mouches, guêpes, oiseaux, et  
mammifères.

425 Rosas-Guerrero et al. [2014] présentent une synthèse des études  
ayant testé cette théorie, qui montre bien le contraste existant entre  
les différents résultats obtenus. Quelques études ont montré que le  
syndrome auquel appartient une plante ne permet pas toujours de  
prédire correctement l'identité de son pollinisateur principal (Valdi-  
430 via and Niemeyer [2006] chez *Escallonia myrtoidea*, Li and Huang  
[2009] chez *Nelumbo nucifera*). Seule une étude, menée par Ollerton  
et al. [2009] a été effectuée sur plusieurs espèces de fleurs, au sein  
de 6 communautés plantes-insectes. Les auteurs de cette étude ont  
attribué à chaque espèce de fleur un syndrome, en se basant sur les  
435 descriptions des syndromes publiées dans la littérature scientifique  
[Faegri and Van Der Pijl, 1979; Proctor et al., 1996]. Les résultats obte-  
nus indiquent d'une part que le classement des plantes en syndromes  
permet mal de prendre en compte la diversité des phénotypes flo-  
raux, et d'autre part que le syndrome d'une plante ne permet de  
440 prédire l'identité du principal pollinisateur que dans 30% des cas. A  
l'inverse, plusieurs études ont montré que le syndrome auquel ap-  
partient une plante permet de prédire correctement dans la majorité  
des cas l'identité de son pollinisateur principal [Lázaro et al., 2008;  
Martén-Rodríguez et al., 2009; Armbruster et al., 2011; Danieli-Silva  
445 et al., 2012]. Dans cette dernière étude, les auteurs ont analysé un ré-  
seau de pollinisation échantillonné dans une prairie d'altitude au Bré-  
sil. Ils ont montré que les compartiments existants au sein du réseau  
s'apparentaient à des syndromes de pollinisation car ils regroupaient  
plus fréquemment qu'attendu au hasard les plantes et les insectes  
450 d'un même syndrome, d'après les classifications de Faegri and Van  
Der Pijl [1979] et Proctor et al. [1996]. D'après leurs observations, dans

près de 70% des interactions, l'identité du pollinisateur correspondait à celle attendue d'après le syndrome attribué à la plante.

### 0.3.3 Dimension phénologique

455 D'autres études ont tenté d'identifier les facteurs responsables de la  
structuration des réseaux de pollinisation en modules, et ont abouti  
à une conclusion différente [Bosch et al., 2009; Martín González et al.,  
2012]. Ainsi, Bosch et al. [2009] ont analysé un réseau de pollinisation  
échantillonné dans une garrigue méditerranéenne, et ont montré que  
460 parmi les 4 compartiments identifiés dans ce réseau, 3 regroupaient  
des espèces de plantes et d'insectes ayant la même phénologie (c'est-  
à-dire la même période de floraison ou d'activité), différente de celle  
des espèces appartenant aux autres compartiments. Selon Bosch et al.  
[2009] et Martín González et al. [2012], la phénologie des espèces,  
465 qui n'est pas prise en compte dans le classement des plantes en syn-  
dromes, serait le principal facteur qui structure les interactions entre  
plantes et insectes. Toutefois, le peu d'études menées sur ce sujet ne  
permettent que d'émettre l'hypothèse que cette dimension phéno-  
logique joue un rôle important dans la complémentarité fonctionnelle  
470 qui existe entre les pollinisateurs.

Il est tout à fait possible que les deux phénomènes cohabitent, et  
que les espèces de plantes et d'insectes dont les phénologies sont en  
phase n'interagissent pas ensemble de manière aléatoire, mais de ma-  
nière "organisée", selon des syndromes de pollinisation. Néanmoins,  
475 pour tester cette hypothèse, il est nécessaire de travailler sur un ré-  
seau temporel, c'est-à-dire un réseau que l'on peut diviser en plu-  
sieurs périodes afin d'étudier comment les interactions sont structu-  
rées au sein de chaque petite période temporelle. Or, de tels réseaux  
sont assez difficiles à obtenir par les méthodes classiques d'échan-  
tillonnage, car ils requièrent un travail long et coûteux. Le développe-  
ment des programmes de sciences participatives sur la pollinisation,  
en permettant une démultiplication de l'effort d'échantillonnage des  
interactions entre plantes et pollinisateurs, peut permettre d'obtenir  
des réseaux d'interactions temporels. A partir de ces réseaux, on peut  
485 tenter de répondre aux questions suivantes : *i*) Quels groupes fon-  
ctionnels d'insectes peut-on identifier dans un réseau de pollinisation  
en fonction de leur patron d'interaction avec les plantes, illustrant  
leurs préférences florales, et en fonction de leur phénologie ? *ii*) Quel  
est l'importance respective des préférences florales et de la phéno-  
logie dans la complémentarité fonctionnelle entre pollinisateurs ? *iii*) La  
490 prise en compte de la dimension temporelle des interactions change  
t-elle notre estimation de la complémentarité fonctionnelle dans les  
réseaux ?

Le troisième chapitre de cette thèse adresse ces trois questions en  
495 s'appuyant sur un réseau de pollinisation macroécologique temporel  
construit à partir de données récoltées dans le cadre du programme  
de science participative Spipoll (Suivi Photographique des Insectes  
POLinisateurs) mené par le Museum d'Histoire Naturelle et l'Office

Pour les Insectes et leur Environnement. Dans ce réseau de pollinisation découpé en 6 périodes temporelles, je cherche à identifier des groupes d'insectes basés à la fois sur leur phénologie, et sur leur patron d'interaction avec les différentes fleurs. Je compare ensuite les groupes obtenus dans ce réseau temporel avec ceux obtenus sans prendre en compte la dimension phénologique, dans un réseau agrégé dans le temps.

#### 0.3.4 *Les communautés de pollinisateurs comme indicateurs de la fonction de pollinisation à l'échelle macroécologique ?*

Plusieurs études suggèrent que certaines propriétés fonctionnelles des réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs, et notamment la complémentarité fonctionnelle entre pollinisateurs, ont un rôle bénéfique dans le maintien des communautés de plantes [Fontaine et al., 2005; Blüthgen and Klein, 2011; Albrecht et al., 2012; Fründ et al., 2013]. On peut donc émettre l'hypothèse qu'en évaluant le niveau de complémentarité fonctionnelle entre les pollinisateurs d'un système de pollinisation, on puisse évaluer indirectement l'état de santé de ce système, et par là même la qualité de la fonction de pollinisation. Cela revient à se demander si les communautés de pollinisateurs peuvent servir d'indicateurs de cette fonction de pollinisation.

La plupart des études portant sur les communautés de pollinisateurs ou les réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs sont menées à l'échelle locale, dans un milieu donné tel qu'une prairie [Dicks et al., 2002], une lande [Forup et al., 2008], ou un maquis [Petanidou et al., 2008]. Cette échelle locale est très bien adaptée à l'étude de la structure des réseaux, y compris à l'étude de la complémentarité fonctionnelle entre insectes car elle permet de prendre en compte des phénomènes très fins, comme les phénomènes de niches. Néanmoins, comme nous venons de le voir, les contraintes liées à l'échantillonnage très lourd que nécessite la construction d'un réseau d'interaction entre plantes et pollinisateurs rendent difficile la prise en compte de la dimension temporelle de la complémentarité fonctionnelle. En revanche, le développement des sciences participatives, et en particulier du programme Spipoll l'a rendu possible à une échelle jusque là très peu explorée en écologie des systèmes de pollinisation : l'échelle macroécologique.

Un réseau macroécologique comme celui qui sera étudié dans le troisième chapitre diffère d'un réseau local en ce qu'il ne représente pas des interactions ayant lieu dans un espace bien défini comme un écosystème prairial par exemple, mais représente une agrégation spatiale des interactions à plus ou moins large échelle géographique, ici à l'échelle nationale. L'étude présentée dans le troisième chapitre peut être vue comme une étude préliminaire jetant les bases de la prise en compte de la dimension temporelle dans l'étude de la complémentarité fonctionnelle entre pollinisateurs à l'échelle macroécologique. Elle pourrait permettre à terme la prise en compte de la dimension anthropique, afin d'étudier comment la complémentarité fonctionnelle,

et potentiellement la fonction de pollinisation, est affectée par l’anthropisation des milieux.

#### 0.4 CRISES DE POLLINISATION

550 Le terme de *pollination crisis* a initialement été employé dans la littérature scientifique pour qualifier la situation des colonies d’abeilles aux Etats-Unis [Buchmann and Nabhan, 1996]. Il a ensuite été repris pour désigner plus globalement celle de l’ensemble des insectes pollinisateurs [Holden, 2006]. Ces deux types de crises, que je détaille maintenant, partagent certaines causes, mais présentent aussi des différences. Je reviendrai sur les causes de ces crises de pollinisation  
555 dans la partie 0.5.

##### 0.4.1 Déclin de l’abeille domestique

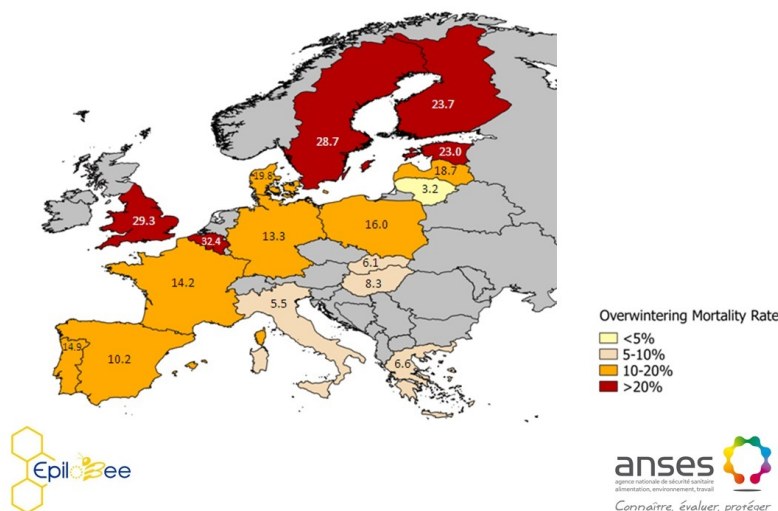
Les colonies d’abeilles domestiques traversent, dans de nombreuses régions du globe, ce que Buchmann and Nabhan [1996] ont qualifié  
560 de crise. Les deux symptômes de cette crise seraient d’une part des mortalités hivernales anormalement élevées, et d’autre part des productions de miel en baisse.

En Europe, le nombre de colonies d’abeilles a fortement diminué au cours du dernier demi-siècle [Potts et al., 2010]. Cette diminution  
565 est due à une chute brutale du nombre de ruches qui est passé de 20 à 15 millions entre 1990 et 1995, date à laquelle il s’est stabilisé. La situation est toutefois contrastée entre les régions. Le nombre de ruches a en effet décliné en Europe centrale, mais pas dans le Sud de l’Europe (Portugal, Espagne, Italie, Grèce), où il a même légèrement  
570 augmenté [Potts et al., 2010]. Potts et al. [2010] soulignent dans leur étude que cette diminution du nombre de colonies à l’échelle Européenne est étroitement liée à la diminution du nombre d’apiculteurs. Néanmoins, il est possible qu’une partie de cette diminution soit également due à des mortalités hivernales ponctuellement plus  
575 importantes que ce qui est traditionnellement considéré comme habituel par les apiculteurs, à savoir 5 à 10% de mortalité [Faucon and Chauzat, 2008; Le Conte et al., 2010].

En effet, les références faisant état dans la littérature scientifique de taux de mortalité hivernale anormalement élevés sont nombreuses  
580 [Hendriks et al., 2009; Pettis and Delaplane, 2010; Moritz et al., 2010]. Depuis une dizaine d’année, des programmes de veille ont été lancés dans de nombreux pays (Allemagne, Belgique, Luxembourg, France, Turquie, Canada, Israël, Chine, Etats-Unis) afin de surveiller les niveaux de mortalité hivernale des colonies d’abeilles [Faucon and Chauzat, 2008; Chauzat et al., 2014], et parfois de tenter d’en identifier  
585 les causes à l’aide de questionnaires remplis par les apiculteurs [Zee et al., 2014; Ravoet et al., 2013; Clermont et al., 2014]. L’un de ces programmes, appelé Epilabee et mené dans de nombreux pays européens, a mis en évidence des mortalités très variables suivant les  
590 années et les pays (Figure 2) [Chauzat et al., 2014]. Certains pays

comme l'Italie ou la Grèce connaissent des taux de mortalité hivernale des colonies faibles (de l'ordre de 5%), tandis que d'autres comme la Belgique ou la Suède ont certaines années des taux de mortalité beaucoup plus élevés, avoisinants parfois les 30% (Figure 2).

**Mortalités hivernales des colonies d'abeilles collectées  
par le programme EPILOBEE 2012-2013**



**Mortalités hivernales des colonies d'abeilles collectées  
par le programme EPILOBEE 2013-2014**

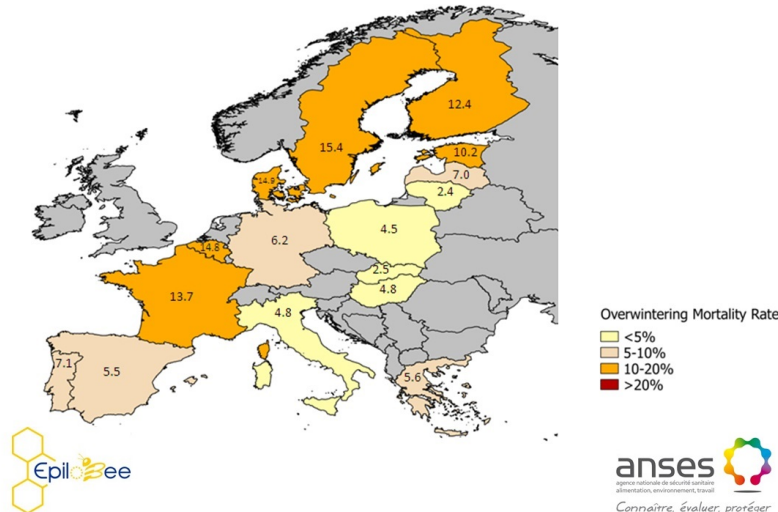


Figure 2 : Taux de mortalité hivernale des colonies d'abeilles domestiques collectées dans le cadre du programme Epilobee pendant l'hiver 2012-2013 (haut) et 2013-2014 (bas). D'après [Chauzat et al. \[2014\]](#).

595 A ces inquiétudes sur la mortalité hivernale se sont ajoutées des inquiétudes sur la mortalité des colonies en saison, certaines études rapportant des taux de mortalité très importants en plein saison de production [[Bacandritsos et al., 2010](#)].

Enfin, un autre phénomène inquiétant touche les colonies d'abeilles, le plus souvent à la sortie de l'hivernage, mais parfois également en saison. En 2006, des cas de ruches désertées, vidées de leurs ouvrières, mais avec un couvain et des réserves intactes, ont été rapportés aux Etats-Unis [Ellis et al., 2010]. Ce phénomène, auquel les autorités sanitaires Américaines ont attribué le nom de Colony Collapse Disorder (CCD) concerne principalement les Etats-Unis [Ellis et al., 2010], bien que des cas de désertions de ruches apparemment inexplicables soient parfois rapportés également en Europe [Henry et al., 2012].

La productivité des colonies suscite également des inquiétudes dans le monde apicole. L'idée selon laquelle la productivité des colonies serait en déclin est très répandue, et d'ailleurs relayée par les médias [Point, 2015]. Néanmoins, à ma connaissance, aucune étude scientifique n'a pour le moment permis de la confirmer.

Dans ce contexte d'inquiétude pour les colonies d'abeilles, des observations venues du coeur de certaines grandes villes laissent à penser qu'elles ne sont cependant pas menacées partout. Depuis une dizaine d'années, on observe un fort essor de l'apiculture urbaine dans de nombreuses métropoles à travers le monde [Schwägerl, 2011; Benjamin, 2011]. Avec cet essor s'est développée l'idée, très vite reprise par les médias [Benjamin, 2010], selon laquelle les colonies d'abeilles produiraient plus de miel et connaîtraient des mortalités plus faibles en ville que dans les campagnes avoisinantes. Cela reste à confirmer de manière scientifique, mais il semblerait donc que le milieu urbain convienne bien aux colonies d'abeilles.

La ville de Paris et les abeilles domestiques ont d'ailleurs une histoire commune assez ancienne. Certaines sources estiment qu'il y avait en 1850 1500 ruches dans la capitale française (Société Centrale d'Apiculture, communication personnelle). Ces ruches auraient été installées par les nombreux ouvriers fraîchement débarqués des campagnes dans lesquelles l'apiculture était très répandue. Le nombre de ruches parisiennes a par la suite chuté au cours du 20ème siècle, mais remonte de manière sensible depuis quelques années et la Mairie de Paris l'estime aujourd'hui à 700 environ.

Ces ruches urbaines sont de formidables objets d'études pour tenter de répondre aux questions suivantes : *i*) Quel est l'effet de l'urbanisation sur la mortalité hivernale des colonies et sur leur production de miel ? *ii*) Les ressources présentes en milieu urbain, telles que les espaces verts ou les arbres présents au coeur des villes, peuvent-ils expliquer un éventuel effet positif de l'urbanisation sur les colonies ? Afin de répondre à ces questions, j'ai étudié plus de 800 ruchers sur une période de 4 ans et travaillé à partir de questionnaires détaillés remplis par les apiculteurs. Les résultats de cette étude seront présentés dans le premier chapitre de cette thèse.

#### 0.4.2 *Déclin des pollinisateurs sauvages*

De très nombreuses études montrent que les insectes pollinisateurs sont menacés au-delà de la seule abeille domestique, et que la crise

de pollinisation semble concerner l'ensemble des pollinisateurs [Tylianakis, 2013]. Les signes de ce déclin généralisé ne manquent pas, et nous les synthétisons ici. Pourtant il semble qu'il ne concerne pas tous les pollinisateurs. Un petit nombre d'espèces ou groupes d'espèces d'insectes pollinisateurs semblent mieux résister que d'autres, voire même profitent de niches laissées vacantes par les espèces en déclin. Je discuterai ici ces phénomènes particulièrement intéressants.

Les insectes qui ont le plus été étudié, et dont le déclin est le plus relayé au sein de la société, sont les abeilles sauvages, dont font partie les bourdons. De nombreuses études ont mis en évidence le déclin de plusieurs espèces de bourdons, ainsi qu'une baisse de la richesse spécifique de ces insectes en Europe [Ellis et al., 2006; Goulson et al., 2006, 2008; Bommarco et al., 2012], en Amérique du Nord [Cameron et al., 2011; Grixti et al., 2009], et en Amérique du Sud [Morales et al., 2013]. Mais il semble que partout où des espèces de bourdons, souvent des spécialistes à langue longue [Bommarco et al., 2012], déclinent, d'autres résistent mieux et voient donc leur abondance relative augmenter. C'est très souvent le cas de *Bombus terrestris*, une espèce de bourdon à langue courte généraliste, qui semble bien s'adapter aux milieux anthropisés comme les milieux agricoles [Bommarco et al., 2012] ou les milieux urbains [Ahrne et al., 2009]. Cette espèce, initialement originaire d'Europe, est tellement compétitive qu'elle a supplanté la seule espèce de bourdon indigène en Patagonie, *B. dahlbomii*, seulement 5 ans après y avoir été introduite [Morales et al., 2013]. D'autres espèces comme *B. lapidarius* [Bommarco et al., 2012], *B. bifarius*, *B. vosnesenskii*, *B. impatiens*, ou *B. bimaculatus* [Cameron et al., 2011] se maintiennent et résistent au déclin.

Les abeilles solitaires semblent être menacées dans de nombreux endroits. D'après Biesmeijer et al. [2006], leur richesse a diminué aussi bien au Royaume-Uni qu'aux Pays-Bas au cours des dernières décennies (Figure 3). Néanmoins, quelques études constatent une certaine stabilité de la richesse en espèces d'abeilles le long d'un gradient d'urbanisation [Banaszak-Cibicka and Żmihorski, 2012], laissant penser qu'une partie des espèces d'abeilles résiste au déclin.

Les papillons connaissent également un déclin marqué, y compris des espèces très communes comme *Lycaena phlaeas*, le cuivré commun [León-Cortés et al., 2000]. Plus généralement, on a montré en Europe comme aux Etats-Unis une diminution de la richesse spécifique des papillons [Van Dyck et al., 2009; Forister et al., 2010] ainsi que de leur abondance [Van Dyck et al., 2009]. D'après Forister et al. [2010], ce déclin touche même des espèces considérées comme peu vulnérables, voire tolérantes aux perturbations, et peu ciblées par les mesures de conservation.

Assez peu d'études se sont attelées à évaluer l'état des communautés de Diptères, à l'exception notable de plusieurs études sur les syrphes [Biesmeijer et al., 2006], et ce malgré l'existence d'études de plus en plus nombreuses montrant qu'ils sont des pollinisateurs à ne pas négliger [Downes, 1970; Elberling and Olesen, 1999; Kearns, 2001; Lefebvre et al., 2014]. Il y a plus de 35 ans, Bańkowska [1980] a montré que les communautés de Syrphidae sont moins riches dans les



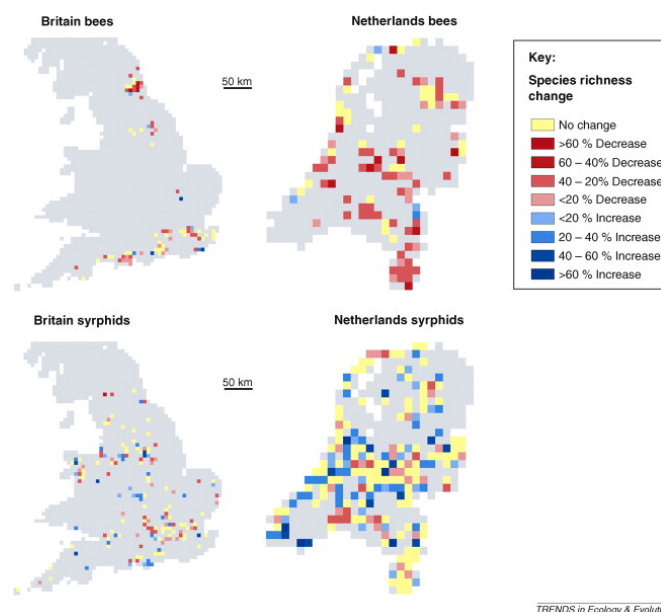


Figure 3 : Modification de la richesse en abeilles (en haut) et syrphes (en bas) calculée dans des cellules de 10km de côté au Royaume-Uni (à gauche) et aux Pays-Bas (à droite). D'après Biesmeijer et al. [2006].

milieux anthropisés que dans les milieux naturels, indiquant que la richesse spécifique des syrphes pourrait être diminuée à large échelle dans les régions soumises à de fortes pressions anthropiques. Toutefois, une étude plus récente de Biesmeijer et al. [2006] a montré qu'alors même que la richesse en abeilles sauvages a sensiblement diminué aux Pays-Bas depuis les années 1980, la richesse en syrphes s'est globalement maintenue, et a même augmenté à certains endroits (Figure 3).

Enfin, les connaissances scientifiques manquent sur l'état des populations de certains pollinisateurs, et principalement des Coléoptères et des Hyménoptères autres que les abeilles, tels que les guêpes, frelons ou tenthrèdes. Par conséquent, il est à l'heure actuelle difficile de savoir s'ils sont concernés par le déclin qui touche beaucoup d'abeilles sauvages ainsi que les papillons.

#### 710 0.5 LES CAUSES DU DÉCLIN DES POLLINISATEURS

Le déclin des pollinisateurs sauvages et celui de l'abeille domestique partagent des causes communes, liées en partie aux modifications profondes d'usage des sols et à l'anthropisation des paysages qui sont à l'oeuvre depuis 70 ans dans de nombreux pays occidentaux. Mais le déclin de l'abeille domestique a également des causes qui lui sont propres en raison de son statut d'espèce domestique, et sur lesquelles je reviendrai dans un second temps.

### 0.5.1 Diminution de la ressource florale et des sites de nidification

Les deux grands types d'anthropisation qui touchent les paysages  
720 français, comme ceux d'autres pays européens et nord-américains,  
sont le développement de l'agriculture intensive et l'urbanisation. La  
modernisation de l'agriculture entamée dans les années 1950 s'est  
accompagnée d'un profond remodelage des paysages agricoles. Jus-  
qu'aux années 1950, l'élevage et l'agriculture cohabitaient étroitement  
725 sur l'ensemble du territoire français. Les terres arables, les pâturages  
et les prairies fourragères étaient donc mélangés au sein d'un même  
paysage à l'aspect de mosaïque.

Depuis les années 1960, une ségrégation géographique s'est opérée  
entre l'élevage et l'agriculture. D'un côté, une grande partie de l'éle-  
730 vage s'est déplacée sur les côtes (majoritairement en Bretagne) où il  
s'est densifié et intensifié, notamment par le passage à l'hors-sol qui  
a rompu net le lien entre animaux et prairies. De l'autre, l'agricul-  
ture céréalière libérée de sa dépendance à la fumure animale grâce  
aux engrais de synthèse s'est intensifiée dans les plaines. En consé-  
735 quence, la surface en prairies permanentes, qu'elles soient destinées  
à la fauche ou à la pâture, a considérablement diminué, passant de  
12.3 millions d'hectares en 1945 [Jussiau et al., 1999] à 7.7 millions  
aujourd'hui [Agreste, 2016]. Enfin, le remembrement démarré suite  
à la loi d'orientation agricole du 5 août 1960, et qui avait vocation à  
740 rationaliser la structure des exploitations agricoles et à augmenter  
la taille des parcelles, a été à l'origine d'une diminution brutale de la  
longueur de talus, fossés et haies [Burel and Baudry, 1990].

Or les prairies et les haies ont une importance primordiale pour  
les agroécosystèmes [Öckinger and Smith, 2007; Baudry et al., 2000],  
745 notamment car ils fournissent des ressources florales et des sites de ni-  
difications pour de nombreux pollinisateurs comme certaines abeilles  
solitaires et les bourdons [Osborne et al., 1991; Potts et al., 2005]. Les  
haies basses et les haies arbustives sont en effet souvent constituées  
d'espèces comme l'églantier (*Rosa canina*), les cornouillers blanc ou  
750 sanguin (*Cornus mas*, *Cornus sanguinea*), le robinier (*Robinia pseudoaca-*  
*cia*) ou encore le sureau (*Sambucus nigra*) qui fournissent aux pollinisa-  
teurs nectar et pollen à différents moments de l'année. De plus, elles  
ont un effet positif sur l'abondance et la diversité de la flore autour  
d'elles [Marshall and Moonen, 2002], ce dont bénéficient également  
755 les pollinisateurs.

L'emploi d'herbicides visant à détruire la flore sauvage dans et au-  
tour des cultures entraîne une diminution de la ressource florale pour  
les insectes pollinisateurs [Hald, 1999; Hyvönen et al., 2003; Bengts-  
760 son et al., 2005]. En effet, cette flore sauvage des milieux agricoles, dite  
flore adventice, constitue une source de nourriture importante pour  
les abeilles, et possiblement pour les pollinisateurs en général [Re-  
quier et al., 2015]. Il semble d'ailleurs que l'un des principaux avan-  
tages de l'agriculture biologique pour les pollinisateurs réside dans  
le fait que les champs conduits en agriculture biologique contiennent  
765 plus de diversité florale et de ressources (en dehors de la plante culti-  
vée) que les champs conduits en agriculture conventionnelle [Romero

et al., 2008]. Il est intéressant de noter que l'usage d'herbicide n'est pas limité uniquement aux terres agricoles. Les particuliers en font un usage important dans leur jardin, une pratique dont les effets négatifs sur les papillons et les bourdons ont été montrés par Muratet and Fontaine [2015].

Nous le voyons, l'intensification de l'agriculture entraîne une diminution de la ressource florale de plusieurs manières. Or, une étude de Scheper et al. [2014] pointe la raréfaction des plantes pourvoyeuses de pollen comme le facteur clé du déclin des abeilles sauvages aux Pays-Bas. Une autre étude menée également aux Pays-Bas par Wallisdevries et al. [2012] indique que le déclin substantiel de la quantité de ressource florale, et particulièrement de plantes très nectarifères comme les chardons (genres *Carduus*, *Synara*, *Cirsium*), serait la cause principale de la chute des populations de papillons. Cette étude apporte par ailleurs un éclairage très intéressant sur le déclin des ressources florales. En effet, là où la plupart des études pointent la destruction des milieux naturels comme principale cause de la diminution des ressources, Wallisdevries et al. [2012] font l'hypothèse que l'eutrophisation des prairies pourrait également en être l'une des causes, en favorisant des plantes qui ne fournissent pas ou peu de ressources aux papillons Stevens et al. [2004].

#### 0.5.2 *Les abeilles comme indicateurs de la ressource florale à l'échelle du paysage ?*

Nous l'avons vu, l'une des causes majeures du déclin de nombreux pollinisateurs semble être l'appauvrissement de la ressource florale sauvage, aussi bien en abondance qu'en richesse [Potts et al., 2010]. Identifier les causes de cette diminution des ressources et comprendre à quelle(s) échelle(s) elle affecte les pollinisateurs est un prérequis pour pouvoir engager des mesures de conservation ciblées et efficaces. Pour cela, les abeilles sont des objets d'étude particulièrement intéressants. En effet, plusieurs aspects de leur cycle de vie, ou de la dynamique des colonies dans le cas des abeilles sociales, dépendent en partie de la quantité de ressources florales qu'elles prélèvent dans le paysage environnant. C'est par exemple le cas de la production de miel par les colonies d'abeilles domestiques (*Apis mellifera*) qui est lié à la quantité de nectar récoltée par les butineuses. Chez les bourdons (*Bombus* sp.), la croissance des colonies est également corrélée à la quantité de ressources en nectar et en pollen butinée autour du nid, et cette croissance s'estime par la mesure du poids des nids [Goulson et al., 2002]. Enfin chez les abeilles solitaires, la quantité de cellules larvaires construites pendant la nidification dépend de la quantité de pollen et de nectar récoltée par la femelle [Williams and Kremen, 2007]. De plus, ces abeilles sont toutes des *central place foragers*, c'est-à-dire des insectes qui butinent à partir d'un point central (leur nid ou leur colonie), et qui y retournent entre chaque voyage. Contrairement à d'autres insectes qui se déplacent librement dans le paysage et peuvent parcourir des distances importantes au cours de leur vie,

les abeilles sont circonscrites à un paysage donné, centré autour du  
nid qu'elles ont choisi pour pondre, ou de leur colonie, et dépendent  
des ressources présentes dans ce paysage pour se nourrir.

Dans le second chapitre de cette thèse, j'utiliserai 3 groupes d'abeilles  
(abeille domestique, abeilles solitaires, et bourdon terrestre) comme  
indicateurs de la ressource florale butinée afin de répondre aux ques-  
tions suivantes : *i*) Les changements de composition du paysage dus à  
l'intensification agricole ont-ils des effets sur la quantité de ressource  
florale prélevée par ces 3 groupes d'abeilles ? *ii*) Les réponses de ces  
3 groupes aux changements de composition du paysage sont-elles  
identiques, en terme de nature et d'échelle spatiale ? *iii*) La flore entomogame des bords de routes et de chemins est-elle affectée par  
l'intensification agricole, à l'échelle du paysage et à l'échelle locale ?

L'agriculture intensive se caractérise par une utilisation importante  
d'intrants, et notamment de pesticides (butault2016). Le mode de vie  
social de l'abeille domestique et des bourdons les rend très vulné-  
rables à l'action de ces substances chimiques, qu'elles soient d'ori-  
gines agricole ou apicole, car celles-ci s'accumulent dans les ruches  
[Bogdanov, 2006].

### 0.5.3 *Insecticides d'origines agricole et apicole, et fongicides*

Les insecticides utilisés sur les cultures ou les vergers afin de pré-  
venir d'éventuels dégâts sur la production, sont rarement sélectifs  
[Cisneros et al., 2002]. Ils tuent, en plus des insectes visés, d'autres in-  
sectes dont le rôle pour les cultures est neutre voire bénéfique, comme  
les insectes pollinisateurs [Biondi et al., 2012]. A l'heure actuelle, une  
grande partie des traitements insecticides sont de type systémique,  
c'est à dire que l'insecticide est contenu dans un enrobage autour des  
graines, à partir duquel il diffuse dans la plante tout au long de sa  
croissance. C'est le cas notamment des produits de la classe des néo-  
nicotinoïdes, dont les effets sur les pollinisateurs ont été très étudiés  
ces dernières années.

Le problème principal de ces substances est qu'elles présentent  
une toxicité pour certains pollinisateurs à très faible dose [Henry  
et al., 2012], alors même qu'elles sont ingérées de manière répétée  
par les pollinisateurs butinant dans les paysages agricoles. Les voies  
de contamination sont principalement la consommation de goutte-  
lettes d'eau ruisselant sur les feuilles des plantes traitées, la consom-  
mation de nectar et de pollen de ces mêmes plantes [Krupke et al.,  
2012], mais également la consommation de nectar et de pollen sur  
des plantes sauvages situées à proximité des champs, car ces pro-  
duits sont hautement persistants dans le sol et dans l'eau [Krupke  
et al., 2012]. L'absorption répétée de doses sub-létales de certains in-  
secticides provoque chez les butineuses d'abeille domestique (*Apis  
mellifera*) une perte d'orientation qui empêche une partie d'entre elles  
de retrouver le chemin de leur ruche, entraînant donc une désertion  
partielle des ruches [Henry et al., 2012]. Les substances chimiques ré-  
coltées s'accumulent également dans la ruche, principalement dans

le miel, le pollen et la cire [Bogdanov, 2006] et peuvent entraîner des dysfonctionnements immunitaires, rendant ainsi les colonies plus vulnérables face aux acariens, champignons, bactéries et virus [Di Prisco et al., 2013].

865 Les insecticides néonicotinoïdes réduisent également la croissance des colonies de bourdons ainsi que le nombre de reines produites [Whitehorn et al., 2012], entraînant des risques pour le maintien des populations.

Enfin, les abeilles solitaires semblent être également affectées, non  
870 pas directement en terme de survie [Abbott et al., 2008], mais en terme de succès reproducteur [Sandrock et al., 2014]. Une étude menée sur l'espèce *Osmia bicornis* a mis en évidence que le succès reproducteur de cette abeille est divisé par deux, et que le sex-ratio des descendants était biaisé en faveur des mâles, lorsque l'on nourrissait  
875 les femelles avec du sirop dans lequel étaient présentes des traces de deux insecticides, le thiamethoxan et le clothianidin [Sandrock et al., 2014]. L'effet des insecticides sur les papillons est encore discuté. Longley and Sotherton [1997] a mis en évidence des effets négatifs de plusieurs insecticides sur les papillons, ce que n'a pas confirmé l'étude  
880 menée par Brittain et al. [2010].

Une autre classe de produits chimiques agricoles est fréquemment retrouvée dans les ruches d'abeilles domestiques. Il s'agit de résidus de fongicides, notamment des inhibiteurs de la synthèse des stérols dont le mode d'action est basé sur la perturbation de la formation et  
885 du fonctionnement des membranes cellulaires. Or plusieurs études ont montré que ces résidus de fongicides interagissent avec certaines des molécules acaricides appliquées dans les ruches d'abeille domestique en traitement préventif contre l'acarien *varroa destructor*, créant ainsi un cocktail aux effets très toxiques pour les colonies [Mullin  
890 et al., 2010; Johnson et al., 2013].

#### 0.5.4 Pathogènes

Afin de tenter d'expliquer la sur-mortalité observée dans certains ruchers d'abeilles domestiques, beaucoup d'attention a été portée à la situation sanitaire des ruches [Cox-Foster et al., 2007]. La liste des pathogènes susceptibles d'infecter les colonies d'abeilles en France est  
895 longue et contient des acariens [Le Conte et al., 2010], des champignons [Higes et al., 2006; Paxton et al., 2007; Higes et al., 2009], des virus [Allen and Ball, 1996], et des bactéries. Des Coléoptères et des Lépidoptères peuvent également parasiter les ruches pour se nourrir  
900 des réserves de miel ou de cire, sans toutefois s'attaquer directement aux abeilles [Shimanuki et al., 1980; White, 2004; Hood, 2004].

Les recherches se sont dans un premier temps concentrées sur l'acarien *Varroa destructor*. Ce parasite se nourrit de l'hémolymphe des abeilles et parasite aussi bien les larves que les ouvrières, les mâles et  
905 les reines. Il est apparu en Europe dans les années 1970 et en France en 1982 [Le Conte et al., 2013], et s'est rapidement propagé, pour devenir aujourd'hui ce que certains considèrent comme la principale

menace pesant sur les colonies d'abeilles domestiques [Faucon and Chauzat, 2008]. D'après Jeanne et al. [2002] une colonie parasitée par le *Varroa* et ne recevant pas de traitement a une durée de survie estimée entre 1 et 2 ans. Certaines études le désignent comme principal responsable de la sur-mortalité hivernale, arguant qu'il est présent dans 85% des colonies n'ayant pas survécu à l'hiver [Guzmán-Novoa et al., 2010].

