



BAUM – Biodiversité, aménagement urbain et morphologie

Jean-Christophe Foltête, Lise Ropars, François-Marie Martin, Gilles Vuidel,
Paul Savary, Céline Clauzel, Marc Bourgeois, Agnès Fougeron, Stéphane
Garnier

► To cite this version:

Jean-Christophe Foltête, Lise Ropars, François-Marie Martin, Gilles Vuidel, Paul Savary, et al.. BAUM – Biodiversité, aménagement urbain et morphologie: Projet RÉAUMUR. PUCA (Plan Urbanisme Construction Architecture); OFB, Office Français de la Biodiversité. 2024. hal-04521377

HAL Id: hal-04521377

<https://hal.science/hal-04521377>

Submitted on 26 Mar 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.



Liberté • Égalité • Fraternité

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

Ministère
de la Transition
écologique
et solidaire

Ministère
de la Cohésion
des Territoires
et des Relations
avec les
Collectivités
territoriales

PUCA

plan
urbanisme
construction
architecture



BAUM – Biodiversité, aménagement urbain et morphologie

Projet RÉAUMUR Rapport final

Février 2024

Sommaire

Auteurs	4
Résumé	5
Contexte et objectif du projet	7
1. Réseaux plantes-pollinisateurs dans l'agglomération de Dijon	9
1.1. Préparation des données	9
1.2. Liens entre réseaux d'interaction, formes urbaines et réseaux d'habitat	15
1.3. Discussion	23
2. Analyse de la richesse en pollinisateurs en France métropolitaine.....	24
2.1. Données mobilisées	24
2.2. Résultats	30
2.3. Discussion	33
Conclusion générale	36
Références bibliographiques	37
Table des figures.....	40
Table des tableaux.....	40
Annexe	41

Auteurs

Ce projet a rassemblé une équipe de chercheurs en géographie, écologie et informatique. Il a été réalisé principalement au laboratoire ThéMA (Université de Franche-Comté), en lien avec Dijon Métropole, le Muséum National d'Histoire Naturelle, les Universités de Bourgogne, Paris 1 Panthéon-Sorbonne, Concordia et Lyon 3. Les auteurs du rapport sont les suivants :

Jean-Christophe Foltête¹, Lise Ropars^{1,2}, François-Marie Martin¹, Gilles Vuidel¹, Paul Savary³, Céline Clauzel⁴, Marc Bourgeois⁵, Agnès Fougeron⁶, Stéphane Garnier⁷

1. Université de Franche-Comté, CNRS, ThéMA, Besançon
2. Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, CESCO, Paris
3. Université de Concordia, Montréal
4. Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, CNRS, Ladyss, Paris
5. Université Lyon 3, CNRS, Environnement Ville Société, Lyon
6. Dijon Métropole, Jardin des Sciences & Biodiversité, Dijon
7. Université de Bourgogne, CNRS, Biogéosciences, Dijon

Les auteurs remercient :

- Stéphane Puissant, entomologue à Dijon Métropole, pour son appui à la mise en place de la phase de terrain,
- Matthieu Aubert, Eric Dufrêne et David Genoud, entomologues qui ont identifiés les espèces d'abeilles sauvages,
- Prisca Mahé, technicienne en appui sur les sessions de terrain,
- Damien Roy, géomaticien à ThéMA, pour le traitement de l'image satellite,
- Stéphane Garnaud-Corbel et l'OFB pour l'accompagnement administratif et financier,
- Philippe Clergeau, Sophie Carré et toute l'équipe de l'appel BAUM pour l'animation scientifique.

RÉAUMUR : Réponses Écologiques Aux Morphologies Urbaines

Résumé

Le projet RÉAUMUR vise à identifier l'influence de la morphologie urbaine sur les communautés d'insectes pollinisateurs et leurs interactions avec la flore locale. Partant du constat que sur le gradient d'urbanisation opposant les périphéries rurales et les centres urbains, ces communautés sont favorisées par une densité intermédiaire de tissus urbains, le projet s'est focalisé sur cette gamme de densité pour aborder le rôle des configurations urbaines. Il repose sur l'hypothèse principale que la richesse de la communauté des pollinisateurs et les interactions avec la flore sont favorisées par les formes de bâti contenant une plus grande part de surfaces herbacées continues et, à un niveau plus général, par la connectivité des milieux herbacés au sein de la trame urbaine. Pour étudier ces questions, deux volets ont été mis en œuvre : un volet local appliqué à l'agglomération de Dijon et un volet national appliqué à 45 agglomérations urbaines de la France métropolitaine. Dans les deux cas, des données sur les pollinisateurs ont été acquises pour définir les réponses biologiques à analyser. Parallèlement, des données géographiques ont été traitées pour définir des variables spatialisées représentant les hypothèses en jeu. Les analyses statistiques réunissant ces données ont tout d'abord permis de retrouver les éléments connus, à savoir le rôle fondamental de la diversité florale, l'importance de la quantité de ressources herbacées locales, le rôle défavorable des cultures dans l'environnement proche. Les analyses ont aussi conduit au constat que les tissus urbains occupés principalement par l'habitat pavillonnaire offraient une moins grande richesse en pollinisateurs, par rapport aux tissus incluant de grands bâtiments commerciaux. L'interprétation de ces résultats montre que pour mieux comprendre les différences entre les configurations urbaines, les structures spatiales déterminées par l'occupation du sol doivent être directement couplées avec les modes de gestion et les usages des espaces herbacés.

Abstract

The goal of the RÉAUMUR project was to identify the influence of urban morphology on pollinators communities, including the interactions with local flora. Given that these communities are favoured by intermediate densities of urban fabric on the urbanisation gradient, the project was focused on this range of density to address the role of urban patterns. We assumed that pollinator richness and the interactions with flora are favoured by urban patterns including a large part of continuous herbaceous areas and, at a broader level, by the connectivity of herbaceous environment in the urban layout. To address these issues, two steps were carried out: a local analysis applied to the agglomeration of Dijon (France), and a national analysis applied to a set of 45 urban agglomerations of metropolitan France. In both cases, data on pollinators were acquired to define biological responses to be analysed. At the same time, geographical data were processed to define spatialised variables representing the assumptions to be tested. The statistical analyses gathering these data led first to come back on expected elements, as the basic influence of vegetal diversity, the importance of the amount of local herbaceous resources, and the negative role of culture in the surrounding environment. These analyses also led to notice that urban fabric mainly composed of detached houses provides a lower pollinator richness than urban fabric including large commercial buildings. The interpretation of these outcomes shows that for a better understanding of differences between urban patterns, spatial structures defined by land cover should be directly coupled with management types and usages of herbaceous areas.

Contexte et objectif du projet

Le projet RÉAUMUR vise à explorer les liens entre la configuration spatiale des tissus urbains et les communautés d'insectes pollinisateurs, en interaction avec la flore locale. Il se place dans le cadre des études d'écologie urbaine cherchant à identifier les déterminants de la biodiversité en milieu urbain (Savard et al., 2000).

Les insectes pollinisateurs font l'objet d'une attention particulière au sein des études d'écologie urbaine, car ils jouent un rôle clé dans le processus de pollinisation (Smith et al., 2015). Globalement, ces espèces connaissent un fort déclin (Biesmeijer et al., 2006; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019), et en particulier les espèces spécialistes (Jacquemin et al., 2020). Une telle évolution est principalement due aux pollutions environnementales, notamment à celles qui résultent de l'intensification agricole (LeBuhn and Vargas Luna, 2021; Muratet and Fontaine, 2015). En conséquence, les agglomérations urbaines jouent un rôle de refuge pour une bonne partie de ces espèces (Baldock et al., 2015; Hall et al., 2017; Theodorou et al., 2020). Cependant, la protection et le maintien de ces communautés dans les zones urbaines sont encore un défi, car d'une part leur richesse et leur abondance sont inférieures à celles qu'on rencontre dans les milieux semi-naturels (Bates et al., 2011), et d'autre part leurs réponses aux contraintes de l'environnement urbain s'avèrent dépendantes des traits spécifiques (Cohen et al., 2022; LeBuhn and Vargas Luna, 2021). En effet, l'urbanisation tend à privilégier les espèces généralistes ou nichant dans des cavités, au détriment des espèces spécialistes ou nichant au sol (Casanelles-Abella et al., 2022; Geslin et al., 2016; Jacquemin et al., 2020; Wenzel et al., 2020).

Malgré cette variabilité interspécifique, les études sur les pollinisateurs en milieu urbain montrent des éléments récurrents. Localement, on a constaté à de multiples reprises le rôle important de la diversité florale (Anderson et al., 2023; Bates et al., 2011; Cohen et al., 2022; Desaegher et al., 2018; Roguz et al., 2023; Sikora et al., 2020; Wang et al., 2024). Dans la plupart des cas, l'origine des espèces florales, qu'elles soient natives ou pas, n'a pas d'impact important (Martins et al., 2017) alors qu'inversement, le mode de gestion des espaces verts est un élément fondamental (Dylewski et al., 2020; Persson et al., 2020). À une échelle plus globale, la richesse et l'abondance des pollinisateurs dépendent principalement de la quantité de végétation disponible dans la trame urbaine (Wenzel et al., 2020). Cela explique qu'au niveau des agglomérations urbaines, on observe souvent un motif dépendant de la densité des tissus urbains, malgré l'adaptation du régime alimentaire de certaines espèces en fonction de la densité (Casanelles-Abella et al., 2022). Selon ce gradient d'urbanisation, les faibles densités humaines (ou faibles proportions de sols imperméables) rencontrées dans les périphéries urbaines favorisent la richesse en pollinisateurs par rapport aux fortes densités des centres urbains (Fortel et al., 2014; Geslin et al., 2016; Persson et al., 2020).

Toutefois, quand il s'agit de distinguer différents motifs urbanistiques selon leur capacité à accueillir des pollinisateurs, peu d'éléments sont identifiés dans la littérature (Wenzel et al., 2020). On ne sait pas grand-chose des liens entre la configuration spatiale du bâti et les communautés de pollinisateurs, en dehors du gradient d'urbanisation signalé plus haut. Ce gradient urbain-rural, utilisé comme grille de lecture habituelle, donne une importance prépondérante à la composition du paysage et à la quantité locale de verdure. Mais il conduit à masquer les impacts potentiellement différenciés de certaines configurations spatiales. On ne sait pas si par exemple les habitats pavillonnaires et collectifs jouent un rôle différent pour une densité humaine du même ordre de grandeur. On ne sait pas non plus si la connectivité écologique au sein de la matrice urbaine est déterminante, qu'elle représente l'accès aux ressources (butinage) ou les flux de dispersion. Peu d'étude essaie d'inclure le rôle des corridors biologiques présents dans la trame urbaine, comme cela est fait pour d'autres groupes taxonomiques (voir par exemple Alves d'Acampora et al., 2023). Des critères de distance sont parfois mobilisés (Banaszak-Cibicka et al., 2016; Buchholz et al., 2020), mais ne reposent pas sur des méthodes précises comme celles utilisées en écologie du paysage pour caractériser la connectivité écologique. Or, les notions de connectivité et de fragmentation d'habitat peuvent être appliquées au paysage urbain pour analyser les communautés d'insectes (Fattorini et al., 2018). Toutes ces questions rejoignent, de façon directe ou indirecte, le débat fondamental qui anime l'écologie du paysage au sujet de la fragmentation et de la connectivité (Fahrig et al., 2019; Fletcher et al., 2018).

Dans ce contexte, le projet RÉAUMUR vise à caractériser finement les tissus urbains et la configuration spatiale de l'habitat ouvert pour mieux comprendre l'influence des motifs urbanistiques sur la distribution des insectes pollinisateurs. Il comporte deux volets complémentaires : un volet local focalisé sur l'agglomération dijonnaise et en lien avec Dijon Métropole (partie 1 de ce rapport), un volet national appliqué à la France métropolitaine pour analyser une grande série de configurations urbanistiques (partie 2 de ce rapport).

Partant de réponses représentant la diversité des communautés de pollinisateurs et la stabilité des réseaux mutualistes entre les plantes et ces insectes, deux hypothèses principales sont posées :

(1) Pour une gamme de densité urbaine modérée, la prise en compte de motifs urbanistiques améliore la compréhension de la structure des communautés de pollinisateurs et des interactions plantes-pollinisateurs, par rapport au simple gradient d'urbanisation. Cette hypothèse est centrée sur la morphométrie des tissus urbains et relève de la géographie urbaine et de l'urbanisme.

(2) La connectivité des espaces verts dans la trame urbaine et avec les espaces semi-naturels périphériques favorise la diversité des pollinisateurs au sein des quartiers. Cette hypothèse, centrée sur les réseaux écologiques et la connexion aux corridors herbacés, relève de l'écologie du paysage et permet une intégration multi-échelle de l'accès aux ressources déterminants la distribution de l'entomofaune.

Les deux hypothèses se sont traduites par la constitution de variables spécifiques mises en œuvre dans les deux volets du projet. Ces variables viennent s'ajouter aux variables mobilisées habituellement dans les études sur les déterminants des pollinisateurs, adaptées ici en fonction de l'échelle spatiale considérée et des données disponibles. Ainsi, les types d'espaces verts sont pris en compte et considérés comme des proxys du mode de gestion pour le volet sur Dijon, mais ne peuvent être considérés aussi finement pour le volet national où seulement deux catégories sont considérées : prairies et surfaces herbacées non agricoles.

1. Réseaux plantes-pollinisateurs dans l'agglomération de Dijon

Ce volet du projet s'est focalisé sur les abeilles sauvages présentes dans l'agglomération de Dijon. Il a été réalisé en amont du volet national, car il a été contraint par le calendrier de la phase de terrain nécessaire à la constitution des données. Le besoin de précision taxonomique exigé par les réseaux plantes-pollinisateurs a conduit à écarter les données SPIPOLL disponibles localement et envisagées initialement, pour privilégier une acquisition de données de terrain spécifiques à ce projet. De plus, le protocole SPIPOLL se focalise à observer une espèce de plante pendant 20 minutes, ce qui ne permettait pas de réaliser une acquisition des données de manière efficace et complète. Cette phase du travail a été pilotée par Lise Ropars avec l'aide Prisca Mahé.