Les colonies peuvent également être infestées par les champignons *Nosema apis* et *Nosema cerenae*. Des spores de ces champignons sont parfois retrouvés en quantités importantes dans les colonies mortes pendant l'hiver [Higes et al., 2009; Forsgren and Fries, 2010].

Il faut toutefois être prudent lorsque l'on cherche à expliquer la mort d'une colonie en hivernage. La présence d'un grand nombre d'abeilles mortes parasitées par *Varroa destructor*, ou d'une quantité très importante de spores de *Nosema* indique en effet que la colonie était infectée par l'un ou l'autre de ces pathogènes. Mais il est possible que la présence en grand nombre de ces pathogènes reflète simplement l'incapacité de la colonie à se défendre contre l'infection, à cause par exemple d'un système immunitaire défaillant. De ce point de vue, l'infection par les pathogènes peut être considérée comme le symptôme d'un problème plus profond dont il convient d'identifier les causes.

Les études portant sur l'immunité des colonies ont mis en évidence que l'alimentation des colonies joue un rôle fondamental dans le bon fonctionnement du système immunitaire. Certains travaux sur l'infection par le *Varroa* renforcent cette hypothèse. D'après Le Conte et al. [2007], une nette disparition des colonies d'abeilles férales, c'est-à-dire des colonies d'*Apis mellifera* vivant libres et non-gérées par un apiculteur, a suivi l'apparition du *Varroa* en France en 1982. Quelques années plus tard, en 1994, une douzaine de ces colonies a été retrouvée près du Mans et d'Avignon. Ces colonies, alors qu'elles n'avaient reçu aucun traitement pour contrôler le *Varroa*, avaient pourtant survécu, et étaient même en très bonne santé. D'après les auteurs, l'absence de gestion de ces colonies a pu favoriser leur résistance face à l'infection.

Fries et al. [2006] ont mené une étude sur 150 colonies d'abeilles domestiques installées sur l'île de Gotland, en Mer Baltique. Le *Varroa* a été introduit dans les ruches, puis les colonies ont été suivies pendant 6 ans afin d'observer l'évolution de l'état de santé des colonies. Mis à part un nourrissage artificiel fourni avant l'hivernage si les ressources en miel étaient jugées insuffisantes pour passer l'hiver, aucune gestion ne fut appliquée aux ruchers. Le taux de mortalité hivernale décrut à partir de la troisième année, où il était de 76%, pour atteindre un taux inférieur à 20% les cinquième et sixième années (respectivement 13% et 19% de mortalité). Le taux d'infestation des adultes décrut également, passant de 47% la troisième année à 19% et 22% les cinquième et sixième années. Ces résultats suggèrent qu'une partie des colonies a réussi à contrôler l'infection parasitaire, et à maintenir le nombre de parasites sous un certain niveau, leur permettant ainsi de survivre plusieurs années.

Mao et al. [2013] a montré que le miel contient plusieurs substances qui activent et régulent les fonctions immunitaires ainsi que les fonctions de détoxification. Les auteurs soulignent que l'utilisation courante du nourrissage artificiel des abeilles avec du sirop de sucre (issu du maïs ou de la betterave) en remplacement du miel prélevé par l'apiculteur est susceptible de priver les abeilles d'une partie des bienfaits du miel, et donc de diminuer leur résistance face aux pathogènes et aux pesticides.

Il est important de rappeler que la récolte de miel n'est pas une action anodine. Par cet acte, l'apiculteur prive les colonies d'abeilles d'une partie importante de leur nourriture, riche de nombreuses substances que l'on ne retrouve pas dans les substitus sucrés fournis en remplacement. Il y a donc certainement un travail à mener pour déterminer quelle proportion des réserves en miel peut être prélevée sans léser les colonies, et à quelle période de l'année, pour leur permettre de reconstituer des réserves après la dernière récolte.

D'après Goulson et al. [2015], l'ensemble des facteurs mentionnés (alimentation pauvre, exposition aux pesticides, pathogènes) agissent en synergie, et c'est la combinaison de ces différents facteurs qui serait responsable de la faiblesse, voire de la mort, de nombreuses colonies d'abeilles domestiques.

## 0.6 PLAN

Ce manuscrit comporte trois chapitres, chacun présentant l'une des études menées au cours de cette thèse.

L'étude présentée dans le premier chapitre a été conduite avec le soutien de Natureparif, dans le cadre de l'Observatoire Francilien des Abeilles. Dans le cadre de cet Observatoire, j'ai étudié pendant 4 ans plus de 800 ruchers situés dans toute l'Ile-de-France. Ce premier chapitre vise d'abord un premier temps à étudier l'effet de l'urbanisation sur la mortalité hivernale des colonies et leur production de miel. Puis dans un second temps à tester si l'effet positif de l'urbanisation sur la productivité des ruches peut être attribuée à la surface en espaces verts urbains autour des ruchers, ou au butinage massif sur certaines espèces de plantes présentes au coeur des villes, comme par exemple certaines essences d'arbres mellifères qui servent d'alignement (e.g. tilleul, ailante, chataignier).

Le second chapitre de cette thèse est le fruit de 2 années d'expérimentation de terrain menée sur près de 40 sites en Ile-de-France. J'y étudie 3 groupes d'abeilles, à savoir l'abeille domestique *Apis mellifera*, les abeilles solitaires nichant au-dessus du sol, et le bourdon terrestre *Bombus terrestris*. En les utilisant comme indicateurs de la ressource florale butinée, je cherche à savoir si les modifications du paysage agricole induites par l'intensification agricole ont un effet sur la quantité de ressource butinée par ces différentes abeilles, et à quelle échelle spatiale. J'étudie également la flore des bords de routes et chemins afin de tester si l'intensification de l'agriculture a un effet sur la flore entomogame, à l'échelle locale et à l'échelle du paysage.

1005 Le troisième chapitre porte sur l'étude des systèmes de pollinisa-  
tion à une échelle peu explorée : l'échelle macroécologique. A partir  
d'un réseau d'interactions plante-insecte construit avec des données  
issues du programme de science participative Spipoll, je m'intéresse  
1010 à la complémentarité fonctionnelle entre pollinisateurs. Je cherche no-  
tamment à identifier des groupes fonctionnels d'insectes basés sur  
leur phénologie et leurs préférences florales, et à évaluer l'importance  
de ces deux facteurs dans la complémentarité fonctionnelle entre  
pollinisateurs. Enfin, je cherche à comprendre comment la prise en  
1015 compte de la dimension temporelle des interactions entre plantes et  
insectes modifie notre évaluation de la complémentarité fonctionnelle  
entre pollinisateurs.





Deuxième partie

CHAPITRES



1020

## URBANIZATION INCREASES HONEYBEE SURVIVAL AND HONEY PRODUCTION

---

### ABSTRACT

In a context of global enthusiasm for urban beekeeping, cities are  
1025 seen by many as a true paradise for honeybees, where floral resources  
are abundant and diversified. Initiated by beekeepers and fuelled by  
media, the idea that honeybees thrived in urban areas has largely  
spread, but was never scientifically addressed. Based on data from  
881 apiaries located in and around Paris metropolis, we studied the  
1030 effect of urbanization on winter mortality and honey production. We  
found that an increase in the proportion of urban land-use around the  
apiaries leads to a decrease in the overwintering mortality of colonies,  
and to an increase in honey production, an increase that is not directly  
related to the surface of green spaces available around the hives, nor  
1035 to the foraging on particular urban nectar sources.

## 1.1 BACKGROUND

Since the late 1940s, agricultural intensification has dramatically modified agroecosystems to the point where many rural areas appear to be no longer good environments to keep honeybees. In North America and in many European countries, the number of feral and managed honeybee colonies has declined along with the number of beekeepers [Potts et al., 2010; Meixner et al., 2010].

The destruction of semi-natural habitats for agricultural intensification [Herzog et al., 2006] leads to a decrease in the foraging areas for pollinators [Carreck et al., 1999], and in a decrease in the quantity and diversity of the floral resource [Carvell et al., 2006; Potts et al., 2010]. This can result in episodes of nutritional stress that, when combined to an impaired immune system resulting from the exposure to pesticides [James and Xu, 2012; Di Prisco et al., 2013], can increase the vulnerability of colonies to parasitism [Goulson et al., 2015]. The infection of colonies often results in the weakening and sometimes the death of colonies [Guzmán-Novoa et al., 2010; Dainat et al., 2012].

In this context, some beekeepers chose to install their hives in the heart of large metropolises such as Paris, London or New York. In these cities, the number of hives has grown at a very high rate in recent years [Schwägerl, 2011; Benjamin, 2011] and the word that honeybees thrived in these urban environments started to spread, fuelled by media [Benjamin, 2010]. However, to this date, and despite the boom of interest aroused by honeybees, no scientific study investigated the effect of urbanization, neither on the mortality of colonies nor on honey production.

Urban environments possess several features that could be beneficial for honeybees. Firstly, according to some studies, urban environments host more abundant, diversified and mostly pesticide-free floral resources than rural ones. Indeed, they are punctuated by numerous green spaces in which the plant species richness is high [Marco et al., 2008], and often higher than in the surrounding countryside [Wania et al., 2006]. Even in the very heart of cities, many nectar-producing street trees are available for foraging. Secondly, their climatic conditions could play in favor of honeybees. In urban areas, the heat is stored in impervious surfaces, creating what is called the urban heat island effect [Kim, 1992]. Because of this phenomenon, metropolises have a mean temperature that is a few degrees higher than the surrounding countryside [Gedzelman et al., 2003]. This could be beneficial for honeybee colonies, given that harsh winters can increase mortality [Hayes Jr et al., 2008]. Moreover, honeybees being thermophile insects that forage mainly when the temperature is superior to 10° [Heinrich, 1979], the urban heat island effect could allow them to forage for longer periods and thus to bring back more food to the hive if resources are not limiting.

In this paper, we study data from 881 apiaries located in and around Paris metropolis during four years to answer the following questions :  
i) What is the effect of urbanization on the overwintering mortality of colonies and on honey production ? If the claims of many beekeepers

1085 are true, we expect a decrease in winter mortality and an increase in  
honey production along the urbanization gradient. *ii*) Can the posi-  
tive effect of urbanization on honey production be attributed to urban  
green spaces? Our hypothesis is that urban green spaces provide floral  
resources to honey bees and that their presence nearby apiaries  
1090 should increase honey production. *iii*) Can the positive effect of urban  
density on honey production be explained by honey bees foraging in-  
tensively on particular species present in urban environments, such  
as urban trees for example (e.g. lime-tree, ailanthus, chestnut-tree)?  
Our hypothesis is that the colonies that have access to large enough  
1095 honey flows to produce monofloral honey should have a higher pro-  
ductivity than the colonies that produce all-flower honey.

## 1.2 METHODS

### 1.2.1 Data

Data came from a citizen science project called "Observatory of  
1100 honeybee in Ile-de-France". The beekeepers that participated to the  
project were either non-professionals or semi-professionals. The num-  
ber of apiaries involved in the survey was 165 in 2012, 268 in 2013,  
261 in 2014 and 187 in 2015. The geographic repartition of the apiar-  
ies is presented in the SI Figure 1. There was no spatial autocorrela-  
1105 tion between the apiaries based on the calculation of Moran's Index.  
All participants answered questions on their apiary location, honey  
production, and number of producing colonies. In 2013, questions re-  
garding the overwintering mortality, and in particular the number of  
colonies that died during winter, were added to the questionnaire. By  
1110 consequent, data on overwintering mortality were only available for  
3 years (2013, 2014 and 2015). In exchange for their participation, the  
participants were offered the analysis of one honey sample.

### 1.2.2 Landscape context

The landscape around the apiaries was characterized using the  
1115 land-use database of the region [MOS, 2012] that attributes to each  
landscape patch a land-use type, based on aerial photographs. The le-  
vel of landscape urbanization was determined by calculating around  
each apiary the proportion of urban land-use in eight concentric buf-  
fers with increasing radius (100, 250, 500, 750, 1000, 1250, 1500 and  
1120 2000m) in order to cover the landscape in which the majority of bees  
forage [Steffan-Dewenter and Kuhn, 2003]. The urban land-use was  
then further detailed and divided into impervious surface and ur-  
ban green spaces (SI Table 1). All landscape analyses were performed  
using the software QGIS 2.0 [QGIS Development Team, 2013].

### 1125 1.2.3 *Mortality*

The overwintering mortality rate was calculated by dividing the number of colonies that died during winter by the number of colonies in the apiary before winter. To assess the effect of urbanization on the overwintering mortality rate of colonies, we tested for each radius the effect of the percentage of urban land-use using a generalized linear model for binomial distribution. The Akaike Information Criterion (AIC) obtained for the different radii were compared and the radius at which the AIC was the lowest was selected as the best-fitting radius [Jha and Kremen, 2013]. Results are presented for this radius.

### 1135 1.2.4 *Honey production and urbanization*

Honey production was calculated by dividing the amount of honey harvested in the apiary during the year by the number of productive colonies. A (log+1) transformation was applied to achieve normality.

To assess the effect of urbanization on honey production, we tested for each radius the effects of the percentage of urban land-use, of the year, and of the interaction between these two variables using a linear model. The AIC obtained for the different radii were compared and the radius at which the AIC was the lowest was selected as the best-fitting radius. Results are presented for this radius.

To test whether the increased production in urban areas was linked to the presence of urban green spaces, we analyzed the honey production with a linear model. This model included the effects of the percentages of impervious surface and urban green spaces, the year, and the first-order interactions between the year and the two landscape variables. Given that the presence of urban green spaces implies the presence of impervious surface around them, we needed to make sure that the two variables were not too strongly correlated in order to include them both in the same model. The correlation between the percentages of impervious surface and urban green spaces was weak (correlation test :  $p < 2.2 e^{-16}$ ,  $c = 0.3$ ), indicating that there was a large variability in the ratio green spaces / impervious surface around the different apiaries. This analysis was performed for the best-fitting radius only.

To test whether the strength of the positive effect of urbanization decreased across the years, we performed an ad-hoc test in which the year was not a categorical variable anymore, but a continuous one.

All models were simplified by removing step-by-step the non-significant effect with the highest p-value, starting with the first-order interaction, then the simple effects [Crawley, 2012].

### 1165 1.2.5 *Honey production and urban trees*

To investigate whether the many nectar-producing trees hosted in dense urban areas could explain the positive effect of urbanization on honey production, we compared the honey production of apiaries

that were all located in dense urban areas (more than 50% of im-  
1170 pervious surface in the best-fitting radius found previously) but had  
access to different floral resources. On one side, some apiaries for-  
aged mainly on one species, which was most of the time a tree species  
(lime-tree, ailanthus or chestnut-tree), and produced monofloral hon-  
ey, while on the other side many apiaries produced all-flower honey.  
1175 We thus selected all the apiaries located in dense urban areas and that  
were harvested only once in the year ( $n = 204$ ) in order to establish a  
direct link between the honey production and its floral origin.

The main nectar source in the 204 honey samples was determi-  
ned in a professional laboratory (Laboratoire Famille Michaud) by  
1180 combining the results of pollen analyses and organoleptic analyses  
[Ohe et al., 2004]. Because chestnut-tree pollen is often predominant  
[>45% of pollen grains) in samples and not representative of the nec-  
tar content, the identification of chestnut-tree honey requires the com-  
bination of pollen analyses and organoleptic analyses. This is also the  
1185 case for the identification of lime-tree honey because lime-tree pol-  
len is often under-represented, even in monofloral lime-tree honeys.  
For this reason, when lime-tree pollen was the accompanying pollen  
(between 15 and 45% of pollen grains), we referred to the organoleptic  
analysis to see whether the lime-tree flow was dominant, and to attri-  
1190 bute the label "lime-tree honey". The tree of decision that details how  
the floral origin was attributed to each sample based on the results of  
pollen and organoleptic analyses is presented in the SI Figure 3.

We calculated for each year the mean production of apiaries that  
produced all-flower honey, and then calculated the difference bet-  
1195 ween the production of each apiary and this annual mean production  
of all-flower honey. We tested for an effect of floral origin (factor with  
8 levels : all-flowers, lime-tree, ailanthus, chestnut tree, oilseed rape,  
rosaceae, Virginia creeper, honeydew) on the difference in producti-  
vity using a linear model.

1200 All statistical analyses were performed using the software R [R,  
2014].

### 1.3 RESULTS

#### 1.3.1 Mortality rate

The best-fitting radius was 500m (SI Figure 2A), at which we found  
1205 that overwintering mortality significantly decreased with urbaniza-  
tion (Table 1). This result was consistent over the 3 years of data as the  
interaction between year and urbanization was not significant. The ef-  
fect of the year was significant ( $p < 0.0001$ ), with a mortality rate that  
was significantly smaller in 2014. Overall and for the 3 studied years,  
1210 the mortality decreased by 30% - 50% along the urbanization gradient  
(Figure 1).



Effect	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	p-value
% of urban land-use (r=500m)	1	34.981	703	941.58	3.329 e <sup>-09</sup>
Year	2	48.231	701	893.36	3.363 e <sup>-11</sup>

Table 1 : Minimum-adequate-models testing for the effects of urbanization on winter mortality. The full model also included the interaction between the percentage of urban land-use and the year

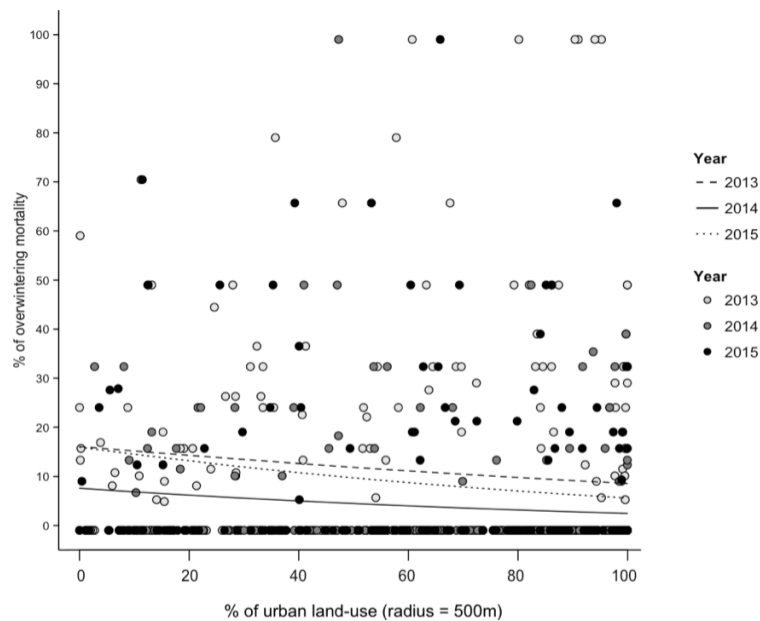


Figure 1 : Effect of the percentage of urban land-use in a 500m radius around the apiaries on the overwintering mortality in 716 apiaries from 2013 to 2015. Each dot represents an apiary. Lines represent the predictions for the different years from a model with year as a categorical variable

### 1.3.2 Honey production

The best-fitting radius was 1500m (SI Figure 2B), at which we found a significant interaction between the percentage of urban land-use and the year (Table 2, model A). Except for the year 2015, honey production increased by 20%-30% between the most rural and the most urban apiaries (Figure 2). We investigated whether this positive effect of urbanization on honey production could be attributed to the presence of urban green spaces. We did not find any effect of the proportion of urban green spaces in the landscape, but a significant interaction between the percentage of impervious surface and the year (Table 2, model B). To test if the interaction between the percentage of impervious surface and the year could reveal a temporal trend, we ran the same analysis but considering year as a continuous variable (SI Table 2). Again, we found a significant interaction, indicating that

the positive effect of the urban density on honey production tended to decrease along the years.

Model	Effect	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	<i>p</i> -value
A	% of urban land-use (r=1500m)	1	5.82	2.34	5.97	0.015
	Year	3	17.17	5.72	14.59	2.8 e <sup>-09</sup>
	% of urban land-use (r=1500m) : Year	3	5.53	1.84	4.70	2.9 e <sup>-03</sup>
B	% of impervious surface (r=1500m)	1	5.69	2.60	6.61	0.010
	Year	3	17.04	5.68	14.44	3.5 e <sup>-09</sup>
	% of impervious surface (r=1500m) : Year	3	4.26	1.42	3.61	0.01

Table 2 : Minimum-adequate-models testing for the effects of A) urban land-use, B) urban density on honey production. The full models also included for B) the percentage of urban green spaces, and the interaction between the percentage of urban green spaces and the year

1230 Finally, to test whether a particular urban nectar source, such as street trees for example, might account for the positive effect of urban density on honey production, we tested for the effect of the floral origin of urban honeys on honey production (SI Figure 4). The effect of the floral origin was non-significant ( $F_{7/204} = 0.71$ ,  $p = 0.67$ , Table 3), suggesting that the increase in honey production observed in urban areas is not due to a particular urban nectar source.

Floral origin	Estimate	Std error	<i>t</i> -value	<i>p</i> -value
Lime-tree	0.99	2.40	0.41	0.68
Ailanthus	4.14	2.73	1.52	0.13
Chestnut-tree	-1.97	2.82	-0.70	0.49
Oilseed rape	3.39	5.89	0.58	0.57
Rosaceae	-0.01	5.89	-0.002	0.99
Virginia creeper	-7.37	7.19	-1.03	0.31
Honeydew	-4.25	7.19	-0.59	0.55

Table 3 : Model testing for the effect of the floral origin of honey on the deviation from annual mean all-flower honey production

#### 1235 1.4 DISCUSSION

Our results bring the first quantified evidence that urbanization has a positive effect on the winter survival of honeybee colonies and on honey production. We did not find any evidence that green spaces

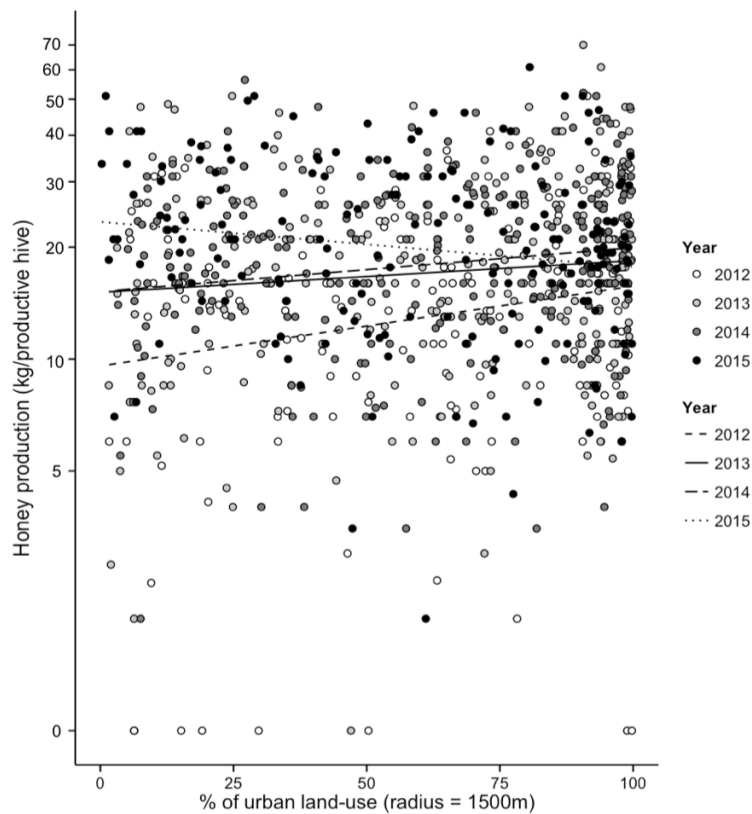


Figure 2 : Effect of the percentage of urban land-use in a 1500m radius around the apiaries on the honey production of 881 apiaries from 2012 to 2015. Lines represent the predictions for the different years from a model with year as a categorical variable. The y-axis is log-transformed to fit the log-transformed data.

or particular urban nectar sources were directly responsible for the  
 1240 increased honey production in urban areas.

The positive effect of urbanization on honey production was consistent  
 across the years, at the exception of the year 2015. Indeed, in 2015, honey  
 production in rural areas was higher than in the 3 previous years, but did not  
 increase along the urbanization gradient. The mean production in dense urban  
 1245 areas was even slightly lower than in rural areas (18 vs. 23 kg/productive hive).

This phenomenon could be due to a limitation of the floral resource  
 in dense urban areas, in which the number of hives has increased very rapidly  
 in recent years, and in an anarchic manner. Testing this  
 1250 hypothesis would require a precise estimation of the number of hives present  
 in Paris metropolis, as well as their location, a task that is complicated by  
 the important number of non-declared apiaries. Quantifying the resource  
 available in urban areas might however be possible by crossing botanical records  
 1255 and database on nectar production [Farkas and Zajácz, 2007; Baude et al., 2016] and could allow to establish a  
 model of honey production under different scenarios of hive density.

A too dense concentration of honeybee colonies could also have very negative impact on the population of wild pollinators, and especially wild bees that are common in urban areas [Banaszak-Cibicka and Żmihorski, 2012], if they were to compete for the same resource. Undergoing studies assessing competition between domestic and wild bees in urban areas (I. Dajoz, *unpublished data*), could constitute a strong basis for municipalities to decide or not to limit the number of hives.

The dispersion we found in the honey production data is striking, and enlightens the need for further research on the determinants of honey production. Beekeeping is a delicate task, and the functioning and dynamics of a colony are very complex. Honey production depends for a large part on the quantity of nectar brought back to the hive by foragers, and it is thus tightly linked to the quantity of resource available [Janssens et al., 2006], the size of the colony [Harbo, 1986] and the health of the foragers [Naug, 2014], as many variables that are impacted by the surrounding landscape, but also by beekeeper practices and climatic conditions. This last point is often pointed out as critical by most beekeepers but requires very precise data to be integrated in the modeling of honey production. To illustrate this point, we can take the example of a tree species that is one of the major sources of nectar for honeybees in rural areas : *Robinia pseudoacacia*, usually called black locust or acacia. A few days of rain and stormy weather at the beginning of the blossoming period (late April/early May) can annihilate its nectar production, and reduce to nearly zero the production of acacia honey [Farkas and Zajácz, 2007].

As for beekeeping practices, they likely contribute to the high dispersion observed in our data. The survey on which this study is based targets exclusively non-professional beekeepers, which are the large majority of beekeepers in the Ile-de-France region. These beekeepers represent a large diversity of profiles, formation or years of experience. How beekeeping practices affect honey production is a largely under-studied topic, and most of what is known on the subject comes from empirical knowledge. To cite only one example, some beekeepers choose to feed their colonies with syrup during spring, when floral resources are still scarce, so that when black locust blossoms, the colonies are already large and can produce a large quantity of this honey. Others will choose not to feed their colonies during spring and will thus harvest much less acacia honey in the exact same landscape context. Assessing the effects of beekeeping practices on honey production would thus be a first step toward an holistic view of honey production.

It is possible that honeybee colonies meet particular conditions in dense urban environments that enable them to survive better during winter and produce more honey. For example, the likely reduced presence of pesticides in dense urban areas could contribute to the well-being of urban colonies. Indeed, the surface of crops and private gardens, two land-uses associated with the use of pesticides [Butault et al., 2011; Muratet and Fontaine, 2015], is very reduced in the heart of cities as compared to the surrounding periurban or rural areas.

Moreover, in the Ile-de-France region, 84% of the 1281 municipalities have ceased to use pesticides in public green spaces [Natureparif, 2016]. Healthier colonies might forage more efficiently [Feltham et al., 2014], thus producing more honey, and have a better resistance to pathogens [Di Prisco et al., 2013], thus surviving better during winter.

In parallel, the urban heat island effect, which is tightly correlated to urban density [Yuan and Bauer, 2007], might protect colonies installed in dense urban environments, as mortality tends to increase during harsh winters [Hayes Jr et al., 2008]. It could also contribute to increase honey production by widening the foraging period of bees as well as the flowering period of flowers [Neil and Wu, 2006]. This hypothesis could be tested by involving the beekeepers and asking them to monitor regularly the temperature near their apiary, and then include it as an explicative variable in the models for honey production and winter mortality.

Lastly, urbanization has been shown to decrease parasitism in butterfly [Bergerot et al., 2010], and although research is needed to sustain this hypothesis for honeybees, a similar effect could contribute to explain the better survival of urban colonies during winter.

Our results indicate that honey production and mortality do not respond to the landscape at the same scale. The scale found for honey production (a circle with a 1500m radius around the apiaries) is very coherent with the mean foraging distance of colonies [Steffan-Dewenter and Kuhn, 2003]. The scale found for mortality was much smaller (a circle with a 500m radius around the apiaries) and it suggests that the mechanism through which the urban context positively affects winter survival is different than the one through which it positively affects honey production.

Environmental factors are not the only ones affecting the dynamics of honeybee colonies. Intrinsic factors such as the breed of the queen should not be overlooked. The Buckfast breed for example, is plebiscited by urban beekeepers because of its very gentle nature and low tendency to swarm, two essential qualities in densely populated areas. But this breed also tends to show better overwintering survival rates due to its good resistance to parasites, and higher honey productions than most other breeds [Danka et al., 1995]. Genetic or morphometric studies on colonies along the urbanization gradient could thus bring valuable information to further our understanding of the positive effect of urbanization on the dynamics of honeybee colonies.

Although some aspects of urbanization might be beneficial for honeybees, we must not ignore that urbanization can have negative impacts on colonies. One of the main issues associated to urbanization is the contamination of soil and water by heavy metals and particles from road traffic and industry [Strachecka et al., 2010]. These pollutants are taken in by plants and passed on to honeybees through nectar, pollen and propolis. These chemicals end up for a small part in hive products such as honey, pollen, propolis or wax, and for the most part are retained inside bees that act as a filter [Bogdanov, 2006]. This has detrimental effects on the health of colonies as it can impair

their immune system [Strachecka et al., 2010], and thus their response to infection.

Overall, our results bring the first evidence that honeybees have a better winter survival rate and a higher honey production in urban environments than in the surrounding countryside. This confirms the observations made by many beekeepers, but also enlightens the urging need for research to better understand the mechanisms driving this effect.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

Figure 1 : Localization of the apiaries that participated in the survey in 2012 (white circles), 2013 (light grey circles), 2014 (dark grey circles) and 2015 (black circles). The urban land-use is detailed into impervious surface (grey) and the urban green spaces (green)

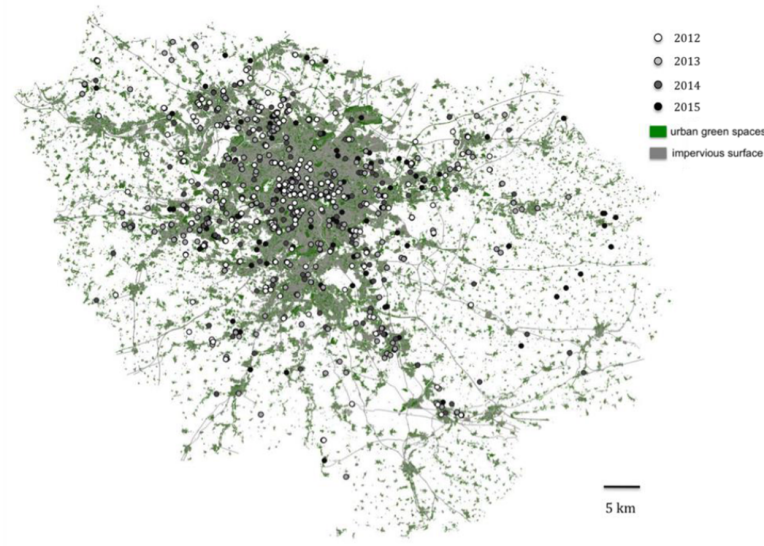


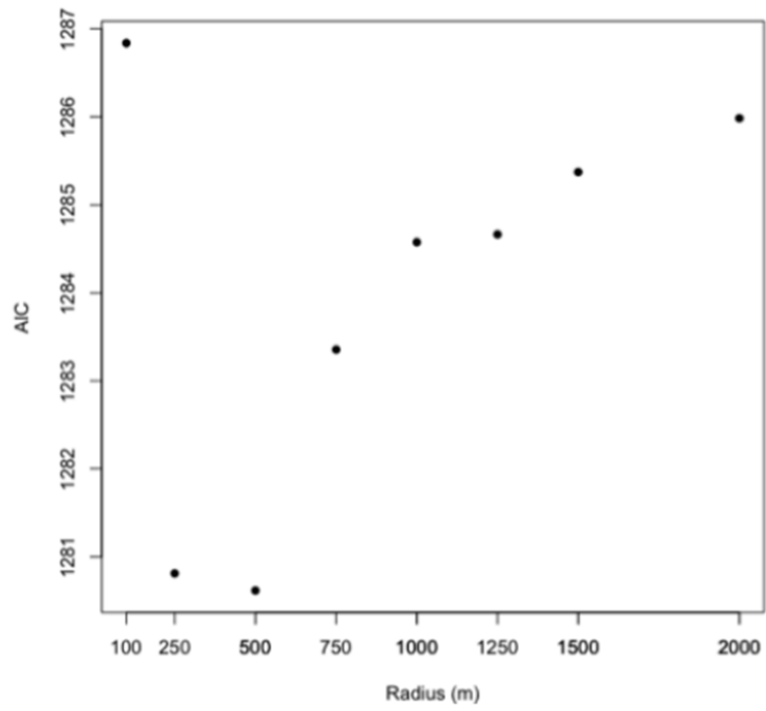
Table 1 : Detail of the urban land-use from the MOS [2012] database

	Urban green spaces (parks, public and private gardens)	6
	Open spaces for sport	7
Urban green spaces	Open spaces for tourism and leisure	8
	Cemetery	9
	Other open spaces	10
	Individual habitat	11
	Collective habitat	12
	Other habitat	13
	Economical and industrial activities	14
Urban land-use	Logistic warehouses	15
	Shops	16
	Offices	17
Impervious surface	Sport buildings	18
	Education equipments	19
	Health equipments	20
	Equipements for culture, tourism and leisure	21
	Other equipments (administration)	22
	Transports (roads, parking lots, airports, railways)	23



Figure 2 : Evolution of the AIC as a function of the tested radius in a) the mortality model and b) the honey production model

a)



b)

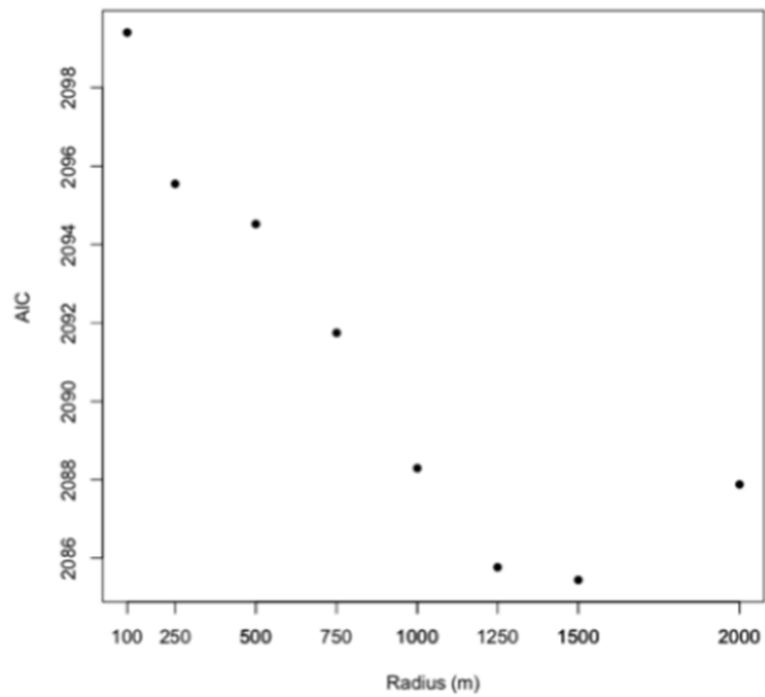


Table 2 : Model testing for the effects of urban density, year as a numerical variable, and the first-order interaction between urban density and year, on honey production

Effect	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	p-value
% of impervious surface (r=1500m)	1	2.6	879	364.7	6.57	0.01
Year	1	14.6	878	350.09	36.9	1.8e <sup>-09</sup>
% of impervious surface (r=1500m) : Year	1	2.95	877	347.1	7.46	6.4e <sup>-03</sup>

Figure 3 : Tree of decision to attribute a floral origin to the honey samples (based on Louveaux et al. [1978] and Ohe et al. [2004])

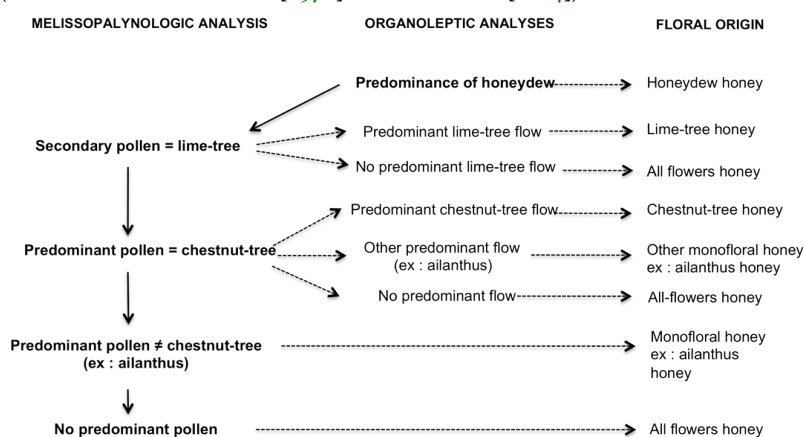
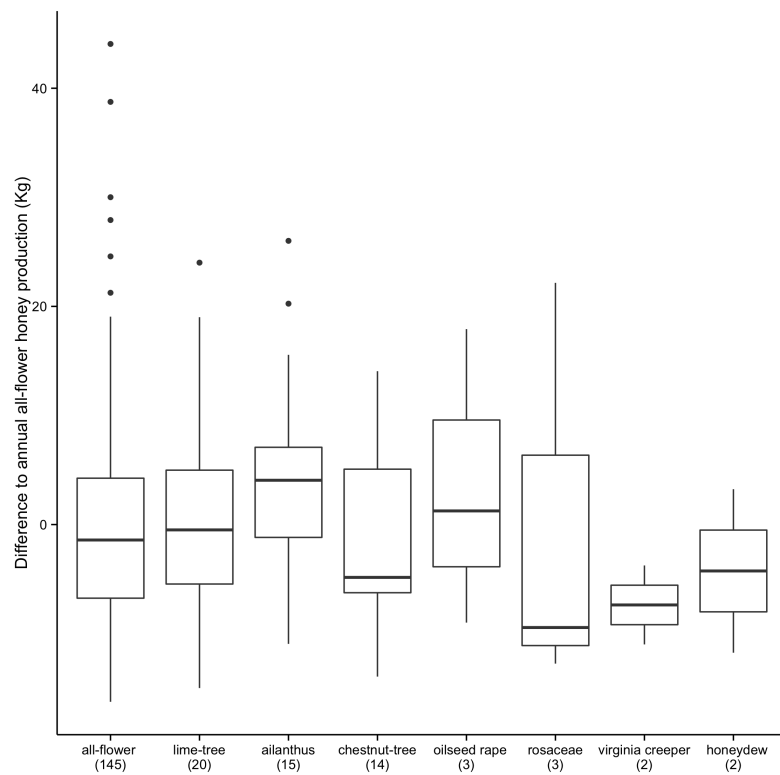


Figure 4 : Differences to the annual mean all-flower honey production of apiaries located in urban areas (more than 50% of impervious surface in a 1500m radius) as a function of the floral origin of honey. The number of apiaries in each floral category is indicated between brackets



1365

AGRICULTURAL INTENSIFICATION AFFECTS  
WILD BEES THROUGH AN IMPOVERISHMENT OF  
THE WILD FLORAL RESOURCE AT THE  
LANDSCAPE-SCALE

---

## 1370 ABSTRACT

Agricultural intensification modifies both the composition and the structure of agricultural landscapes, through a decrease in the surface of seminatural habitats and the destruction of seminatural linear elements such as hedgerows or ditches. It has been shown to have negative effects on pollinator communities, with notably reduced abundance and richness of solitary bees and bumblebees. Whether this negative effect of agricultural intensification on pollinators is due to an impoverishment of the floral resource has not yet been demonstrated, although it is suggested by a few studies.

To test for this hypothesis, we assessed the effect of agricultural landscape intensification on three variables, each associated with one taxa of bees and indicative of the quantity of floral resource collected, along a gradient of agricultural intensification in the Ile-de-France region.

To test whether agricultural landscape intensification affects the entomogamous flora, we also evaluated the abundance and richness of this flora in paths and roads margins along the same intensification gradient. We performed the samplings in contrasted local contexts to assess the respective effects of local and landscape-scale composition.

We show that the decrease in the surface of seminatural habitats and in the length of seminatural linear elements impairs respectively the nesting of solitary bees and the growth of bumblebee colonies, indicating a decrease in the floral resource furnished by these elements to bees. Paths and road margins host a less abundant and less rich entomogamous flora when they are surrounded by fields, and thus provide less floral resource in landscapes in which agriculture is highly intensive.

## 2.1 BACKGROUND

Agriculture is the dominant land-use in Europe [Reidsma et al., 1400 2006] and it shapes the landscapes in various ways depending on its level of intensity [Herzog et al., 2006]. Landscapes in which agriculture is of low intensity are characterized by small field sizes, a tight cohabitation of crop production and livestock farming, and the presence of seminatural elements such as woods, hedgerows or permanent grasslands [Herzog et al., 2006]. On the contrary, landscapes in 1405 which agriculture is highly intensive are dominated by arable lands with large field sizes and very few seminatural elements [Bühler-Natour and Herzog, 1999].

Agricultural intensification affects both landscape composition and 1410 structure. The main modification on the composition of agricultural landscapes caused by agricultural intensification is the destruction of seminatural habitats such as grasslands or fallow lands that are converted into arable lands [Osborne et al., 1991]. These seminatural elements are important resource providers for many pollinators and 1415 their destruction has been shown to have detrimental effects on the richness and abundance of solitary bees [Kremen et al., 2002; Le Féon et al., 2010] and bumblebees [Goulson et al., 2008; Grixti et al., 2009].

The intensification of agriculture also induces a simplification of agricultural landscapes, through the increase of field sizes [Herzog 1420 et al., 2006]. This leads to the destruction of resource-providing linear elements such as ditches, grassed paths and hedgerows. In addition to providing flowers to pollinators, hedgerows also enhance the abundance of the surrounding flora [Marshall and Moonen, 2002].

Several studies point out the decrease in the wild floral resource in 1425 intensive agricultural landscapes as a major cause for pollinator decline in rural areas [Scheper et al., 2014], supported by a very recent study by Baude et al. [2016] showing that pollinator decline in the United Kingdom from the mid-20th century concurs with a substantial loss in nectar resources at the same period. However, a direct link 1430 between the destruction of seminatural elements at the landscape-scale, caused by the intensification of agriculture, and the decrease in the floral resource for pollinators remains to be clearly established, although it is suggested by a few studies [Klein et al., 2007; Ricketts et al., 2008].

1435 One way to test this hypothesis is to assess how the quantity of resource collected by pollinators varies along a gradient of agricultural intensification. If the floral resource decreases along the gradient, we expect to observe a decrease in the quantity of resource collected. Doing so requires monitoring variables that depend on the quantity 1440 of resource collected by the pollinator, and to be able to identify the landscape in which the pollinator forages.

Central place foragers such as trap-nesting solitary bees, bumblebees, or honey bees, are good candidates for such a study because they sample a spatially well-defined landscape centred around a central 1445 place, whether a trap-nest, a nest or a hive. Moreover, for all these bees, we can identify one aspect of their life cycle or of the

dynamics of their colony that depends on the amount of resource collected. This is the case of the number of brood cells constructed by trap-nesting bees [Williams and Kremen, 2007], the weight gain of  
1450 bumblebee colonies [Goulson et al., 2002], and the production of honey by domestic bees. Finally, these three variables can be monitored simultaneously and in the same place, thus allowing for a rigorous comparison between the three bee taxa in a landscape centred around the same central place. Such a monitoring only requires installing at  
1455 the same place trap-nests for solitary bees, bumblebee nests and honeybee hives. A precaution should be taken, however, to ensure that floral resources are mainly wild and not cultivated during the duration of the experiment. Indeed, in intensive agricultural landscapes, mass-flowering crops can provide large quantities of nectar and pollen to pollinators, which has been shown to increase the growth of  
1460 bumblebee colonies [Westphal et al., 2009], and the abundance [Westphal et al., 2003; Holzschuh et al., 2013], richness [Diekötter et al., 2014], and reproductive success of some solitary bees [Jauker et al., 2012]. To guard us against a potential effect of mass-flowering crops,  
1465 we started the experiment right after the end of the flowering of oilseed rape (*Brassica napus*). To evaluate whether agricultural landscape intensification affects the entomogamous flora, we assessed the abundance and richness of this flora in paths and road margins along the intensification gradient. We performed the samplings in contrasted  
1470 local contexts to assess the respective effects of local and large-scale landscape composition.

## 2.2 MATERIAL AND METHODS

### 2.2.1 Study region and experimental sites

The study was conducted in 2013 and 2014, in the Ile-de-France region that surrounds the city of Paris and its suburbs (France). We  
1475 selected 36 sites in 2013 and 31 in 2014 (26 in common the two years) on which apiaries were already present, and managed by non-professional or semi-professional beekeepers. The localization of the sites is presented in Figure 1. These sites were placed over a gradient  
1480 of agricultural landscape intensification ranging from 22% to 85% of arable lands in a 1km radius around the apiaries.

### 2.2.2 Experimental unit

To compare the response of the three taxa of bees to the agricultural landscape, we installed on each site 2 nests of *B.terrestris* and trap-nests for solitary bees (2 in 2013, 4 in 2014) close to a preexistent  
1485 domestic bee apiary (2-24 hives). In order to evaluate the success of the pollination function, we performed twelve botanical records in the borders of paths and road margins located in a 1km radius around this experimental unit.

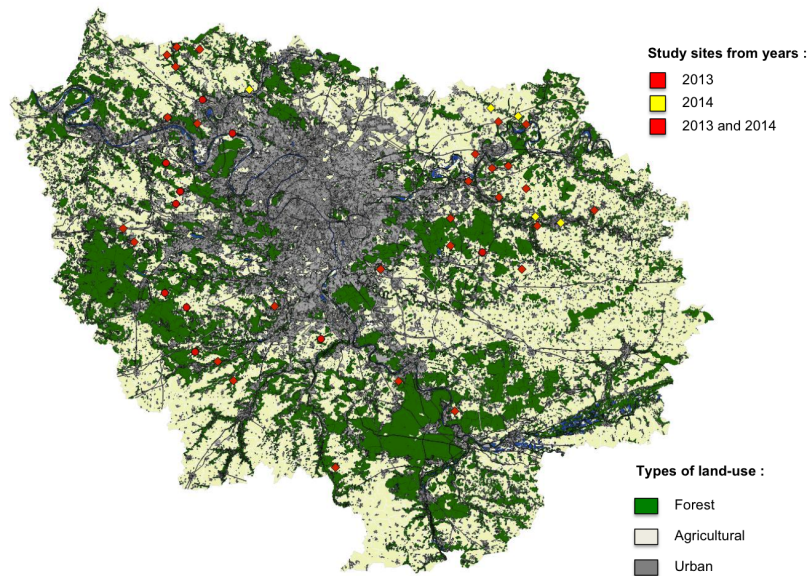


Figure 1 : Localization of the experimental sites in 2013 only (red circles), 2014 only (yellow diamonds), and in both years (red diamonds). Urban land-use is in grey, agricultural land-use in pale yellow and forests in green

1490 2.2.3 *Trap-nesting bees*

The trap nests were set up in the field between 22 May and 6 June in 2013, and between 20 and 28 May in 2014. We placed 2 trap-nests on each site in 2013, and 4 in 2014, within a 100m of the honeybee hives. The nests were attached horizontally with wire to tree trunks, tree branches, or fences, at 1m to 1.5m high. The trap-nests were oriented with their open side facing south. They were made of 32 cardboard tubes with a 90mm diameter, closed at one end and lined with paper to easily remove and observe the inside of the tubes. The 32 tubes were encased in a plastic cylinder to protect them from rain. The trap-nests were retrieved from between 20 and 30 September in 2013 and 2014. On 10 sites (6 in 2013, 4 in 2014), a few nests were stolen, or destroyed by tree-trimmers and we did not retrieve all the nests. For each trap-nest, the inner paper layer was removed from the tubes, opened, and the number of brood cells was counted. About half the trap-nests were not colonized (30/58 in 2013, 54/100 in 2014), a phenomenon we attributed to unadequate physical conditions (e.g. humidity, wind exposure, shade, unadequate habitat). We thus selected for each site the most colonized trap-nest, as an indicator of the potential of the site for bees nesting. Sites for which no trap-nests were colonized (9 in 2013, 4 in 2014) were removed from the analysis because we could not determine whether the absence of colonization was due to a failure of all the nests, or to an absence of floral resource and/or bees.

#### 2.2.4 *Bombus terrestris*

*B.terrestris* is an indigenous *Bombus* species, very common in the  
1515 studied region.

The nests of *B.terrestris* were purchased from Koppert Belgium in  
2013 (85 nests) and from an independant producer, Mr Perrigault, in  
2014 (65 nests). They contained 1 queen and 50 workers, installed  
1520 in a quilted plastic box placed in a larger cardboard box. The colo-  
nies were set up in the field after the end of the flowering of oilseed  
rape (between 22 May and 6 June in 2013, between 20 and 28 May in  
2014) to ensure that bumblebees would forage mostly on wild floral  
resource.

Two colonies were installed on each study site, at about 50m-70m  
1525 on each side of the apiary. The nests were installed on wooden pallets  
placed on the ground to avoid humidity and covered with a plastic lid  
to protect them from rain. The sirup reserve located under the inner  
plastic box was left in place to stabilize the nests, but was closed prior  
to the colony installation.

The colonies were weighed at the start of the experiment, and then  
1530 every 5 to 10 days until their weight started to decrease, at what point  
we removed them from the sites (between 20 June and 15 July in 2013,  
and between 24 and 29 June in 2014). The mean daily weight gain  
was calculated for each colony, and averaged for each site. It was  
1535 log-transformed to achieve data normality. In 2013, 6 nests were des-  
troyed in the course of the experiment, probably by wild animals like  
badgers (*Meles meles*). Four of these nests were replaced immediatly  
after the destruction, which happened in the first week after the ins-  
tallation. Two nests located on the same site were destroyed 3 weeks  
1540 after their installation, and it was too far off in the experiment to re-  
place them. We thus have no data for this site. In 2014, 2 nests were  
stolen from one site 3 weeks after the installation. Again, it was too  
far off in the experiment to replace them. We thus have no data for  
this site.

#### 1545 2.2.5 *Apis mellifera*

The quantities of honey harvested, the number of productive hives  
and the date of the harvest(s) were recorded from beekeepers. The  
mean productivity of the apiaries was defined as the quantity of ho-  
ney harvested in the season divided by the number of productive  
1550 hives. Spring and summer honey productions were analyzed separa-  
tely because spring honey is made for a large part from oilseed rape,  
and is thus likely to benefit from agricultural land-use. In 2014, most  
beekeepers were unable to harvest spring honey due to an extremely  
rapid crystallization in the alveolus. For this reason we could not  
1555 include spring 2014 in our study. The seasonal mean productivities  
were log-transformed to achieve data normality.



### 2.2.6 Botanical records

In order to evaluate the success of the pollination function on each one of the 36 sites selected in 2013, 12 botanical records were performed in paths and road margins alongside fields or grasslands to assess the abundance and richness of the entomogamous flora. Paths and road margins were chosen because they were easy to reach and were numerous enough on all study sites so that we could set a minimal distance of 100m between records. The botanical records were performed between the 23th of April and the 11th of July 2013.

For each record, a transect was delimited that consisted in a 5m x 2m rectangle whenever possible, or in a 10 m x 1m rectangle when the margin was too narrow. The transect was divided into 10 squares of 1m x 1m, in which all the species present were listed. Whenever a species could not be identified in situ, a sample was taken for identification in the laboratory. Afterwards, the strictly entomogamous species, *i.e* the species that rely on pollinators for their sexual reproduction, were identified using the baseflore database [Julve, 1998]. The abundance and richness of these species was calculated for each transect. The abundance of a species in a given transect was defined as the number of squares in which this species was observed and it ranges from 1-10. The abundance of the entomogamous flora in a given transect is the sum of the abundances of all entomogamous species recorded in the transect. The richness in entomogamous species in a given transect was defined as the number of different entomogamous species observed in the transect.

### 2.2.7 Characterisation of the surrounding landscape

To assess the level of agricultural intensity in the landscape around each experimental unit, we calculated the proportions of arable lands and seminatural habitats (see details in SI Table 1) in 7 concentric buffers around the experimental units using the land-use databases of the region [MOS, 2012; EcoMOS, 2008]. These databases attribute to each landscape patch a land-use type, based on aerial photographs. In order to determine the scale at which the three taxa of bees apprehend the agricultural landscape, we chose 7 radii for the buffers (250m, 500m, 750m, 1000m, 1500m, 2000m and 2500m) that cover the majority of the landscape in which the three studied taxa forage, based on their known flying ranges [Steffan-Dewenter et al., 2002; Gathmann and Tschardt, 2002; Greenleaf et al., 2007].

Within these same buffers, we calculated the length of seminatural linear elements using the Ecoline database [Ecoline, 2012]. This database contains seminatural linear elements whose width is inferior to 10 meters, such as high and low hedgerows, ditches, or paths covered with grass (SI Table 1). The correlation values calculated between the four landscape variables at the 7 landscape-scales are presented in the SI Table 2. The length of seminatural linear elements and the

proportion of arable lands tended to be correlated, but the correlation values were not very high (<0.5).

To analyze the immediate surroundings around the transects in which botanical records were performed, we calculated the proportion of arable lands in a 30m radius around the transects, again using the MOS database [MOS, 2012]. It was not correlated with the proportion of arable lands, the proportion of seminatural habitats or the length of linear elements at any of the tested landscape-scales (SI Table 2).

All geographical analysis were performed using the software QGIS 2.0 [QGIS Development Team, 2013].

#### 2.2.8 Statistical models

To test whether the three resource-dependent variables vary across the agricultural intensification gradient, we tested at each of the 7 landscape-scales separately the effects of the percentage of arable crops, the percentage of seminatural habitats, the length of seminatural linear elements, and the year, as well as the first-order interactions between the three landscape variables and the year on the number of brood cells, the weight gain of *Bombus* colonies and the honey productions of *Apis mellifera* separately. For the weight gain and the spring and summer honey productions, we used a simple linear model (lm). For the number of brood cells, we used a generalized linear model (glm) with a quasipoisson law to account for the overdispersion of the data.

In order to identify the landscape-scale at which each of the three taxa of bees apprehend the agricultural landscape, we compared the AIC (Akaike Index Criterion) value or the residual deviance (in the case of the glm) obtained for the 7 radii and selected the one with the lowest AIC or residual deviance. Results are shown for this best-fitting radius only. The model at the best-fitting radius was then simplified by removing step-by-step the non-significant effect with the highest p-value, starting with the first-order interaction, then the simple effects [Crawley, 2012].

We simultaneously tested for the effect of the landscape context and of the immediate surroundings on the entomogamous flora in each transect. To do so, we used two generalized linear models (glm) with a quasipoisson law to account for overdispersion of the data, one with the abundance of entomogamous plants as the response variable, and one with the richness of entomogamous plants as the response variable. The explanatory variables were the percentage of arable lands, the percentage of seminatural habitats, the length of seminatural linear elements in the study sites (radius of 1000m around the experimental unit) and the percentage of arable lands in a 30m radius around each transect.

To test whether the effect of the large-scale landscape varied depending on the local-scale context, we tested the first order interactions between the percentage of fields in a 30m radius and the percen-

tage of arable lands, the percentage of seminatural habitats, and the  
1650 length of seminatural linear elements in a 1000m radius using a glm  
with a quasipoisson law. The model was then simplified by removing  
step-by-step the non-significant effect with the highest p-value, start-  
ing with the first-order interaction, then the simple effects [Crawley,  
2012].

1655 All statistical analyses were performed using the software R 3.1.0  
[R, 2014].

## 2.3 RESULTS

### 2.3.1 *Trap-nesting bees*

The best-fitting radius was 1000m (SI Figure 1). After model sim-  
1660 plification, we only found a significant interaction between the pro-  
portion of semi-natural habitats and the year ( $Df = 1/48$ ,  $F = 4.44$ ,  $p$   
 $= 0.04$ , Figure 2), indicating that the effect of the percentage of semi-  
natural habitat varied across the two years of experimentation. The  
1665 proportion of semi-natural habitats had a positive effect on the num-  
ber of brood cells built in the trap-nests in 2014, while it had no effect  
in 2013.

### 2.3.2 *Bombus terrestris*

The best-fitting radius based on the AIC values was 2500m (SI Fi-  
1670 gure 1B). After model simplification, we only found a significant in-  
teraction between the length of seminatural linear elements and the  
year ( $Df = 1/58$ ,  $F = 6.03$ ,  $p = 0.02$ , Figure 3). The length of linear  
elements had a positive effect on the weight gain of colonies in 2014  
while it had no effect in 2013.

### 2.3.3 *Apis mellifera*

#### 1675 *Spring honey production*

The best-fitting radius was 250m (SI Figure 1c). After model sim-  
plification, we found a positive effect of the proportion of arable land  
on spring honey production ( $p < 0.05$ , Figure 4).

#### *Summer honey production*

1680 In contrast, we did not find any significant effect of the landscape  
variables on the production of summer honey at the best-fitting ra-  
dius (250m) but a significant effect of the year ( $p < 0.05$ ). The mean  
summer honey production was 5.8 kg per productive hive in 2013  
and 11 kg per productive hive in 2014.

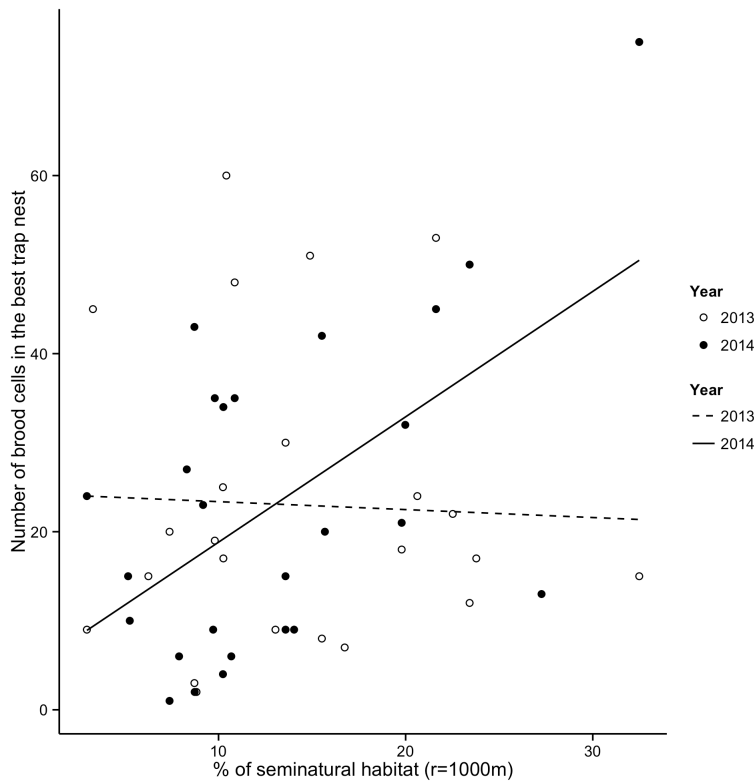


Figure 2 : Number of brood cells of bees and wasps in the best trap-nest as a function of the percentage of semi-natural habitats in a 1000m radius around the trap-nests. Dots represent the most colonized trap-nests on each site. The interaction between the percentage of semi-natural habitats and the year is significant, with a positive effect on bees nesting only in 2014

1685 2.3.4 *Entomogamous flora*

The effect of the percentages of arable lands and of seminatural habitats in the study sites on the abundance and richness of the entomogamous flora was non significant. Instead, we found a significant negative effect of the percentage of arable lands in a 30m radius around each transect on both the abundance (Df = 1/432, F = 48.9,  $p = 1.0 e^{-11}$ , Figure 5a) and the richness (Df = 1/432, F = 40.4,  $p = 5.2 e^{-10}$ , Figure 5b) of the entomogamous flora in each transect. The effect of the large-scale landscape did not vary depending on the local-scale agricultural context around the transects as the interaction between the landscape-scale variables and the local-scale agricultural context was non-significant.

2.4 DISCUSSION

For the three bee taxa, our results varied between the two studied years, likely due to the highly contrasted meteorological conditions that occurred in the region in 2013 and 2014. In 2014, we found that

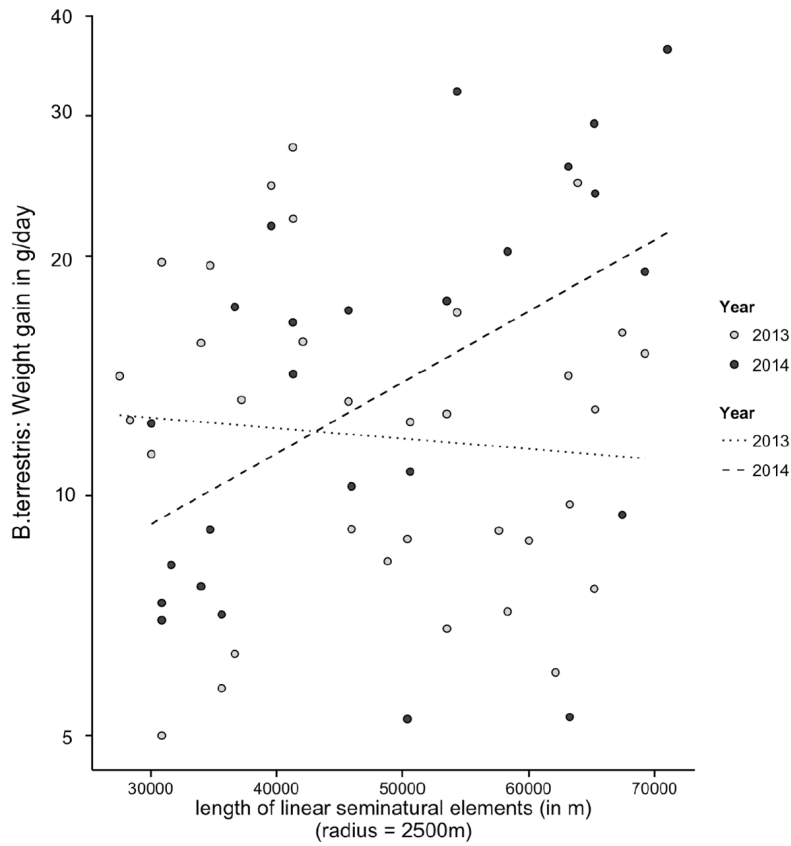


Figure 3 : Mean weight gain of *B.terrestris* colonies as a function of the percentage of linear seminatural elements in a 2500m radius around the nests. Dots represent sites. The interaction between the length of linear seminatural elements and the year is significant, with a positive effect of the length of linear seminatural elements on colony growth only in 2014

the number of brood cells built by solitary bees and the weight gain of bumblebee (*B.terrestris*) colonies were negatively affected by, respectively, the decrease in the surface of seminatural habitats, and in the length of seminatural linear elements, but at different landscape-scales. In contrast, the summer honey production by domestic bees did not respond to any of the tested landscape variables. The entomogamous flora appeared to be strongly affected by the presence of fields in the immediate surroundings of the transects, but not to the composition of agricultural landscapes.

#### 1710 2.4.1 Meteorological conditions

Years 2013 and 2014 were at the two extremes of the meteorological conditions that can occur in the Ile-de-France region, a difference that certainly contributes to explain our contrasted results between these two years. In 2013, the month of June was quite cold and rainy [Meteo-France, 2013]. The mean temperature in the region was approximately 1° lower than the seasonal means, and the precipitations were nearly

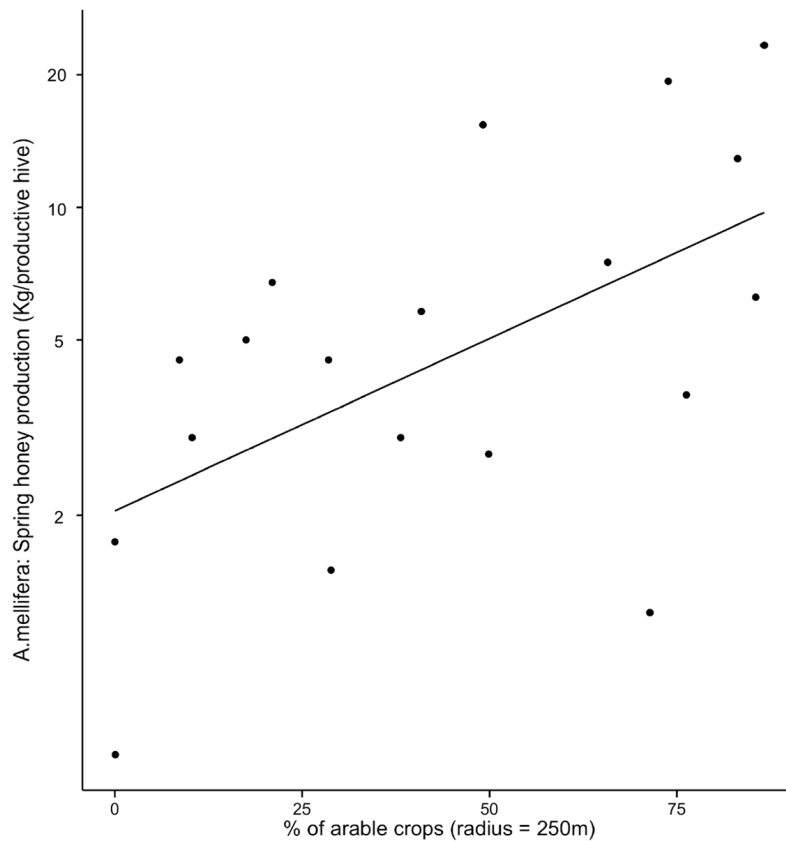


Figure 4 : Spring honey productivity of *A.mellifera* as a function of the percentage of arable lands in a 250m radius around the apiary. Dots represent apiaries. The result is presented only for the year 2013 because spring honey cristallized in the alveolus so rapidly in 2014 that most beekeepers were unable to harvest it and estimate the quantity produced

twice the normal [Meteo-France, 2013]. These bad weather conditions might have affected the nectar production of wild flowers [Farkas and Zajácz, 2007]. Finally, the cold temperatures and important pluviometry likely affected the foraging activity of the three taxa of bees we studied. This last point might contribute to explain why the mean summer honey production in 2013 was half the mean summer honey production in 2014. In contrast, June 2014 was particularly sunny with temperatures higher than the seasonal means [France, 2014]. These meteorological conditions might have been favourable both for the flowering of plants, their nectar production, and the foraging activity of bees. It is thus likely that the absence of effects of the landscape on both solitary bees and bumblebees in 2013, as well as the lower summer honey production by domestic bees, can be in part attributed to bad weather conditions that affected altogether the flora and the foraging activity of bees, and prevented that bees located in resource-rich landscapes make full-use of these more abundant floral resources.

However, contrasted meteorological conditions cannot explain entirely the differences in the nesting of solitary bees observed between

1735 the two years, given that the trap-nests were in place until September, and that the climatic differences between the 2 years were less marked in July and August. We observed in 2014, when we placed 4 trap-nests on each site, that the heterogeneity between the trap-nests inside a site was very high, probably due to the high sensitivity of  
1740 trap-nests to micro-scale conditions such as humidity, shade or wind exposure for example. This is the reason why we selected the most colonized trap-nest on each site, as an indicator of the potential of this site to provide nesting solitary bees with floral resources. In 2013, we only had 2 trap-nests on each site, which was probably not enough  
1745 to reliably evaluate this potential on all sites, especially considering that half of the trap-nests were not colonized at all.

#### 2.4.2 *Solitary bees and bumblebees*

Solitary bees, and bumblebee (*B.terrestris*) colonies responded positively to different seminatural elements, and at different spatial scales.  
1750 The strong increase in the number of brood cells built by solitary bees in the trap-nests placed in grassland-rich sites indicates that solitary bees find the floral resource they need to provision their brood cells and to accomplish their numerous trips in seminatural habitats. This result is coherent with previous studies on the habitat preference  
1755 of solitary bees [Steffan-Dewenter et al., 2002; Williams and Kremen, 2007; Rollin, 2013]. The best-fitting radius we found (1000m) is coherent with a previous study that showed that bees of the genus *Megachilus* can fly up to 1000m during their foraging trips [Amand et al., 2000], allthemore given that all the bee hosts in our trap-nests were  
1760 megachiles.

In 2014, the growth of *B.terrestris* colonies was clearly favored by the amount of seminatural linear elements in the agricultural landscape, indicating that these elements are the main resource-providers for *B.terrestris*. The best-fitting radius we found (2500m) suggests that  
1765 colonies of *B.terrestris* evolve in a larger landscape than commonly found (1750m, Steffan-Dewenter et al. [2002]). However, this stays in the range of flying distances documented for this species (0.6-2.8km, [Chapman et al., 2003]). Analyzing honey and/or pollen sampled collected in *B.terrestris* nests could bring valuable information regarding  
1770 the botanical species on which *B.terrestris* foraged and help us understand more precisely which landscape elements (ditches with annual flowers, weeds, hedgerows) are essential for *B.terrestris* in agricultural landscapes.

#### 2.4.3 *Apis mellifera*

1775 In contrast with solitary bees and bumblebees, domestic bees (*Apis mellifera*) did not show any dependance to seminatural elements for honey production. In 2013, the spring production beneficiated from the presence of arable lands, which was expected given that spring honey is made for a large part from oilseed rape nectar. During the

1780 month of May 2014, episodes of cold caused the very rapid crystallization of spring honey in the alveolus before the harvest, thus we could not get any reliable information regarding the quantities produced by bees. Additional data are needed to confirm the pattern observed in 2013.

1785 The fact that we did not find any effect of the landscape variables on the summer honey production could be explained by the high degree of generalism of domestic bee colonies that forage in all types of habitats (e.g. gardens, urban trees, wood margins, grasslands, agricultural fields). It could also indicate that our largest buffer was not  
1790 large enough to see an effect of the landscape on honey production, which could be the case if workers forage mostly further than 2.5 km from the hives [Beekman and Ratnieks, 2000].

#### 2.4.4 *Entomogamous flora*

Botanical records revealed that the abundance and richness of the  
1795 entomogamous flora in paths and roads margins was constant all along the gradient of agricultural intensification. However, the abundance and richness of the entomogamous flora was strongly impacted by the presence of fields in a 30m radius around the transects. A likely reason for this observation is that the use of herbicides on  
1800 crops is known to have a detrimental effect on the flora in the margins [De Snoo and Van der Poll, 1999]. Fertilization with nitrogen or phosphorous might also diminish the abundance and richness of the entomogamous flora in the margins by favoring highly competitive ruderal species [Marshall and Moonen, 2002].

1805 This result suggests that paths and road margins provide less resource to pollinators when they are surrounded by fields, potentially reducing all the more the quantity of wild floral resource available for pollinators in highly agricultural landscapes. To test this hypothesis, we could evaluate the quantity of resource available in the portions  
1810 of margins we sampled based on the known nectar and pollen production of the plant species identified and on their abundance in the botanical records [Baude et al., 2016]. Extrapolating this knowing the length of paths and roads in our sites, as well as the types of habitats alongside them might allow estimating the quantity of resource  
1815 provided by these linear elements to pollinators along a gradient of agricultural intensification.

Because of our experimental design, all of our experimental sites hosted one or several hives of domestic bees. It is possible that these hives provided a minimal pool of pollinators that buffered a potentially  
1820 negative effect of the intensification of agricultural on the entomogamous flora. Testing for this hypothesis would require to perform similar botanical records in pairs of sites with a similar landscape composition in term of agricultural and semi-natural land-uses, with and without any hives, and to compare the abundance and richness of  
1825 the entomogamous flora among the pairs of sites. We cannot exclude either that non-bee wild pollinators are less affected, or un-affected,



by agricultural intensification, and that they carry out the pollination of entomogamous flowers even in landscapes in which agriculture is highly intensive.

1830 Overall our results support the hypothesis that agricultural intensification affects pollinators through an impoverishment in the wild floral resource. We show that wild bees and bumblebees are indicators of different floral resources and at different scales, the firsts being dependant of grasslands in a medium landscape around the trap-nest  
1835 (1000m), while the seconds depend on linear elements such as hedges in a large landscape around the nest (>2500m). We found that the summer honey production of domestic bees is not affected by the decrease in the amount of seminatural elements in the landscape, possibly due to the high generalism of this species at the colony-scale,  
1840 and its ability to find, communicate and exploit food sources at a large spatial scale [Steffan-Dewenter and Kuhn, 2003; Couvillon et al., 2014]. Finally, the fact that the entomogamous flora in paths and road margins is affected by the local context but not by the landscape-scale intensification of agriculture enlightens the need to further study the effects of agricultural intensification on larger pollinator communities  
1845 and to assess the role of the domestic bee in the pollination of the entomogamous flora in agricultural landscapes.