1.1. Préparation des données

Pour répondre à la problématique, nous avons constitué un jeu de donnée aussi indépendant que possible du gradient de densité au sein de l'agglomération. Pour cela, les données géographiques décrivant le bâti et l'occupation du sol ont fait l'objet d'analyses préparatoires pour stratifier l'échantillonnage de terrain. Cet échantillonnage a été basé sur un découpage de la ville en îlots urbains, définis principalement par la voirie.

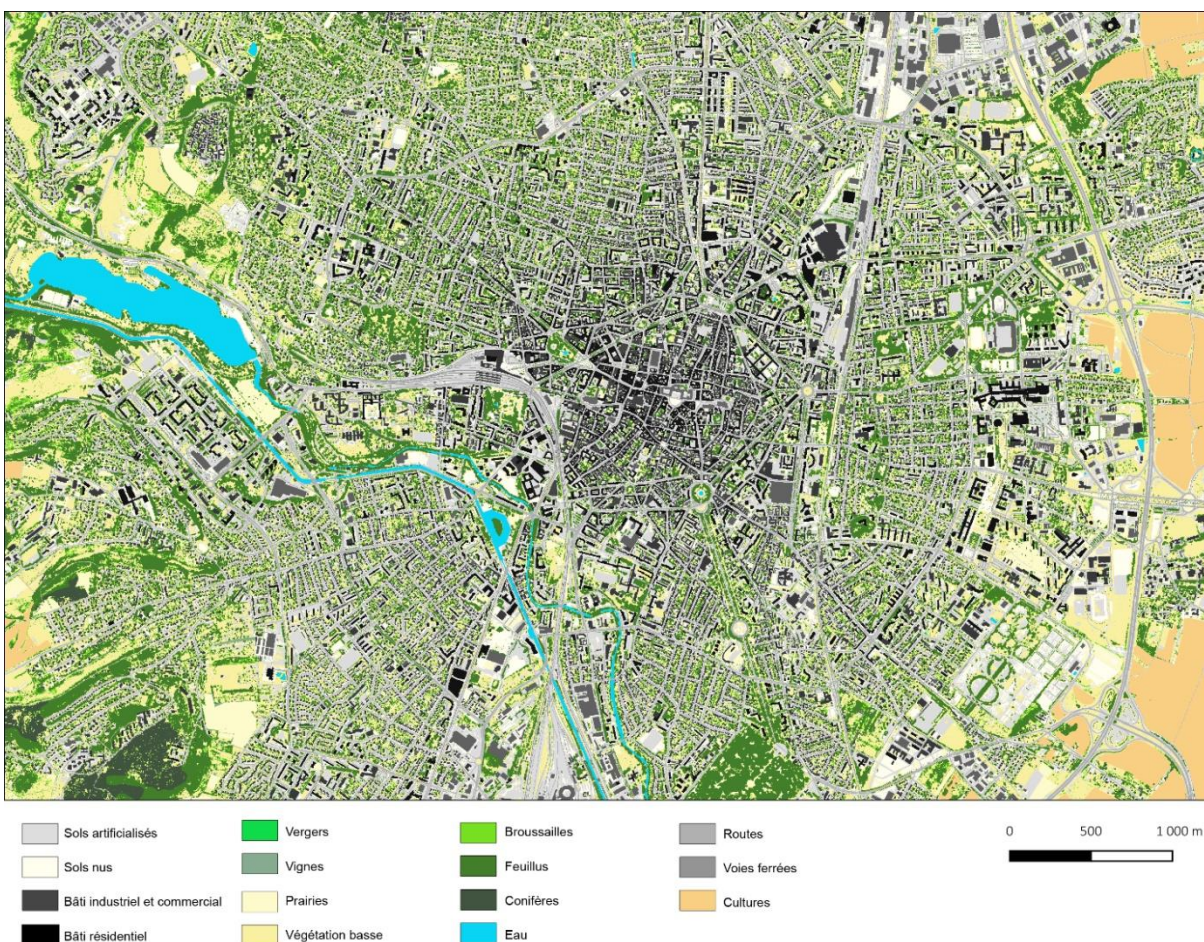


Figure 1. Carte d'occupation du sol sur l'agglomération de Dijon (extrait central, nomenclature simplifiée).

1.1.1. Données géographiques

Les données décrivant le bâti et la voirie sont issues de la BD Topo (IGN). Elles ont été utilisées d'une part sous forme vectorielle pour caractériser les tissus urbains. Elles ont par ailleurs été assemblées avec trois autres sources de

données pour créer une carte d'occupation du sol. Le Registre Parcellaire Graphique (Agence des Services de Paiements) a permis de préciser l'usage des terres agricoles. Une image satellite Pléiades à très haute résolution spatiale (50 cm) a été utilisée pour caractériser la végétation intra-urbaine, par le biais d'un indice de végétation MSAVI (soil-adjusted vegetation index, Qi et al., 1994). Enfin, un Modèle Numérique de Surface dérivé de données LIDAR à 1 m de résolution spatiale, mis à disposition par Dijon Métropole, a permis de préciser les classes de végétation en fonction des spécificités des pollinisateurs. La carte finale comporte 40 catégories d'occupation du sol sur une couche raster à 1 m de résolution spatiale (figure 1). Le détail des classes figure en annexe. Dans les opérations suivantes, les classes « prairie » et « végétation basse » ont été groupées pour constituer l'habitat herbacé.

Des îlots urbanistiques, correspondant à la définition de « blocks » dans (Dibble et al., 2019), ont été définis en considérant les voies routières, les voies ferrées et les surfaces en eau comme des limites au sein de la trame urbaine. Ces îlots ont servi d'unités spatiales de référence pour disposer d'une première caractérisation de la morphologie du bâti aidant à stratifier l'échantillonnage de terrain (figure 2).



Figure 2. Îlots bâtis (délimités en blanc) superposés à l'occupation du sol (extrait sur l'agglomération de Dijon).

1.1.2. Stratification de l'échantillonnage de terrain

Deux analyses ont été mises en œuvre pour préparer l'échantillonnage de terrain : (1) le calcul d'indicateurs morphologiques et paysagers caractérisant le contenu des îlots, (2) des indicateurs de connectivité écologique exprimant la position des îlots sur les réseaux d'habitats herbacés.

(1) *Indicateurs morphologiques* (tableau 1). Les descripteurs des milieux herbacés et arborés sont des indices caractérisant les taches, classiquement utilisés en écologie du paysage, comme dans l'application Fragstats¹. Les indices appliqués au bâti sont de nature morphométrique. Au sein de la littérature sur la morphologie urbaine, qui n'est pas très unifiée (Fleischmann et al., 2021), nous avons retenu des indices décrivant un ensemble de bâtiments dans une surface donnée (Araldi et al., 2022; Fleischmann et al., 2022), en évitant les calculs adaptés à une vision piétonne de la morphologie (Guyot et al., 2021) ou basés uniquement sur les relations spatiales (Caruso et al., 2017).

¹ McGarigal K., Cushman S.A. and Ene E. (2012) FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>

(2) *Indicateurs de connectivité écologique*, dérivés des réseaux d'habitats définis sous forme de graphes (Foltête et al., 2012; Galpern et al., 2011). La description de leur mode de calcul est indiquée en section 1.2.3. La suite des explications sur l'échantillonnage de terrain n'abordera que les indicateurs morphologiques, mais le même type de démarche a été effectué en parallèle pour obtenir un fort contraste des valeurs de connectivité parmi les sites d'étude.

Variable	Code	Description
Variables décrivant le bâti		
Building coverage	BD	Ratio entre la surface bâtie et la surface de l'îlot
Building contiguity	BC	Indice de fragmentation, rapport entre îlots bâtis et bâtiments individuels
Building frequency along the streets	BF	Ratio du nombre de bâtiments par la longueur des rues
Building height	BH	Ratio entre volume bâti et surface de l'îlot
Open Space Width	BW	Ratio entre espaces ouverts et longueur des rues
Height/Width ratio	BHW	Ratio entre hauteur moyenne des bâtiments et espaces ouverts de l'îlot
Build patch mean area	BAM	Surface moyenne des taches bâties
Build patch standard dev area	BASTD	Ecart-type des surfaces des taches bâties
Variables décrivant l'habitat herbacé		
Habitat density	HD	Surface relative de l'habitat ouvert dans l'îlot
Number of habitat patches	HN	Nombre de tache d'habitat par hectare
Habitat patch mean area	HAM	Surface moyenne des taches d'habitat
Habitat patch standard dev area	HASTD	Ecart-type des surfaces des taches d'habitat
Variables décrivant la forêt		
Forest density	FD	Ratio entre surface en forêt et surface de l'îlot
Number of forest patches	FN	Nombre de taches de forêt par hectare
Forest patch mean area	FAM	Surface moyenne des taches de forêt
Forest patch standard dev area	FASTD	Ecart-type des surfaces des taches de forêt

Tableau 1. Liste des variables morphologiques et paysagères pour caractériser les îlots.

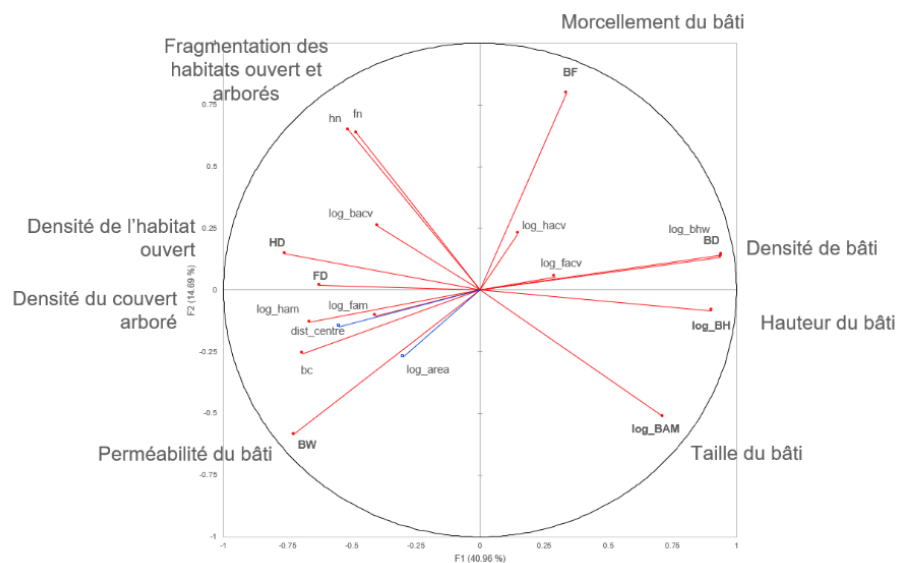


Figure 3. Cercle des corrélations issus de l'ACP des variables morphologiques par îlot.

Le facteur 1 en abscisse exprime le gradient de minéralité lié à l'opposition centre-périphérie, le facteur 2 en ordonnée exprime un gradient de morcellement du bâti opposant des formes individuelles (en haut) et collectives (en bas).

Les variables du tableau 1 calculées au niveau des îlots ont été synthétisées par analyse en composantes principales (ACP), en intégrant la distance euclidienne au centre-ville et la surface des îlots en tant que variables passives (figure 3). Cette analyse a permis d'identifier la dimension morphologique la plus indépendante du gradient centre-périphérie lié à la densité du bâti : il s'agit du facteur 2 (en ordonnée), qui oppose le bâti de forme massive (maisons mitoyennes, grands ensembles) au bâti composé de maisons séparées (pavillons).

1.1.3. Acquisition des données sur les réseaux plantes-abeilles

Compte tenu du compromis à trouver entre le nombre de placettes d'observations et le temps nécessaire à plusieurs passages au cours de la saison printemps-été 2021, nous avons défini 35 placettes. Celles-ci ont été réparties dans la trame urbaine de façon à maximiser autant que possible le contraste de configuration du bâti et de connectivité au milieu herbacé. Ainsi, selon la position de tous les îlots dans l'ACP des variables morphologiques (figure 4), les 35 placettes se distribuent plutôt selon le gradient du facteur 2. Chacune a été associée à une catégorie d'espace vert parmi 5 possibilités : parc urbain public, parc urbain privé, square, jardin privatif, friche.