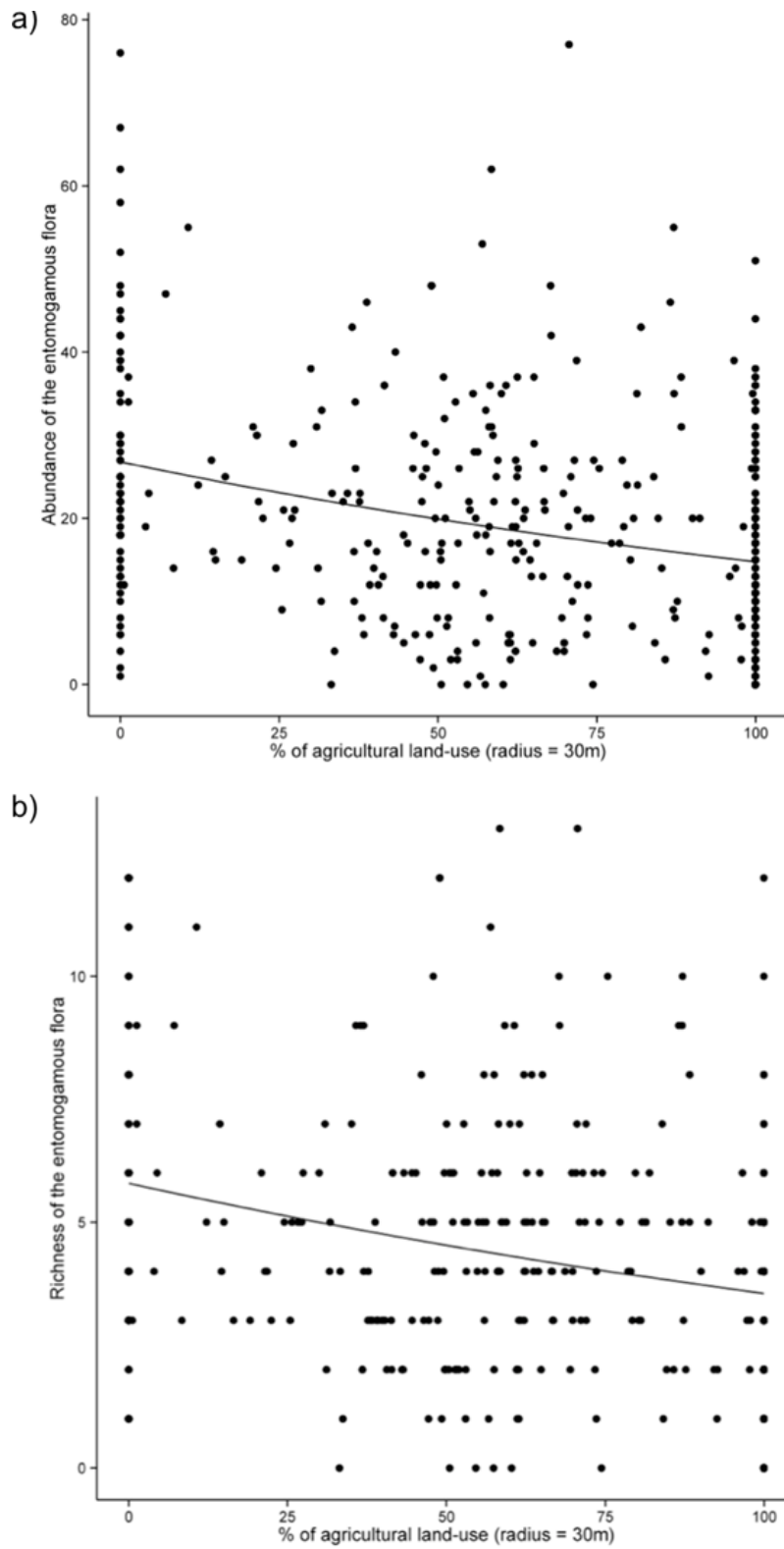


Figure 5 **a)** Abundance and **b)** richness of the entomogamous flora in paths and road margins as an effect of the percentage of arable land in a 30m radius around the transects. Dots represent transects

SUPPLEMENTARY INFORMATION

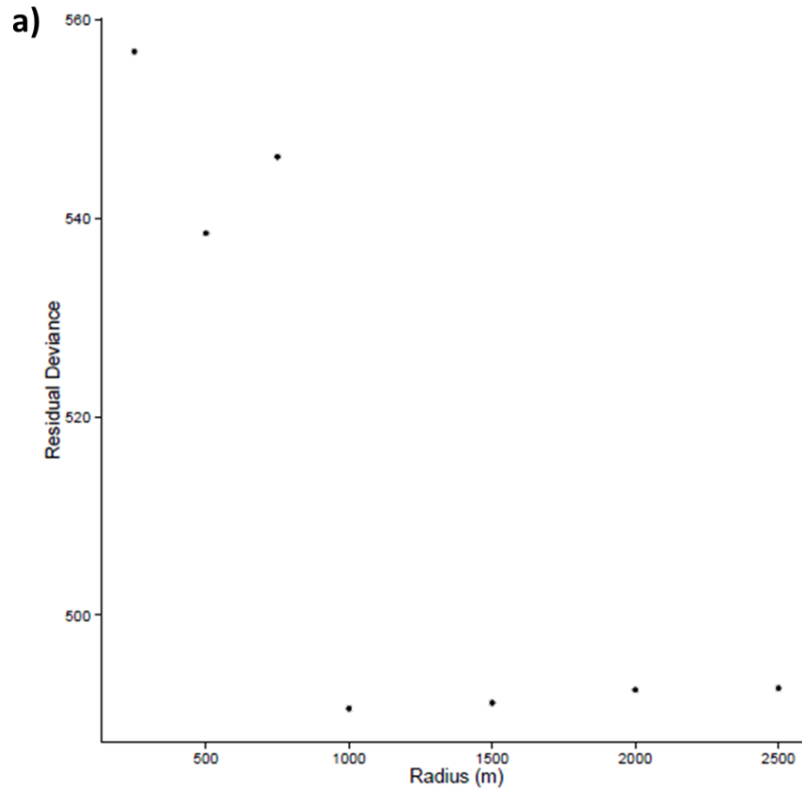
Table 1 : Land-use types used for landscape characterization and their corresponding codes in the MOS (2012), EcoMOS (2008) and Ecoline (2008) databases

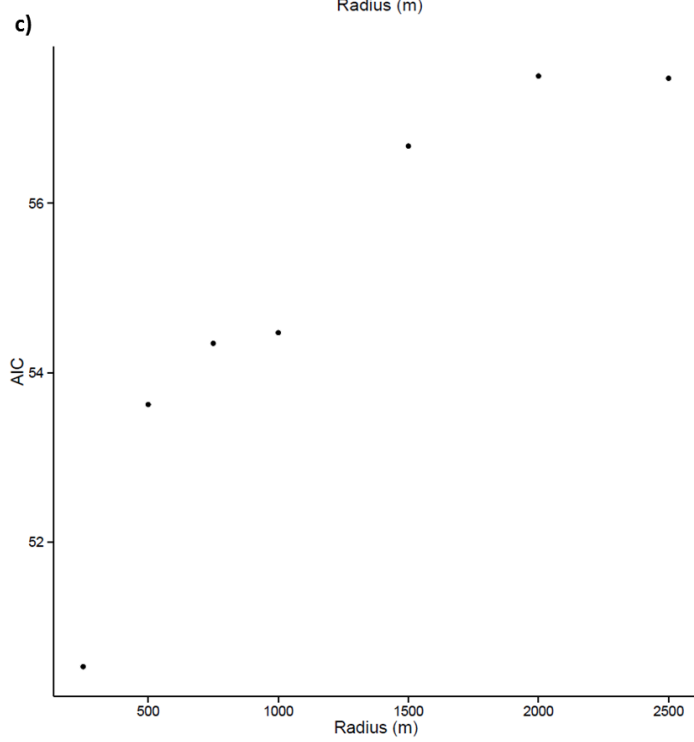
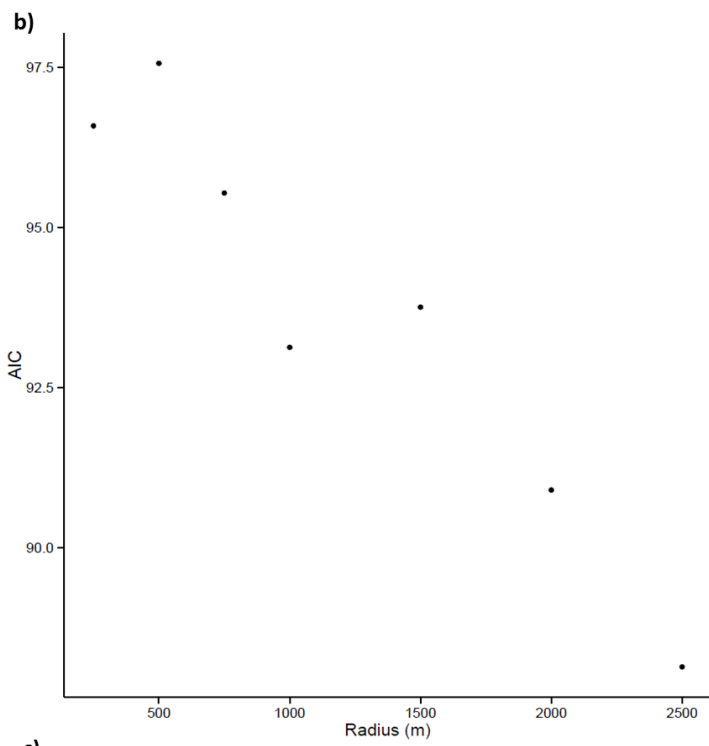
Land-use type	Detailed land-use type	Code MOS	Code EcoMOS	Code Ecoline
Arable lands		3		
	Orchards	7	222	
Seminatural habitats	Grasslands	6	231	
	Pastures	6	321	
Linear elements	High hedgerows			71,72
	Low hedgerows			81,82,83
	Grassed paths			132,134
	Ditches			161
	River banks			41,42

Table 2 : Correlation between the 4 landscape variables at the 7 studied radii ( $p < 0.05$ ,  $p < 0.01^*$ ,  $p < 0.001^{**}$ )

	% arable lands	% seminatural habitats	length of linear elements	% arable lands in 30m radius
250m	% arable lands	1.00	0.41**	0.25
	% seminatural habitats	-0.21	0.10	0.04
	length linear elements	0.41**	1.00	0.16
500m	% arable lands	1.00	0.37*	0.32
	% seminatural habitats	-0.27	0.16	-0.07
	length linear elements	0.37*	1.00	0.14
750m	% arable lands	1.00	0.29	0.32
	% seminatural habitats	-0.38*	0.08	-0.07
	length linear elements	0.08	1.00	0.12
1000m	% arable lands	1.00	0.30*	0.27
	% seminatural habitats	-0.40**	0.05	-0.04
	length linear elements	0.30*	1.00	0.08
1500m	% arable lands	1.00	0.38*	0.19
	% seminatural habitats	-0.44**	0.05	-0.05
	length linear elements	0.38*	1.00	0.05
2000m	% arable lands	1.00	0.43**	0.13
	% seminatural habitats	-0.51***	0.03	-0.06
	length linear elements	0.43**	1.00	0.05
2500m	% arable lands	1.00	0.50***	0.08
	% seminatural habitats	-0.51***	-0.09	-0.06
	length linear elements	0.50***	1.00	0.05

Figure 1 : **a)** Residual deviance and **b)** and **c)** AIC of the 7 models testing the effect of the percentage of arable land, the percentage of seminatural habitat, the length of linear seminatural elements, the year, and the first-order interaction between each of the three landscape variables and the year on **a)** the number of brood cells built in the best trap-nest on each site, **b)** the weight gain of *B.terrestris* colonies, and **c)** the spring honey production for each of the 7 landscape radii between 250m and 2500m. The best-fitting radius is the radius at which the residual deviance or the AIC is the lowest







1850 FUNCTIONAL COMPLEMENTARITY IN  
1855 POLLINATION SYSTEMS AT MACROECOLOGICAL  
1860 SCALE

---

ABSTRACT

Assessing functional complementarity among pollinators, and identifying its drivers, are major steps towards a better understanding of the response of pollination systems to perturbations. Until now, complementarity has only been assessed in time-aggregated networks, which did not allow to take the temporal dimension into account. Based on a citizen-science program, we assessed complementarity in a time-explicit large-scale pollination system and compared it to the complementarity obtained in the same pollination system aggregated in time. We show that the phenology of insects and their visitation pattern both contribute to functional complementarity. Not taking the temporal dimension into account in pollination networks leads to underestimating functional complementarity between insects.



### 3.1 BACKGROUND

Animal pollination is an ecological interaction of paramount importance for both the maintenance of terrestrial plant diversity [Ollerton et al., 2011] and food production [Aizen and Harder, 2009]. A key feature for the functioning of plant pollinator communities relies on the complementarity among species [Fontaine et al., 2005; Blüthgen and Klein, 2011; Albrecht et al., 2012; Fründ et al., 2013], although plant-pollinator interactions exhibit high level of generalization and overlap in interacting partners [Waser et al., 1996; Fontaine et al., 2009], and thereby some redundancy [Memmott et al., 2004].

Functional complementarity in pollination systems results from the partitioning of the floral resource among flower visitors and reciprocally, the partitioning of pollinator among flowering plants [Fontaine et al., 2005; Blüthgen and Klein, 2011; Albrecht et al., 2012; Fründ et al., 2013]. Such partitioning has been proposed to reduce interspecific competition and promote species coexistence within communities [Loreau et al., 2001; Rosenfeld, 2002; Blüthgen and Klein, 2011]. It can arise in space and/or time, and has been documented at different scales, from species to communities. For a given plant species, pollinators can be complementary in space if they visit flowers at different heights of the plant [Hoehn et al., 2008], or visit different individuals of a plant population [Herrera, 1988]. It is also known that pollinators can be complementary in time if they visit the same flowers but at different times of the day [Alonso-Pedano and Ortega-Baes, 2012], or the same plant at different periods in the year [Herrera, 1988]. When considering plant-pollinator communities, pollinators can further be complementary in the identity of the plant species they interact with. Indeed, the visitation pattern of pollinators on co-flowering plants can differ, showing preferences for a subset of the available floral resources, thereby generating complementarity among pollinators [Fontaine et al., 2005; Blüthgen and Klein, 2011; Albrecht et al., 2012; Fründ et al., 2013].

The idea that groups of plants are pollinated by groups of pollinators has a long history in pollination biology with the theory of pollination syndromes. This theory, formulated for the first time in the 19th century by Delpino [1888], and gradually modified throughout the 20th century [Vogel, 1954; Faegri and Van Der Pijl, 2013; Fenster et al., 2004], is still being debated [Ollerton et al., 2009], although recent studies support its validity [Danieli-Silva et al., 2012]. It states that plants mainly pollinated by the same insects share similar traits, that emerged through the selective pressure of these insects. According to this theory, plants can be sorted into syndromes, i.e. groups of plants that share a set of traits matching the traits of their main pollinators grouped into the corresponding pollinator syndrome. These traits can be morphological (e.g. depth of the corolla, colour), biological (e.g. type of the reward, scent), but also temporal [Fenster et al., 2004]. Indeed, one of the syndromes is formed by plants mainly pollinated by a family of nocturnal Lepidopterans, the Noctuidae [Fenster et al., 2004].

1915 One way to assess functional complementarity in pollination systems is to search for groups of insect species sharing interaction partners in pollination networks. Species that are part of the same group can be considered redundant, at least on the dimension taken into account in the analysis, while species that are part of different groups  
1920 can be considered complementary. Some studies have shown that this structuration into groups, often called compartmentalization and quantified by modularity metrics [Guimerà et al., 2007], could be driven by differences in phenology [Bosch et al., 2009], or be the reflect of different pollination syndromes [Danieli-Silva et al., 2012], or both  
1925 at the same time [Dicks et al., 2002; Martín González et al., 2012]. Although these study clearly show that both phenology and preferences of some pollinators for some flowering plants contribute to the functional complementarity in pollination systems, they remain study cases that do not allow a general understanding of how the pollinating fauna is partitioned into functional groups and of the identity of  
1930 these groups.

Furthermore, most studies on the compartmentalization of pollination networks have been based on temporally aggregated networks, i.e networks of plant-insects interactions collected by repeated sampling events within a given period that are pooled into one single network. This type of dataset does not allow the explicit incorporation of time into networks and could result in grouping together pollinators that actually differ in their phenology. Indeed, two pollinators with non-overlapping phenologies visiting a plant with a longer phenology should be considered as complementary but would end up in the same group when analysing a temporally aggregated network. The use of temporally aggregated networks thus impedes to properly assess the respective contribution of variation in phenology among species and variation in visitation pattern among co-occurring species  
1940 to the functional complementarity of pollination systems.

One reason for this shortage of temporally explicit datasets is that networks with a temporal resolution are very costly to obtain through traditional sampling methods, as the temporal resolution requires a high sampling effort repeated in time. One way to achieve a high sampling effort along time is to involve volunteers in the data collection through citizen science programs [Couvet et al., 2008; Dickinson et al., 2010]. One has to notice that citizen science datasets are best suited to study macroecological patterns, and not local scale ones as data collection is usually spread over large areas. This differs from  
1955 most current pollination network datasets that are usually sampled at local scale and prevents studying local-scale ecological processes such as niche-shifts that can modulate species complementarity [Fontaine et al., 2008; Fründ et al., 2013]. However, citizen science datasets can provide the temporal resolution needed to study the respective contribution of phenology and visitation patterns to functional complementarity in pollination systems at a macroecological scale, thereby fuelling the recently emerging field of functional macroecology [Violle et al., 2014].  
1960

Finally, to this day there is no method to disentangle the respective contribution of phenology and visitation pattern to the functional complementarity among pollinators in temporally explicit networks. Existing methods to detect compartments inside two-dimensional matrices representing temporally aggregated plant-pollinator networks [Olesen et al., 2007; Guimerà et al., 2007; Dormann and Strauss, 2014] cannot be used to detect compartments in three-dimensional matrices representing temporally explicit plant-pollinator networks.

Here, we propose a method to estimate the respective contribution of phenology and visitation pattern to functional complementarity among pollinators. We apply it on data from a citizen-science monitoring program on plant-pollinator interactions across France to identify functional groups at a macroecological scale. We further evaluate the changes in the number and the composition of insects functional groups induced by the temporal resolution of the network.

## 3.2 MATERIAL AND METHODS

### 3.2.1 *Sampling protocol*

The dataset used in this study came from a French citizen science program called Spipoll (Photographic Survey of Flower Visitors), launched in 2010 by the National Museum of Natural History and the Office for the Insects and their Environment. The aim of this program is to monitor plant-pollinator interactions across France. To do so, volunteers follow a standardized protocol, which consists in taking pictures of the pollinating fauna of a freely chosen plant during 20 minutes (for details on the sampling protocol see Deguines et al. [2012]). The insect pictures must then be sorted into morphospecies, i.e groups of species that can be differentiated from the other groups by any external features observable on living un-captured arthropods. The volunteer then identifies the chosen plant from 605 possible taxa and the insect morphospecies from 598 possible morphospecies using dedicated computer-aided identification tools (CAITs). Whenever possible, the identification is made to the species. When a precise identification cannot be achieved based on photographs, the insect is identified to the genus or the family level. Finally, the participant uploads on the Spipoll website both the picture and the identification of the flower and the insect morphospecies (one picture per morphospecies) as well as information on the date, time and precise GPS location at which the observations were made. The identifications proposed by volunteers are then verified and corrected if necessary by botanists from the National Museum of Natural History and entomologists from the Office for the Insects and their Environment. The set of identified and geolocalised pictures forms a collection, *i.e* a plant and its pollinating fauna sampled for 20 minutes in a given time and place.

### 3.2.2 *Data selection*

Observations were made in all metropolitan France from 2010 to  
2010 2014. Only collections made from 1st of March to 31st of October  
were used in the analyses as the number of collections observed from  
November to February was low. For each month, we selected the col-  
lections made on the plant taxa on which at least 20 collections were  
performed, and for which the collections were spread over a large  
2015 latitudinal gradient (Supplementary Information Table 1, SI Figure 1).  
Information on the morphology of the flowers (open vs. deep corolla)  
were collected from the Baseflor botanical database [Julve, 1998]. In-  
teractions involving unlikely pollinators (SI Table 2), were not inclu-  
ded in the dataset. Pollinator taxa were sorted into families when-  
2020 ever possible (SI Table 3). For each of the 4 insect orders, one taxa  
regroups several families that could not be distinguished from one  
another on picture. It is labeled as "non-id". The list of pollinator fa-  
milies and their composition in term of pollinator taxa is presented  
in the SI Table 3. To avoid any biais due to the varying sampling ef-  
2025 fort through the year and among plant taxa that allows rare insects to  
be detected during certain months and/or on certain plant taxa only  
because of a high sampling effort, we fixed a detectability threshold.  
This threshold corresponds to the probability of observing an insect  
family on a given plant taxa one time in 20 collections (the minimum  
2030 number of collections per plant taxa per month). The detectability of  
all insect families were calculated for each month and each plant taxa  
as the number of taxa observed in the family divided by the number  
of collections performed on the plant taxa during the month. When  
this detectability value was inferior to the fixed threshold (1/20), the  
2035 number of taxa in the insect family was put to 0. Overall, the dataset  
used for the analysis contained 3720 collections for a total of 25083  
interactions between 75 pollinator families and 28 plant taxa.

### 3.2.3 *Time-explicit network*

To build a temporal network from the Spipoll dataset, we first esti-  
2040 mated for each month, plant taxa and pollinator family, the number  
of different insect taxa expected to be observed during a 20 minutes  
observation session. To do so, for each pollinator family, we estimated  
the pollinator richness per collection using a generalized linear mo-  
del with a Poisson distribution, with the plant taxa and the month of  
2045 observation as explanatory variables. The predicted values obtained  
from these models were assembled into 6 plant-insect matrices, one  
for each month.

### 3.2.4 *Temporally-aggregated network*

To build a temporally aggregated network, we used the 6 monthly  
2050 plant-insect matrices mentioned above and summed over the months  
the number of expected pollinator taxa of each pollinator family on

each plant taxa. The resulting plant-insect matrix represents the number of different taxa expected to be observed in each insect family if we performed one 20 minutes observation session during each month.

### 3.2.5 *Detection of complementarity among pollinator families in a time-explicit network*

#### *Complementarity induced by insect phenology*

To investigate to what extent the differences in phenology among insect families can generate complementarity among them, we first estimated the phenology of each insect family from the time-explicit network.

The phenology of each insect family was characterized by a vector of length 6, equal to the number of months, with each element being the expected richness of the insect family for a given month, for a twenty minutes observation session.

The estimated richness of the insect family for a given month was obtained by calculating the mean expected richness of the insect family this month.

We then constructed an insect-insect correlation matrix by calculating for each pair of insect the Pearson correlation coefficient between their respective phenologies. In this correlation matrix, pollinators that have a similar phenology are positively correlated and pollinators that have a different phenology are negatively correlated.

In order to identify groups of pollinator families that have a different phenology, we used a modularity algorithm developed by Traag and Bruggeman [2009] that is adapted to signed networks, that is to say networks with positive and negative links. This algorithm ends up with a partition that maximizes positive correlations within groups and negative correlations among groups. This algorithm attributes each pollinator family to a module, and calculates a modularity value that indicates how good the partition is.

To test whether the modularity induced by insect phenology was significant, we compared it to the modularity expected from datasets in which the phenology of the insects was randomized. To do so, we generated 50 datasets identical to the observed dataset in all points except that the identity of the insects was shuffled. Each randomized dataset thus had the same number of collections per plant and month, with the same distribution number of insect observed per collection and the same total number of observation per insect taxa, but these insects taxa could interact with plants at any month.

For each randomized dataset, we then used the same workflow as for the observed dataset to construct a temporal network, an insect-insect correlation matrix, and obtain a corresponding modularity value. An observed modularity value superior to the ones obtained from the randomized datasets indicates that differences in insect phenology results in a significant modularity of the insect-insect correla-

tion matrix that can be interpreted as a significant complementarity among the modules of insect families.

2100 *Complementarity induced by insect visitation patterns on co-flowering plants*

Despite phenology, visitation patterns - the frequencies to which insects interact with the various co-flowering plants - can differ among insect families thereby generating complementarity. To assess such an effect of visitation pattern independently of the effect of insect phenology, we first estimated for each month the visitation pattern of each insect family from the time-explicit network.

The visitation pattern of a given insect family for a given month was characterized by a vector of length  $p$ , with  $p$  equals the number of plants sampled this month, and with the elements being the expected richness of the insect family in a twenty minutes observation session on each plant. Then, for each month, we calculated the Pearson correlation coefficient between the visitation patterns of all pairs of co-occurring pollinator families. The correlation values obtained for each pair of pollinators were then averaged across months, resulting in an insect-insect mean correlation matrix. Some pairs of insect families with non-overlapping phenologies were never observed during the same month and were attributed a correlation value of 0. In this insect-insect correlation matrix, pollinators that have the same visitation pattern are positively correlated, while pollinators that have a different visitation pattern are negatively correlated. The modularity algorithm [Traag and Bruggeman, 2009] was applied to this correlation matrix in order to identify groups of pollinator families that have the same visitation pattern.

To test whether the modularity induced by insect visitation pattern was significant, we compared it to the modularity that could be expected from datasets with randomized visitation patterns. To do so, we generated 50 datasets identical to the observed dataset in all points except that the identity of the insect taxa was shuffled within each month. Each randomized dataset thus had the same number of collections per plant and month, with the same distribution number of insect observed per collection and the same number of observation per insect taxa per month, but, within each month, the insect interactions were distributed among plants only according to the number of observations of the insect and the number of insect observed per plant during the month, without any preferences of the insect for any plant.

As for the phenological complementarity described above, we then used the same workflow as for the observed dataset to construct a temporal network, an insect-insect correlation matrix, and obtain a corresponding modularity values. An observed modularity value superior to the randomized ones indicates that randomizing insect visitation patterns results in a significant loss of complementarity.

*Combined effect of phenology and monthly visitation pattern on insect complementarity*

2145 To obtain pollinator functional groups based on both their phenology and visitation pattern, we attributed to each insect family a group membership that was a combination of the phenology and interaction pattern partitions described above. For example, insects that belonged to the group<sub>1</sub> for phenology and to the group 1 for visitation pattern were attributed the group 1-1.

3.2.6 *Detection of complementarity among flower-visitor families in a time-aggregated network*

To detect compartments in the time-aggregated network, we used the same workflow as for the complementarity induced by the insect visitation patterns on co-flowering plants but considering only one sampling date.

3.2.7 *Comparing complementarity in time-aggregated and time-explicit networks*

2160 To evaluate how much incorporating the temporal dimension into the network changes both the number of compartments and their composition, we compared the partitions obtained from the temporal and aggregated networks by calculating the mutual information [Guimerà et al., 2007; Thébault, 2013].

$$I_{EF} = \frac{-2 \sum_{i=1}^{N^E} \sum_{j=1}^{N^F} n_{ij}^{EF} \log \left( \frac{n_{ij}^{EF} S}{n_i^E n_j^F} \right)}{\sum_{i=1}^{N^E} n_i^E \log \left( \frac{n_i^E}{S} \right) + \sum_{j=1}^{N^F} n_j^F \log \left( \frac{n_j^F}{S} \right)}$$

2165 Here,  $N^E$  and  $N^F$  are the numbers of modules in partitions E and F,  $n_i^E$  and  $n_j^F$  are the number of insect families in module  $i$  of partition E and module  $j$  of partition F. Finally,  $n_{ij}^{EF}$  is the number of insect families which are in module  $i$  of partition E and in module  $j$  of partition F. The mutual information between partitions E and F ranges from 0 if the two partitions are completely independent from one another, to 1 if the two partitions are exactly similar.

2170 To further analyze the differences in the partitions between the time-aggregated and the time-explicit networks, we investigated for each pair of insect families belonging to the same group in the time-aggregated network whether it belonged to the same group in the time-explicit network in which groups were built based on both the phenology and the visitation pattern of insects. When this was not the case, we searched whether this difference in partitioning was due to a difference in phenology by looking if they belonged to different groups in the time-explicit network in which groups were built based

2180 only on phenology, and/or to a difference in visitation pattern by looking if they belonged to different groups in the time-explicit network in which groups were built based only on visitation pattern.

### 3.3 RESULTS

#### 3.3.1 *Complementarity in the time-explicit network*

##### 2185 *Complementarity induced by insect phenology*

We first looked for complementarity among insect families based on their phenology. We found a significant modular structure in the insect-insect matrix representing the correlations between the phenology of each pair of insect family (modularity = 0.42, SI Figure 2a).  
2190 The two modules found (Figure 1) indicate that insect phenology induces complementarity between two pollinator corteges. The first one, with an early phenology was dominated by Coleopterans and a few Hymenopterans (Table 1), whose peak of richness occurs in May or June (Figure 2). The second one was composed of insects with  
2195 a later phenology (peak in July or August), and gathered nearly all Lepidopterans, the large majority of Dipterans, and most Hymenopterans.

##### *Complementarity induced by monthly visitation patterns*

We then looked for complementarity among co-occurring insect families based on their visitation pattern on co-flowering plants. To do  
2200 so, we analyzed the pattern of average monthly correlation in visitation pattern among insect families. We found a significant modular structure (modularity = 0.25, SI Figure 2b) composed of 3 modules (Figure 3). This indicates that co-occurring insect families are segregated into three groups with complementary visitation patterns. One  
2205 has to notice that modularity was lower than for the effect of phenology. The first module was dominated by Lepidopterans and a subset of Hymenopterans : the Apoidae. The second module was formed of Dipterans, non-Apoidae Hymenopterans and most Coleopterans.  
2210 The third module was a small one, dominated by Coleopterans.

##### *Combined effect of phenology and monthly visitation pattern on insect complementarity*

The combination of the partitions induced by both phenology and monthly visitation patterns of insects results in 6 groups of insect families (Table 1, Figure 4). The first group was composed of 8  
2215 insect families of the 4 insect orders, all insects with an early phenology. The second group gathered 21 insect families with an early phenology and was dominated by Coleopterans. The third group was composed of 8 insect families with an early phenology again, also  
2220 dominated by Coleopterans, but with a different visitation pattern. The fourth group was composed of a single insect family, the Tephritidae. The fifth group (19 insect families) was formed by Dipterans



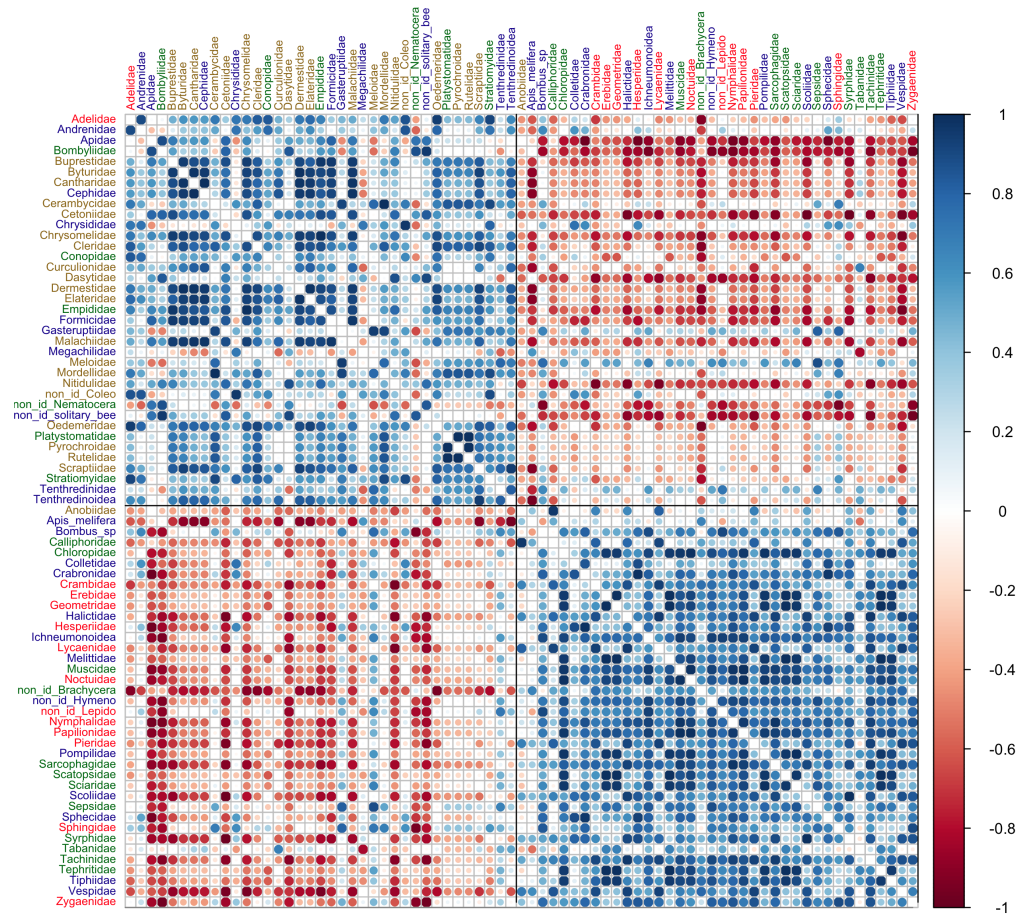


Figure 1 : Matrix of the correlation between the phenology of all insect families. Each row and the corresponding column represent one pollinator family. Coleopterans are written in brown, Dipterans in green, Hymenoptera in blue and Lepidoptera in red. Dots represent how correlated are the phenologies of insect families : from deep blue if the pollinators have a similar (redundant) phenologies to deep red if the pollinators have non-overlapping (complementary) phenologies. The matrix is ordered to highlight a modular pattern made of two modules : the first one characterized by an early phenology and dominated by Coleopterans, and a second containing insects with a later phenology

2225 and non-Apoidea Hymenoptera, again insects with a late phenology. The sixth group contained 19 insect families, the large majority of them being Lepidoptera and Apoidea Hymenoptera, all with a late phenology. The full composition of the six insect groups and the detailed monthly networks can be found in the Supplementary Information (SI Table 4, SI Figure 3).

### 3.3.2 Complementarity in the time-aggregated network

2230 We then assessed the complementarity that could be detected in the time-aggregated network. To do so, we searched for modularity in the matrix of correlation between the visitation pattern of all pairs

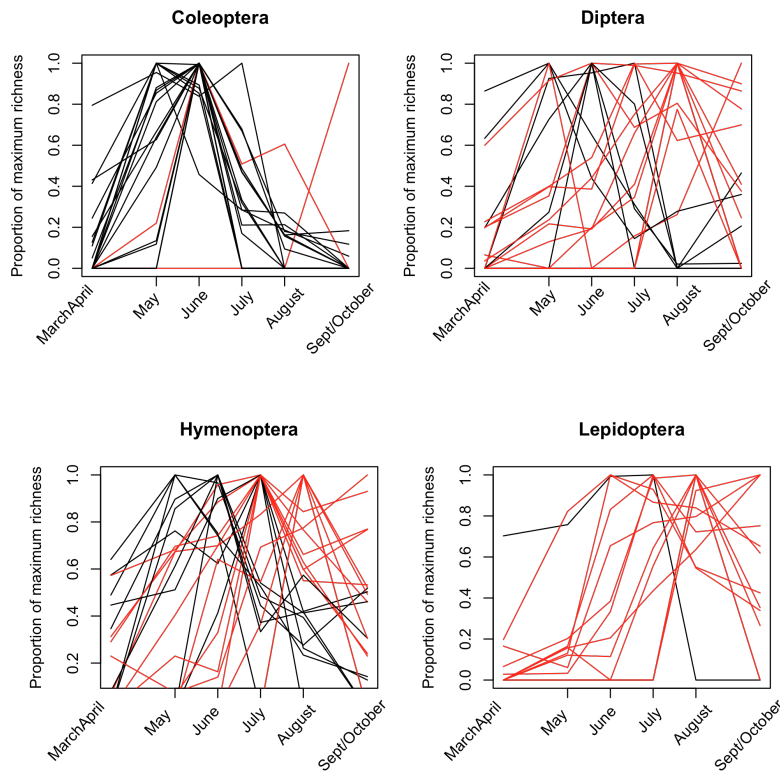


Figure 2 : Phenology of the families from the four insect orders represented as the proportion of the maximum monthly number of observed taxa per insect family. Colours correspond to the modules of insect families induced by differences in phenology among them. Black and red for the 1st and 2nd modules respectively. Coleopterans (upper left box) have an earlier phenology than the 3 other orders. The number of different Coleopterans taxa observed in a collection is at its maximum in May/June, while it is later for most Dipterans, Hymenopterans, and Lepidopterans

Insect group	Coleoptera	Hymenoptera	Diptera	Lepidoptera	Total
1	2	3	2	1	8
2	12	6	3	0	21
3	6	1	1	0	8
4	0	0	1	0	1
5	1	7	10	1	19
6	1	6	1	11	19

Table 1 : Number of families of the 4 insect orders contained in the 6 functional groups formed by combining partitions induced by both phenology and monthly visitation pattern of insects

of insect family. We found that this correlation matrix was significantly modular (modularity = 0.25, SI Figure 2c), with insect families

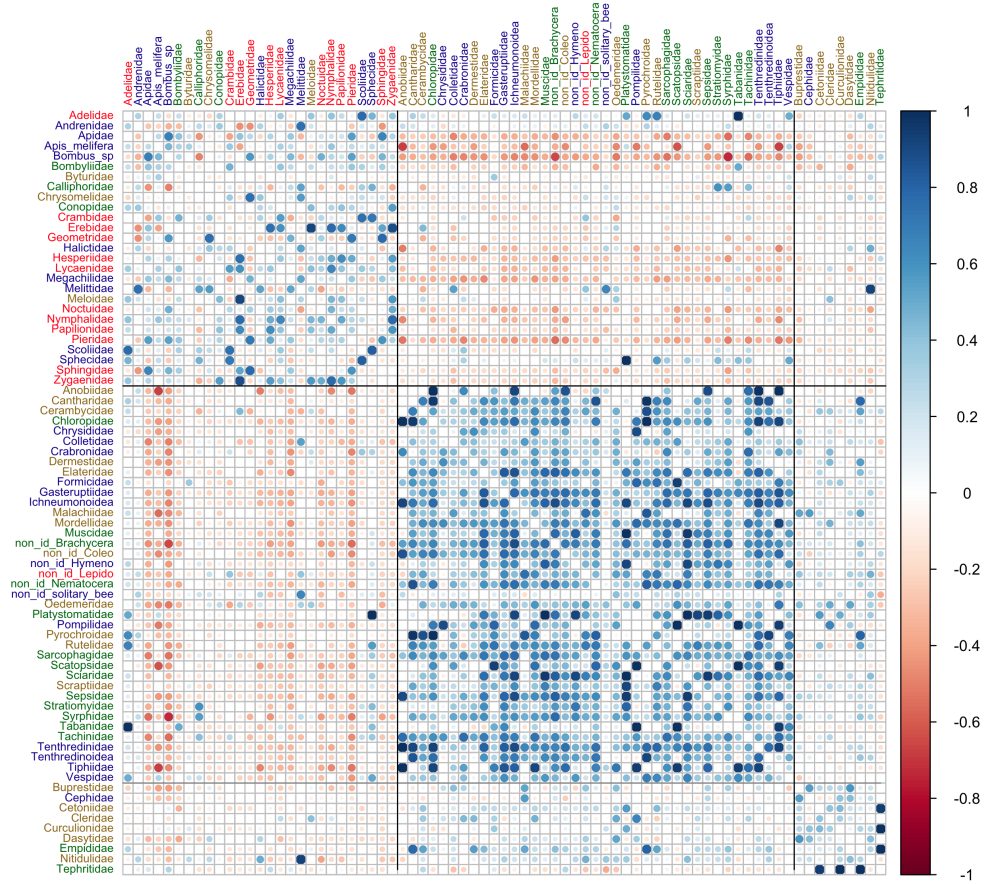


Figure 3 : Matrix of the average monthly correlation between the visitation pattern of co-occurring insects on co-flowering plants. Insect families are in row and column. Coleopterans are written in brown, Dipterans in green, Hymenopterans in blue and Lepidopterans in red. Dots colour represent how correlated are the monthly visitation patterns between pairs of co-occurring insects : from deep blue if the visitation patterns of insect families are positively correlated (redundant) to deep red if the visitation patterns of insect families are negatively correlated (complementary). The matrix is ordered to highlight a modular pattern made of three modules : a first one dominated by Lepidopterans and Apoidea Hymenopterans, a second one containing Dipterans, non-Apoidea Hymenopterans and most Coleopterans, and a small third one dominated by Coleopterans

2235 divided in three groups (Figure 5). The first group gathered 24 insect families. It was dominated by Lepidopterans (12 families) and also contained 7 families of Hymenopterans including 5 Apoidae, 4 families of Dipterans and 1 family of Coleopterans. The second group was composed of 15 insect families. It was dominated by Coleopterans (9 families) and also contained 5 families Hymenopterans including 4 Apoidae and 1 family of Dipterans. The third group gathered 36 insect families. It was dominated by Dipterans (13 families) and also contained 11 families of Coleopterans, 11 families of non-Apoidea Hymenopterans and 1 family of Lepidopterans.

2240

2245 3.3.3 *Comparing complementarity in time-aggregated and time-explicit networks*

The mutual information between the six-compartments partitioning obtained from the temporal network, and the three-compartments partitioning obtained from the aggregated network was equal to 0.54. 2250 This value is low [Thébault, 2013], which suggests that incorporating time into the network does not only increase the number of compartments, but also modifies their composition.

On the 1011 pairs of insects belonging to the same group in the time-aggregated matrix (Figure 5), 826 (82%) did not belong to the 2255 same group in the 6-modules matrix based on both phenology and visitation pattern of insects. Among them, 162 (20%) had a similar visitation pattern but different phenologies, 340 (41%) had a similar phenology but different visitation patterns, and 324 (39%) had different phenologies and different visitation patterns.

2260 3.4 DISCUSSION

3.4.1 *Taxonomical resolution*

Citizen-science programs such as Spipoll allow to study interactions between plants and pollinators at an unprecedentedly large geographical scale. The low taxonomical resolution inherent to this type 2265 of sampling does not allow to study fine-scale mechanisms, but is well-adapted for studying general patterns driven by common species. This can result in a few imprecisions we will discuss here, but does not alter the overall results.

2270 3.4.2 *Phenology and visitation pattern of insects drive functional complementarity*

Functional complementarity among pollinators can be attributed for a part to differences in the phenology of insects that result in temporal complementarity. Based on their phenology, insect families can be sorted into two groups, one dominated by Coleopterans and 2275 a few Hymenopterans, all insects with an early phenology (peak in May or June), and a second dominated by Lepidopterans, Dipterans and most Hymenopterans, all insects with a later phenology (peak in July or August). In the early module, we find taxa that indeed have an early phenology, such as Andrenidae that are among the first bees 2280 to emerge during spring.

It is interesting to notice that the Megachilidae family is placed in this early module while most megachiles do not have an early phenology. This is very likely due to the strong influence of a few very common species with an early phenology such as *Osmia rufa* 2285 and *Osmia cornuta*. This is probably the case for other families, whose phenology and visitation pattern are driven by their most abundant and/or frequent constitutive species.

Differences in the visitation pattern of insects also contribute to the functional complementarity among pollinators. Based on our results, we can hypothesize that the morphology of flowers, in particular the depth of the corolla, could be one of the key factors that segregate insects into different groups based on their visitation pattern. Indeed, the first group we found based on the visitation pattern of insects was dominated by Lepidopterans and Apoidae Hymenopterans, all insects with long buccal pieces that have the morphological ability to reach nectar in a deep corolla. Insects that formed the second group (Dipterans, Coleopterans, and non-Apoidae Hymenopterans) tended to have shorter buccal pieces that are more suited to foraging on flowers with an open morphology. The small third group was also dominated by insects with short buccal pieces, this time mostly Coleopterans. This third group is characterized by quite weak correlation values both between the visitation patterns of insects inside the group and with the visitation patterns of insects from other groups. This could indicate that insects forming this group do not strongly share a common visitation pattern, but also that they do not strongly differ from the visitation pattern of insects from other groups.

The combination of phenology and visitation pattern allows us to better appreciate the temporal succession of functional pollinator groups in a pollination system across France. During spring, the pollinating fauna is mostly comprised of Coleopterans, that tend to visit open flowers, and early bees that visit deeper flowers. During summer and autumn, Dipterans are the dominant visitors on open flowers along with non-Apoidae Hymenopterans, while Lepidopterans visit preferentially deep flowers along with Apoidae-Hymenopterans. It is interesting to notice that, in the partitioning based on both the phenology and the visitation pattern of insects, taxa belonging to the orders Lepidoptera, Coleoptera, and, to a lesser extent, Diptera, were clustered within their respective compartment. Indeed, most Coleopterans belonged to the second module, most Dipterans to the fifth module, and nearly all Lepidopterans to the sixth module. This pattern could indicate that the phenology and floral preferences of the different taxa in these orders were well-conserved along their evolutionary history.

On the contrary, we observed that among Hymenopterans, 10 taxa had an early phenology, such as Andrenidae for example, while 13 others, such as Vespidae, had a later phenology. Similarly, 9 taxa were more enclines to visit deep flowers, and among them most bees such as Apidae, Megachilidae, Andrenidae, Halictidae and Mellitidae, while 13 others such as Vespidae or Crabronidae visited mostly open flowers.

This diversity of interaction pattern, that schematically divides the Hymenoptera order into a group of Apoidae that contains nearly all bees, and a group of non-Apoidae, could indicate that this order diversified itself more broadly in term of ecological niches than the three other insect orders.

2335 3.4.3 *Aggregated vs. time-explicit pollination networks*

Assessing complementarity in time-aggregated networks seems to result in an underestimation of functional complementarity between insects. Indeed, it allows identifying less functional groups than in a time-explicit network (here 3 against 6) and this for two reasons.

2340 Firstly, 162 pairs of insect families with non-overlapping phenologies but with a similar visitation pattern were sorted into the same group in the aggregated network, while they were sorted into different groups in the time-explicit network, due to their difference in phenology. They thus appeared as redundant in the aggregated network, but as complementary in the time-explicit network. This result  
2345 shows that studying differences of visitation pattern inside small temporal windows allows to detect functional complementarity between insects that share a similar phenology, which is not possible in a time-aggregated network.

2350 Secondly, 340 pairs of insect families with similar phenologies but different visitation patterns were placed in the same group in the aggregated network, while they were sorted into different groups in the time-explicit network, due to their difference in visitation pattern. This is likely due to the fact that 2 insect families with a similar  
2355 phenology appear more tightly associated with the plants that are blossoming during their activity period than with the ones flowering before or after, and this regardless of eventual differences in visitation pattern inside their activity period. This issue, raised by [Bosch et al. \[2009\]](#), illustrates the importance of assessing complementarity inside  
2360 a small temporal window in order to reveal differences in visitation pattern between two insect families with a short activity period.

Finally, a substantial number of pairs of insect families (324) were sorted into the same group in the aggregated network and in different groups in the time-explicit network based on their phenology,  
2365 but also in different groups based on their visitation pattern. This surprising result might be due to the partitioning of insects into three groups based on their visitation pattern. Indeed, the relatively low correlation values in the insect-insect correlation matrices based on visitation pattern (Fig 3) suggest that the partitioning of insects into  
2370 functional groups is less clear-cutted when based on visitation pattern than when based on phenology. In particular, the visitation pattern of insects in the third group does not greatly differ from the visitation pattern of insects in the second group (Fig 3). In consequence, insects could be placed in different groups based on visitation pattern  
2375 although they share a relatively similar one. If this was the case, we might overestimate the importance of visitation pattern to functional complementarity, and underestimate the importance of phenology.

Overall, the incorporation of time into pollination networks allows not only to separate insects that have similar visitation pattern but  
2380 different phenologies, but also to detect differences in the visitation pattern of insects that have a similar phenology, and thus that interact roughly with the same subset of flowers (those that blossom during their activity period).

#### 3.4.4 *Towards a geographical complementarity?*

2385 Finally, the number of data in the Spipoll dataset, although it is  
quite high, was still not sufficient enough to incorporate a spatial di-  
2390 mension into the analysis, and thus take into account the fact that  
all insect orders are not equally distributed across the country. Ad-  
ding this spatial dimension might increase the compartmentation of  
the network. Indeed, it is possible that some pollinators we found  
2395 to be in the same compartment actually tend to be segregated geo-  
graphically, and might thus be in different compartments if space  
was taken into account. This incorporation of the geographical dimen-  
sion could allow us to better appreciate how geographical constrains  
2400 shape macroecological pollination systems, and possibly contribute  
to functional complementarity among pollinators. This would consti-  
tute another step towards bridging functional ecology and biogeogra-  
phy [Violle et al., 2014].

2400 Overall, we showed that differences in phenology and in visita-  
tion pattern both drive functional complementarity among pollina-  
tors, which can only be revealed in a time-explicit network. Based  
on our results, it seems that phenology contributes more to com-  
plementarity than visitation pattern. However, whether this is due  
2405 to a higher heterogeneity in the visitation pattern of species than  
in their phenology inside each family remains to be evaluated. To  
our knowledge, this is the first time that a pollination system is re-  
presented at such a large geographical scale. This macro-scale might  
be appropriate to investigate the large-scale effects of global changes  
2410 on the structure of pollination systems. Recent studies showed that  
urbanization modifies pollinator communities by favoring a few ge-  
neralists, mostly Hymenopterans, while negatively affecting specia-  
lists, including many Lepidopterans, Coleopterans, and non-syrphids  
Dipterans [Geslin et al., 2013; Deguines et al., 2016] and jeopardizes  
2415 the pollination of open flowers in urban environments [Geslin et al.,  
2013]. Further research could include investigating how the structure  
of macroecological pollination systems, and especially compartmen-  
tation, is modified along an urbanization gradient. Similar studies  
could also be performed along a longitudinal gradient to observe the  
2420 potential effect of climate change on pollination systems. Altogether,  
macroecological-scale pollination systems could bring valuable infor-  
mation regarding how these systems respond to land-use and climate  
changes.

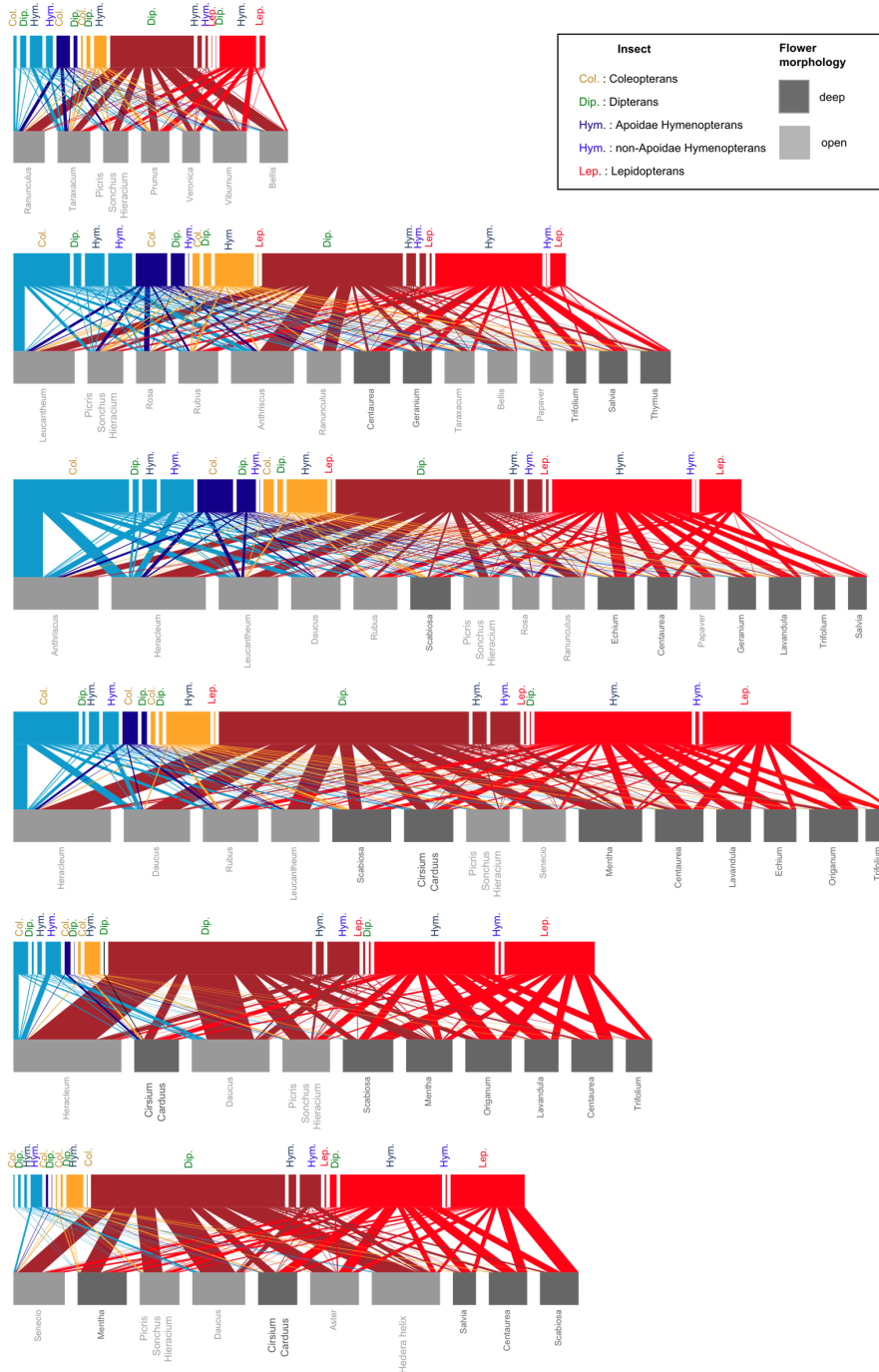


Figure 4 : Bipartite network representing the interactions between insect orders (upper boxes) and plant taxa (lower boxes) in March/April, May, June, July, August and September/October. Insect families belonging to the same order and the same group are pooled together, except for Apoidae and non-Apoidae Hymenoptera that are separated to highlight their contrasted visitation pattern. Coleopterans are written in brown, Dipterans in green, Apoidae Hymenoptera in dark blue, non-Apoidae Hymenoptera in light blue, and Lepidoptera in red. The colors of the upper boxes represent the 6 insect groups induced by both phenology and monthly visitation patterns (group 2 in sky blue, group 3 in dark blue, group 1 in orange, group 4 in black, group 5 in brown, group 6 in red). In the lower boxes, plants whose flowers have open flowers are represented in light grey, and those whose flowers have a deep corolla are represented in dark grey



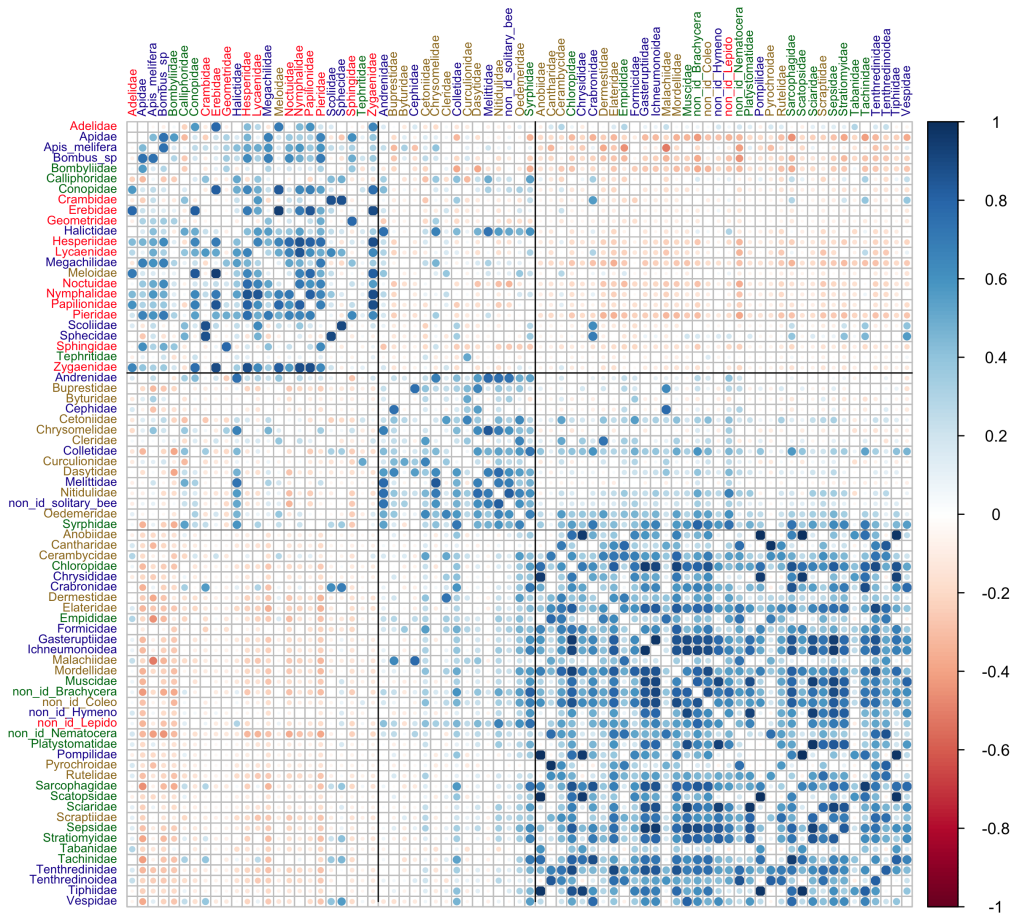


Figure 5 : Compartmentation matrix from the network aggregated over time. Insect families are in row and column. Coleopterans are written in brown, Dipterans in green, Hymenopterans in blue and Lepidopterans in red. Dots colour represent how correlated are the visitation patterns between all pairs of co-occurring insects : from deep blue if the visitation patterns of insect families are positively correlated (redundant) to deep red if the visitation patterns of insect families are negatively correlated (complementary). The matrix is ordered to highlight a modular pattern made of three modules : a first one dominated by Lepidopterans and Apoidae Hymenopterans, a second one dominated by Coleopterans and Apoidae Hymenopterans, and a third one containing most Dipterans and non-Apoidae Hymenopterans

SUPPLEMENTARY INFORMATION

Table 1 : The 28 plant taxa present in the macroecological pollination system. The shape of each plant (open vs. deep) has been recorded from the Baseflor database [Julve, 1998]

Flower taxa	Genus	Family	Shape
berce gs	Heracleum	Apiacees	open
carotte gs	Daucus	Apiacees	open
centaure violette	Centaurea	Asteracees	deep
chardon cirse gss	Cirsium, Carduus	Asteracees	deep
asteracee jaune	Picris, Sonchus, Hieracium	Asteracees	open
coquelicots	Papaver	Papaveracees	open
geranium sp	Genanium	Geraniacees	deep
Le Lierre grim pant	Hedera	Araliacees	open
marguerite gs	Leucanthemum	Asteracees	open
paquerette gs	Bellis	Asteracees	open
pissenlit gs	Taraxacum	Asteracees	open
renoncules	Ranunculus	Renonculacees	open
Salvia sp	Salvia	Lamiacees	deep
scabieuse gs	Scabiosa	Dipsacacees	deep
thym	Thymus	Lamiacees	deep
trefles	Trifolium	Fabacees	deep
lavande sans houpe	Lavandula	Lamiacees	deep
Aster sp	Aster	Asteracees	open
Mentha sp	Mentha	Lamiacees	deep
Origan sp	Origanum	Lamiacees	deep
rubus sp	Rubus	Rosacees	open
Rosier Eglantier	Rosa	Rosacees	open
Senecio sp	Senecio	Asteracees	open
Cerfeuils	Anthriscus	Apiacees	open
prunus	Prunus	Rosacees	open
viperine	Echium	Boraginacees	deep
viburnum gs	Viburnum	Caprifoliacees	open
veronica	Veronica	Plantaginacees	open

Table 2 : List of unlikely pollinators excluded from the analyses

Le Chorosome (*Chorosoma schillingii*)  
 Le Coptosoma (*Coptosoma scutellatum*)  
 Les Coreides (Coreidae)  
 Les Cydnides a motifs (Cydnidae)  
 Les Cydnides unis (Cydnidae)  
 Les Dicranocephales (Dicranocephalus)  
 Le Gendarme (*Pyrrhocoris apterus*)  
 Le juvenile d'*Himacerus* (*Himacerus mirmicoides*)  
 La Lygee familière (*Tropidothorax leucopterus*)  
 Les Lygees rouges a points blancs (*Lygaeus*)  
 Les Mirides (Miridae)  
 Le Myrmus (*Myrmus miriformis*)  
 Le Pentatome raye (*Graphosoma lineatum*)  
 Les Pentatomes (Pentatomidae)  
 La Punaisea damier (*Spilostethus saxatilis*)  
 La Punaise de la Jusquiame (*Corizus hyoscyami*)  
 La Punaise du Chou (*Eurydema oleracea*)  
 La Punaise guitare (*Phymata crassipes*)  
 Les Punaises *Eurydema* (*Eurydema*)  
 Les Punaises predatrices ternes  
 Les Reduves (*Rhynocoris*)  
 Les Scutellerides (Scutelleridae)  
 La Viole rouge (*Spilostethus pandurus*)  
 Les Coccinelles (Coccinellidae)  
 Les Epeires a dessin de feuille de Chêne (*Aculepeira*, *Neosco*)  
 Les Chenilles et fausses-Chenilles  
 Les Chrysopes (Chrysopidae)  
 Le Grillon d'Italie (*Oecanthus pellucens*)  
 Les Opilions (Phalangiidae)  
 Les Raphidies (Raphidiidae)  
 Les larves de Chrysopes (Chrysopidae)  
 Les larves de Coccinelles (Coccinellidae)  
 La Punaise *Ancyrosoma* (*Ancyrosoma leucogrammes*)  
 L Araignee crabe poleon (*Synema globosum*)  
 Les Araignees (autres)  
 Les Araignees loup (Lycosidae)  
 Les Blattes (Blattellidae)  
 La Coccinelle a 7 points (*Coccinella septempunctata*)  
 Les Criquets (Acrididae)  
 Les Epeires concombre (*Araniella*)  
 Les Epeires et autres Araneidae  
 Les Panorpes (Panorpidae)  
 Les Perce-oreilles (Dermaptera)  
 Les Pisaures (*Dolomedes*, *Pisaura*)  
 Les Pucerons (Aphididae)  
 L Araignee crabe *Ebrechtella* (*Ebrechtella tricuspidata*)

L Araignee crabe Runcinia (Runcinia grammica)  
 Les Araignees crabes Diaea (Diaea)  
 Les Araignees crabes minces (Tibellus, Paratibellus)  
 Les Araignees crabes Misume (Misume)  
 Les Araignees crabes Philodromus (Philodromus)  
 Les Araignees crabes sombres (Xysticus, Coriarachne, Ozyptila et autres)  
 Les Araignees crabes Thatus (Thatus)  
 Les Araignees crabes Thomisus (Thomisus)  
 Les Araignees crabes velues (Heriaeus)  
 Les Araignees lynx (Oxyopes)  
 Les Araignees sauteuses (Salticidae)  
 Les Ephemères (Ephemeroptera)  
 Les Homoptères autres (cicadelles, cercopes et autres)  
 Les larves de Punaises (Heteroptera)  
 Les Punaises difficiles a determiner  
 Les Sauterelles (Tettigonoidea)

Table 3 : List of likely pollinators and their family

Insect taxa	Family
Les Adeles a motifs <plusieurs Adelidae>	Adelidae
Les Adeles unies <plusieurs Adelidae>	Adelidae
L Andrene fauve femelle <Andrena fulva>	Andrenidae
L Andrene noire <Andrena morio>	Andrenidae
Les Abeilles Panurgus <Panurgus>	Andrenidae
Les Andrenes a abdomen rouge et noir autres <Andrena>	Andrenidae
Les Andrenes a pilosite noir et blanc <Andrena>	Andrenidae
Les Andrenes difficiles a determiner <Andrenidae>	Andrenidae
Les Andrenes rayees difficiles a determiner <Andrenidae et autres>	Andrenidae
Le Ptinomorphe imperial <Ptinomorphus imperialis>	Anobiidae
L Abeille Ceratina noire <Ceratina cucurbitina>	Apidae
L Abeille mellifere <Apis mellifera>	Apidae
Le Xylocope violet male <Xylocopa violacea>	Apidae
Les Abeilles Ceratina bleutees <Ceratina>	Apidae
Les Abeilles coucou noir et blanc <Thyreus et autres>	Apidae
Les Abeilles coucou noir et blanc a pattes rouges <Epeolus>	Apidae
Les Abeilles coucou noir, jaune et rouge <Nomada et autres>	Apidae
Les Anthophores autres et especes proches <Anthophora, Eucera>	Apidae
Les Anthophores males <Anthophora et autres>	Apidae
Les Anthophores rayes et especes proches <Amegilla et autres>	Apidae
Les Bourdons a pilosite fauve a grise <Bombus>	Apidae
Les Bourdons a thorax fauve et a abdomen noir et blanc <Bombus>	Apidae
Les Bourdons autres <Bombus>	Apidae
Les Bourdons jaune et noir <Bombus>	Apidae
Les Bourdons noirs a bandes jaunes et cul blanc <Bombus>	Apidae
Les Bourdons noirs a bandes jaunes et cul rouge <Bombus>	Apidae
Les Bourdons noirs a cul rouge <Bombus>	Apidae
Les Euceres males <Eucera et autres>	Apidae
Les Xylocopes <Xylocopa>	Apidae
L Anthracine morio <Hemipenthes morio>	Bombyliidae
Le Bombyle Atra <Bombylella atra>	Bombyliidae
Les Anthracines Villa <Villa>	Bombyliidae
Les Bombyles <Bombylius, Systoechus>	Bombyliidae
Les Bombyles bossus <Geron>	Bombyliidae
Les Lomaties <Lomatia>	Bombyliidae
L Anthaxie demi-cuivree et autres <Anthaxia>	Buprestidae
L Anthaxie hongroise male et autres <Anthaxia>	Buprestidae
L Anthaxie nitidula femelle <Anthaxia nitidula>	Buprestidae
Les Buprestes unis brillants <Anthaxia et autres>	Buprestidae
Les Buprestes unis ternes <Anthaxia et autres>	Buprestidae
Le Byturide aux gros yeux <Byturus ochraceus>	Byturidae
Le Byturide aux petits yeux <Byturus tomentosus>	Byturidae
La Stomorhina <Stomorhina lunata>	Calliphoridae
Les Cantharides <Cantharis>	Cantharidae
Les Telephores fauves a thorax noir <Rhagonycha>	Cantharidae
Les Cephides autres <Cephidae>	Cephidae
L Agapanthie des Chardons <Agapanthia cardui>	Cerambycidae
L Aromie musquee <Aromia moschata>	Cerambycidae
La Lepture a 6 taches <Anoplodera sexguttata>	Cerambycidae

La Lepture a suture noire <Stenurella melanura>	Cerambycidae
La Lepture couleur d or a antennes jaunes <Leptura aurulenta>	Cerambycidae
La Lepture rouge femelle <Stictoleptura rubra>	Cerambycidae
La Lepture tachetee <Rutpela maculata>	Cerambycidae
La Phytoecie bleu,tre <Opsilia coerulescens>	Cerambycidae
La Vadonie a 1 point <Vadonia unipunctata>	Cerambycidae
Le Clyte a 3 bandes <Chlorophorus trifasciatus>	Cerambycidae
Le Clyte figure <Chlorophorus>	Cerambycidae
Le Clyte varie <Chlorophorus varius>	Cerambycidae
Le Dinoptere <Dinoptera collaris>	Cerambycidae
Le Gaurotes vierge <Gaurotes virginea>	Cerambycidae
Le Grammoptere couleur de tabac <Alosterna tabacicolor>	Cerambycidae
Le Petit Capricorne <Cerambyx scopolii>	Cerambycidae
Les Agapanthies fauves <Agapanthia>	Cerambycidae
Les Clytes noir et jaune <Clytus et autres>	Cerambycidae
Les Leptures fauves <Paracorymbia fulva et autres>	Cerambycidae
Les Longicornes entierement noirs <Grammoptera et autres>	Cerambycidae
Les Longicornes porte-coeur <Stictoleptura cordigera et autres>	Cerambycidae
Les Longicornes rouges au thorax noir <Acmaeops et autres>	Cerambycidae
Les Molorches et autres <Glaphyra et autres>	Cerambycidae
Les Pachytes <Pachyta et autres>	Cerambycidae
Les Rhagies <Rhagium>	Cerambycidae
Les Stenopteres fauves <Stenopterus>	Cerambycidae
Les Stenopteres noirs <Stenopterus>	Cerambycidae
La Valgue hemiptere <Valgus hemipterus>	Cetoniidae
Le Drap mortuaire <Oxythyrea funesta>	Cetoniidae
Le Gnorimus vert <Gnorimus nobilis>	Cetoniidae
Les Cetoines metalliques a marques blanches <Cetonia, Protaetia>	Cetoniidae
Les Cetoines metalliques unies <Protaetia>	Cetoniidae
Les Cetoines sombres glabres <Protaetia>	Cetoniidae
Les Cetoines sombres soyeuses <Tropinota>	Cetoniidae
Les Trichies <Trichius>	Cetoniidae
Les Chloropides jaunes <Thaumatomyia>	Chloropidae
Les Chloropides jaunes a femurs enflés <Meromyza>	Chloropidae
Les Chrysidés <Chrysididae>	Chrysididae
La Chrysomèle americaine <Chrysolina americana>	Chrysomelidae
Le Criocère du Lis et autres <Exosoma, Lilioceris lili>	Chrysomelidae
Le Cryptocephale a bandes blanches <Cryptocephalus vittatus>	Chrysomelidae
Les Cassides <Cassida>	Chrysomelidae
Les Chrysomèles a motifs <Oreina et autres>	Chrysomelidae
Les Chrysomèles bicolores <Chrysomelidae>	Chrysomelidae
Les Chrysomèles Oulema bleues <Oulema>	Chrysomelidae
Les Chrysomèles unies <Cryptocephalus et autres>	Chrysomelidae
Les Clytres et autres <Clytra et autres>	Chrysomelidae
Les Craches-sang <Timarcha>	Chrysomelidae
Les Criocères bicolores <Oulema>	Chrysomelidae
Les Labidostomes <Labidostomis>	Chrysomelidae
Le Clairon commun <Trichodes leucopsidius>	Cleridae
Le Clairon des abeilles <Trichodes apiarius>	Cleridae
Le Clairon des ruches <Trichodes alvearius>	Cleridae

La Collete du Lierre <Colletes hederæ>	Colletidae
Les Abeilles Hylaeus a taches blanches <Hylaeus>	Colletidae
Les Colletes autres <Colletidae>	Colletidae
Les Conopides a abdomen retreci <Physocephala>	Conopidae
Les Conopides autres <Conopidae>	Conopidae
Les Guêpes Cerceris <Cerceris>	Crabronidae
Les Guêpes Crabronidae difficiles a determiner <Crabronidae>	Crabronidae
Les Guêpes fouisseuses <Bembix>	Crabronidae
La Pyrale du Houblon <Pleuroptya ruralis>	Crambidae
Les Pyrales pourpres aux dessins jaunes <Pyrausta>	Crambidae
Les Balanins <Curculio et autres>	Curculionidae
Les Charancons autres <Larinus et autres>	Curculionidae
Les Charancons longs <Lixus et autres>	Curculionidae
Les Charancons verts <Phyllobius, Polydrusus>	Curculionidae
Les Dasytides bleus et verts <plusieurs Dasytidae>	Dasytidae
Les Dasytides noirs <plusieurs Dasytidae>	Dasytidae
Les Dermestes <Dermestidae>	Dermestidae
Les Taupins autres	Elateridae
Les Taupins mouchetes <Elateridae>	Elateridae
Les Taupins rouges <Ampedus et autres>	Elateridae
Les Taupins unis <Ampedus et autres>	Elateridae
Les Empidides <Empis et autres>	Empididae
L Ecaille chineë <Euplagia quadripunctaria>	Erebidae
Les Lithosies et Manteaux <Eilema>	Erebidae
Les Fourmis a double petiole <Myrmicinae>	Formicidae
Les Fourmis a petiole simple <Formicinae>	Formicidae
Les Fourmis difficiles a determiner <Formicidae>	Formicidae
Les Gasteruptions <Gasteruptionidae>	Gasteruptionidae
Les Geometres <Geometridae>	Geometridae
Les Halictes femelles <Halictus, Lasioglossum et autres>	Halictidae
Les Halictes males <Halictidae>	Halictidae
Les Halictes noir et jaune <Nomioides, Celhalictus>	Halictidae
La Virgule <Hesperia comma>	Hesperiidae
Les Hesperies brunes a taches <Pyrgus et autres>	Hesperiidae
Les Hesperies brunes a taches montagne <Pyrgus et autres>	Hesperiidae
Les Hesperies brunes sans taches <Carcharodus et autres>	Hesperiidae
Les Hesperies fauves <Ochlodes, Thymelicus>	Hesperiidae
L Argus myope male <Lycaena tityrus>	Lycaenidae
L Azure des Nerpruns femelle <Celastrina argiolus>	Lycaenidae
L Azure du Thym femelle <Pseudophilotes baton>	Lycaenidae
L Azure du Thym male <Pseudophilotes baton>	Lycaenidae
L Azure du Trefle <Cupido argiades>	Lycaenidae
Le Brun des Pelargoniums <Cacyreus marshalli>	Lycaenidae
Le Cuivre commun <Lycaena phlaeas>	Lycaenidae
Le Cuivre de la Verge d or male <Lycaena virgaurea>	Lycaenidae
Le Cuivre ecarlate male <Lycaena hippothoe>	Lycaenidae
Le Thecla des Nerpruns <Satyrium spini>	Lycaenidae
Le Thecla du Bouleau <Thecla betulae>	Lycaenidae
Le Thecla du Chene <Quercusia quercus>	Lycaenidae
Les Azures a taches bleues brillantes <Plebeius>	Lycaenidae