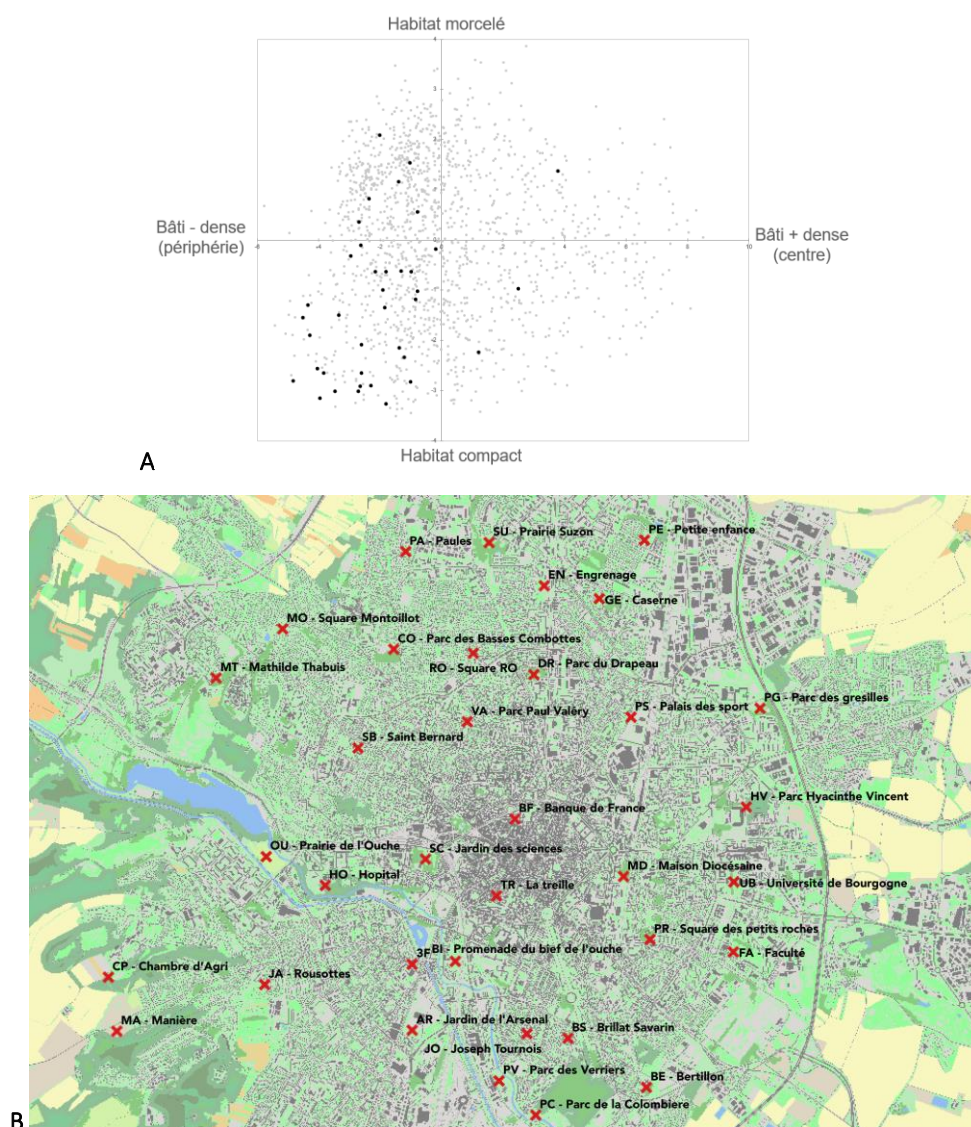


Figure 4. Localisation des 35 placettes d'échantillonnage.

(A) Position des placettes d'observation (points noirs) parmi les îlots répartis dans l'espace factoriel des variables morphologiques.

(B) Position des 35 placettes dans l'espace géographique de l'agglomération de Dijon.

Sur chaque placette, 6 transects de 5 mètres ont été choisis sur les zones de milieu ouvert les plus fleuries dans un rayon de 100 m, si possible en pelouse rase sans tonte, prairie ou friche. Sur chaque transect, les espèces végétales en fleurs ont été listées et pour chacune d'entre elles, le nombre de fleurs ouvertes a été renseigné, et les abeilles sauvages ont été capturées pendant 2 minutes 30 (figure 5). L'acquisition des données a été réalisée d'avril à juillet 2021 durant 5 sessions d'échantillonnage.



Figure 5. Phases de relevés de terrain.

Les abeilles sauvages ont été placées dans un pilulier rempli d'éther après la visite d'une espèce végétale, puis mises en collection au laboratoire. Les collections ont été envoyées à trois experts (Eric Dufrêne pour les espèces parasites, David Genoud pour les *Andrenidae* et *Apidae*, et Matthieu Aubert pour les *Colletidae*, *Megachilidae* et *Militidae*) pour l'identification de l'espèce de chaque individu. Elles ont ensuite été transmises au Jardin des Sciences Biodiversité de Dijon pour mise en collection.

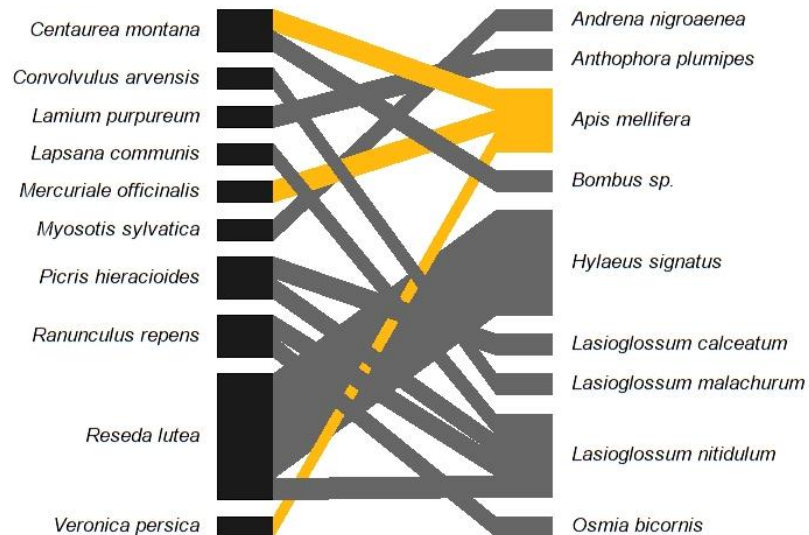
Espèce (latin)	Espèce (français)	Nombre d'abeilles capturées
<i>Taraxacum officinalis</i>	Pissenlit	91
<i>Ranunculus repens</i>	Renoncule rampante	84
<i>Bellis perennis</i>	Pâquerette	74
<i>Lamium purpureum</i>	Lamier pourpre	61
<i>Coronilla varia</i>	Coronille changeante	39
<i>Torilis arvensis</i>	Torilis des champs	34
<i>Bryonia dioica</i>	Bryone dioïque	29
<i>Lotus corniculatus</i>	Lotier corniculé	23
<i>Crepis capillaris</i>	Crépide capillaire	21
<i>Vicia tenuifolia</i>	Vesce à petites feuilles	20

Tableau 2. Liste des 10 espèces de plantes ayant reçu le plus de visites d'abeilles sauvages.

Sur les 35 sites, 292 espèces de plantes ont été échantillonnées dont 142 ont reçu au moins une visite d'abeille sauvage. Près de 1 800 interactions plantes-abeilles ont été observées, dont 1 097 ont été réalisées par les abeilles sauvages. Les plantes ayant reçu le plus de visites d'abeilles sauvages sont le pissenlit (*Taraxacum officinalis*), le bouton d'or (*Ranunculus repens*) et la pâquerette (*Bellis perennis*). Elles sont suivies par des espèces de plantes caractéristiques des pelouses rases (tableau 2). En moyenne, les réseaux d'interactions par site se composent d'environ 15 plantes et 10 espèces d'abeilles intégrant l'abeille domestique (figure 6). Concernant les abeilles, 129 espèces ont été recensées. Les espèces les plus abondantes sont l'abeille domestique (*Apis mellifera*), l'Anthophage

plumeuse (*Anthophora plumipes*) et le bourdon terrestre (*Bombus gr. terrestris*). Considérant leurs régimes alimentaires, 27 espèces sont spécialistes, 83 généralistes et 7 cleptoparasites. Si on exclut les espèces parasites, 66 espèces d'abeilles sauvages nichent dans le sol et 48 au-dessus du sol (cavités).

(a) Site 3F



(b) Jardin des sciences

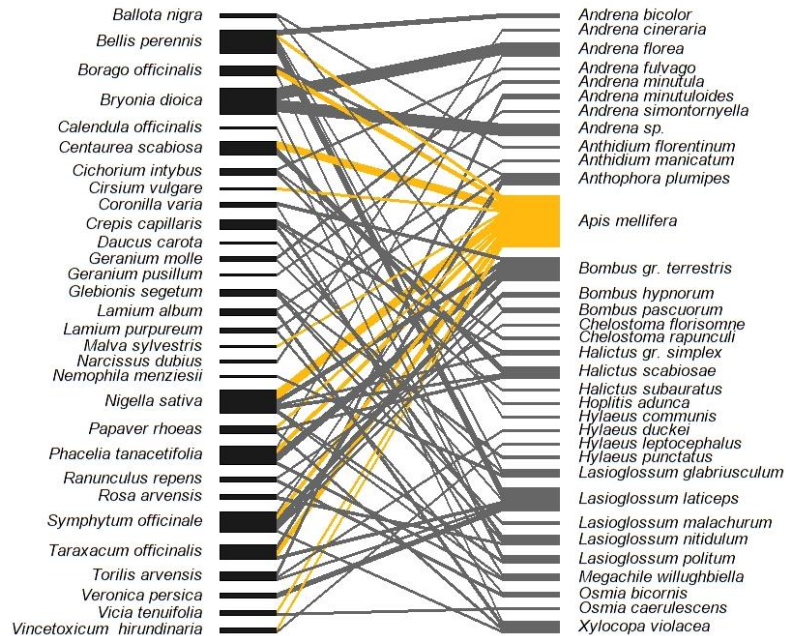


Figure 6. Réseaux d'interactions entre plantes et abeilles sur le site 3F (a) et sur le site Jardin des Sciences (b). Les espèces de plantes sont à gauche, les espèces d'abeilles sont à droite. L'abeille domestique est figurée en orange. La largeur des liens est proportionnelle au nombre d'individus capturés.

À partir des données récoltées au niveau « espèce », les réseaux d'interactions plantes-abeilles ont donné lieu au calcul de 5 variables réponses (Bascompte and Jordano, 2014) qui seront ensuite au cœur des analyses :

- Richesse totale en plantes : nombre total d'espèces de plante.
- Richesse totale en abeilles : nombre total d'espèces d'abeilles.
- Connectance : rapport du nombre de liens plantes-abeilles par rapport à tous les liens possibles.

- Nestedness : niveau d’emboîtement des réseaux entre espèces généralistes et espèces spécialistes.
- Modularité : niveau de séparation des réseaux en clusters d’interactions plantes-abeilles.

1.2. Liens entre réseaux d’interaction, formes urbaines et réseaux d’habitat

Il s’agissait de relier statistiquement les variables réponse aux variables de configuration spatiale représentant des déterminants potentiels. Ces analyses se sont avérées délicates à mener en raison du faible nombre de sites échantillonnés, les résultats présentés sont donc de nature exploratoire. Nous avons d’abord examiné les liens avec chaque groupe de variable thématique séparément (type d’espace vert, morphologie du bâti, connectivité), puis nous avons construit un modèle intégré.

1.2.1. Type d’espace vert urbain

Les 5 variables réponses ont tout d’abord été comparées en fonction des types d’espaces verts. Toutefois, les boîtes à moustaches et l’analyse de variance sont peu valides en raison des faibles fréquences par type d’espace vert. Il ressort que la richesse en abeilles varie assez fortement en fonction du type d’espace vert (proche d’un niveau significatif avec $p=0.066$), avec en moyenne davantage d’espèces dans les parcs urbains (publics ou privés) que dans les jardins privatifs (figure 7). Cependant, vis-à-vis des réponses biologiques qui synthétisent les réseaux d’interaction plantes-abeilles, les types d’espaces verts ne semblent pas se différencier parmi les 35 sites considérés. On note néanmoins une connectance plus forte et une modularité plus faible dans les jardins privatifs, ce qui pourrait suggérer une place plus importante prise par les espèces généralistes dans ce type d’espace vert.

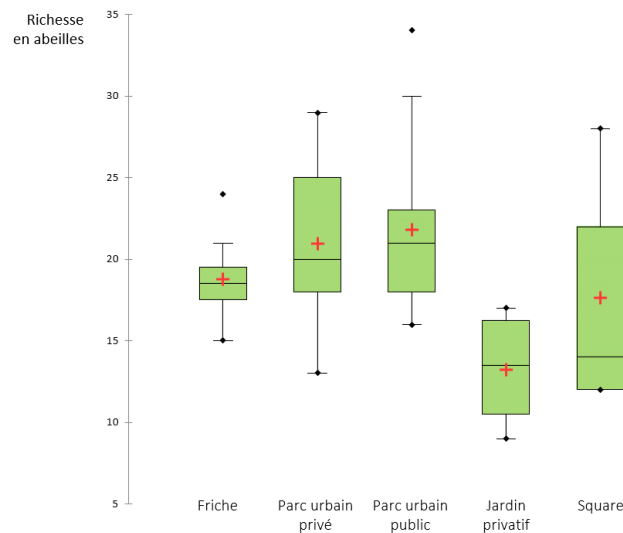


Figure 7. Nombre d’espèces d’abeilles en fonction des types d’espace vert.

Pour vérifier cette interprétation de la modularité plus faible dans les jardins privatifs, nous sommes revenus sur les traits fonctionnels des espèces répertoriées sur chaque placette. 5 traits fonctionnels ont été considérés : la taille (petite, grande), la distance moyenne de dispersion (classe entre 400 et 1000 m), la sociabilité (solitaire, sociale ou en agrégat), le lectisme ou forme de butinage (oligolectisme, polylectisme, ou cleptoparasitisme), le mode d’habitat (colonie, cavicole, rubicole, terricole, parasite). Une analyse en composantes principale (ACP) appliquée aux proportions de chaque modalité de ces traits montre qu’une dimension principale peut être définie (figure 8a), opposant les sites comportant une plus grande proportion de petites abeilles oligolectiques, solitaires, terricoles et avec une plus faible portée de déplacement aux sites comportant davantage d’abeille polygolectiques de grande taille, sociales ou en colonies et de plus grande portée de déplacement. Ce facteur représente donc bien un gradient de communautés plus spécialistes (en valeurs négatives) vers des communautés plus généralistes (en valeurs

positives). La comparaison de la distribution de ce facteur par type d'espace vert (figure 8b) ne montre pas de différence claire, et met surtout en avant la grande variabilité des formes de communautés trouvées dans les jardins privés. Ceci montre qu'on ne peut pas interpréter systématiquement la plus faible modularité des jardins privés comme une plus forte proportion d'espèces généralistes, mais plutôt comme un déficit d'espèces.

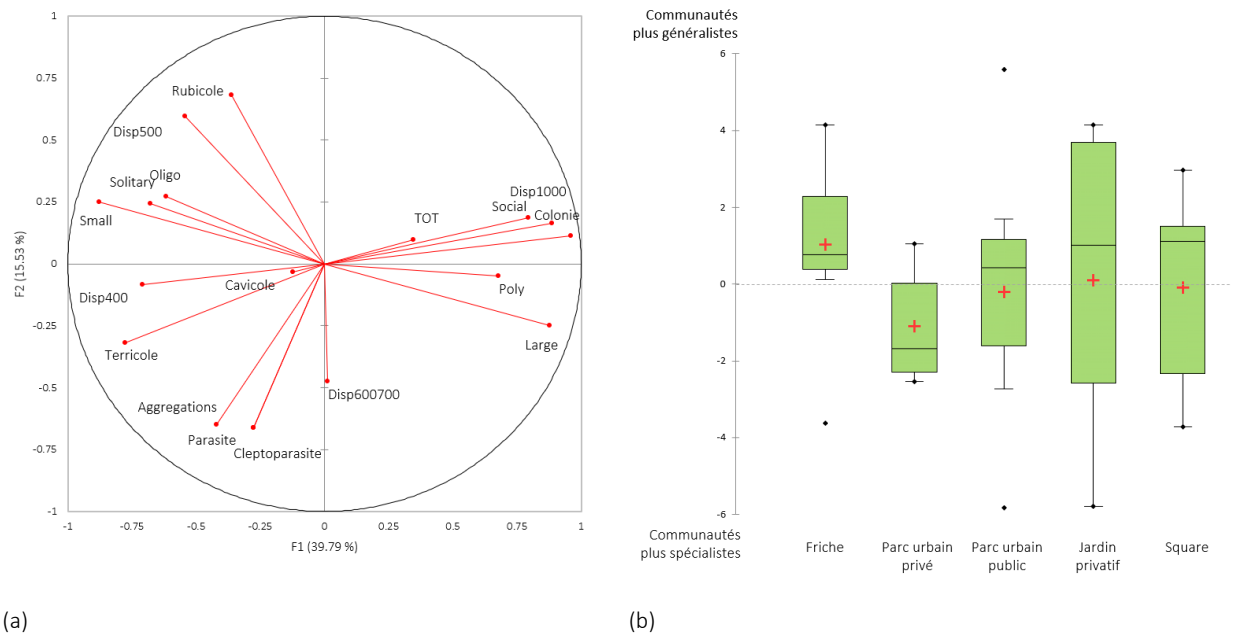


Figure 8. ACP des traits fonctionnels et distribution du premier facteur par type d'espace vert

1.2.2. Morphologie du bâti

Méthode

Les variables décrivant le bâti, présentées dans le tableau 1, peuvent être calculées (1) au sein des îlots dans lesquels les 35 sites se situent, comme pour l'analyse préparatoire (figure 2), ou (2) dans des voisinages circulaires autour de ces sites. Dans le premier cas, le calcul obéit à une logique urbanistique puisque les îlots correspondent souvent à des zones dont les éléments bâtis partagent le même historique de construction. Toutefois, la taille et la forme des îlots sont variables, ce qui entraîne l'effet classique de MAUP. Dans le second cas, le calcul obéit à une logique écologique, par un centrage de la mesure à partir de chaque site d'observation, indépendamment du découpage en îlots. Il en résulte une similarité de forme et de taille du support de calcul (pas d'effet MAUP), mais cet avantage s'accompagne d'une plus grande hétérogénéité des formes urbaines considérées.

Résultats

Selon la première option de calcul, les analyses croisées (corrélations de Spearman) entre les 8 variables morphologiques et les 5 réponses biologiques ne donnent aucune relation significative, en dehors du lien positif entre la variable BC (fragmentation du bâti) et la modularité des réseaux plantes-abeilles ($r=0.46$, $p=0.006$).

Selon la seconde option, nous avons utilisé 10 rayons de calcul (en mètres) : 25, 50, 75, 100, 200, 300, 400, 500, 750, 1000. Pour chaque réponse biologique, nous obtenons donc une courbe d'analyse radiale où l'abscisse représente l'échelle spatiale à laquelle le bâti est supposé jouer sur les réponses biologiques. Globalement, parmi les 300 corrélations calculées, peu s'avèrent significatives. Nous pouvons cependant noter plusieurs éléments détaillés ci-après.

Une corrélation négative de la plupart des métriques morphologiques est observée avec la richesse totale en espèces d'abeilles, surtout pour les indicateurs BD, BH et BAM (figure 9a). Ce lien est observé à une échelle spatiale très locale

($p < 0.05$ uniquement pour le rayon de 25 m), puis il disparaît quand on considère un environnement plus vaste. Dans l'environnement immédiat des placettes, la densité, la taille et la hauteur du bâti sont donc des facteurs d'appauvrissement de la richesse en abeilles. Cet effet local n'est pas observé pour la richesse en espèces de plantes, mais on le retrouve pour le niveau d'emboîtement (nestedness) des réseaux d'interaction (figure 9b), critère par ailleurs corrélé positivement avec toutes les métriques de morphologie du bâti.

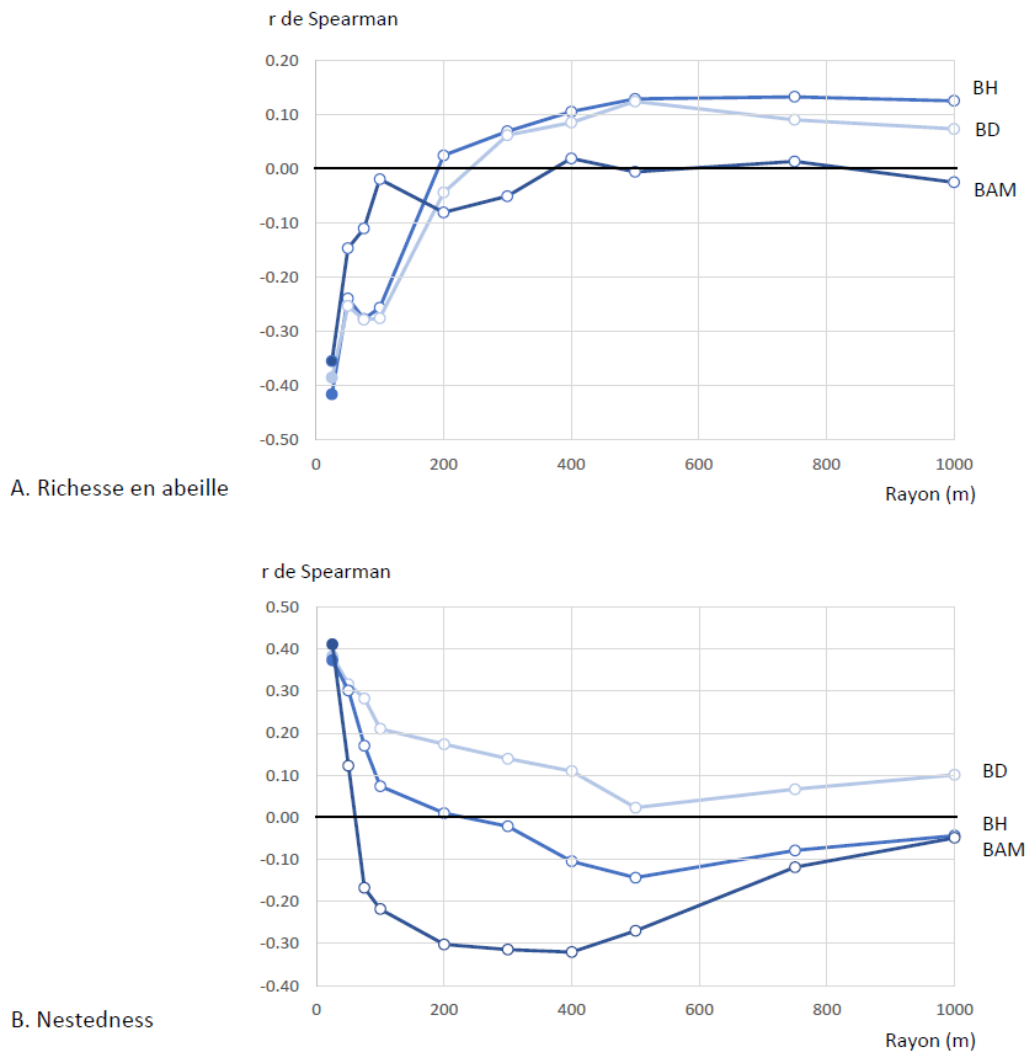


Figure 9. Corrélation de Spearman entre (A) la richesse en abeilles et (B) la métrique nestedness avec 3 variables de bâti.

Les variables de bâti sont la densité de bâtiment (BD, bleu clair), le volume de bâtiment (BH, bleu moyen), la surface moyenne des îlots bâtis (BAM, bleu foncé). L'axe des abscisses représente le rayon autour des sites d'observation. Les points colorés indiquent les corrélations significatives à $p < 0.05$.

Les liens entre la morphologie urbaine et la connectance des réseaux d'interaction sont globalement positifs et plus forts si on considère l'environnement proche (à moins de 100 m) des sites d'observation (figure 10a). Pour un voisinage plus large, la densité de bâti ne semble pas jouer de rôle, mais la surface moyenne des îlots reste corrélée positivement, sans toutefois que cette relation soit significative.

La modularité des réseaux d'interaction est reliée de façon plus spécifique, sans aucun effet dans l'environnement proche des sites d'observation, mais avec des corrélations contrastées avec des métriques de configuration du bâti

à partir des voisinages de 200 m (figure 10b). Le degré de fragmentation des îlots bâtis (BC) est corrélé positivement, avec un optimum pour des rayons de voisinage de 300 et 400 m. Inversement, la surface moyenne des îlots bâtis (BAM) montre une corrélation négative. Enfin, la densité de la surface bâtie est corrélée négativement mais sans significativité.

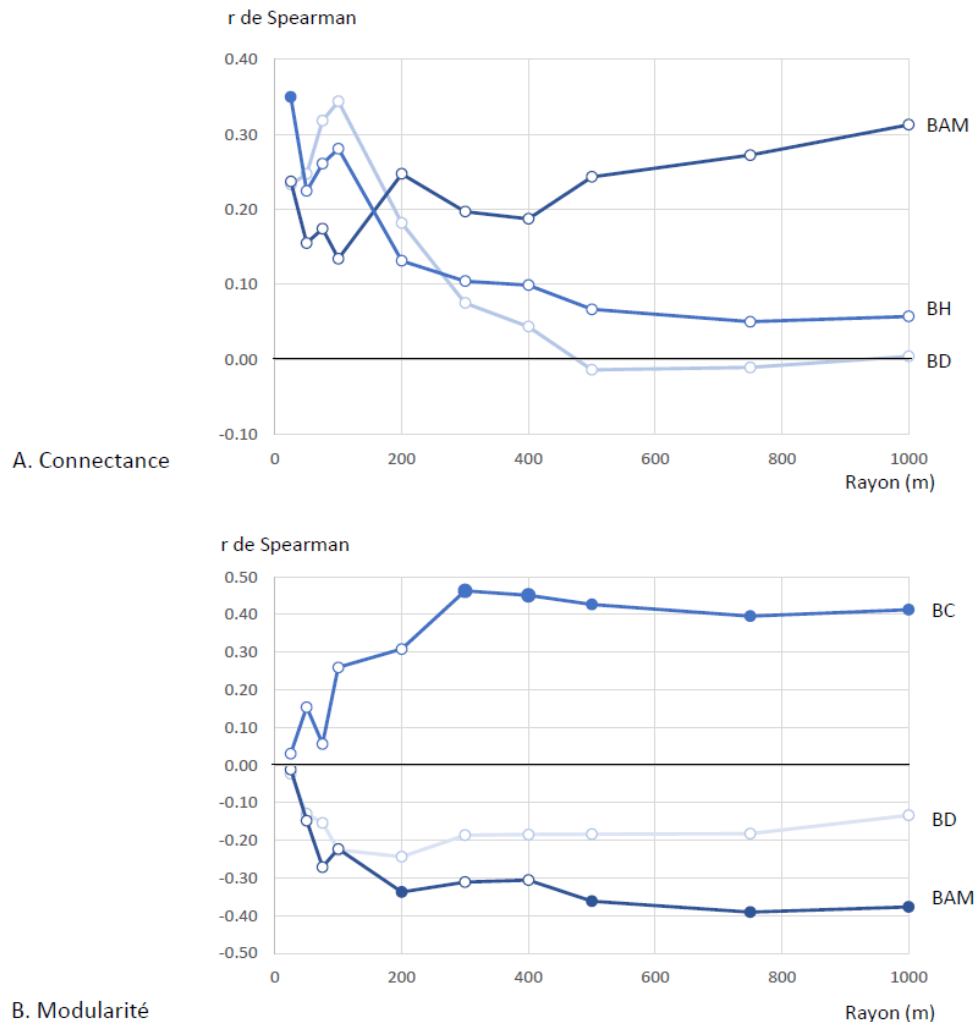


Figure 10. Corrélations de Spearman entre (A) la connectance et (B) la modularité des réseaux d'interaction avec 3 variables de bâti.

Les variables de bâti sont la densité de bâtiment (BD, bleu clair), le volume de bâtiment (BH, bleu moyen), la surface moyenne des îlots bâtis (BAM, bleu foncé). L'axe des abscisses représente le rayon autour des sites d'observation. Les points colorés indiquent les corrélations significatives à $p < 0.05$, les points plus larges indiquent les corrélations significatives à $p < 0.01$.

1.2.3. Connectivité des réseaux d'habitat herbacé

Méthode

Nous avons mobilisé ici les graphes paysagers (ou réseaux d'habitat) pour quantifier la connectivité écologique (Galpern et al., 2011). L'outil Graphab (Foltête et al., 2021, 2012) a été utilisé pour construire ces graphes, en considérant chaque tache d'habitat herbacé (prairie, végétation basse non agricole) comme un nœud. Les liens du graphe ont été pondérés par des distances de moindre coût, définies à partir des valeurs de résistance affectées aux classes d'occupation du sol en fonction des éléments connus sur la dispersion des abeilles (annexe 1).

Sur l'ensemble de la zone d'étude, nous avons identifié 37 900 nœuds. En appliquant une topologie planaire (Fall et al., 2007), ces nœuds ont été reliés par 111 000 liens. Il en résulte un graphe de grande taille, dont un extrait est montré dans la figure 11. Ce graphe a servi de base pour le calcul de métriques de connectivité.