Les Azures bleus a chevrons oranges <Lysandra, Plebejus, Polyommatus>	Lycaenidae
Les Azures bleus sans chevrons oranges <Polyommatus et autres>	Lycaenidae
Les Azures marrons a chevrons oranges <Polyommatus, Plebeius et autres>	Lycaenidae
Les Azures marrons sans chevrons oranges <Cupido et autres>	Lycaenidae
Les Azures migrants <Lampides, Leptotes>	Lycaenidae
Les Cuivres <Lycaena>	Lycaenidae
Les Sables <Polyommatus>	Lycaenidae
Les Theclas marrons autres <Satyrium>	Lycaenidae
Les Theclas verts Mediterranee <Callophrys>	Lycaenidae
Le Malachide a bandes rouges <Anthocomus fasciatus>	Malachiidae
Les Malachides a points rouges <Malachus et autres>	Malachiidae
Les Malachides a thorax rouge <Ebaeus>	Malachiidae
Les Malachides rouges <Malachus et autres>	Malachiidae
L Anthidie a points <Anthidium punctatum>	Megachilidae
Les Anthidies <Anthidium et autres>	Megachilidae
Les Megachiles <Megachile>	Megachilidae
Les Megachiles a pattes blanches males <Megachile>	Megachilidae
Les Megachiles coucou <Coelioxys et autres>	Megachilidae
Les Megachiles de petite taille <Stelis, Heriades>	Megachilidae
Les Osmies autres	Megachilidae
Les Osmies noir et roux femelles <Osmia cornuta et autres>	Megachilidae
Les Osmies noir et roux males <Osmia cornuta et autres>	Megachilidae
Les Abeilles a culottes <Dasygaster>	Melittidae
Les Mylabres a bandes <Hycleus, Mylabris>	Meloidae
Les Mylabres a points <Mylabris et autres>	Meloidae
Les Triangulins <Meloae>	Meloidae
Les Mordelles <Mordellidae>	Mordellidae
Les Graphomyies <Graphomyia>	Muscidae
Les Mouches Mesembrina <Mesembrina>	Muscidae
Les Mouches tachetees <Anthomyia et autres>	Muscidae
Les Nitidulides <Nitidulidae>	Nitidulidae
L Arlequinette jaune <Emmelia trabealis>	Noctuidae
La Doublure jaune <Euclidia glyphica>	Noctuidae
Le Gamma et autres <Autographa gamma et autres>	Noctuidae
Les Noctuelles <Noctuidae>	Noctuidae
Le Telephore fauve et autres <Rhagonycha fulva et autres>	non id Coleo
Les Apions <Curculionidae, Apionidae>	non id Coleo
Les Bruches <Bruchus et autres>	non id Coleo
Les Coleopteres difficiles a determiner	non id Coleo
Les Collemboles <Collembola>	non id Coleo
Les Longicornes entierement fauves <Cantharis, Obrium et autres>	non id Coleo
Les Longicornes noirs au thorax rouge <Cantharis et autres>	non id Coleo
Les petits clavicornes <Cucujidae, Cryptophagidae et autres>	non id Coleo
Les Bibions et autres <Biblio et autres>	non id Dip
Les Conopides jaune et noir <Conops et autres>	non id Dip
Les Mouches aux reflets metalliques <Neomyia, Calliphora et autres>	non id Dip
Les Mouches difficiles a determiner	non id Dip
Les Mouches pâles <Scathophaga et autres>	non id Dip

Les Moustiques, Tipules et autres Dipteres Nematoceres	non id Dip
Les Tephritides et autres <Tephritidae et autres>	non id Dip
Les Abeilles a abdomen rouge <Sphecodes et autres>	non id Hymeno
Les Abeilles a thorax roux <Andrena clarkella et autres>	non id Hymeno
Les Abeilles difficiles a determiner <Apidae et autres>	non id Hymeno
Les Ichneumons et autres <Ichneumonidae>	non id Hymeno
Les Tenthredes noires <Allantus et autres>	non id Hymeno
Les Terebrants Chalcidiens et autres	non id Hymeno
Les Lepidopteres difficiles a determiner <Lepidoptera>	non id Lepido
Les Microlepidopteres difficiles a determiner <Lepidoptera>	non id Lepido
L Amaryllis <Pyronia tithonus>	Nymphalidae
L Amaryllis et l Ocelle de la Canche <Pyronia>	Nymphalidae
L Echiquier d Iberie <Melanargia lachesis>	Nymphalidae
L Ocelle rubanne <Pyronia bathseba>	Nymphalidae
La Belle-Dame <Vanessa cardui>	Nymphalidae
La Carte géographique forme sombre <Araschnia levana>	Nymphalidae
La Melitee du Plantain <Melitaea cinxia>	Nymphalidae
La Melitee orangee <Melitaea didyma>	Nymphalidae
La Petite Tortue <Aglais urticae>	Nymphalidae
La Silene <Brintesia circe>	Nymphalidae
Le Cardinal <Argynnis pandora>	Nymphalidae
Le Cephalé <Coenonympha arcania>	Nymphalidae
Le Chevron blanc <Hipparchia fidia>	Nymphalidae
Le Damier de la Succise <Euphydryas aurinia>	Nymphalidae
Le Damier noir <Melitaea diamina>	Nymphalidae
Le Demi-Deuil <Melanargia galathea>	Nymphalidae
Le Grand Damier <Melitaea phoebe>	Nymphalidae
Le Grand Nacre <Argynnis aglaja>	Nymphalidae
Le Grand Nègre des bois <Minois dryas>	Nymphalidae
Le Moire variable <Erebia manto>	Nymphalidae
Le Myrtil <Maniola jurtina>	Nymphalidae
Le Myrtil et autres Méditerranée <Maniola jurtina et autres>	Nymphalidae
Le Paon du jour <Aglais io>	Nymphalidae
Le Petit Nacre <Issoria lathonia>	Nymphalidae
Le Robert-le-Diable <Polygonia>	Nymphalidae
Le Satyre et autres <Lasiommata>	Nymphalidae
Le Satyre et autres montagne <Lasiommata>	Nymphalidae
Le Tabac d Espagne <Argynnis paphia>	Nymphalidae
Le Tircis <Pararge aegeria>	Nymphalidae
Le Tristan <Aphantopus hyperantus>	Nymphalidae
Le Vulcain <Vanessa atalanta>	Nymphalidae
Les Agrestes <Hipparchia et autres>	Nymphalidae
Les Fadets a bande blanche <Coenonympha>	Nymphalidae
Les Fadets sans bande blanche <Coenonympha>	Nymphalidae
Les Melitees et Damiers autres <Melitaea et autres>	Nymphalidae
Les Moires a bande blanche <Erebia>	Nymphalidae
Les Moires a dessous marbre <Erebia>	Nymphalidae
Les Moires a dessous sombre <Erebia>	Nymphalidae
Les Nacres et autres <Argynnis et autres>	Nymphalidae
Les Sylvains <Limenitis>	Nymphalidae



Les Chrysanthes et autres <Chrysanthia, Ischnomera>	Oedemeridae
Les Oedemeres fauves <Anogcodes, Oedemera>	Oedemeridae
Les Oedemeres fauves Alpes et Pyrenees <Anogcodes, Oedemera>	Oedemeridae
Les Oedemeres fauves de mediterranee <Anogcodes, Oedemera>	Oedemeridae
Les Oedemeres noirs <Oedemera>	Oedemeridae
Les Oedemeres varies <Anogcodes, Ischnomera>	Oedemeridae
Les Oedemeres verts <Oedemera>	Oedemeridae
Le Flambe <Iphiclidides podalirius>	Papilionidae
Le Machaon <Papilio machaon>	Papilionidae
Les Apollons <Parnassius>	Papilionidae
L Aurore male <Anthocharis cardamines>	Pieridae
Le Citron de Provence male <Gonepteryx cleopatra>	Pieridae
Le Gaze <Aporia crataegi>	Pieridae
Le Souci et autres <Colias>	Pieridae
Les Citrons <Gonepteryx>	Pieridae
Les Pierides <Pieris>	Pieridae
Les Pierides a ailes rondes <Leptidea>	Pieridae
Les Pierides marbrees <Euchloe et autres>	Pieridae
Les Pierides nervurees <Pieris>	Pieridae
Les Mouches Platystoma <Platystoma>	Platystomatidae
Les Pompiles <Pompilidae>	Pompilidae
Le Cardinal a tete rouge <Pyrochroa serraticornis>	Pyrochroidae
L Hopleie argentee <Hoplia argentea>	Rutelidae
L Hopleie bleue <Hoplia coerulea>	Rutelidae
Les Hannetons <Anisoplia, Phyllopertha>	Rutelidae
Les Mouches a damier <Sarcophaga>	Sarcophagidae
Les Scatopsides <Scatopsidae>	Scatopsidae
Les Sciarides <Sciaridae>	Sciaridae
La Scolie Colpa femelle <Colpa sexmaculata>	Scoliidae
La Scolie Colpa male <Colpa sexmaculata>	Scoliidae
La Scolie des jardins femelle <Megascolia maculata>	Scoliidae
Les Scolies a taches jaunes autres <Scolia et autres>	Scoliidae
Les Scryptides <Scryptidae>	Scryptidae
Les Sepsides <Sepsidae>	Sepsidae
Le Sphegien noir a ailes fumees <Isodontia mexicana>	Sphecidae
Les Ammophiles <Ammophila, Hoplammophila>	Sphecidae
Les Sphegiens a abdomen orange et noir <Spheex et autres>	Sphecidae
Les Sphegiens noirs <Spheex et autres>	Sphecidae
Le Moro-sphinx <Macroglossum stellatarum>	Sphingidae
Le Sphinx gaze <Hemaris fuciformis>	Sphingidae
Le Sphinx-Bourdon <Hemaris tityus>	Sphingidae
Le Stratiome terne <Stratiomys longicornis>	Stratiomyidae
Les Chloromyies <Chloromyia>	Stratiomyidae
Les Stratiomes blanc et noir <Nemotelus>	Stratiomyidae
Les Stratiomes jaune et noir <Stratiomys>	Stratiomyidae
Les Stratiomes metalliques fins <Sargus et autres>	Stratiomyidae
Les Stratiomes verts <Odontomyia, Oplodontha>	Stratiomyidae
L Eristale des fleurs <Myathropa florea>	Syrphidae
L Eristale taeniops <Eristalinus taeniops>	Syrphidae
La Baccha allongee <Baccha elongata>	Syrphidae

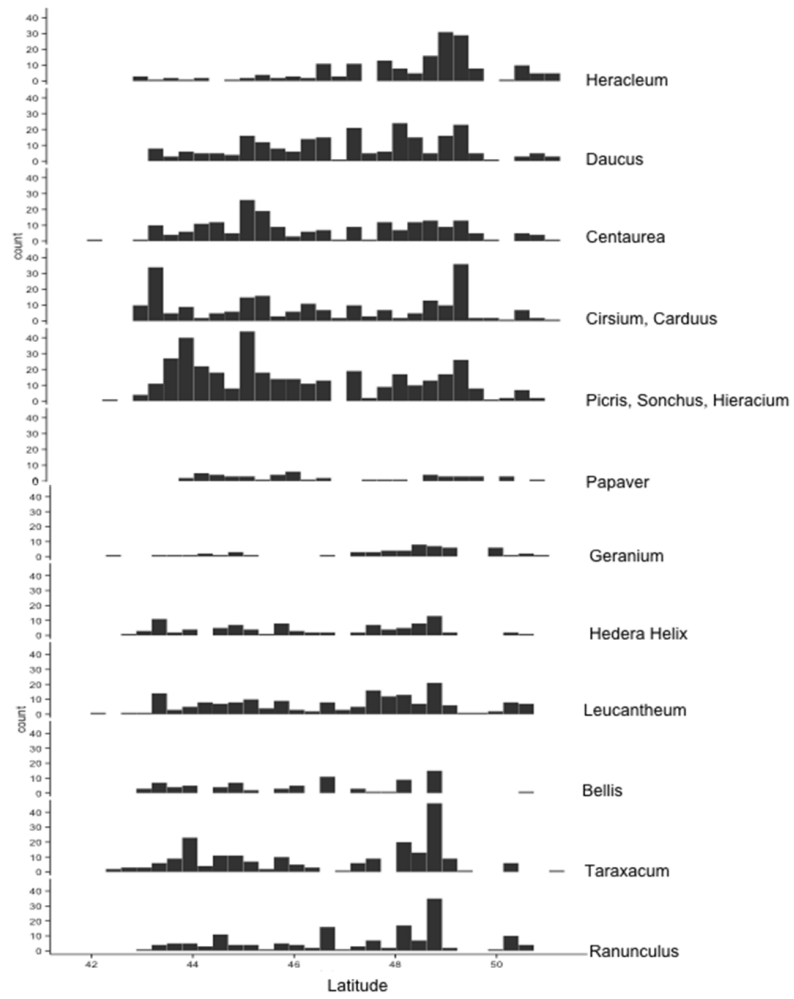
La Ferdinandea cuprea <Ferdinandea cuprea>	Syrphidae
La Milesie frelon <Milesia crabroniformis>	Syrphidae
La Volucelle enflee <Volucella inflata>	Syrphidae
La Volucelle transparente <Volucella pellucens>	Syrphidae
La Volucelle vide <Volucella inanis>	Syrphidae
La Volucelle zonee <Volucella zonaria>	Syrphidae
Le Chrysotoxe a double ceinture <Chrysotoxum bicinctum>	Syrphidae
Le Syrphe ceinture <Episyrphus balteatus>	Syrphidae
Le Syrphe Leucozona <Leucozona glauca>	Syrphidae
Le Syrphe porte-plume male <Sphaerophoria scripta>	Syrphidae
Les Chrysotoxes <Chrysotoxum>	Syrphidae
Les Eristales autres <Eristalis>	Syrphidae
Les Eristales aux yeux ponctues <Eristalinus>	Syrphidae
Les Helophiles <Helophilus, Parhelophilus>	Syrphidae
Les Rhingies <Rhingia>	Syrphidae
Les Syrrites <Syritta>	Syrphidae
Les Syrphes a abdomen fin <Meliscaeva et autres>	Syrphidae
Les Syrphes a l aspect de bourdon <Merodon et autres>	Syrphidae
Les Syrphes a taches en virgules <Eupeodes, Scaeva>	Syrphidae
Les Syrphes Anasimyia <Anasimyia>	Syrphidae
Les Syrphes aux antennes a bout blanc <Callicera>	Syrphidae
Les Syrphes aux femurs enfles	Syrphidae
Les Syrphes difficiles a determiner	Syrphidae
Les Syrphes Sphaerophoria femelle <Sphaerophoria>	Syrphidae
Les Syrphes Sphaerophoria male <Sphaerophoria>	Syrphidae
Les Syrphes Syrphus et autres <Syrphus, Dasysyrphus et autres>	Syrphidae
Les Taons aux ailes tachetees <Chrysops>	Tabanidae
Les Taons clairs <Atylotus, Silvius>	Tabanidae
Les Taons sombres <plusieurs Tabanidae>	Tabanidae
La Tachinaire corpulente <Tachina grossa>	Tachinidae
Le Trichopode <Trichopoda pennipes>	Tachinidae
Les Tachinaires a abdomen cylindrique <Cylindromyia>	Tachinidae
Les Tachinaires difficiles a determiner	Tachinidae
Les Tachinaires fauves a abdomen aplati <Ectophasia, Phasia>	Tachinidae
Les Tachinaires fauves a abdomen rond <Gymnosoma>	Tachinidae
Les Tachinaires fauves velues <Tachina et autres>	Tachinidae
L Athalie des roses <Athalia rosae>	Tenthredinidae
Les Tenthredes autres	Tenthredinidae
Les Tenthredes noir et blanc <Allantus, Macrophyta et autres>	Tenthredinidae
Les Tenthredes noir et fauve/orange <Allantus, Dolerus et autres>	Tenthredinidae
Les Tenthredes noir et jaune <Tenthredo et autres>	Tenthredinidae
Les Tenthredes vert et noir <Tenthredo, Rhogogaster>	Tenthredinidae
Les Tephritides sans taches <Tephritidae et autres>	Tephritidae
La Tiphide aux pattes rouges <Tiphia femorata>	Tiphiidae
L Eumene unguicule <Delta unguiculatum>	Vespidae
La Guepe rousse <Vespula rufa>	Vespidae
Le Frelon asiatique <Vespa velutina>	Vespidae
Le Frelon europeen <Vespa crabro>	Vespidae
Les Guepes maconnes a abdomen court <Odynerus et autres>	Vespidae
Les Guepes maconnes a abdomen long <Delta, Discoelius, Eumenes>	Vespidae

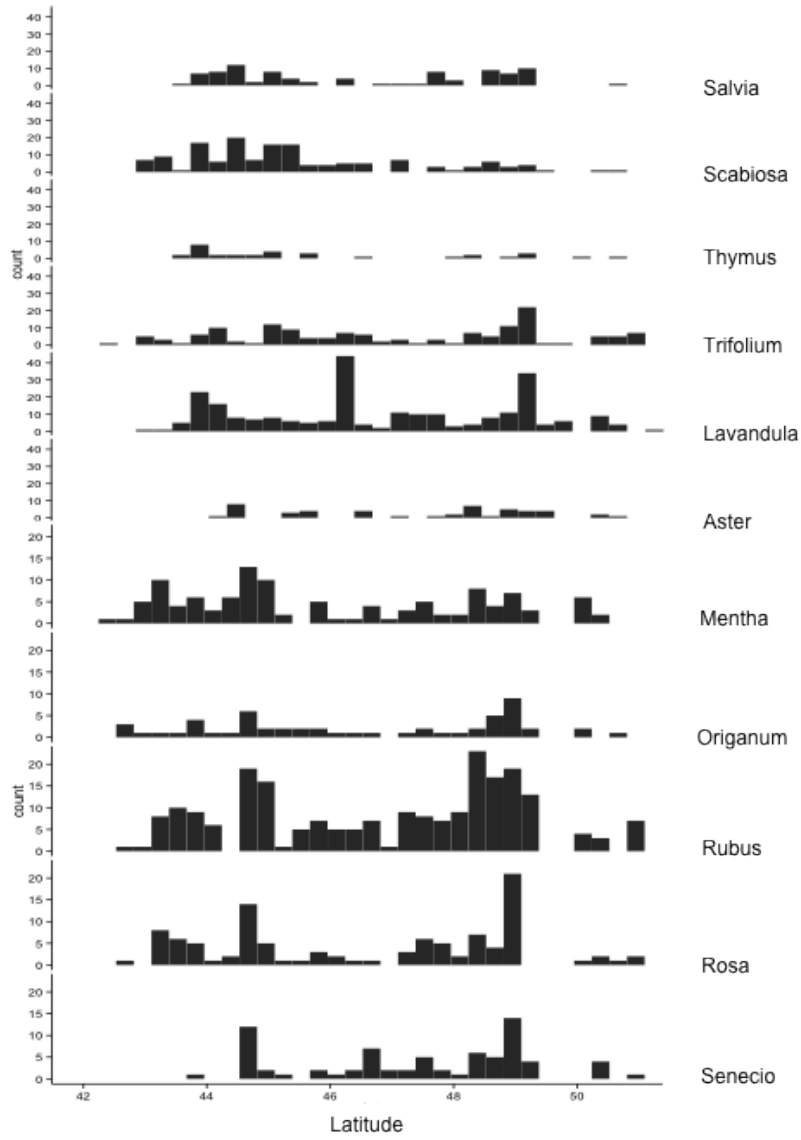
Table 4 : Partition of the 75 pollinator families into the 2 phenology groups, the 3 visitation pattern groups, and the 6 combined phenology-visitation pattern groups

Pollinator family	phenology group	visitation pattern group	combined group
Adelidae	1	1	1
Andrenidae	1	1	1
Apidae	1	1	1
Bombyliidae	1	1	1
Byturidae	1	1	1
Chrysomelidae	1	1	1
Conopidae	1	1	1
Megachilidae	1	1	1
Cantharidae	1	2	2
Cerambycidae	1	2	2
Chrysididae	1	2	2
Dermestidae	1	2	2
Elateridae	1	2	2
Formicidae	1	2	2
Gasteruptiidae	1	2	2
Malachiidae	1	2	2
Mordellidae	1	2	2
non_id_Coleo	1	2	2
non_id_Nematocera	1	2	2
non_id_solitary_bee	1	2	2
Oedemeridae	1	2	2
Platystomatidae	1	2	2
Pyrochroidae	1	2	2
Rutelidae	1	2	2
Scraptiidae	1	2	2
Stratiomyidae	1	2	2
Tenthredinidae	1	2	2
Tenthredinoidea	1	2	2
Buprestidae	1	3	3
Cephalidae	1	3	3
Cetoniidae	1	3	3
Cleridae	1	3	3
Curculionidae	1	3	3
Dasytidae	1	3	3
Empididae	1	3	3
Nitidulidae	1	3	3
Tephritidae	2	3	4
Anobiidae	2	2	5
Chloropidae	2	2	5
Colletidae	2	2	5
Crabronidae	2	2	5
Ichneumonoidea	2	2	5
Muscidae	2	2	5
non_id_Brachycera	2	2	5
non_id_Hymeno	2	2	5

non_id_Lepido	2	2	5
Pompilidae	2	2	5
Sarcophagidae	2	2	5
Scatopsidae	2	2	5
Sciaridae	2	2	5
Sepsidae	2	2	5
Syrphidae	2	2	5
Tabanidae	2	2	5
Tachinidae	2	2	5
Tiphiidae	2	2	5
Vespidae	2	2	5
Apis_melifera	2	1	6
Bombus_sp	2	1	6
Calliphoridae	2	1	6
Crambidae	2	1	6
Erebidae	2	1	6
Geometridae	2	1	6
Halictidae	2	1	6
Hesperiidae	2	1	6
Lycaenidae	2	1	6
Melittidae	2	1	6
Meloidae	2	1	6
Noctuidae	2	1	6
Nymphalidae	2	1	6
Papilionidae	2	1	6
Pieridae	2	1	6
Scoliidae	2	1	6
Sphecidae	2	1	6
Sphingidae	2	1	6
Zygaenidae	2	1	6

Figure 1 : Latitudinal repartition of the Spipoll collections made on the 28 plant taxa





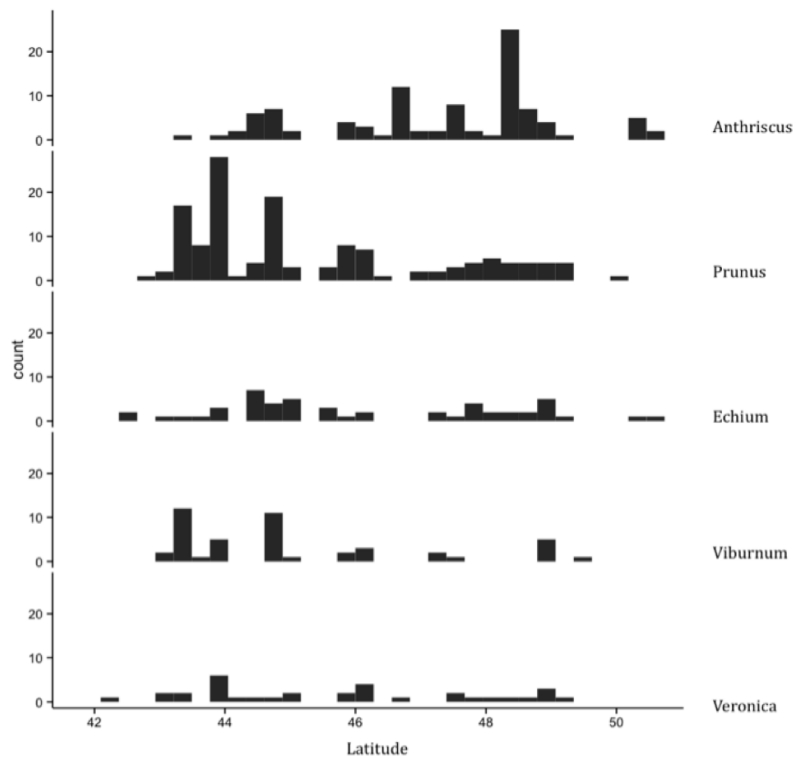


Figure 2 : Comparaison of the modularity value obtained from **a)** the temporal network in which complementarity is induced by phenology (red line) to the distribution of the modularity values obtained from the 50 randomized networks in which the phenology of insects is broken down; **b)** the temporal network in which complementarity is induced by insect visitation pattern (red line) to the distribution of the 50 randomized networks in which the visitation pattern of co-occurring insects is broken down; **c)** the temporally-aggregated network in which the complementarity is induced by insect visitation pattern (red line) to the distribution of the modularity values obtained from the 50 randomized networks in which the visitation pattern of insects is broken down

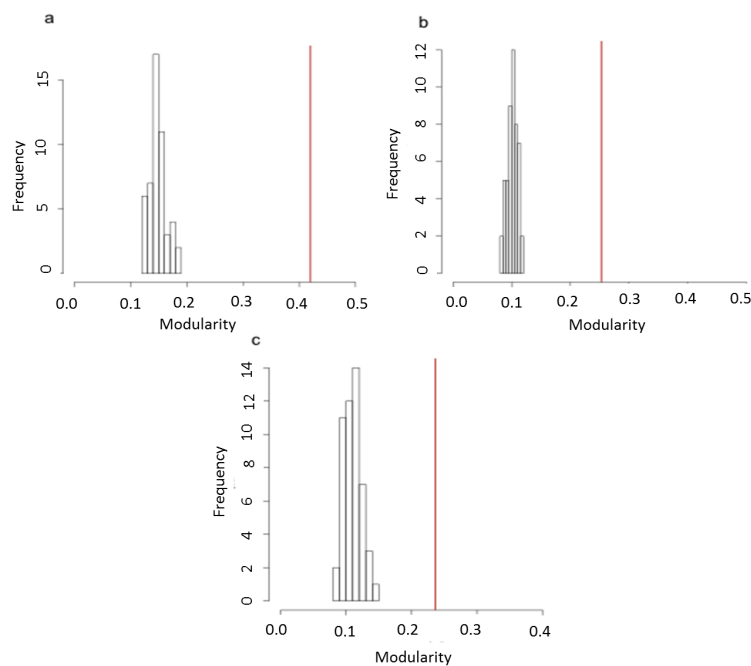




Figure 3a : Bipartite networks representing the interactions between insect families (right boxes) and plant taxa (left boxes) in March/April. Coleopterans are written in brown, Dipterans in green, Apoidae Hymenopterans in dark blue, non-Apoidae Hymenopterans in light blue, and Lepidopterans in red. The colors of the right boxes represent the 6 insect groups induced by both phenology and monthly visitation patterns (group 2 in sky blue, group 3 in dark blue, group 1 in orange, group 4 in black, group 5 in brown, group 6 in red). In the left boxes, plants whose flowers have open flowers are represented in light grey, and those whose flowers have a deep corolla are represented in dark grey

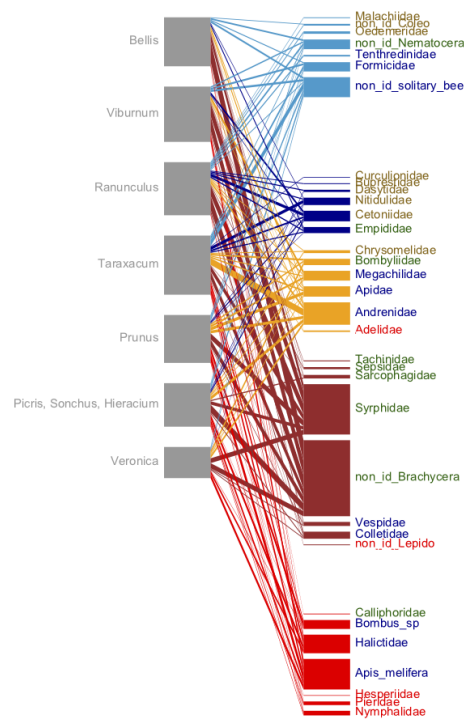


Figure 3b : May

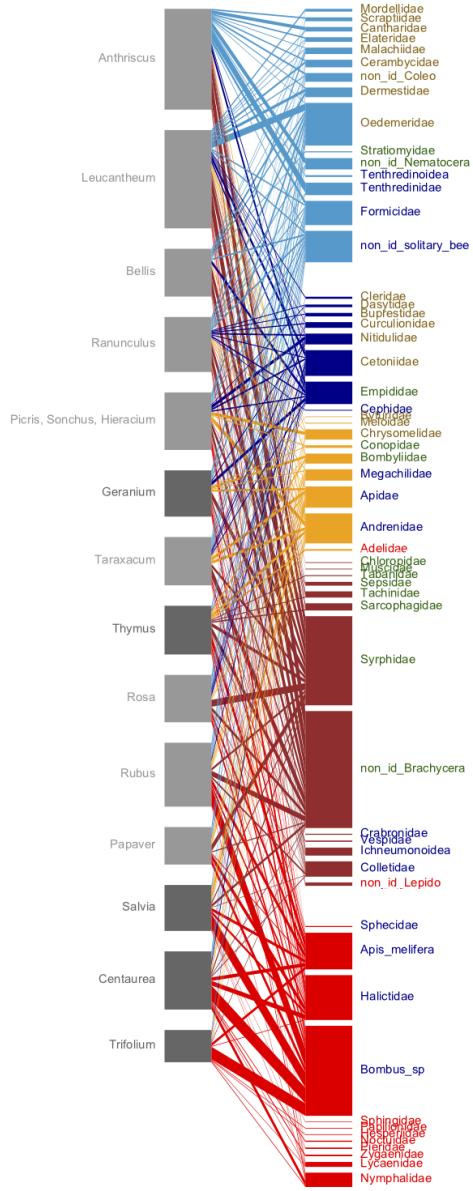


Figure 3c : June

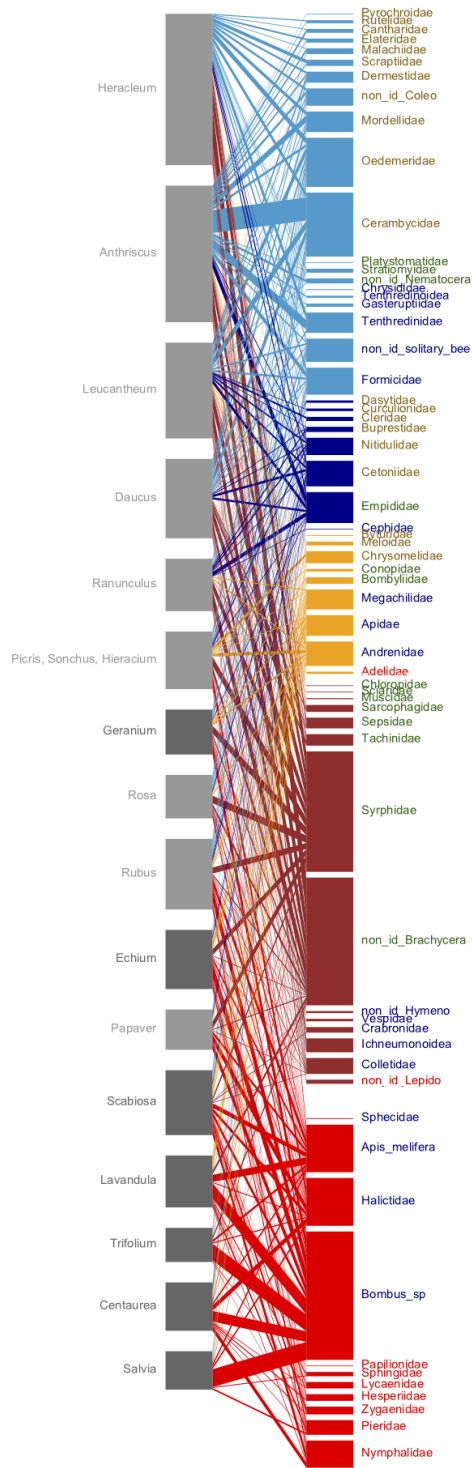


Figure 3d : July

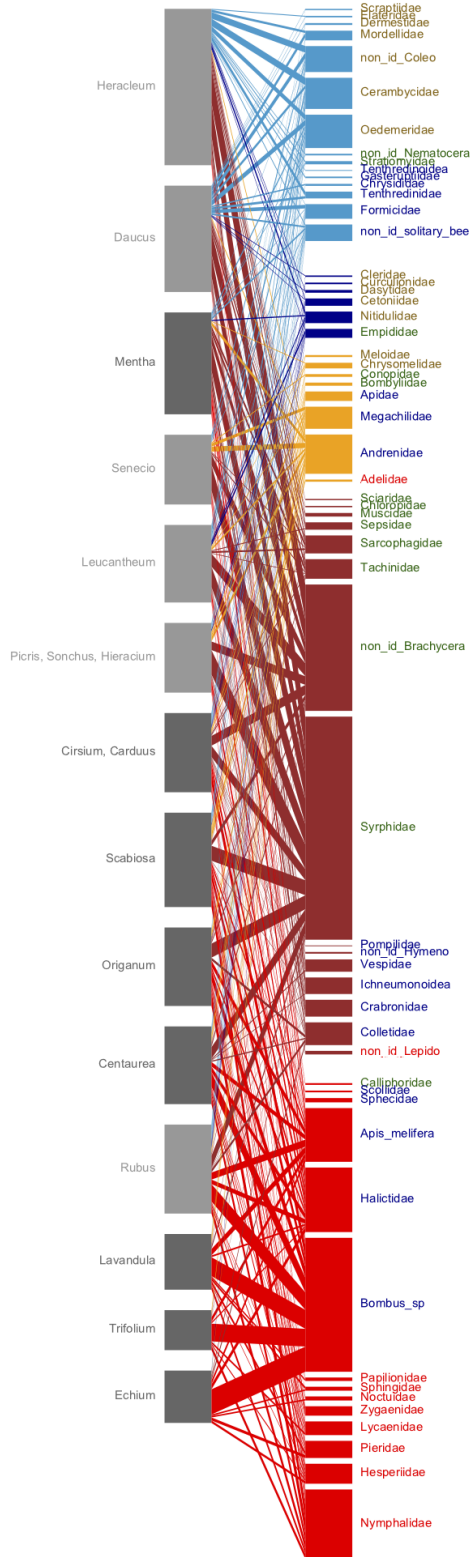


Figure 3e : August

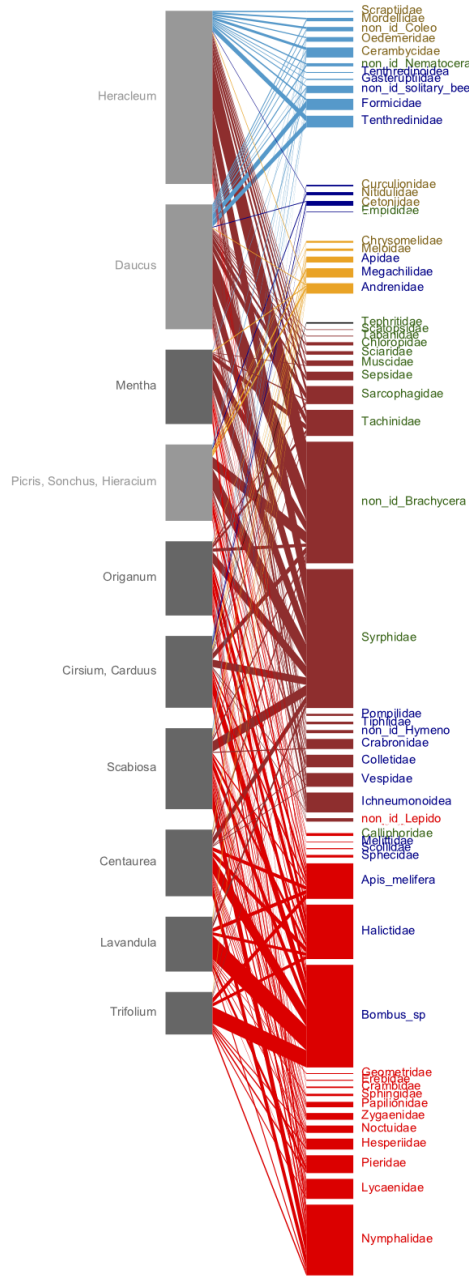
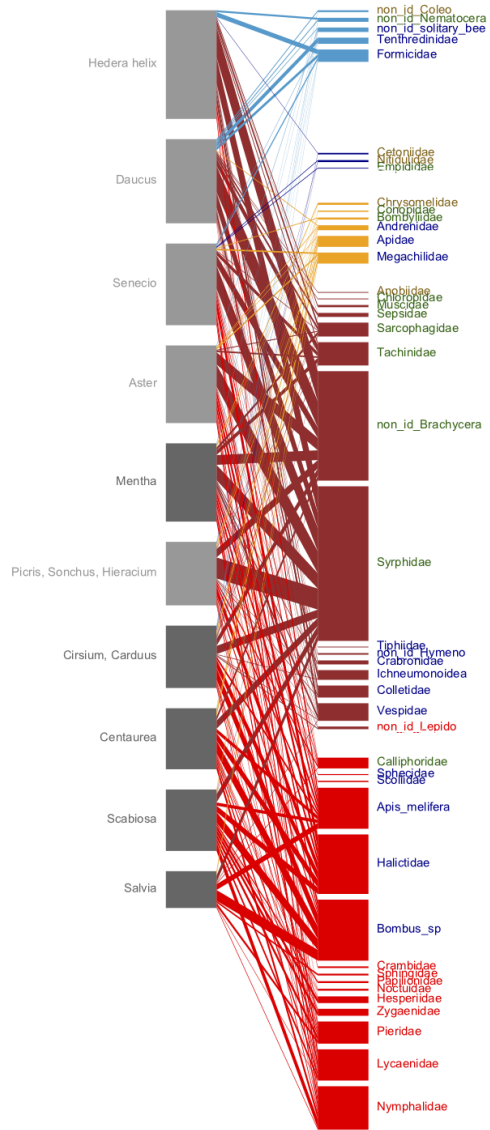


Figure 3f : September/October





CONCLUSION ET PERSPECTIVES





Les trois chapitres de cette thèse, en portant sur des facettes différentes de l'étude des systèmes de pollinisation, apportent chacun des  
2430 éléments qui peuvent être utiles pour répondre aux questions soulevées par les autres chapitres. Après un bref récapitulatif des résultats apportés par chacun des chapitres, je m'attacherai à identifier les nouvelles questions que ceux-ci soulèvent en creux, qui peuvent se penser comme quatre thématiques d'études à venir.