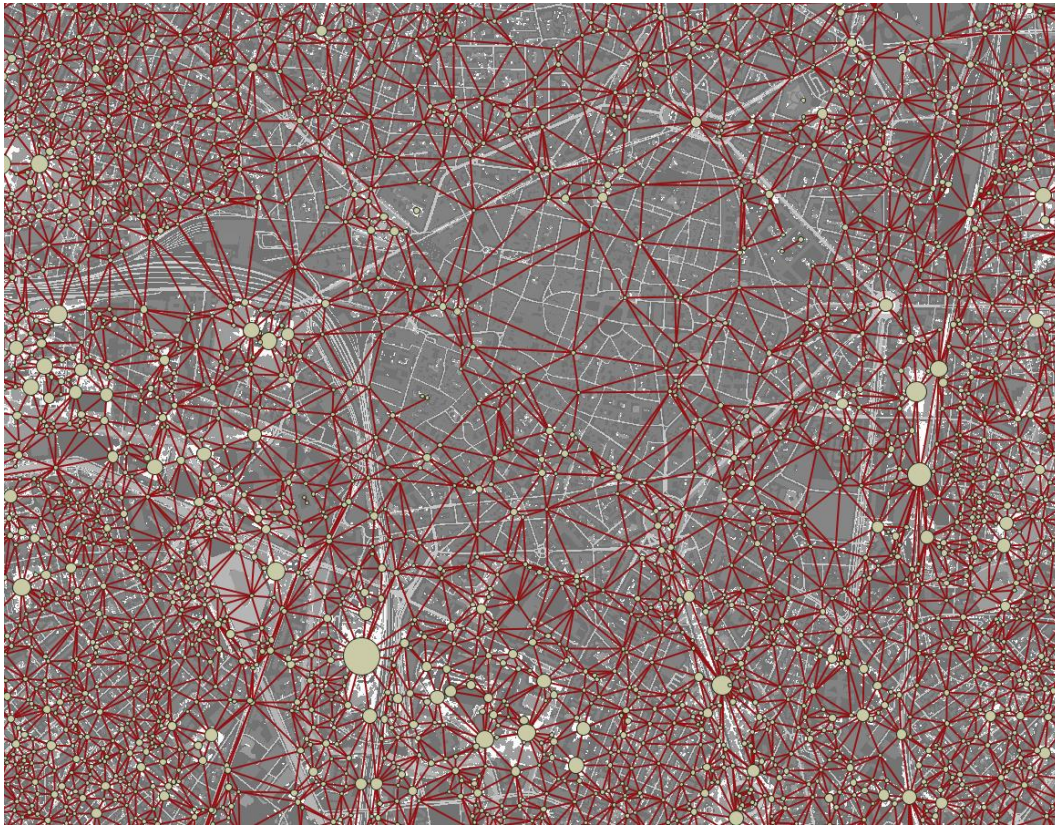


Figure 11. Graphe paysager de l'habitat ouvert au sein de l'agglomération de Dijon (extrait).

Pour examiner l'effet de la connectivité des réseaux d'habitat herbacé sur les réseaux plantes-abeilles, nous avons pris comme référence de chaque placette d'observation la tache d'habitat herbacé dans laquelle elle se trouve. Trois métriques correspondant à des échelles spatio-temporelles différentes ont été calculées pour caractériser le degré d'accessibilité des taches au sein du réseau d'habitat :

- *C* : capacité de la tache, représentée par sa surface considérée comme un proxy de son potentiel de ressources. Le périmètre et un indice de compacité mettant en rapport surface et périmètre ont complété cette description.
- *F* : métrique de flux de dispersion, totalisant la somme pondérée des capacités des taches situées dans le voisinage (au sens du graphe). Les poids sont définis selon une fonction exponentielle décroissante de la distance à la tache focale sur le graphe. Cette fonction est paramétrée pour que la probabilité de déplacement de 0.5 corresponde à une distance représentative des mouvements moyens de dispersion. Sans avoir d'information précise pour choisir ce paramètre, nous avons calculé *F* pour les distances-coûts équivalentes en mètre à 100, 200, 300, 400, 500, 1000, 1500.
- *BCI* (Betweenness Centrality Index) : métrique exprimant les flux issus de la traversée du réseau d'habitat à large échelle, autrement dit la fréquence avec laquelle une tache se situe sur le chemin le plus court entre deux taches éloignées l'une de l'autre. Dépendante du même paramètre que la métrique précédente mais sans intérêt pour de faibles distances, cette métrique a été calculée pour 500, 1000 et 1500 m.

Pour l'ensemble de ces calculs, la capacité C des taches d'habitat ouvert est un attribut fondamental. Par défaut, ce critère correspond à la surface des taches, quels que soient leur usage et leur mode de gestion. Des variantes de pondération ont été testées pour tenir compte de la gestion plus ou moins intensive de ces milieux. Mais ces variantes n'ont pas permis d'obtenir des résultats plus probants qu'avec une pondération uniforme par la simple surface de taches. Par souci de concision, les résultats obtenus avec ces variantes ne sont pas présentés dans la suite du rapport.

Résultats

Les corrélations de Spearman entre les attributs des taches (C , périmètre, compacité) et les métriques des réseaux d'interaction se sont avérées non significatives à $p < 0.05$. On note toutefois une relation négative entre la capacité et l'emboîtement ($p < 0.1$). De la même façon, nous n'obtenons pas de corrélation significative avec les métriques de connectivité, en dehors du lien entre la métrique F et la modularité pour une échelle de flux très locale (figure 12).

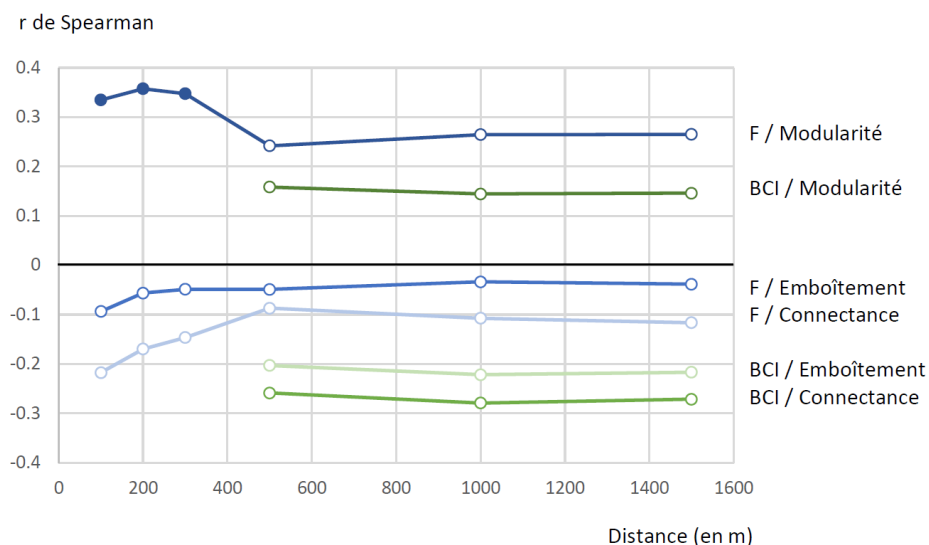


Figure 12. Corrélations entre les métriques d'interaction plantes-abeilles et les métriques de connectivité
Les points colorés indiquent les corrélations significatives à $p < 0.05$.

1.2.4. Approche intégrée des relations entre réseaux d'interaction, formes urbaines et réseaux d'habitat

Méthode

Les critères mis en corrélation avec les métriques des réseaux d'interaction plantes-abeilles relèvent de registres différents (morphologie du bâti, connectivité de l'habitat) mais peuvent être partiellement liés et donc redondants, puisqu'ils représentent de façon plus ou moins indirecte les contraintes spatiales relatives à l'accessibilité des abeilles à leur habitat optimal. Des analyses statistiques intégrées ont été réalisées pour avoir une vision plus synthétique des relations en présence.

Un premier aperçu peut être donné par une régression PLS2 où les 5 métriques d'interaction plantes-abeilles ont été considérées comme les variables réponses susceptibles d'être « expliquées » par l'ensemble des critères considérés dans les sections précédentes (en sélectionnant certaines valeurs-clés dans le cas de métriques calculées en fonction de plusieurs distances). La surface des îlots morphologiques et la distance euclidienne au centre urbain ont été ajoutées sous forme de variables passives. Comme les relations bivariées montrées précédemment sont faibles, cette régression PLS2 n'a qu'une seule composante significative, mais nous présentons ici un graphe basé sur les 2 premières composantes (figure 13).

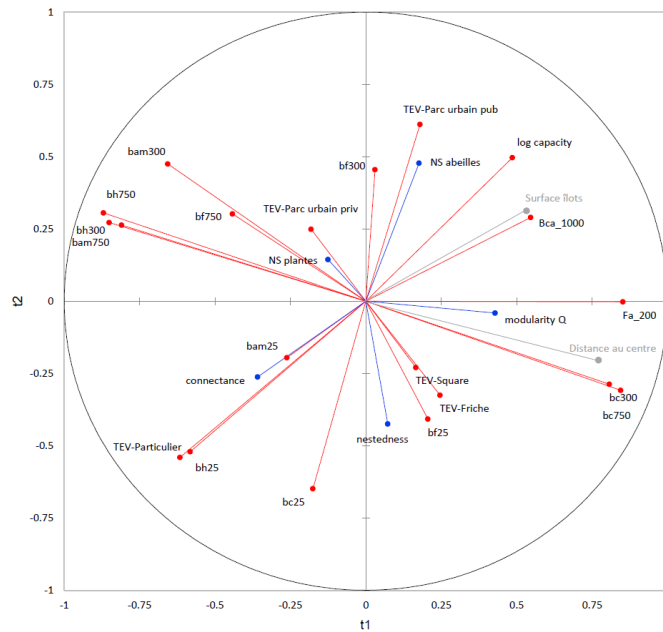


Figure 13. Cercle des corrélations issu de la régression PLS2 entre tous les critères d'analyse.

Les variables à expliquer sont en bleu ; les variables explicatives sont en rouges ; les variables illustratives sont en gris.

Résultats

La première composante oppose le bâti dense, de plus grande hauteur (à gauche) au bâti diffus et fragmenté (à droite). Cette composante exprime à la fois la distance au centre urbain et le degré d'accès à l'habitat herbacé (forte connectivité). Elle est reliée assez nettement à la modularité, au sens où le bâti moins dense et la bonne connectivité favoriseraient la mise en place de clusters d'interactions plantes-abeilles. La seconde composante semble être en lien avec l'environnement très proche des sites d'observation (variables issues d'un voisinage de 25 m), opposant en haut les sites à distance des éléments bâtis et en bas les sites à proximité directe d'éléments bâtis, quelle que soit leur densité. Cette composante est liée à la richesse spécifique en abeilles (favorisée par l'éloignement au bâti) et au niveau d'emboîtement des réseaux d'interaction plus fort dans le cas contraire. Ces grandes oppositions sont illustrées par les extraits de la carte d'occupation du sol (simplifiée) autour de 4 sites d'observation représentatifs des quadrants de l'analyse (figure 14).

Sur la figure 14, le site « Banque de France » correspond à un bâti dense et de hauteur importante, avec un faible accès aux espaces verts. Le site « 3 F » comporte également du bâti de hauteur importante mais dont la densité est moindre. Ces deux sites se caractérisent par une plus forte connectance et une moindre modularité des réseaux plantes-abeilles. Les sites « Parc des Basses Combottes » et « Rousotes » se composent d'un bâti de plus petite taille, moins haut et d'un réseau d'espaces verts plus dense. La plus grande modularité des réseaux plantes-abeilles indique une tendance à favoriser les espèces spécialistes.

D'autres analyses plus sophistiquées ont fait l'objet d'exploration, notamment une approche de « path modelling » permettant de construire de façon supervisée des modèles à variables latentes (figure 15). Cet essai a montré que la diversité florale était le principal déterminant des réponses biologiques considérées, bien avant les critères de morphologie du bâti et de connectivité des espaces ouverts. Cependant, ces tentatives se sont toutes heurtées à la faible puissance statistique du jeu de données ne contenant que 35 sites.

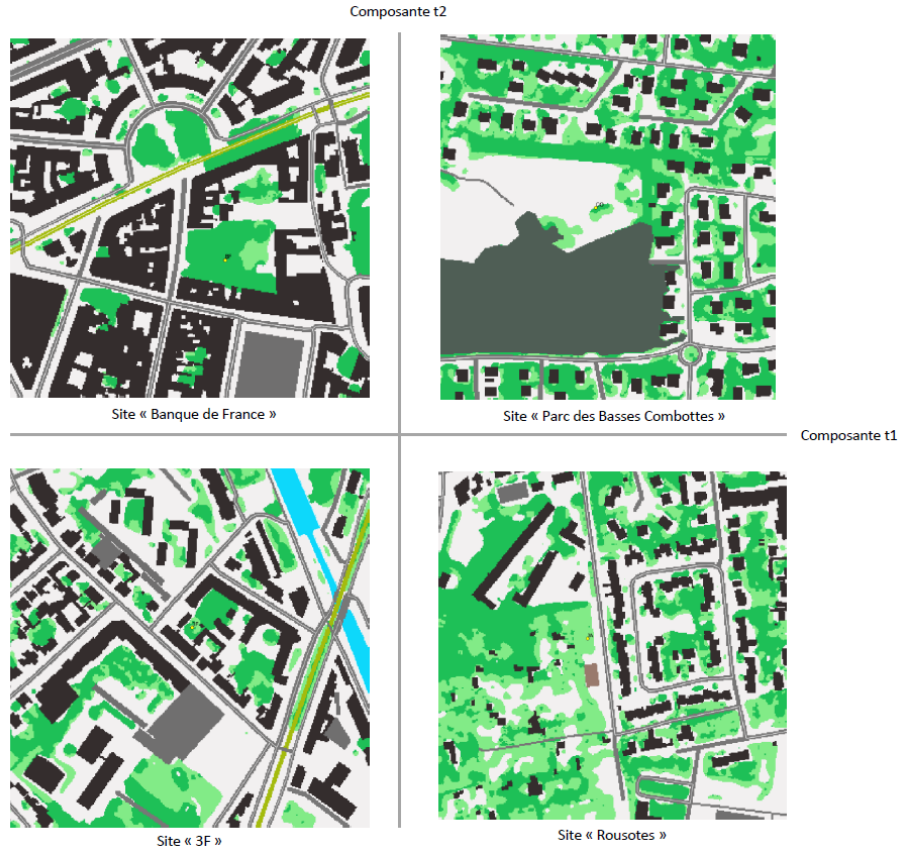


Figure 14. Morphologies illustratives des 4 quadrants issus de la régression PLS2.

Les placettes d'observation sont représentées par le point jaune. Les bâtiments sont figurés en noir, les sols artificialisés en blanc, les surfaces herbacées en vert clair, les surfaces arborées en vert moyen.

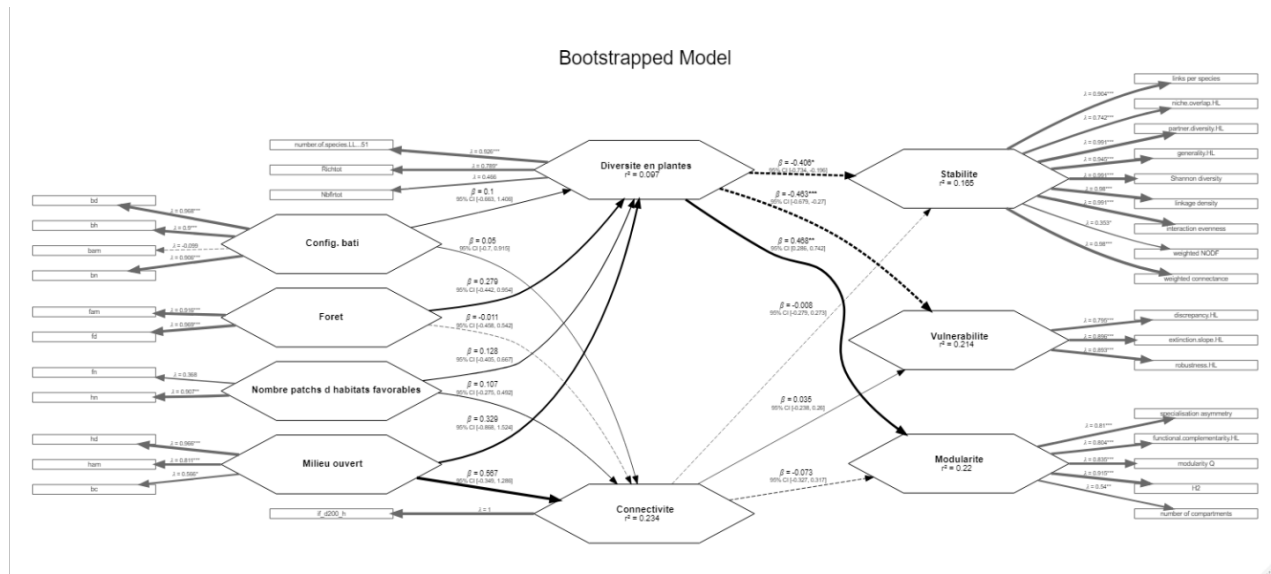


Figure 15. Test d'une approche « path modelling » sur les données du projet

Les variables latentes sont représentées par les hexagones, reliées aux variables manifestes représentées par des rectangles. A gauche les variables latentes correspondent aux facteurs de bâti et paysagers pouvant influencer sur les principaux déterminants des réseaux d'interaction (diversité florale, connectivité du milieu herbacé), représentés par les 3 variables latentes à droite.

1.3. Discussion

Le projet a permis de mettre en place un protocole visant une analyse originale, où des réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs ont été considérés au sein d'un réseau spatial de l'habitat herbacé. Les données acquises sur les abeilles sauvages dans l'agglomération de Dijon sont le résultat d'un important travail coordonné par Lise Ropars, impliquant des phases de préparation, de captage de terrain, d'identification et de codage.

Plusieurs éléments ressortent des analyses menées sur ces données, à commencer par l'échelle spatiale à laquelle on peut détecter des liens entre la configuration de la trame urbaine et les réponses biologiques. Les analyses radiales ont mis en avant un effet de proximité immédiate (25 m) autour des placettes d'observation, où la présence de bâti de grande taille a tendance à minorer la richesse en abeilles et à augmenter l'emboîtement des réseaux d'interaction. Cet effet très local est probablement lié à la plus grande part de sols artificialisés à proximité directe des ensembles bâtis, qui limite les possibilités d'installation pour les espèces qui nichent au sol. Cela doit correspondre, à une échelle micro-locale, à l'influence de la densité sur les traits des espèces (Cohen et al., 2022; Persson et al., 2020). Toutefois, ce niveau d'échelle micro-local n'apporte pas d'élément pertinent au sujet des formes urbaines. Un autre enseignement des analyses radiales est la présence de liens plus marqués pour des rayons de voisinage entre 200 et 400 m de rayon. Cette portée spatiale est corrélée avec l'amplitude moyenne des déplacements effectués par les abeilles sauvages pour le butinage (Zurbuchen et al., 2010). Même s'il est difficile d'obtenir une information précise sur ces distances et que celles-ci soient globalement dépendante de la taille des espèces, il semble cette échelle de grandeur soit réaliste (Hofmann et al., 2020).

Pour ce niveau d'échelle, le critère issu des réseaux plantes-abeilles qui s'avère le plus sensible aux variations de configurations urbaines est la modularité. Les réseaux plantes-abeilles sont plus compartimentés quand le bâti est de plus petite taille et plus morcelé (habitat pavillonnaire), et quand l'accès au milieu herbacé est plus important. Ces éléments semblent indiquer, de façon indirecte, que la configuration urbaine associant un habitat pavillonnaire à une meilleure connexion à des surfaces herbacées extérieures est favorable aux espèces spécialistes par rapport aux espèces généralistes. Toutefois, ces résultats ne sont pas assez tranchés pour conduire à des conclusions définitives et l'analyse nécessiterait d'être enrichie par de nouvelles données.

Au-delà de ces constats, la faiblesse des liens statistiques observés ne permet pas de savoir si les hypothèses posées au départ sont en grande partie invalidées, ou si les relations statistiques ne peuvent s'exprimer clairement en raison du trop faible volume de données. Les 35 placettes limitent fortement les analyses statistiques, d'autant plus que chaque session de capture a été pénalisée par la météo très pluvieuse durant la campagne de terrain à la fin du printemps 2021, ce qui a restreint le nombre d'interactions enregistrées.

Par ailleurs, les difficultés d'interprétation des variables décrivant le bâti sous une forme morphométrique nous ont conduit à envisager une autre forme de description pour le volet national. Comme il existe un lien entre les critères géométriques analytiques des polygones et leur appartenance à un type concret d'un point de vue urbanistique (maison individuelle, etc.), nous avons par la suite considéré directement une typologie des bâtiments grâce aux données topographiques nationales, pour une interprétation plus explicite (voir la section 2.1.). Un retour sur les analyses menées à Dijon avec cette autre façon d'aborder la description du bâti permettra peut-être d'obtenir des résultats plus probants.

2. Analyse de la richesse en pollinisateurs en France métropolitaine

Ce volet du projet repose sur l'idée d'exploiter des données participatives issues du dispositif Vigie-Nature pour étudier la distribution des insectes pollinisateurs dans des configurations urbanistiques multiples. L'accès à des données couvrant le territoire français métropolitain permet d'être indépendant de la configuration d'un site urbain particulier et de disposer d'une grande quantité de configurations spatiales. Cette approche se place donc de façon complémentaire par rapport à l'analyse sur l'agglomération de Dijon.

2.1. Données mobilisées

Données plantes et pollinisateurs

Nous avons utilisé la base de données participative SPIPOLL gérée par le Muséum National d'Histoire Naturelle (<https://www.spipoll.org/>). Cette base de données rassemble une large série de 'collections' issues d'un protocole d'observation standardisé. Chaque collection correspond à une plante florale géolocalisée associée aux espèces d'insectes (relevant des ordres *Coleoptera*, *Diptera*, *Hymenoptera*, et *Lepidoptera*) visitant cette plante durant une phase d'observation de 20 minutes (figure 16). Ces données ont déjà été validées et utilisées pour identifier les effets de l'usage des sols (Deguines et al., 2012), décrire les réseaux plantes-insectes (Desaegher et al., 2018) et leurs liens avec l'urbanisation (Deguines et al., 2016), et également pour étudier le lien avec les jardins domestiques (Levé et al., 2019).

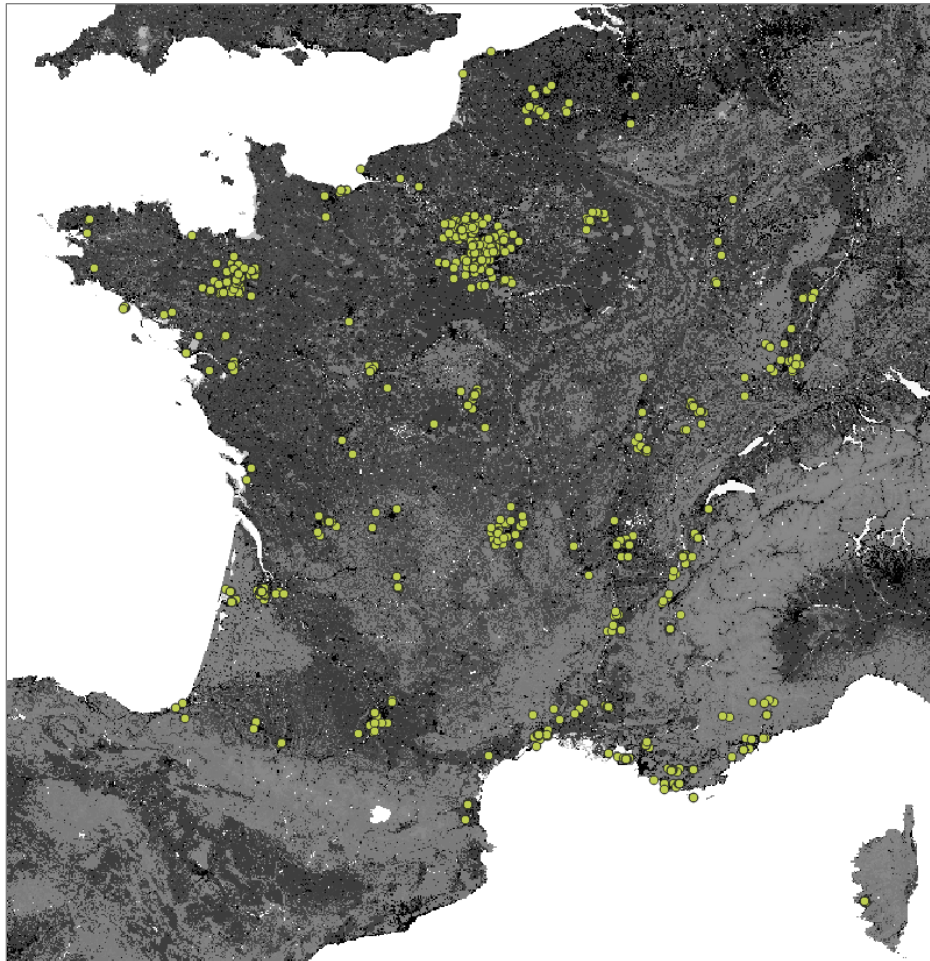


Figure 16. Localisation des collections SPIPOLL dans les zones urbaines

La variable réponse analysée ici est la richesse en pollinisateurs, exprimée en nombre de familles. Ce choix du niveau « famille » s’explique par le fait que les niveaux taxonomiques plus précis (genre, espèce) ne sont pas renseignés pour un grand nombre de collections. Le nombre de collections retenues varie suivant les différentes options choisies pour sélectionner les données (voir plus loin la section « Sélection des collections et modélisation statistique »). Cette variation se répercute également sur le nombre d’espèces végétales présentes et le nombre d’agglomérations urbaines considérées. De nombreux tests exploratoires ont été menés, et l’analyse principale présentée dans ce rapport repose sur une sélection de 520 collections. Sur ce jeu de donnée, la distribution de la richesse est de forme décroissante, ce qui est classique pour une variable de comptage (figure 17). Le nombre maximum de familles de pollinisateurs observés pour une même collection est de 14.

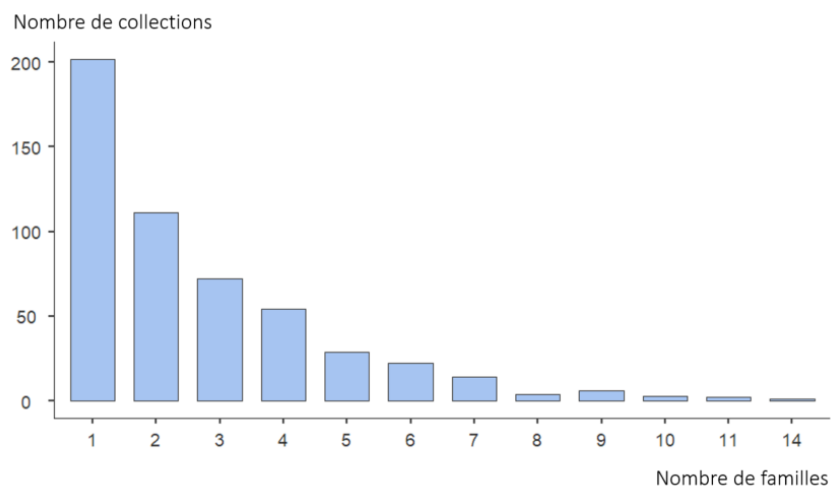


Figure 17. Distribution du nombre de familles de pollinisateurs parmi les collections sélectionnées

Données sur l’environnement bâti

L’environnement bâti des collections SPI POLL a été caractérisé à partir de la couche « bâti » de la BD TOPO (IGN). Sur cette couche, chaque bâtiment est représenté par un polygone avec une précision géométrique de 1 m. Un voisinage circulaire de 300 m a été utilisé pour quantifier (1) le ratio de surface bâtie par rapport à la surface du voisinage, correspondant à une variable de densité bâtie, (2) la proportion de 11 types de bâtiments parmi le total des bâtiments présents dans le voisinage. Ces 11 types sont détaillés dans le tableau 3. Le rayon de 300 m correspond grossièrement à l’amplitude moyenne des déplacements pour le butinage de plusieurs espèces.