2435 Le premier chapitre a permis de mettre en évidence un effet positif de l'urbanisation sur la production de miel des colonies et sur leur survie hivernale, et ce malgré une grande variabilité dans l'ensemble des données. Les résultats obtenus indiquent que la plus forte productivité des colonies en milieu urbain n'est pas directement liée à  
2440 la quantité d'espaces verts urbains ou au butinage sur les arbres urbains. Il semble donc que les productions de miel plus importantes en ville qu'à la campagne ne soient pas dues à des ressources plus importantes, mais à un butinage accru. Il sera intéressant d'étudier les différents facteurs liés à l'urbanisation, comme par exemple une  
2445 moindre présence des pesticides, qui peuvent favoriser la santé et la dynamique des colonies, leur permettant de butiner plus, et de mieux survivre pendant l'hiver.

Les résultats de l'étude de terrain présentée dans le deuxième chapitre indiquent que l'intensification du paysage agricole entraîne une  
2450 moindre nidification des abeilles solitaires, ainsi qu'une diminution de la croissance des colonies de bourdons terrestres, et ce via une diminution de la ressource florale fournie par les prairies et les haies et fossés. Il semble donc que l'intensification agricole n'affecte pas uniquement les pollinisateurs ayant des faibles capacités de vol, telles  
2455 que la plupart des abeilles solitaires [Gathmann and Tscharrntke, 2002], mais qu'elle affecte également des insectes ayant des capacités de vol beaucoup plus importantes, ce qui est le cas de *B.terrestris* [Steffan-Dewenter et al., 2002]. L'abeille domestique (*A.melifera*), semble, elle, ne pas être affectée dans sa production de miel d'été par cette  
2460 diminution de la ressource fournie par les prairies et les éléments linéaires, et elle bénéficie même des grandes cultures de colza (*Brassica napus*) pour produire du miel au printemps. J'ai également montré dans ce second chapitre que l'abondance et la richesse de la flore entomogame étaient affectées par la proximité de champs à l'échelle  
2465 locale, mais pas par le niveau d'intensification agricole à l'échelle du paysage. Ce résultat surprenant soulève plusieurs questions qui seront développées dans cette discussion. L'ensemble de ces résultats indique que les paysages agricoles de type "mosaïque" dans lesquels les champs de petite taille et les milieux seminaturels cohabitent de  
2470 manière étroite, sont bénéfiques pour les abeilles sauvages comme pour la flore entomogame.

Enfin, le troisième chapitre a montré que la prise en compte de la temporalité des interactions dans les réseaux de pollinisation était importante pour évaluer la complémentarité fonctionnelle entre insectes pollinisateurs. Ne pas prendre en compte cette dimension temporelle conduit à sous-estimer la complémentarité fonctionnelle, mais  
2475 également à identifier des groupes fonctionnels assez différents de

ceux identifiés à partir d'un réseau temporel, aussi bien en terme de nombre de groupes qu'en terme d'identité des insectes au sein de ces groupes. Enfin, cette étude d'un réseau macroécologique avec une faible résolution taxonomique a mis en lumière que de la complémentarité existe entre les ordres de pollinisateurs, puisque Coléoptères, Diptères et Lépidoptères semblent assurer des parties distinctes de la fonction de pollinisation. Les Hyménoptères sont eux ubiquitaires, avec toutefois une différence relativement nette entre Apoidae et non-Apoidae, en terme de familles de fleurs visitées, et en terme de phénologie.

### 3.5 LES INSECTES POLLINISATEURS COMME INDICATEURS DE LA RESSOURCE FLORALE ET DE LA FONCTION DE POLLINISATION ?

Les résultats des deux premiers chapitres indiquent que la productivité en miel des ruchers d'abeilles domestiques n'est pas un bon indicateur de la ressource florale. En effet, nous avons vu dans le premier chapitre que la production de miel est manifestement fortement influencée par un ou des facteurs autres que les ressources florales. D'après nos résultats, ce seraient davantage les capacités de butinage des colonies, et non la ressource florale disponible, qui influencerait la productivité. Les résultats du second chapitre nous ont appris que la production de miel des ruchers n'est pas liée à la surface des prairies, ni à la longueur en haies et fossés environnant les ruchers. Cela indique que la production de miel n'est pas un bon indicateur de la ressource florale contenue dans ces éléments seminaux.

En revanche, la nidification des abeilles solitaires répond de manière directe à la quantité de prairies situées dans un paysage restreint autour des nichoirs lorsque ceux-ci sont placés dans des conditions optimales. Les nichoirs à abeilles solitaires peuvent donc être de bons indicateurs d'une partie de la ressource florale sauvage, ce qui confirme les travaux de [Tscharntke et al. \[1998\]](#). Toutefois, la faible proportion de nichoirs ayant été colonisés souligne le fait que les nichoirs sont très sensibles aux micro-conditions locales qui restent pour certaines à identifier.

Enfin, la croissance des colonies de *B.terrestris* est, elle, un bon indicateur de la ressource florale contenue dans les haies et fossés, quoiqu'elle soit sensible aux conditions météorologiques. En effet, il semble que dans des conditions météorologiques défavorables au butinage, les colonies ayant accès à beaucoup de ressources florales ne peuvent pas en profiter, et l'on n'observe pas dans ces conditions d'effet positif de la longueur de haies sur la croissance des colonies.

Le troisième chapitre a permis de montrer que la phénologie des espèces est une force importante derrière la complémentarité fonctionnelle des pollinisateurs. Il a également permis d'illustrer cette complémentarité de manière concrète en identifiant des groupes fonctionnels d'insectes, qui assurent chacun une partie différente de la fonction de pollinisation. La prise en compte de la dimension anthro-

2525 pique est maintenant envisageable dans un futur proche. Elle permettra d'évaluer comment la complémentarité fonctionnelle entre insectes est affectée par l'urbanisation ou l'intensification agricole, et ainsi de déterminer si certaines parties de la fonction de pollinisation sont fragilisées ou menacées par l'anthropisation.

### 2530 3.6 RELATIONS ENTRE ABEILLE DOMESTIQUE ET POLLINISATEURS SAUVAGES

L'absence d'effet du paysage à large échelle sur l'abondance et la richesse de la flore entomogame des bordures, un résultat obtenu dans le second chapitre, est assez surprenante car elle va à l'encontre de  
2535 certains résultats obtenus dans de précédentes études [Le Coeur et al., 1997]. Plusieurs hypothèses peuvent être formulées pour expliquer cette apparente absence d'effet du paysage sur la flore entomogame des bords de routes et chemins.

#### 2540 3.6.1 *Evaluation du rôle relatif de l'abeille domestique dans la fonction de pollinisation en paysage agricole intensif*

Tout d'abord, il est important de garder à l'esprit que des colonies d'abeilles domestiques étaient présentes sur la totalité de nos sites expérimentaux. Ceci implique que même les sites considérés comme très intensifs d'un point de vue paysager bénéficiaient de l'action  
2545 pollinisatrice d'au moins plusieurs milliers d'abeilles domestiques. D'après les résultats du second chapitre, on peut penser que les sites pauvres en milieux ou éléments linéaires semi-naturels, donc dans lesquels le succès reproducteur des abeilles solitaires et la croissance des colonies de bourdons terrestres sont plus faibles, ont des populations moins importantes de ces pollinisateurs. Mais il est possible  
2550 que cet effet néfaste de l'intensification du paysage agricole sur les abeilles solitaires et les bourdons terrestres, qui pourrait avoir des conséquences sur la fonction de pollinisation [Kremen et al., 2002], soit compensé par la présence des colonies d'abeilles domestiques. On peut émettre l'hypothèse que les abeilles domestiques assurent  
2555 une part plus importante de la fonction de pollinisation dans les paysages agricoles intensifs, du moins dans le rayon restreint autour des ruches que nous avons échantillonné. Cette hypothèse pourrait être testée en adaptant le protocole expérimental présenté dans le second  
2560 chapitre. Il s'agirait d'effectuer de nouveaux relevés botaniques, cette fois uniquement dans des bordures de prairies pour éviter l'effet néfaste de la proximité de champs sur la flore entomogame, dans des paires de sites ayant un paysage agricole comparable, mais l'un abritant des ruches d'abeilles domestiques et l'autre en étant dépourvu  
2565 dans un rayon de quelques kilomètres. Le gradient d'intensification agricole pourrait être constitué d'une quinzaine de paires de sites (trente sites au total) constitués au minimum de 25% de champs. Si notre hypothèse se vérifie, on devrait observer un effet négatif de l'intensification du paysage agricole sur l'abondance et/ou la richesse

2570 de la flore entomogame sur les sites qui n'accueillent pas de ruches  
d'abeille domestique, un effet que l'on ne devrait en principe pas  
observer sur les sites abritant des ruches.

### 3.6.2 Effet de l'introduction de ruches d'abeille domestique sur les commu- nautés de pollinisateurs sauvages

2575 La deuxième piste de recherche que je propose découle de la deuxième  
hypothèse qui pourrait expliquer la constance de la flore entomo-  
game le long du gradient d'intensification agricole. L'installation des  
ruches d'abeilles domestiques (*Apis mellifera*) sur chacun des sites ex-  
périmentaux a pu entraîner une diminution de la faune pollinisatrice  
2580 sauvage. En effet, chaque colonie d'abeille étant constituée de plu-  
sieurs milliers d'individus, la création d'un rucher dans un environ-  
nement donné entraîne l'importation d'un nombre très conséquent  
d'abeilles, qui peuvent entrer en compétition avec les pollinisateurs  
sauvages pour la ressource florale [Klemens and Volkmar, 2006; Sha-  
vit et al., 2009]. Cette compétition est par ailleurs susceptible d'être  
2585 d'autant plus forte que le paysage est pauvre en ressources florales.  
Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que dans un rayon restreint  
autour des ruchers, les pollinisateurs sauvages soient moins abon-  
dants qu'ailleurs, et donc que la pollinisation y soit assurée principa-  
2590 lement par les abeilles domestiques.

Cette hypothèse rejoint la question centrale de la compétition entre  
abeilles domestiques et pollinisateurs sauvages. Ce phénomène reste  
relativement peu étudié, notamment car il est assez difficile à mettre  
en évidence [Steffan-Dewenter and Tscharrntke, 2000; Klemens and  
2595 Volkmar, 2006; Shavit et al., 2009] mais est cependant particulière-  
ment intéressant à étudier dans un contexte de remise en question par  
la communauté scientifique de l'importance de l'abeille domestique  
dans la fonction de pollinisation [Breeze et al., 2011; Garibaldi et al.,  
2011]. L'une des approches pour mettre en évidence ce phénomène  
2600 pourrait consister à échantillonner les communautés de pollinisateurs  
et à en évaluer par exemple l'abondance, la richesse et la composition  
spécifique, avant l'implantation d'un rucher. Puis à réitérer le même  
échantillonnage deux ans après l'implantation du rucher. Cette mé-  
thode a déjà été employée pour évaluer la compétition entre abeille  
2605 domestique et pollinisateurs sauvages en milieu urbain (I. Dajoz, *un-  
published data*). Il peut être intéressant de suivre le même protocole  
dans des milieux moins perturbés, tels que des milieux ruraux peu  
intensifs en terme agricole.

Une autre approche pourrait consister à utiliser la méthodologie  
2610 présentée dans le premier chapitre, qui permet l'analyse d'un réseau  
de pollinisation macroécologique temporel, pour étudier cette ques-  
tion à partir des données Spipoll. Les colonies d'abeilles férales étant  
très rares en France, nous pouvons considérer que sur une espèce de  
plante appréciée par *Apis mellifera*, l'observation d'individus en train  
2615 de butiner indique la présence d'au moins une ruche dans un pay-  
sage de quelques kilomètres de rayon. L'absence de butineuses d'*Apis*

*melifera* indique donc potentiellement une absence de ruches dans le paysage. Une fois identifiés les taxons de plantes visités par l'abeille domestique, le jeu de données Spipoll pourrait être séparé en deux réseaux macroécologiques : l'un formé par les interactions contenues dans les collections avec abeille domestique, et l'autre par les interactions contenues dans les collections sans abeille domestique. Il serait ensuite possible d'observer d'éventuelles différences en terme de structure entre les réseaux avec et sans abeille domestique.

## 2625 L'ÉCHELLE MACROÉCOLOGIQUE POUR ÉTUDIER L'EFFET DES CHANGEMENTS D'USAGE DES SOLS SUR LES SYSTÈMES DE POLLINISATION ?

Nous l'avons vu dans le second chapitre, les changements d'usage des sols ne sont pas sans conséquence sur la flore et sur la faune pollinisatrice. Les études visant à identifier leurs effets sur des espèces ou des communautés de plantes ou de pollinisateurs, comme je l'ai fait dans les premier et second chapitres de cette thèse, sont assez répandues et j'en ai cité un certain nombre en introduction. En revanche, les études portant sur les effets de ces perturbations sur les réseaux de pollinisation, c'est-à-dire sur la nature et la structure des liens qui unissent plantes et pollinisateurs, sont moins nombreuses [Geslin et al., 2013]. Le concept de système de pollinisation macroécologique que j'ai introduit dans le premier chapitre, projette ces systèmes sur une grande échelle spatiale, qui peut être appropriée à l'étude de l'effet des changements d'usage des sols. En effet, l'utilisation de tels systèmes macroécologiques peut permettre de mettre à profit des données de sciences participatives telles que celles utilisées dans le premier chapitre afin d'étudier comment certains aspects structurels et fonctionnels de ces systèmes varient le long de gradients d'anthropisation. Pour cela, on pourra construire le réseau macroécologique souhaité à partir d'une sous-sélection des collections Spipoll, effectuées dans un type de paysage donné (e.g. urbain, agricole extensif, agricole intensif, naturel).

Une étude de Deguines et al. [2012] a mis en évidence que trois des quatre ordres principaux de pollinisateurs, à savoir les Coléoptères, les Diptères et les Lépidoptères, ont une affinité négative pour l'urbanisation. En revanche, il semble d'après cette étude que les Hyménoptères soient globalement beaucoup plus tolérants face à l'urbanisation. Des résultats concordants ont été obtenus par Geslin et al. [2013]. Ces résultats soulèvent bien des questions quant aux répercussions des changements dans les communautés d'insectes sur les réseaux de pollinisation. On peut par exemple se demander si les Hyménoptères, globalement plutôt tolérants face à l'urbanisation, remplacent en terme de fonction les autres ordres de pollinisateurs qui y sont beaucoup plus sensibles ? Cette hypothèse pourrait être supportée par le fait que, d'après les résultats du troisième chapitre, les Hyménoptères semblent assez ubiquitaires, puisqu'ils sont présents dans l'ensemble des modules, ont des phénologies précoces pour cer-

2665 tains, tardives pour d'autres, et des affinités variées en terme de mor-  
phologie florale. Si c'était le cas, la méthode présentée dans le troi-  
sième chapitre permettrait d'observer, dans un réseau de pollinisation  
macroécologique en milieu urbain, une augmentation de la part des  
Hyménoptères dans les groupes fonctionnels, qui seraient peut-être  
2670 amenés à remplacer certains insectes très affectés par l'urbanisation  
comme les Lépidoptères ou les Coléoptères [Geslin et al., 2013].

Une approche similaire pourrait permettre de comparer le nombre  
et la nature des compartiments obtenus à partir de systèmes de polli-  
nisation issus de milieux agricoles extensifs et intensifs, et ainsi d'éva-  
luer leur niveau de complémentarité fonctionnelle entre insectes. Les  
2675 résultats obtenus dans le second chapitre suggèrent que les insectes  
qui dépendent des milieux semi-naturels pour trouver leur nourri-  
ture et qui sont contraints dans un paysage donné, devraient être  
beaucoup moins présents dans les paysages agricoles intensifs. C'est  
également le cas de nombreux papillons peu mobiles [Bergman et al.,  
2680 2004], et de certaines espèces spécialistes dont la ressource florale  
est absente de ces paysages [Bommarco et al., 2012]. Il serait donc  
particulièrement intéressant d'étudier si le nombre et la nature des  
compartiments obtenus à partir de réseaux en paysages intensifs et  
extensifs sont similaires, avec un simple remplacement des familles  
2685 d'insectes pénalisées par l'intensification agricole par d'autres plus  
tolérantes, ou bien si la succession temporelle des groupes fonction-  
nels est profondément modifiée, avec par exemple certains groupes  
manquant.

### 3.7 MODÉLISATION INTÉGRÉE DE LA DYNAMIQUE DES COLONIES 2690 D'ABEILLE DOMESTIQUE ET DE LEUR PRODUCTIVITÉ

#### 3.7.1 *La science collaborative pour mieux comprendre les déterminants de la production de miel et de la mortalité hivernale*

L'étude présentée dans le troisième chapitre a permis de montrer  
que la densification du milieu urbain s'accompagne d'une augmen-  
2695 tation de la productivité des colonies, et d'une baisse de leur morta-  
lité hivernale. Si ces résultats apportent une confirmation aux obser-  
vations faites par certains apiculteurs, ils tendent à infirmer l'hypo-  
thèse selon laquelle l'augmentation de la production serait liée aux  
ressources florales urbaines, ou aux espaces verts.

2700 Un grand nombre de facteurs susceptibles d'affecter la productivité  
ou la mortalité des colonies peut être corrélé à l'urbanisation. Parmi  
eux, j'ai cité dans le troisième chapitre l'îlot de chaleur urbain, la  
moindre utilisation de pesticides, ou encore la possible prédominance  
de la race hybride Buckfast, à la fois très productive et assez résistante  
2705 au varroa.

L'implication des apiculteurs dans le processus scientifique sera dé-  
terminante pour tester ces différentes hypothèses, et éventuellement  
en identifier de nouvelles. On pourra par exemple leur demander  
de suivre très régulièrement la température près de leurs ruches à

2710 l'aide d'un thermomètre, et ainsi déterminer si le seuil d'activité des  
ruches (11°) est atteint plus tôt et plus souvent dans l'année en ville  
qu'à la campagne. On pourra également leur proposer de fournir un  
échantillon de leurs colonies (une centaine de butineuses) afin d'en  
déterminer la race au laboratoire [Bouga et al., 2011] et ainsi tester si  
2715 le profil génétique des populations d'abeille domestique en ville dif-  
fère significativement de celui des populations rurales, et si les races  
connues pour être plus productives ou plus résistantes aux maladies  
sont effectivement plus présentes en milieu urbain.

### 3.7.2 *Vers une modélisation intégrée de la dynamique des colonies*

2720 Les facteurs influant sur la dynamique des colonies, et par la même  
sur leur productivité et leur survie hivernale, sont multiples. Ces fac-  
teurs portent à la fois sur l'environnement floral et chimique des  
ruches, la météorologie, les pathogènes, les pratiques des apiculteurs  
et sur la colonie elle-même (e.g. race, âge de la reine, qualité de  
2725 la fécondation). La grande diversité de ces facteurs, et le fait qu'ils  
peuvent interagir entre eux, rend la compréhension de la dynamique  
des colonies assez difficile (Figure 1).

Actuellement, la littérature scientifique se concentre principalement  
sur l'étude des causes de mortalité des colonies, et en particulier sur  
deux types de facteurs impliqués dans la mortalité : les pesticides  
2730 [Henry et al., 2012], et les pathogènes [Ravoet et al., 2013], ainsi que  
sur les interactions entre ces deux types de facteurs [Doublet et al.,  
2015; Goulson et al., 2015]. Mais l'on veut à terme pouvoir mieux  
prédire la dynamique des colonies, il faut développer des modèles  
2735 complets prenant en compte tous les types de facteurs mentionnés  
précédemment. Cela implique de mener des recherches sur des sujets  
jusqu'à lors peu explorés, tels que l'effet des pratiques des apiculteurs  
sur les colonies [Moritz et al., 2010; Genersch et al., 2010; Zee et al.,  
2014].

2740 Si quelques aspects des pratiques, comme par exemple la nature  
du traitement utilisé contre le varroa ou le type de ruche employé  
[Clermont et al., 2014], ont été pris en compte dans certaines études,  
d'autres aspects, fondamentaux si l'on en croit le savoir empirique  
des apiculteurs, n'ont jamais été étudiés. Je pense notamment à la  
2745 date de la dernière récolte qui, si elle est trop tardive, ne permet pas  
aux colonies de reconstituer suffisamment leurs réserves avec les miel-  
lées de fin d'été et d'automne. L'intensivité des récoltes, c'est-à-dire  
la proportion du miel produit dans les hausses que l'on récolte ou  
que l'on laisse aux abeilles pour l'hiver est également une question  
2750 cruciale. La très grande majorité des apiculteurs pratiquent le nourris-  
sement, c'est-à-dire qu'ils fournissent du sirop sucré fabriqué à partir  
de betteraves aux abeilles pendant l'automne, l'hiver et une partie  
du printemps. Cependant, les effets d'une alimentation aussi pauvre  
et aussi éloignée de l'alimentation naturelle des abeilles sur la santé  
2755 des colonies ont très peu été étudiés [Mao et al., 2013] et mériteraient  
d'être approfondis.



La convergence de toutes ces études au sein de modèles complets intégrant à la fois les facteurs humains et environnementaux devrait permettre à terme de mieux comprendre les causes de la crise que traverse actuellement l'abeille domestique à travers le monde.

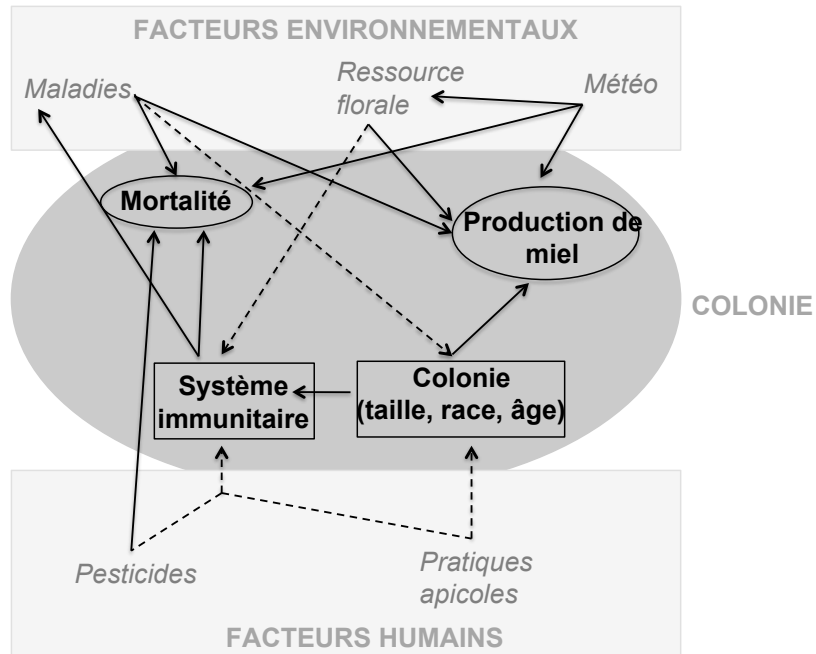


Figure 1 : Schéma représentant les facteurs humains et environnementaux influant directement (flèches pleines) sur la mortalité et la productivité des colonies d'abeilles domestiques (gris foncé, entouré), et indirectement (flèches en pointillés) via un effet sur les colonies (gris foncé, encadré)

## BIBLIOGRAPHIE

---

- 2765 VA Abbott, JL Nadeau, HA Higo, and ML Winston. Lethal and sublethal effects of imidacloprid on *Osmia lignaria* and clothianidin on *Megachile rotundata* (Hymenoptera : Megachilidae). Journal of Economic Entomology, 101(3) :784-796, 2008.
- Agreste. Repartition du territoire 2014-2015, 04 2016. URL <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/saa2016T1bspca.pdf>.
- 2770 Karin Ahrne, Jan Bengtsson, and Thomas Elmqvist. Bumble bees (*Bombus* spp) along a gradient of increasing urbanization. PLoS One, 4(5) :e5574, 2009.
- Marcelo A Aizen and Lawrence D Harder. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. Current biology, 19(11) :915-918, 2009.
- 2775 Ruben Alarcón. Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. Oikos, 119(1) :35-44, 2010.
- 2780 Matthias Albrecht, Bernhard Schmid, Yann Hautier, and Christine B Müller. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences, 279(1748) :4845-4852, 2012.
- Mark Allen and Brenda Ball. The incidence and world distribution of honey bee viruses. Bee world, 77(3) :141-162, 1996.
- 2785 Mariana Alonso-Pedano and Pablo Ortega-Baes. Generalized and complementary pollination system in the Andean cactus *Echinopsis schickendantzii*. Plant Systematics and Evolution, 298(9) :1671-1677, 2012.
- 2790 PC St Amand, Daniel Z Skinner, and Richard N Peadar. Risk of alfalfa transgene dissemination and scale-dependent effects. Theoretical and Applied Genetics, 101(1-2) :107-114, 2000.
- W Scott Armbruster, Yan-Bing Gong, and Shuang-Quan Huang. Are pollination "syndromes" predictive? Asian *Dalechampia* fit neotropical models. The American Naturalist, 178(1) :135-143, 2011.
- 2795 N Bacandritsos, A Granato, G Budge, I Papanastasiou, E Roinioti, M Caldon, C Falcaro, A Gallina, and F Mutinelli. Sudden deaths and colony population decline in Greek honey bee colonies. Journal of Invertebrate Pathology, 105(3) :335-340, 2010.
- 2800 Nicholas J Balfour, Sam Gandy, and Francis LW Ratnieks. Exploitative competition alters bee foraging and flower choice. Behavioral Ecology and Sociobiology, 69(10) :1731-1738, 2015.

- Weronika Banaszak-Cibicka and Michał Żmihorski. Wild bees along an urban gradient : winners and losers. Journal of Insect Conservation, 16(3) :331–343, 2012.
- 2805 Regina Bańkowska. Fly communities of the family syrphidae in natural and anthropogenic habitats of poland. Memorabilia Zoologica ; 33, 1980.
- Jordi Bascompte and Pedro Jordano. Plant-animal mutualistic networks : the architecture of biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, pages 567–593, 2007.
- 2810 Ugo Bastolla, Miguel A Fortuna, Alberto Pascual-García, Antonio Ferrera, Bartolo Luque, and Jordi Bascompte. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. Nature, 458(7241) :1018–1020, 2009.
- 2815 Mathilde Baude, William E Kunin, Nigel D Boatman, Simon Conyers, Nancy Davies, Mark AK Gillespie, R Daniel Morton, Simon M Smart, and Jane Memmott. Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in britain. Nature, 530(7588) : 85–88, 2016.
- 2820 J Baudry, RGH Bunce, and F Burel. Hedgerows : an international perspective on their origin, function and management. Journal of environmental management, 60(1) :7–22, 2000.
- M Beekman and FLW Ratnieks. Long-range foraging by the honeybee, *apis mellifera* l. Functional Ecology, 14(4) :490–496, 2000.
- 2825 K Benachour and K Louadi. Inventory of insect visitors, foraging behaviour and pollination efficiency of honeybees (*apis mellifera* l.)(hymenoptera : Apidae) on plum (*prunus salicina* lindl.)(rosaceae) in the constantine area, algeria. African Entomology, 21(2) :354–361, 2013.
- 2830 Janne Bengtsson, Johan Ahnström, and ANN-CHRISTIN WEIBULL. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance : a meta-analysis. Journal of applied ecology, 42(2) :261–269, 2005.
- Alison Benjamin. Urban bees fare better due to varied diet, research reveals. The Guardian, 08 2010.
- 2835 Alison Benjamin. Urban beekeeping : the latest big environmental movement. The Guardian, 08 2011.
- Benjamin Bergerot, Romain Julliard, and Michel Baguette. Metacommunity dynamics : decline of functional relationship along a habitat fragmentation gradient. PLoS One, 5(6) :e11294, 2010.
- 2840 Karl-Olof Bergman, John Askling, Oscar Ekberg, Håkan Ignell, Henrik Wahlman, and Per Milberg. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. Ecography, 27(5) :619–628, 2004.

- 2845 Jacobus C Biesmeijer, SPM Roberts, M Reemer, R Ohlemüller, M Edwards, T Peeters, AP Schaffers, SG Potts, R Kleukers, CD Thomas, et al. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in britain and the netherlands. Science, 313(5785) :351–354, 2006.
- Antonio Biondi, Veerle Mommaerts, Guy Smagghe, Elisa Viñuela, Lucia Zappalà, and Nicolas Desneux. The non-target impact of spinosyns on beneficial arthropods. Pest management science, 68(12) : 1523–1536, 2012.
- Nico Blüthgen and Alexandra-Maria Klein. Functional complementarity and specialisation : the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. Basic and Applied Ecology, 12(4) :282–291, 2011.
- 2855 Stefan Bogdanov. Contaminants of bee products. Apidologie, 37(1) : 1–18, 2006.
- Riccardo Bommarco, Ola Lundin, Henrik G Smith, and Maj Rundlöf. Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in sweden. Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences, 279(1727) :309–315, 2012.
- 2860 Jordi Bosch, Ana M Martín González, Anselm Rodrigo, and David Navarro. Plant–pollinator networks : adding the pollinator’s perspective. Ecology Letters, 12(5) :409–419, 2009.
- 2865 Maria Bouga, Cedric Alaux, Malgorzata Bienkowska, Ralph Buechler, Norman L Carreck, Eliza Cauia, Robert Chlebo, Bjørn Dahle, Raffaele Dall’Olio, Pilar De la Rúa, et al. A review of methods for discrimination of honey bee populations as applied to european beekeeping. Journal of Apicultural Research, 50(1) :51–84, 2011.
- 2870 Tom D Breeze, Alison P Bailey, Kelvin G Balcombe, and Simon G Potts. Pollination services in the uk : How important are honeybees? Agriculture, Ecosystems & Environment, 142(3) :137–143, 2011.
- CA Brittain, M Vighi, R Bommarco, J Settele, and SG Potts. Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. Basic and Applied Ecology, 11(2) :106–115, 2010.
- 2875 Stephen L Buchmann and Gary Paul Nabhan. The pollination crisis. The Sciences, 36(4) :22–27, 1996.
- C Bühler-Natour and F Herzog. Criteria for sustainability and their application at a regional level : the case of clearing islands in the dübener heide nature park (eastern germany). Landscape and urban planning, 46(1) :51–62, 1999.
- 2880 Françoise Burel and Jacques Baudry. Structural dynamic of a hedgerow network landscape in brittany france. Landscape ecology, 4(4) :197–210, 1990.

- 2885 JP Butault, N Delame, F Jacquet, and G Zardet. L'utilisation des pesticides en france : état des lieux et perspectives de réduction. Notes et études socio-économiques, 35 :1–24, 2011.
- 2890 Sydney A Cameron, Jeffrey D Lozier, James P Strange, Jonathan B Koch, Nils Cordes, Leellen F Solter, and Terry L Griswold. Patterns of widespread decline in north american bumble bees. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(2) :662–667, 2011.
- NL Carreck, INGRID H Williams, and JN Oakley. Enhancing farmland for insect pollinators using flower mixtures. Aspects of Applied Biology, 54 :101–108, 1999.
- 2895 Claire Carvell, David B Roy, Simon M Smart, Richard F Pywell, Chris D Preston, and Dave Goulson. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. Biological conservation, 132 (4) :481–489, 2006.
- 2900 RE Chapman, J Wang, and AFG Bourke. Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumble bee pollinators. Molecular Ecology, 12(10) :2801–2808, 2003.
- 2905 MP Chauzat, M Laurent, MP Riviere, C Saugeon, P Hendrikx, and M Ribire-Chabert. Epilobee : A pan-european epidemiological study on honey bee colony losses 2012-2013. Sophia Antipolis, France : European Union Reference Laboratory for Honeybee Health (EURL), 2014.
- Juan Cisneros, Dave Goulson, Lara C Derwent, Dora I Penagos, Olivia Hernández, and Trevor Williams. Toxic effects of spinosad on predatory insects. Biological Control, 23(2) :156–163, 2002.
- 2910 Antoine Clermont, Michael Eickermann, François Kraus, Carlo Georges, Lucien Hoffmann, and Marco Beyer. A survey on some factors potentially affecting losses of managed honey bee colonies in luxembourg over the winters 2010/2011 and 2011/2012. Journal of Apicultural Research, 53(1) :43–56, 2014.
- 2915 Denis Couvet, Frédéric Jiguet, Romain Julliard, Harold Levrel, and Anne Teyssède. Enhancing citizen contributions to biodiversity science and public policy. Interdisciplinary science reviews, 33(1) : 95–103, 2008.
- 2920 Margaret J Couvillon, Roger Schürch, and Francis LW Ratnieks. Dancing bees communicate a foraging preference for rural lands in high-level agri-environment schemes. Current Biology, 24(11) : 1212–1215, 2014.
- 2925 Diana L Cox-Foster, Sean Conlan, Edward C Holmes, Gustavo Palacios, Jay D Evans, Nancy A Moran, Phenix-Lan Quan, Thomas Briese, Mady Hornig, David M Geiser, et al. A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. Science, 318 (5848) :283–287, 2007.

- Michael J Crawley. The R book. John Wiley & Sons, 2012.
- Benjamin Dainat, Jay D Evans, Yan Ping Chen, Laurent Gauthier, and Peter Neumann. Predictive markers of honey bee colony collapse. PLoS one, 7(2) :e32151, 2012.
- 2930
- Aline Danieli-Silva, Jana Magaly Tesserolli de Souza, Ana Julia Donatti, Ricardo Pamplona Campos, José Vicente-Silva, Leandro Freitas, and Isabela Galarda Varassin. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? Oikos, 121(1) :35–43, 2012.
- 2935
- Robert G Danka, José D Villa, Thomas E Rinderer, and Gary T Delatte. Field test of resistance to acarapis woodi (acari : Tarsonemidae) and of colony production by four stocks of honey bees (hymenoptera : Apidae). Journal of economic entomology, 88(3) :584–591, 1995.
- 2940
- GR De Snoo and RJ Van der Poll. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. Agriculture, ecosystems & environment, 73(1) :1–6, 1999.
- Nicolas Deguines, Romain Julliard, Mathieu De Flores, and Colin Fontaine. The whereabouts of flower visitors : contrasting land-use preferences revealed by a country-wide survey based on citizen science. PloS one, 7(9) :e45822, 2012.
- 2945
- Nicolas Deguines, Romain Julliard, Mathieu Flores, and Colin Fontaine. Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. Ecology and evolution, 2016.
- 2950
- Federico Delpino. Applicazione di nuovi criterii per la classificazione delle piante. 1888.
- Gennaro Di Prisco, Valeria Cavaliere, Desiderato Annoscia, Paola Varicchio, Emilio Caprio, Francesco Nazzi, Giuseppe Gargiulo, and Francesco Pennacchio. Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(46) :18466–18471, 2013.
- 2955
- Janis L Dickinson, Benjamin Zuckerberg, and David N Bonter. Citizen science as an ecological research tool : challenges and benefits. Annual review of ecology, evolution and systematics, 41 :149–72, 2010.
- 2960
- LV Dicks, SA Corbet, and RF Pywell. Compartmentalization in plant–insect flower visitor webs. Journal of Animal Ecology, 71(1) :32–43, 2002.
- 2965
- Tim Diekötter, Franziska Peter, Birgit Jauker, Volkmar Wolters, and Frank Jauker. Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems. GCB Bioenergy, 6(3) :219–226, 2014.