Type de bâtiment	Description
Maison individuelle	Maison individuelle à usage résidentiel incluant un seul logement
Maison mitoyenne	Maison adjacente à une autre maison, à usage résidentiel et incluant un seul logement
Petit bâtiment collectif	Bâtiment à usage résidentiel incluant plus d’un logement et jusqu’à 3 étages de hauteur
Bâtiment collectif moyen	Bâtiment à usage résidentiel incluant plus d’un logement et de hauteur entre 4 et 5 étages
Grand bâtiment collectif	Bâtiment à usage résidentiel incluant plus d’un logement et d’au moins 6 étages de hauteur
Bâtiment commercial	Bâtiment à usage commercial ou de service
Bâtiment industriel	Bâtiment à usage industriel
Bâtiment agricole	Bâtiment à usage agricole
Bâtiment religieux	Bâtiment à usage religieux
Bâtiment sportif	Bâtiment à usage sportif
Bâtiment annexe	Garage, véranda, cabane, etc.

Tableau 3. Types de bâtiments considérés

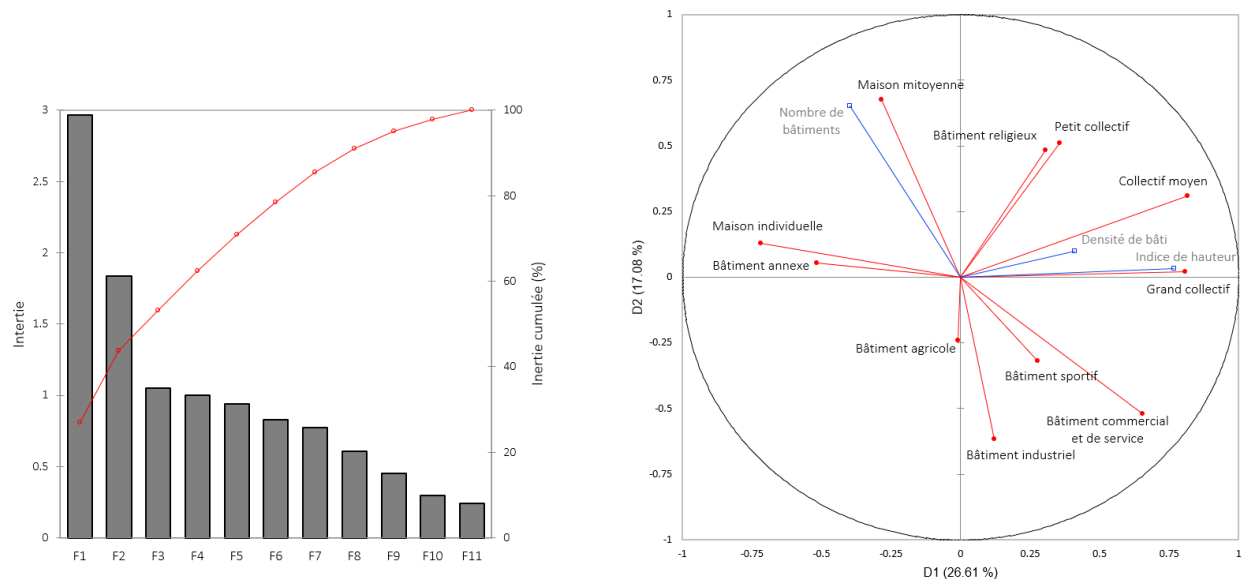


Figure 18. Analyse multivariée de la composition du bâti autour des collections SPIPOLL.

À gauche, la décroissance de l'inertie montre que les 2 premiers facteurs synthétisent bien la structure. Le cercle des corrélations montre une opposition entre le bâti collectif à droite et le bâti individuel à gauche, avec une fonction résidentielle dominante en haut, et le mélange avec des fonctions commerciales et industrielles en bas. Les variables « Nombre de bâtiments, densité de bâti et l'indice de hauteur des bâtiments ont été considérés comme illustratives dans l'ACP.

Pour réduire le nombre de variables et considérer la composition de l'environnement bâti de façon synthétique, comme dans de nombreuses analyses de morphologie urbaine (Araldi et al., 2022; Fleischmann et al., 2022; Marwal and Silva, 2023), nous avons appliqué une analyse en composantes principales (figure 18) suivie par une classification ascendante hiérarchique appliquée aux facteurs et basée sur le critère de Ward (figure 19).

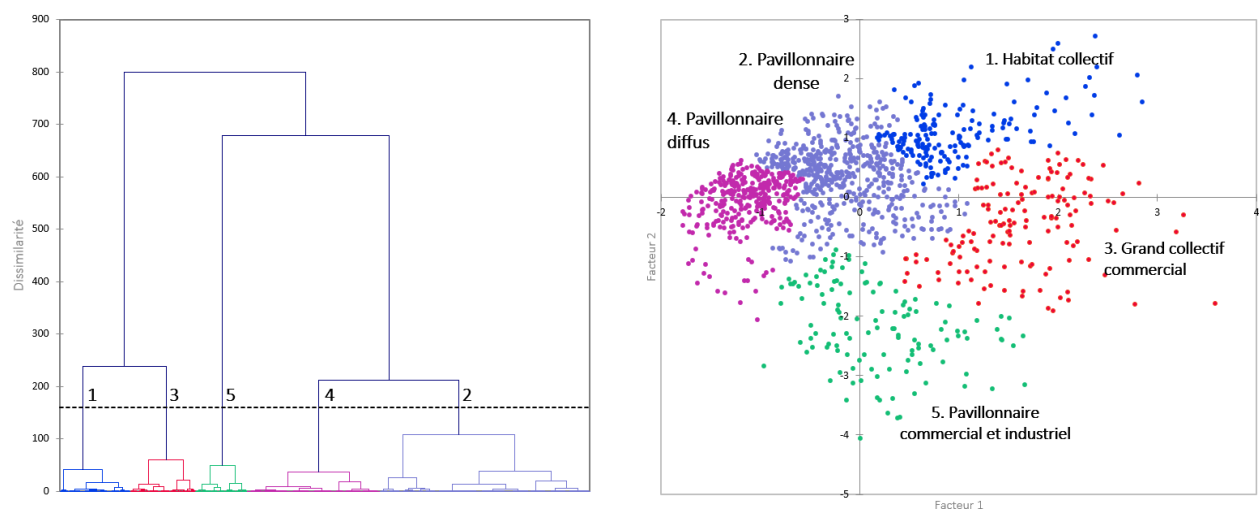


Figure 19. Arbre hiérarchique et position des 5 classes de bâti dans l'espace factoriel

Variable	1. Habitat collectif	2. Pavillonnaire dense	3. Grand collectif commercial	4. Pavillonnaire diffus	5. Pavillonnaire commercial
Maison individuelle	9.44	20.37	4.85	30.57	14.32
Maison mitoyenne	19.82	22.14	8.10	18.63	3.46
Petit collectif	13.72	8.57	7.41	3.94	5.35
Bâtiment collectif moyen	12.18	3.68	11.74	0.62	1.80
Grand collectif	4.60	1.29	22.11	0.05	1.27
Bâtiment de commerce et service	6.32	4.99	17.89	1.90	27.23
Bâtiment industriel	0.13	0.42	0.91	0.19	8.41
Bâtiment agricole	0.02	0.08	0.27	0.16	0.73
Bâtiment religieux	0.42	0.11	0.12	0.04	0.00
Bâtiment sportif	0.14	0.18	0.66	0.09	0.94
Bâtiment annexe	33.21	38.17	25.94	43.82	36.48
Nombre de bâtiments	407	400	185	465	105
Densité de bâti	0.20	0.16	0.19	0.14	0.16
Indice de hauteur	2.17	1.30	3.14	0.79	1.66

Tableau 4. Moyennes intra-classes des variables descriptives du bâti dans les 5 classes.

Les variables de composition (de maison individuelle à bâtiment annexe) sont exprimées en pourcentage par rapport au nombre de bâtiments.

L'analyse de la position des classes dans l'espace factoriel et des moyennes intra-classes (tableau 4) nous a conduit à définir 5 classes d'environnement urbain :

- Habitat collectif : combinaison de bâtiments résidentiels collectifs de petite ou moyenne taille et de maisons mitoyennes.
- Pavillonnaire dense : ensemble de maisons individuelles et mitoyennes, avec un peu de petits collectifs.
- Grand collectif commercial : mélange de grands immeubles résidentiels collectifs et de bâtiments commerciaux.
- Pavillonnaire diffus : large proportion de maisons individuelles avec également des maisons mitoyennes.
- Pavillonnaire commercial industriel : mélange de maisons individuelles et de bâtiment à fonction commerciale et industrielle.

Données d'occupation du sol et modélisation de la connectivité

Nous avons utilisé la carte d'occupation du sol de l'OSO couvrant la France métropolitaine à une résolution de 10 m avec 23 classes². Cette carte a été générée en appliquant une classification par *random forest* aux images provenant des capteurs satellitaires Sentinel 1A et Sentinel 1B et en utilisant diverses cartes existantes comme données d'apprentissage. Nous avons combiné la carte OSO avec le Registre Parcellaire Graphique pour distinguer, parmi les surfaces herbacées, les prairies des surfaces herbacées non agricoles, appelées par la suite « pelouses ». Cette combinaison a été appliquée dans un voisinage circulaire de 1500 m de rayon autour de chaque collection SPIPOLL.

Suivant les éléments connus de la littérature sur les pollinisateurs, deux premières variables de contexte paysager ont été construites, de façon complémentaire aux variables de connectivité. Il s'agit tout d'abord des cultures et des vignes qui jouent a priori un rôle négatif sur cette communauté, et des vergers qui pourraient constituer une ressource favorable. Dans les deux cas, ces éléments ne sont pas présents dans la trame urbaine mais peuvent être situés dans le voisinage de collections non loin de la bordure urbaine. Ces variables ont donc été définies de façon binaire en présence/absence dans le voisinage de 300 m de rayon.

² <https://www.theia-land.fr/product/carte-occupation-des-sols-de-la-france-metropolitaine/>

La connectivité de l'environnement urbain a été évaluée par la méthode des graphes paysagers déjà mobilisée pour le volet sur Dijon. La carte définie autour de chaque collection a été utilisée pour générer un graphe paysager dans lequel les nœuds sont les taches herbacées et les liens forment un graphe planaire minimal (Fall et al., 2007). Chaque lien a été pondéré par le coût cumulé du chemin de moindre coût, calculé selon les valeurs de résistance figurant dans le tableau 5. Ces valeurs ont été définies à partir des connaissances générales sur les déplacements de pollinisateurs, en appliquant une échelle contrastée de l'habitat optimal (coût de 1) aux classes les plus défavorables aux déplacements (coût de 1000).

Classe d'occupation du sol	Coût	Classe d'occupation du sol	Coût
Bâti urbain dense	1000	Prairie	1
Bâti urbain diffus	1000	Verger	10
Zone commerciale et industrielle	1000	Vignoble	10
Route et espace associé	1000	Forêt de feuillus	100
Culture de céréale	100	Forêt de conifère	100
Culture de colza	10	Pelouse	1
Culture de protéagineux	10	Lande	10
Culture de soja	10	Zone minérale	100
Culture de tournesol	10	Plage et dune	100
Culture de maïs	100	Glacier et neige	1000
Culture de riz	10	Plan d'eau	1000
Culture de tubercule	10		

Tableau 5. Valeurs de coûts utilisées pour calculer les liens du réseau d'habitat herbacé.

Le graphe paysager construit autour de chaque collection SPI POLL a servi de support pour le calcul de 3 métriques de connectivité. La première, appelée *CapaCost*, représente l'accès aux ressources herbacées aux alentours de la collection, comme la métrique *Capa* pour le volet sur Dijon. Elle combine la surface a de la tache la plus proche et d la distance entre la collection et cette tache de la façon suivante :

$$CapaCost = a \cdot e^{-\alpha d}$$

avec α le paramètre contrôlant la décroissance de la probabilité de déplacement en fonction de la distance. Nous avons choisi α de façon à ce que $e^{-\alpha d} = 0.5$ pour d correspondant à la distance médiane de déplacement quotidien (butinage des insectes). Toutefois, cette distance peut varier fortement entre les espèces et il existe peu de donnée fiable pour faire ce choix. De plus, ces distances peuvent s'avérer différentes selon les contextes, notamment en milieu urbain par rapport au milieu rural. Nous avons donc arbitrairement choisi une valeur de distance coût correspondant à une distance métrique de déplacement d'environ 300 m.

Les deux autres métriques appelées F représentent l'accessibilité au réseau d'habitat herbacé depuis la tache la plus proche de la collection, de la façon suivante :

$$F_i = \sum_{j \neq i} a_j e^{-\alpha d_{ij}}$$

Il s'agit de la même métrique F que pour le volet sur Dijon, mais avec ici la distinction entre l'accessibilité aux prairies et l'accessibilité aux pelouses, respectivement $F_{prairie}$ et $F_{pelouse}$. Le paramètre α doit être choisi pour que la décroissance de la distance reflète la portée spatiale de la dispersion. Comme précédemment, un tel choix est délicat dans le cas d'une communauté avec de fortes variations interspécifiques. Nous avons choisi α pour que la distance médiane de dispersion corresponde environ à 600 m. Cette valeur peut sembler faible au regard de la dispersion de certaines espèces, mais il est à noter que l'ensemble de nos analyses montre des réponses pour des distances plus courtes que les distances mentionnées dans la littérature.