- 2970 Carsten F Dormann and Rouven Strauss. A method for detecting  
modules in quantitative bipartite networks. Methods in Ecology  
and Evolution, 5(1) :90–98, 2014.
- Vincent Doublet, Maureen Labarussias, Joachim R Miranda, Robin FA  
Moritz, and Robert J Paxton. Bees under stress : sublethal doses of  
2975 a neonicotinoid pesticide and pathogens interact to elevate honey  
bee mortality across the life cycle. Environmental Microbiology, 17  
(4) :969–983, 2015.
- JA Downes. The feeding and mating behaviour of the specialized  
empidinae (diptera); observations on four species of rhampho-  
myia in the high arctic and a general discussion. The Canadian  
2980 Entomologist, 102(07) :769–791, 1970.
- Ecoline. Ecoline 2012, 2012. URL <http://www.iau-idf.fr/savoir-faire/nos-travaux/edition/ecoline-la-cartographie-des-elements-de-biodiversite-des-paysages-ruraux.html>.
- 2985 EcoMOS. Ecomos 2008, 2008. URL <http://data.iledefrance.fr/explore/dataset/mode-doccupation-du-sol-mos-en-11-postes-en-2012>.
- Heidi Elberling and Jens M Olesen. The structure of a high latitude  
plant-flower visitor system : the dominance of flies. Ecography, 22  
2990 (3) :314–323, 1999.
- James D Ellis, Jay D Evans, and Jeff Pettis. Colony losses, managed co-  
lony population decline, and colony collapse disorder in the united  
states. Journal of Apicultural Research, 49(1) :134–136, 2010.
- JS Ellis, Mairi E Knight, Ben Darvill, and Dave Goulson. Extremely  
2995 low effective population sizes, genetic structuring and reduced ge-  
netic diversity in a threatened bumblebee species, *bombus sylva-*  
*rum* (hymenoptera : Apidae). Molecular Ecology, 15(14) :4375–4386,  
2006.
- Knut Faegri and Leendert Van Der Pijl. Principles of pollination  
3000 ecology. Elsevier, 1979.
- Knut Faegri and Leendert Van Der Pijl. Principles of pollination  
ecology. Elsevier, 2013.
- A Farkas and Edit Zajác. Nectar production for the hungarian honey  
industry. The European Journal of Plant Science and Biotechnology,  
3005 1(2) :125–151, 2007.
- Jean-Paul Faucon and Marie-Pierre Chauzat. Varroase et autres ma-  
ladies des abeilles : Causes majeures de mortalité des colonies en  
france. 2008.
- Hannah Feltham, Kirsty Park, and Dave Goulson. Field realistic doses  
3010 of pesticide imidacloprid reduce bumblebee pollen foraging effi-  
ciency. Ecotoxicology, 23(3) :317–323, 2014.

- Charles B Fenster, W Scott Armbruster, Paul Wilson, Michele R Dush, and James D Thomson. Pollination syndromes and floral specialization. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, pages 375–403, 2004.  
3015
- Colin Fontaine, Isabelle Dajoz, Jacques Meriguet, and Michel Loreau. Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. PLoS Biol, 4(1) :e1, 2005.
- Colin Fontaine, Carine L Collin, and Isabelle Dajoz. Generalist foraging of pollinators : diet expansion at high density. Journal of Ecology, 96(5) :1002–1010, 2008.  
3020
- Colin Fontaine, Elisa Thébault, and Isabelle Dajoz. Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences, page rspb20090635, 2009.  
3025
- Matthew L Forister, Andrew C McCall, Nathan J Sanders, James A Fordyce, James H Thorne, Joshua O’Brien, David P Waetjen, and Arthur M Shapiro. Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(5) :2088–2092, 2010.  
3030
- Eva Forsgren and Ingemar Fries. Comparative virulence of *nosema ceranae* and *nosema apis* in individual european honey bees. Veterinary parasitology, 170(3) :212–217, 2010.
- Mikael Lytzau Forup, Kate SE Henson, Paul G Craze, and Jane Memmott. The restoration of ecological interactions : plant–pollinator networks on ancient and restored heathlands. Journal of Applied Ecology, 45(3) :742–752, 2008.  
3035
- Meteo France, 2014. URL <http://http://www.meteofrance.fr/ climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2014/bilan-climatique-de-l-ete>.  
3040
- Ingemar Fries, Anton Imdorf, and Peter Rosenkranz. Survival of mite infested (*varroa destructor*) honey bee (*apis mellifera*) colonies in a nordic climate. Apidologie, 37(5) :564, 2006.
- Jochen Fründ, Carsten F Dormann, Andrea Holzschuh, and Teja Tschamntke. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. Ecology, 94(9) :2042–2054, 2013.  
3045
- Nicola Gallai, Jean-Michel Salles, Josef Settele, and Bernard E Vaisière. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. Ecological economics, 68(3) : 810–821, 2009.  
3050
- Lucas A Garibaldi, Ingolf Steffan-Dewenter, Claire Kremen, Juan M Morales, Riccardo Bommarco, Saul A Cunningham, Luisa G Carvalho, Natacha P Chacoff, Jan H Dudenhoefter, Sarah S Greenleaf, et al. Stability of pollination services decreases with isolation  
3055



- from natural areas despite honey bee visits. Ecology letters, 14(10) : 1062–1072, 2011.
- Lucas A Garibaldi, Ingolf Steffan-Dewenter, Rachael Winfree, Marcelo A Aizen, Riccardo Bommarco, Saul A Cunningham, Claire Kremen, Luísa G Carvalheiro, Lawrence D Harder, Ohad Afik, et al. 3060 Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. Science, 339(6127) :1608–1611, 2013.
- Achim Gathmann and Teja Tscharnkte. Foraging ranges of solitary bees. Journal of animal ecology, 71(5) :757–764, 2002.
- 3065 SD Gedzelman, S Austin, R Cermak, N Stefano, S Partridge, S Quensenberry, and DA Robinson. Mesoscale aspects of the urban heat island around new york city. Theoretical and Applied Climatology, 75(1-2) :29–42, 2003.
- 3070 Elke Genersch, Werner Von Der Ohe, Hannes Kaatz, Annette Schroeder, Christoph Otten, Ralph Böhler, Stefan Berg, Wolfgang Ritter, Werner Mühlen, Sebastian Gisder, et al. The german bee monitoring project : a long term study to understand periodically high winter losses of honey bee colonies. Apidologie, 41(3) :332–352, 2010.
- 3075 Benoît Geslin, Benoit Gauzens, Elisa Thébault, and Isabelle Dajoz. Plant pollinator networks along a gradient of urbanisation. PloS one, 8(5) :e63421, 2013.
- Dave Goulson. Conserving wild bees for crop pollination. Journal of Food Agriculture and Environment, 1 :142–144, 2003.
- 3080 Dave Goulson, W Hughes, L Derwent, and J Stout. Colony growth of the bumblebee, *bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. Oecologia, 130(2) :267–273, 2002.
- 3085 Dave Goulson, Michael E Hanley, Ben Darvill, and Jonathan S Ellis. Biotope associations and the decline of bumblebees (*bombus* spp.). Journal of Insect Conservation, 10(2) :95–103, 2006.
- Dave Goulson, Gillian C Lye, and Ben Darvill. Decline and conservation of bumble bees. Annu. Rev. Entomol., 53 :191–208, 2008.
- 3090 Dave Goulson, Elizabeth Nicholls, Cristina Botías, and Ellen L Rotheyray. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. Science, 347(6229) :1255957, 2015.
- Sarah S Greenleaf, Neal M Williams, Rachael Winfree, and Claire Kremen. Bee foraging ranges and their relationship to body size. Oecologia, 153(3) :589–596, 2007.
- 3095 Jennifer C Grixiti, Lisa T Wong, Sydney A Cameron, and Colin Favret. Decline of bumble bees (*bombus*) in the north american midwest. Biological Conservation, 142(1) :75–84, 2009.

- 3100 Roger Guimerà, Marta Sales-Pardo, and Luís A Nunes Amaral. Module identification in bipartite and directed networks. Physical Review E, 76(3) :036102, 2007.
- Ernesto Guzmán-Novoa, Leslie Eccles, Yireli Calvete, Janine Mcgowan, Paul G Kelly, and Adriana Correa-Benítez. Varroa destructor is the main culprit for the death and reduced populations of overwintered honey bee (*apis mellifera*) colonies in ontario, canada. 3105 Apidologie, 41(4) :443–450, 2010.
- AB Hald. Weed vegetation (wild flora) of long established organic versus conventional cereal fields in denmark. Annals of Applied Biology, 134(3) :307–314, 1999.
- 3110 John R Harbo. Effect of population size on brood production, worker survival and honey gain in colonies of honeybees. Journal of Apicultural Research, 25(1) :22–29, 1986.
- Jerry Hayes Jr, Robyn M Underwood, Jeffery Pettis, et al. A survey of honey bee colony losses in the us, fall 2007 to spring 2008. PloS one, 3(12) :e4071, 2008.
- 3115 Bernd Heinrich. Resource partitioning among some eusocial insects : bumblebees. Ecology, pages 874–889, 1976.
- Bernd Heinrich. Keeping a cool head : honeybee thermoregulation. Science, 205(4412) :1269–1271, 1979.
- 3120 Pascal Hendrikx, Marie-Pierre Chauzat, Marion Debin, Peter Neuman, Ingemar Fries, Wolfgang Ritter, Mike Brown, Franco Mutinelli, Yves Le Conte, and Ales Gregorc. Bee mortality and bee surveillance in europe. EFSA Supporting Publications, 6(9), 2009.
- 3125 Mickaël Henry, Maxime Beguin, Fabrice Requier, Oriane Rollin, Jean-François Odoux, Pierrick Aupinel, Jean Aptel, Sylvie Tchamitchian, and Axel Decourtye. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. Science, 336(6079) :348–350, 2012.
- 3130 Carlos M Herrera. Variation in mutualisms : the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. Biological Journal of the Linnean Society, 35(2) :95–125, 1988.
- F Herzog, B Steiner, D Bailey, J Baudry, R Billeter, R Bukáček, G De Blust, R De Cock, J Dirksen, CF Dormann, et al. Assessing the intensity of temperate european agriculture at the landscape scale. European Journal of Agronomy, 24(2) :165–181, 2006.
- 3135 James C Hickman. Pollination by ants : a low-energy system. Science, 184(4143) :1290–1292, 1974.
- Mariano Higes, Raquel Martín, and Aránzazu Meana. *Nosema ceranae*, a new microsporidian parasite in honeybees in europe. Journal of invertebrate pathology, 92(2) :93–95, 2006.

- 3140 Mariano Higes, Raquel Martín-Hernández, Encarna Garrido-Bailón, Amelia V González-Porto, Pilar García-Palencia, Aranzazu Meana, María J Del Nozal, R Mayo, and José L Bernal. Honeybee colony collapse due to nosema ceranae in professional apiaries. Environmental Microbiology Reports, 1(2) :110–113, 2009.
- 3145 Patrick Hoehn, Teja Tschardt, Jason M Tylianakis, and Ingolf Steffan-Dewenter. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences, 275(1648) :2283–2291, 2008.
- Constance Holden. Report warns of looming pollination crisis in north america. Science, 314(5798) :397–397, 2006.
- 3150 Andrea Holzschuh, Carsten F Dormann, Teja Tschardt, and Ingolf Steffan-Dewenter. Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. Oecologia, 172(2) :477–484, 2013.
- William Michael Hood. The small hive beetle, *aethina tumida* : a review. Bee world, 85(3) :51–59, 2004.
- 3155 Terho Hyvönen, Elise Ketoja, Jukka Salonen, Heikki Jalli, and Juha Tiainen. Weed species diversity and community composition in organic and conventional cropping of spring cereals. Agriculture, Ecosystems & Environment, 97(1) :131–149, 2003.
- 3160 Stéphanie Iserbyt, Eve-Anne Durieux, and Pierre Rasmont. The remarkable diversity of bumblebees (hymenoptera : Apidae : Bombus) in the eyne valley (france, pyrénées-orientales). In Annales de la Société entomologique de France, volume 44, pages 211–241. Taylor & Francis, 2008.
- 3165 RR James and Junhuan Xu. Mechanisms by which pesticides affect insect immunity. Journal of invertebrate pathology, 109(2) :175–182, 2012.
- Xavier Janssens, Étienne Bruneau, and Philippe Lebrun. Prévion des potentialités de production de miel à l'échelle d'un rucher au moyen d'un système d'information géographique. Apidologie, 37(3) :351–365, 2006.
- 3170 Frank Jauker, Birgit Bondarenko, Heiko C Becker, and Ingolf Steffan-Dewenter. Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. Agricultural and Forest Entomology, 14(1) :81–87, 2012.
- 3175 F Jeanne, B Jeanne, R Bartlet, Y Le Conte, J Vallon, I Mazet, and G de Vaublanc. Survival of honey bees to varroa. Bulletin Technique Apicole (France), 2002.
- Ola Jennersten. Flower visitation and pollination efficiency of some north european butterflies. Oecologia, 63(1) :80–89, 1984.
- 3180

- Shalene Jha and Claire Kremen. Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(2) :555–558, 2013.
- 3185 Reed M Johnson, Lizette Dahlgren, Blair D Siegfried, and Marion D Ellis. Acaricide, fungicide and drug interactions in honey bees (*Apis mellifera*). PloS one, 8(1) :e54092, 2013.
- Patrick Julve. Baseflore : Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, 1998. URL <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- 3190 Roland Jussiau, Louis Montméas, and Jean-Claude Parot. L'Élevage en France : 10 000 ans d'histoire. Educagri Editions, 1999.
- Carol A Kearns, David W Inouye, and Nickolas M Waser. Endangered mutualisms : the conservation of plant-pollinator interactions. Annual review of ecology and systematics, pages 83–112, 1998.
- 3195 Carol Ann Kearns. North american dipteran pollinators : assessing their value and conservation status. Conservation Ecology, 5(1) :5, 2001.
- Peter G Kevan. Insect pollination of high arctic flowers. The Journal of Ecology, pages 831–847, 1972.
- 3200 PG Kevan and HG Baker. Insects as flower visitors and pollinators. Annual review of entomology, 28(1) :407–453, 1983.
- Hongsuk H Kim. Urban heat island. International Journal of Remote Sensing, 13(12) :2319–2336, 1992.
- 3205 Caroline King, Gavin Ballantyne, and Pat G Willmer. Why flower visitation is a poor proxy for pollination : measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. Methods in Ecology and Evolution, 4(9) :811–818, 2013.
- 3210 Alexandra-Maria Klein, Bernard E Vaissiere, James H Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A Cunningham, Claire Kremen, and Teja Tschardt. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences, 274(1608) :303–313, 2007.
- 3215 E Klemens and W Volkmar. Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. Apidologie, 37 :517–532, 2006.
- Manja Koeman-Kwak. The pollination of *pedicularis palustris* by nectar thieves (short-tongued bumblebees). Acta Botanica Neerlandica, 22(6) :608–615, 1973.
- 3220 Claire Kremen, Neal M Williams, and Robbin W Thorp. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(26) :16812–16816, 2002.

- Christian H Krupke, Greg J Hunt, Brian D Eitzer, Gladys Andino, and  
 3225 Krispn Given. Multiple routes of pesticide exposure for honey bees  
 living near agricultural fields. PLoS one, 7(1) :e29268, 2012.
- Amparo Lázaro, Stein Joar Hegland, and Ørjan Totland. The relation-  
 ships between floral traits and specificity of pollination systems in  
 three scandinavian plant communities. Oecologia, 157(2) :249–257,  
 2008.
- 3230 Didier Le Coeur, Jacques Baudry, and Françoise Burel. Field margins  
 plant assemblages : variation partitioning between local and land-  
 scape factors. Landscape and Urban Planning, 37(1) :57–71, 1997.
- Yves Le Conte, Gérard De Vaublanc, Didier Crauser, François Jeanne,  
 3235 Jean-Claude Rousselle, and Jean-Marc Bécard. Honey bee colonies  
 that have survived varroa destructor. Apidologie, 38(6) :566–572,  
 2007.
- Yves Le Conte, Marion Ellis, and Wolfgang Ritter. Varroa mites and  
 honey bee health : can varroa explain part of the colony losses ?  
Apidologie, 41(3) :353–363, 2010.
- 3240 Yves Le Conte, Cédric Alaux, and Julien Vallon. Protéger les abeilles  
 contre le varroa. Biofutur, (343) :48–50, 2013.
- Violette Le Féon, Agnès Schermann-Legionnet, Yannick Delettre, Sté-  
 phanie Aviron, Regula Billeter, Rob Bugter, Frederik Hendrickx,  
 3245 and Françoise Burel. Intensification of agriculture, landscape com-  
 position and wild bee communities : a large scale study in four  
 european countries. Agriculture, Ecosystems & Environment, 137  
 (1) :143–150, 2010.
- KY Lee, Suwon RDA, ET Lee, Muan RDA, IS Hwangbo, IG Park,  
 3250 Suwon RDA, MA Kim, Suwon RDA, DC Hwang, et al. Efficiency  
 of flies and bumblebee in pollinating onion flowers at small net.  
Korean Journal of Apiculture, 2013.
- Vincent Lefebvre, Colin Fontaine, Claire Villemant, and Christophe  
 Daugeron. Are empidine dance flies major flower visitors in alpine  
 environments ? a case study in the alps, france. Biology letters, 10  
 3255 (11) :20140742, 2014.
- Jorge L León-Cortés, Matthew JR Cowley, and Chris D Thomas. The  
 distribution and decline of a widespread butterfly *lycaena phlaeas*  
 in a pastoral landscape. Ecological Entomology, 25(3) :285–294,  
 2000.
- 3260 Jiao-Kun Li and Shuang-Quan Huang. Effective pollinators of asian  
 sacred lotus (*nelumbo nucifera*) : contemporary pollinators may  
 not reflect the historical pollination syndrome. Annals of Botany,  
 page mcp173, 2009.
- M Longley and NW Sotherton. Factors determining the effects of  
 3265 pesticides upon butterflies inhabiting arable farmland. Agriculture,  
 ecosystems & environment, 61(1) :1–12, 1997.

- 3270 Michel Loreau, Shahid Naeem, Pablo Inchausti, J Bengtsson, JP Grime, A Hector, DU Hooper, MA Huston, D Raffaelli, B Schmid, et al. Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. science, 294(5543) :804–808, 2001.
- J Louveaux, Anna Maurizio, and G Vorwohl. Methods of melissopalynology. Bee world, 59(4) :139–157, 1978.
- 3275 Mahadeva S Mani, JM Saravanan, et al. Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae). Science Publishers, Inc., 1999.
- Wenfu Mao, Mary A Schuler, and May R Berenbaum. Honey constituents up-regulate detoxification and immunity genes in the western honey bee *apis mellifera*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(22) :8842–8846, 2013.
- 3280 Audrey Marco, Thierry Dutoit, Magali Deschamps-Cottin, Jean-François Mauffrey, Michel Vennetier, and Valérie Bertaudière-Montes. Gardens in urbanizing rural areas reveal an unexpected floral diversity related to housing density. Comptes Rendus Biologies, 331(6) :452–465, 2008.
- 3285 EJP Marshall and AC Moonen. Field margins in northern europe : their functions and interactions with agriculture. Agriculture, Ecosystems & Environment, 89(1) :5–21, 2002.
- 3290 Silvana Martén-Rodríguez, Abel Almarales-Castro, and Charles B Fenster. Evaluation of pollination syndromes in antillean gesneriaceae : evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. Journal of Ecology, 97(2) :348–359, 2009.
- Ana M Martín González, Stefano Allesina, Anselm Rodrigo, and Jordi Bosch. Drivers of compartmentalization in a mediterranean pollination network. Oikos, 121(12) :2001–2013, 2012.
- 3295 Jonathan R Mawdsley. The importance of species of dasytinae (coleoptera : Melyridae) as pollinators in western north america. The Coleopterists' Bulletin, pages 154–160, 2003.
- 3300 Marina Doris Meixner et al. A historical review of managed honey bee populations in europe and the united states and the factors that may affect them. Journal of invertebrate pathology, 103 :S80–S95, 2010.
- 3305 Jane Memmott, Nickolas M Waser, and Mary V Price. Tolerance of pollination networks to species extinctions. Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences, 271(1557) :2605–2611, 2004.
- Meteo-France, 2013. URL <http://http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2013/bilan-climatique-de-l-ete-2013>.

- MNHN. Papillons de jour de france mÃ©tropolitaine, 03  
 3310 2012. URL [https://inpn.mnhn.fr/docs/LR\\_FCE/Dossier\\_presse\\_Liste\\_rouge\\_Rhopaloceres\\_metropole\\_Mars\\_2012.pdf](https://inpn.mnhn.fr/docs/LR_FCE/Dossier_presse_Liste_rouge_Rhopaloceres_metropole_Mars_2012.pdf).
- Carolina L Morales, Marina P Arbetman, Sydney A Cameron, and Marcelo A Aizen. Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. Frontiers in Ecology and the Environment, 11(10) :529–534, 2013.  
 3315
- Robin FA Moritz, Joachim De Miranda, Ingemar Fries, Yves Le Conte, Peter Neumann, and Robert J Paxton. Research strategies to improve honeybee health in europe. Apidologie, 41(3) :227–242, 2010.
- MOS. Mode d’occupation du sol, 2012. URL  
 3320 <http://data.iledefrance.fr/explore/dataset/mode-doccupation-du-sol-mos-en-11-postes-en-2012>.
- Christopher A Mullin, Maryann Frazier, James L Frazier, Sara Ashcraft, Roger Simonds, Jeffery S Pettis, et al. High levels of miticides and agrochemicals in north american apiaries : implications for honey bee health. PLoS one, 5(3) :e9754, 2010.  
 3325
- Audrey Muratet and Benoît Fontaine. Contrasting impacts of pesticides on butterflies and bumblebees in private gardens in france. Biological Conservation, 182 :148–154, 2015.
- Gary Paul Nabhan and Stephen L Buchmann. Services provided by pollinators. Nature’s Services : societal dependence on natural ecosystems, pages 133–150, 1997.  
 3330
- Natureparif, 03 2016. URL [http://www.natureparif.fr/attachments/presse/NATUREPARIF\\_Indicateur\\_pratiques\\_zeropesticide\\_032016\\_OK.pdf](http://www.natureparif.fr/attachments/presse/NATUREPARIF_Indicateur_pratiques_zeropesticide_032016_OK.pdf).
- 3335 Dhruba Naug. Infected honeybee foragers incur a higher loss in efficiency than in the rate of energetic gain. Biology letters, 10(11) : 20140731, 2014.
- Kaesha Neil and Jianguo Wu. Effects of urbanization on plant flowering phenology : A review. Urban Ecosystems, 9(3) :243–257, 2006.
- 3340 SD Newton and GD Hill. Robbing of field bean flowers by the short-tongued bumble bee *bombus terrestris* l. Journal of Apicultural Research, 22(2) :124–129, 1983.
- Scott L Nuismer, Pedro Jordano, and Jordi Bascompte. Coevolution and the architecture of mutualistic networks. Evolution, 67(2) :338–354, 2013.  
 3345
- Erik Öckinger and Henrik G Smith. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. Journal of applied ecology, 44(1) :50–59, 2007.
- Werner Von der Ohe, Livia Persano Oddo, Maria Lucia Piana, Monique Morlot, and Peter Martin. Harmonized methods of melissopalynology. Apidologie, 35 :S18–S25, 2004.  
 3350

- Jens M Olesen, Jordi Bascompte, Yoko L Dupont, and Pedro Jordano. The modularity of pollination networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(50) :19891–19896, 2007.
- 3355 Geane Almeida Oliveira, Cândida Maria Lima Aguiar, Maise Silva, and Miriam Gimenes. *Centris aenea* (hymenoptera, apidae) : a ground-nesting bee with high pollination efficiency in *malpighia emarginata* dc (malpighiaceae). Sociobiology, 60(3) :317–322, 2013.
- 3360 Jeff Ollerton, Ruben Alarcón, Nickolas M Waser, Mary V Price, Stella Watts, Louise Cranmer, Andrew Hingston, Craig I Peter, and John Rotenberry. A global test of the pollination syndrome hypothesis. Annals of botany, 103(9) :1471–1480, 2009.
- Jeff Ollerton, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos, 120(3) :321–326, 2011.
- 3365 Juliet L Osborne, Ingrid H Williams, and Sarah A Corbet. Bees, pollination and habitat change in the european community. Bee world, 72(3) :99–116, 1991.
- Robert J Paxton, Julia Klee, Seppo Korpela, and Ingemar Fries. *Nosema ceranae* has infected *apis mellifera* in europe since at least 1998 and may be more virulent than *nosema apis*. Apidologie, 38(6) :558–565, 2007.
- 3375 Theodora Petanidou, Athanasios S Kallimanis, Joseph Tzanopoulos, Stefanos P Sgardelis, and John D Pantis. Long-term observation of a pollination network : fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. Ecology Letters, 11(6) :564–575, 2008.
- Jeffery S Pettis and Keith S Delaplane. Coordinated responses to honey bee decline in the usa. Apidologie, 41(3) :256–263, 2010.
- 3380 CMS Plowright and RC Plowright. The advantage of short tongues in bumble bees (*bombus*) : Analyses of species distributions according to flower corolla depth, and of working speeds on white clover. The Canadian Entomologist, 129(01) :51–59, 1997.
- 3385 Le Point. Miel : chute vertigineuse de la production en france, 03 2015. URL [http://www.lepoint.fr/environnement/miel-chute-vertigineuse-de-la-production-en-france-19-03-2015-1914147\\_1927.php](http://www.lepoint.fr/environnement/miel-chute-vertigineuse-de-la-production-en-france-19-03-2015-1914147_1927.php).
- Tony J Popic, Glenda M Wardle, and Yvonne C Davila. Flower-visitor networks only partially predict the function of pollen transport by bees. Austral Ecology, 38(1) :76–86, 2013.
- 3390 O Porsch. Alte insektentypen als blumenausbeute. Österreichische Botanische Zeitschrift, 64 :104–115, 1958.
- 3395 Simon G Potts, Betsy Vulliamy, Stuart Roberts, Chris O’Toole, Amots Dafni, Gidi Ne’eman, and Pat Willmer. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a mediterranean landscape. Ecological Entomology, 30(1) :78–85, 2005.



- Simon G Potts, Stuart PM Roberts, Robin Dean, Gay Marris, Mike A Brown, Richard Jones, Peter Neumann, and Josef Settele. Declines of managed honey bees and beekeepers in europe. Journal of Apicultural Research, 49(1) :15–22, 2010.
- 3400 Michael Proctor, Peter Yeo, et al. The pollination of flowers. 1973.
- Michael Proctor, Peter Yeo, Andrew Lack, et al. The natural history of pollination. HarperCollins Publishers, 1996.
- Ramadhani Eka Putra and Ida Kinasih. Efficiency of local indonesia honey bees (*apis cerana l.*) and stingless bee (*trigona iridipennis*) on tomato (*lycopersicon esculentum mill.*) pollination. Pakistan Journal of Biological Sciences, 17(1) :86, 2014.
- 3405 QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation, 2013. URL <http://qgis.osgeo.org>.
- 3410 R. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2014. URL <http://www.R-project.org>. ISBN 3-900051-07-0.
- Romina Rader, Ignasi Bartomeus, Lucas A Garibaldi, Michael PD Garratt, Brad G Howlett, Rachael Winfree, Saul A Cunningham, Margaret M Mayfield, Anthony D Arthur, Georg KS Andersson, et al. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. Proceedings of the National Academy of Sciences, 113(1) : 146–151, 2016.
- 3415 Pierre Rasmont, Alain Pauly, Michael Terzo, Sebastien Patiny, Denis Michez, Stephanie Iserbyt, Yvan Barbier, and Eric Haubruge. The survey of wild bees (hymenoptera, apoidea) in belgium and france. Food and Agriculture Organisation, Rome, page 18, 2005.
- Jorgen Ravoet, Jafar Maharramov, Ivan Meeus, Lina De Smet, Tom Wenseleers, Guy Smagghe, and Dirk C De Graaf. Comprehensive bee pathogen screening in belgium reveals *crithidia mellificae* as a new contributory factor to winter mortality. PLoS One, 8(8) :e72443, 2013.
- 3425 Pytrik Reidsma, Tonnie Tekelenburg, Maurits Van den Berg, and Rob Alkemade. Impacts of land-use change on biodiversity : an assessment of agricultural biodiversity in the european union. Agriculture, Ecosystems & Environment, 114(1) :86–102, 2006.
- 3430 Dong Ren. Flower-associated brachycera flies as fossil evidence for jurassic angiosperm origins. Science, 280(5360) :85–88, 1998.
- Susanne S Renner and Robert E Ricklefs. Dioecy and its correlates in the flowering plants. American Journal of Botany, pages 596–606, 1995.
- 3435

- 3440 Fabrice Requier, Jean-François Odoux, Thierry Tamic, Nathalie Moreau, Mickaël Henry, Axel Decourtye, and Vincent Bretagnolle. Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. Ecological Applications, 25(4) :881–890, 2015.
- 3445 Taylor H Ricketts, James Regetz, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A Cunningham, Claire Kremen, Anne Bogdanski, Barbara Gemmill-Herren, Sarah S Greenleaf, Alexandra M Klein, Margaret M Mayfield, et al. Landscape effects on crop pollination services : are there general patterns ? Ecology letters, 11(5) :499–515, 2008.
- Oriane Rollin. Etude multi-échelle du patron de diversité des abeilles et utilisation des ressources fleuries dans un agrosystème intensif. 2013.
- 3450 Albert Romero, Lourdes Chamorro, and Francesc Xavier Sans. Weed diversity in crop edges and inner fields of organic and conventional dryland winter cereal crops in ne spain. Agriculture, Ecosystems & Environment, 124(1) :97–104, 2008.
- 3455 Víctor Rosas-Guerrero, Ramiro Aguilar, Silvana Martén-Rodríguez, Lorena Ashworth, Martha Lopezaraiza-Mikel, Jesús M Bastida, and Mauricio Quesada. A quantitative review of pollination syndromes : do floral traits predict effective pollinators ? Ecology Letters, 17(3) :388–400, 2014.
- 3460 Jordan S Rosenfeld. Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos, 98(1) :156–162, 2002.
- Heather F Sahli and Jeffrey K Conner. Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, raphanus raphanistrum (brassicaceae). American Journal of Botany, 94(2) :203–209, 2007.
- 3465 Christoph Sandrock, Lorenzo G Tanadini, Jeffery S Pettis, Jacobus C Biesmeijer, Simon G Potts, and Peter Neumann. Sublethal neonicotinoid insecticide exposure reduces solitary bee reproductive success. Agricultural and Forest Entomology, 16(2) :119–128, 2014.
- 3470 Jean-Pierre Sarthou and MCD Speight. Les diptères syrphidés, peuple de tous les espaces. Insectes, 137(2) :3–8, 2005.
- 3475 Jeroen Scheper, Menno Reemer, Ruud van Kats, Wim A Ozinga, Giel TJ van der Linden, Joop HJ Schaminée, Henk Siepel, and David Kleijn. Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in the netherlands. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(49) :17552–17557, 2014.
- Christian Schwägerl. In berlin, bringing bees back to the heart of the city. Yale Environment 360, 09 2011.

- Ofrit Shavit, Amots Dafni, and Gidi Ne'eman. Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the mediterranean region of Israel : Implications for conservation. Israel Journal of Plant Sciences, 57(3) :171–183, 2009.
- H Shimanuki, DA Knox, B Furgala, DM Caron, and JL Williams. Diseases and pests of honey bees. Beekeeping in the United States. Agriculture handbook, (335) :118–128, 1980.
- 3485 Ingolf Steffan-Dewenter and Arno Kuhn. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences, 270(1515) :569–575, 2003.
- Ingolf Steffan-Dewenter and Teja Tschardt. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. Oecologia, 122(2) :288–296, 2000.
- 3490 Ingolf Steffan-Dewenter, Ute Münzenberg, Christof Bürger, Carsten Thies, and Teja Tschardt. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. Ecology, 83(5) :1421–1432, 2002.
- Carly J Stevens, Nancy B Dise, J Owen Mountford, and David J Gowing. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. Science, 303(5665) :1876–1879, 2004.
- 3495 A Strachecka, M Gryzinska, and Magdalena Krauze. The influence of environmental pollution on the protective proteolytic barrier of the honeybee *Apis mellifera mellifera*. Polish Journal of Environmental Studies, 19(4) :855–859, 2010.
- 3500 Elisa Thébault. Identifying compartments in presence–absence matrices and bipartite networks : insights into modularity measures. Journal of Biogeography, 40(4) :759–768, 2013.
- Elisa Thébault and Colin Fontaine. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. Science, 329(5993) :853–856, 2010.
- 3505 F Christian Thompson and JR Vockeroth. 51. family syrphidae. Bishop Mus. Spec. Publ, 86 :437–458, 1989.
- Vincent A Traag and Jeroen Bruggeman. Community detection in networks with positive and negative links. Physical Review E, 80(3) :036115, 2009.
- 3510 Teja Tschardt, Achim Gathmann, and Ingolf Steffan-Dewenter. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies : community structure and interactions. Journal of applied ecology, 35(5) :708–719, 1998.
- 3515 Jason M Tylianakis. The global plight of pollinators. Science, 339(6127) :1532–1533, 2013.

- 3520 Carlos E Valdivia and Hermann M Niemeyer. Do floral syndromes predict specialisation in plant pollination systems? assessment of diurnal and nocturnal pollination of *escallonia myrtoidea*. New Zealand Journal of Botany, 44(2) :135–141, 2006.
- Hans Van Dyck, Arco J Van Strien, Dirk Maes, and Chris AM Van Swaay. Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. Conservation Biology, 23(4) :957–965, 2009.
- 3525 Narcís Vicens and Jordi Bosch. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *osmia cornuta* and *apis mellifera* (hymenoptera : Megachilidae and apidae). Environmental Entomology, 29(3) :413–420, 2000.
- 3530 Cyrille Violle, Peter B Reich, Stephen W Pacala, Brian J Enquist, and Jens Kattge. The emergence and promise of functional biogeography. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(38) :13690–13696, 2014.
- 3535 Stefan Vogel. Blütenbiologische typen als elemente der Sipplgliederung. Number 1. G. Fischer, 1954.
- Michiel F Wallisdeevries, Chris AM Van Swaay, and Calijn L Plate. Changes in nectar supply : a possible cause of widespread butterfly decline. Current zoology, 58(3) :384–391, 2012.
- 3540 Annett Wania, Ingolf Kühn, and Stefan Klotz. Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in central germany : spatial gradients of species richness. Landscape and Urban Planning, 75(1) :97–110, 2006.
- 3545 Nikolas M Waser, Lars Chittka, Mary V Price, Neal M Williams, and Jeff Ollerton. Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology, 77(4) :1043–1060, 1996.
- C Westphal, I Steffan-Dewenter, and T Tscharrntke. Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. Journal of Applied Ecology, 46(1) :187–193, 2009.
- 3550 Catrin Westphal, Ingolf Steffan-Dewenter, and Teja Tscharrntke. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. Ecology Letters, 6(11) :961–965, 2003.
- Bruce White. Small hive beetle. Apiacta, 38 :295–301, 2004.
- 3555 Penelope R Whitehorn, Stephanie O’Connor, Felix L Wackers, and Dave Goulson. Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. Science, 336(6079) :351–352, 2012.
- Neal M Williams and Claire Kremen. Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. Ecological applications, 17(3) :910–921, 2007.

3560 Fei Yuan and Marvin E Bauer. Comparison of impervious surface area and normalized difference vegetation index as indicators of surface urban heat island effects in landsat imagery. Remote Sensing of Environment, 106(3) :375–386, 2007.

Romée van der Zee, Robert Brodschneider, Valters Brusbardis, Jean-  
3565 Daniel Charriere, Robert Chlebo, Mary F Coffey, Bjørn Dahle, Marica M Drazic, Lassi Kauko, Justinas Kretavicius, et al. Results of international standardised beekeeper surveys of colony losses for winter 2012–2013 : analysis of winter loss rates and mixed effects modelling of risk factors for winter loss. Journal of Apicultural Research, 53(1) :19–34, 2014.  
3570