Pour la mise en œuvre pratique de toute la démarche conduisant à associer chaque collection SPIPOLL à des variables décrivant son environnement bâti et son degré de connexion au réseau herbacé, les données nationales ont été centralisées dans une base de données PostgreSQL. Des scripts et des script shells ont été définis pour automatiser l'ensemble des calculs appliqués successivement aux 5000 collections considérées dans un premier temps, et pour facilement modifier le protocole si besoin.

Sélection des collections et modélisation statistique

Pour répondre à la problématique, quatre filtres ont été appliqués pour sélectionner les collections adéquates :

- La première règle a été d'inclure les collections situées dans le périmètre des aires d'attraction des villes (AAV) d'au moins 200 000 habitants. Les AAV étant définies de façon très extensive, incluant des communes rurales polarisées par les centres urbains, le seuil de 200 000 habitants correspond à l'inclusion de centres urbains d'au moins 100 000 habitants environ. Ce critère a toutefois été exploré (voir discussion).
- Ensuite, pour travailler sur un corpus autant que possible indépendant de la densité urbaine, nous avons examiné la distribution statistique de la densité de bâti dans le voisinage circulaire de 300 m de rayon autour des collections (figure 20). Au vu de cette distribution, nous avons écarté les collections situées dans un contexte de faible densité ($<10\%$ de bâti) ou dans un contexte de forte densité ($\geq 30\%$ de bâti). Ce critère a permis de sélectionner un ensemble de configurations spatiales de densité moyenne, évitant les périphéries diffuses et les centres denses.
- Une règle de proximité à un élément bâti jusqu'à 100 m a été appliquée pour éviter les localisations à l'extérieur de la bordure urbaine.
- Enfin un tirage aléatoire a été mis en œuvre pour éviter les collections situées sur les mêmes lieux et ayant les mêmes caractéristiques spatiales. La règle de distance minimale entre deux collections est de 150 m.

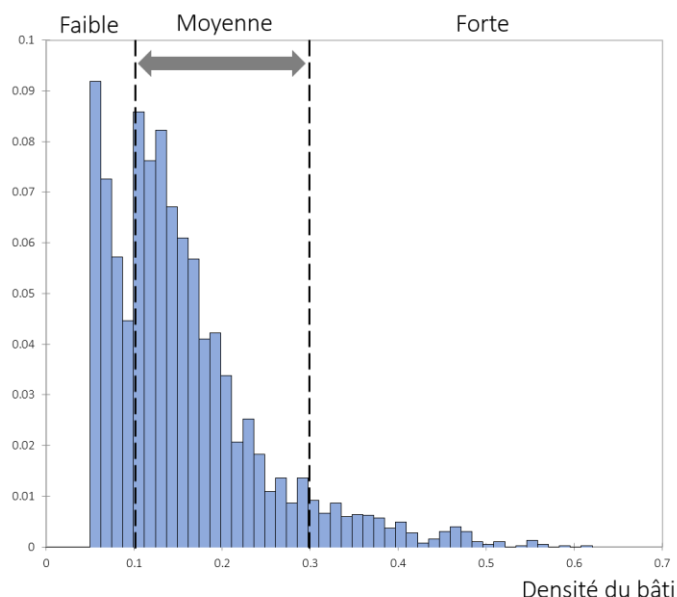


Figure 20. Distribution statistique de la densité de bâti autour des 5000 collections SPIPOLL.

L'application de ces filtres a conduit à sélectionner 520 collections à partir du corpus initial de 5000. L'ensemble de ces données a été intégré dans une modélisation statistique. Compte tenu de la réponse biologique en forme de comptage (richesse en pollinisateurs) et de la nature mixte des facteurs explicatifs, nous avons réalisé un modèle mixte linéaire généralisé (GLMM) en optant pour une régression de Poisson. Les termes du modèle initial sont les suivants (tableau 6).

Type de variable	Code	Variable	Détail ou transformation
Variable cible	<i>Richesse</i>	Richesse en pollinisateurs	Nombre de familles
Variable de groupe avec effet fixe	<i>Bâti</i>	Type d'environnement urbain	Variable nominale en 5 classes
	<i>Culture</i>	Présence de culture dans l'environnement	Transformation binaire
	<i>Verger*</i>	Présence de verger dans l'environnement	Transformation binaire
	<i>Vigne*</i>	Présence de vigne dans l'environnement	Transformation binaire
	<i>Climat*</i>	Type de climat	Variable nominale en 6 classes
Variable prédictive quantitative	<i>CapaCost</i>	Accessibilité à l'habitat herbacé local	Transformation logarithmique
	<i>F_{prairies}</i>	Flux potentiels de dispersion en prairies	Transformation logarithmique
	<i>F_{pelouses} *</i>	Flux potentiels de dispersion en milieu herbacé non agricole	Transformation logarithmique
	<i>DensBati*</i>	Densité locale de bâti	Transformation logarithmique
Variable de groupe avec effet aléatoire	<i>Plante</i>	Espèce végétale	Variable nominale en 270 classes
	<i>Agglomération*</i>	Agglomération urbaine	Variable nominale en 45 classes

Tableau 6. Définition des termes de la modélisation statistique.

Les variables portant un astérisque ne reposent pas sur une hypothèse précise et sont donc intégrées de façon exploratoire.

Compte tenu de la littérature et des résultats obtenus dans le premier volet du projet, nous supposons que :

- l'habitat pavillonnaire est favorable à la richesse en pollinisateurs,
- les variables de connectivité au milieu herbacé sont positivement liées à la variable cible,
- la présence de cultures et de vignes dans l'environnement est défavorable,
- la présence de vergers dans l'environnement est favorable.

La densité de bâti est classiquement défavorable aux pollinisateurs, mais comme nous avons restreint sa variabilité, son rôle reste incertain. Il s'agit donc d'une variable de contrôle pour vérifier que l'analyse porte davantage sur la configuration que sur le degré d'urbanisation. La variable nominale indiquant l'espèce végétale est prise en compte en tant qu'effet aléatoire, dans la mesure où nous ne cherchons pas à analyser le rôle précis de chaque espèce et que le nombre d'espèces est très important. La variable nominale indiquant l'agglomération urbaine pourrait jouer un rôle si certaines villes offrent des conditions spécifiques qui se répercutent sur les pollinisateurs, elle est donc considérée également comme un effet aléatoire potentiellement utile dans le modèle. Une autre variable optionnelle est le type de climat pouvant jouer sur la distribution et la diversité des espèces. Pour prendre en compte cet aspect, nous avons utilisé la classification proposée par (Joly et al., 2010).

2.2. Résultats

Après vérification de l'absence de corrélations fortes entre les variables explicatives, un premier modèle statistique a été appliqué en incluant directement toutes les variables sauf l'effet aléatoire « agglomération » et l'effet fixe « climat ». L'indicateur d'une éventuelle surdispersion de la variable richesse reste inférieur à 1.

Le r^2 marginal est de 0,08 alors que le r^2 conditionnel est de 0.32, ce qui signifie que la variable aléatoire, à savoir les espèces végétales, explique une part prépondérante des variations de richesse en pollinisateurs. L'examen des valeurs de significativité (colonne p) montre que les variables de bâti, de culture, d'accessibilité à l'habitat local et de flux potentiel de dispersion en prairies sont bien liées à la richesse en pollinisateur. En revanche, la présence de verger ou de vigne, les flux de dispersion en herbacé non agricole et la densité locale de bâti n'ont pas d'influence. L'ajout de l'effet aléatoire « agglomération » ne fait pas diminuer le critère AIC, indiquant que les variations dues aux villes ne jouent pas de façon assez importante pour que cet effet soit pris en compte dans le modèle. L'ajout de la variable des types de climat fait augmenter le critère AIC, invalidant l'hypothèse que les variations climatiques se répercutent sur la richesse en pollinisateurs. Enfin des tests ont consisté à inclure la proportion de prairie dans le voisinage, qui s'avère moins explicative que l'accessibilité au milieu herbacé calculée sur le graphe d'habitat.

Variables	Code	Estimate	SE	exp(θ)	95% exp(θ) inf.	95% exp(θ) sup.	z	p
(Intercept)		0.92	0.05	2.51	2.27	2.79	17.35	<.001
Classes de bâti	<i>C2/C1</i>	-0.03	0.10	0.97	0.80	1.18	-0.31	0.76
Classes de bâti	<i>C3/C1</i>	0.02	0.12	1.02	0.81	1.30	0.20	0.84
Classes de bâti	<i>C4/C1</i>	-0.25	0.11	0.78	0.63	0.98	-2.18	0.03
Classes de bâti	<i>C5/C1</i>	0.13	0.13	1.14	0.88	1.47	0.98	0.33
Présence de culture	<i>Culture</i>	-0.21	0.06	0.81	0.71	0.92	-3.27	0.001
Présence de verger	<i>Verger</i>	0.11	0.09	1.12	0.93	1.35	1.23	0.22
Présence de vigne	<i>Vigne</i>	-0.09	0.09	0.91	0.77	1.09	-1.00	0.32
Accessibilité à l'habitat local	<i>CapaCost</i>	0.04	0.01	1.04	1.02	1.07	3.16	0.002
Flux potentiel de dispersion en prairies	<i>F_{prairie}</i>	0.02	0.01	1.03	1.00	1.05	2.08	0.04
Flux potentiel de dispersion en herbacé non agricole	<i>F_{pelouse}</i>	0.00	0.01	1.00	0.98	1.02	-0.33	0.74
Densité locale du bâti	<i>DensBati</i>	-0.10	0.13	0.91	0.70	1.17	-0.74	0.46

Tableau 7. Principaux résultats de la régression initiale appliquée à la richesse en pollinisateurs

Un second modèle simplifié a ensuite été construit en sélectionnant les variables explicatives dont l'influence est effective sur la richesse (tableau 8a). Les coefficients r^2 sont les mêmes que précédemment. Les tests « post hoc » sont également archivés pour examiner les rapports entre les classes de bâti urbain (tableau 8b).

(a) Variables	Code	Estimate	SE	exp(θ)	95% exp(θ) inf.	95% exp(θ) sup.	z	p
(Intercept)		0.90	0.04	2.47	2.26	2.69	20.58	<.001
Classes de bâti	<i>2/1</i>	-0.02	0.10	0.98	0.81	1.19	-0.18	0.86
Classes de bâti	<i>3/1</i>	0.02	0.12	1.02	0.81	1.30	0.20	0.84
Classes de bâti	<i>4/1</i>	-0.23	0.11	0.79	0.64	0.98	-2.13	0.03
Classes de bâti	<i>5/1</i>	0.14	0.13	1.15	0.89	1.48	1.09	0.28
Présence de culture	<i>Culture</i>	-0.21	0.06	0.81	0.71	0.92	-3.29	<.001
Accessibilité à l'habitat local	<i>CapaCost</i>	0.12	0.03	1.12	1.05	1.20	3.58	<.001
Flux potentiel de dispersion en prairies	<i>F_{prairie}</i>	0.09	0.04	1.09	1.01	1.18	2.36	0.02

(b) Tests post hoc					
Classes de bâti		exp(θ)	SE	z	$p_{\text{bonferroni}}$
1	2	1.02	0.10	0.18	1
1	3	0.98	0.12	-0.20	1
1	4	1.26	0.14	2.13	0.335
1	5	0.87	0.11	-1.09	1
2	3	0.96	0.10	-0.42	1
2	4	1.24	0.10	2.75	0.06
2	5	0.85	0.09	-1.55	1
3	4	1.29	0.14	2.33	0.201
3	5	0.89	0.11	-0.91	1
4	5	0.69	0.08	-3.40	0.007

Tableau 8. Résultats de la régression finale appliquée à la richesse en pollinisateurs

Ces résultats indiquent que les différences de composition du bâti jouent de façon avérée sur la richesse en pollinisateurs, la variable de bâti étant globalement très significative ($p=0.006$). Le détail des classes montre que le pavillonnaire diffus (classe 4) se distingue par une moins bonne capacité à accueillir des espèces de pollinisateurs

que les quatre autres types de bâti. Toutes choses égales par ailleurs, le bâti pavillonnaire diffus occasionne une diminution de la richesse d'au moins 20%, avec un contraste maximum de 30% par rapport au mélange de pavillonnaire et de bâtiments commerciaux (classe 5), classe de bâti la plus favorable. D'après l'examen des tests de comparaisons entre toutes les classes, l'ordre décroissant de capacité à accueillir une forte richesse en pollinisateurs est le suivant : pavillonnaire commercial (classe 5), grand collectif commercial (classe 3), habitat collectif (classe 1), pavillonnaire dense (classe 2) et enfin pavillonnaire diffus (classe 4). Par ailleurs, la présence de culture est nettement défavorable avec une moins-value de 19 %. Inversement, l'accessibilité à l'habitat herbacé local et le flux de dispersion potentiel dans les prairies sont deux critères favorables, mais avec une la magnitude d'effet plus forte dans le premier cas (+12%) que dans le second (+9%).

Pour illustrer les liens entre les principales variables et la richesse en pollinisateurs, quatre collections ont été choisies parmi les plus faibles niveaux de richesse et quatre autres parmi les plus forts niveaux, l'ensemble de ces cas étant sélectionnés en fonction de leur faible valeur résiduelle entre la richesse observée et la richesse prédite. Il apparaît une différence assez nette entre des configurations plutôt dominées par l'habitat pavillonnaire et montrant une certaine uniformité morphologique (richesse faible), et des configurations avec une plus grande mixité des tailles de bâtiments, incluant même des bâtiments commerciaux de grande taille (richesse forte) (figure 21). La comparaison appliquée aux graphes paysagers à partir des mêmes cas oppose des sites avec une accès très limité au milieu prairial (richesse faible) à de milieux urbains fortement connectés aux réseaux prairiaux environnants (figure 22).

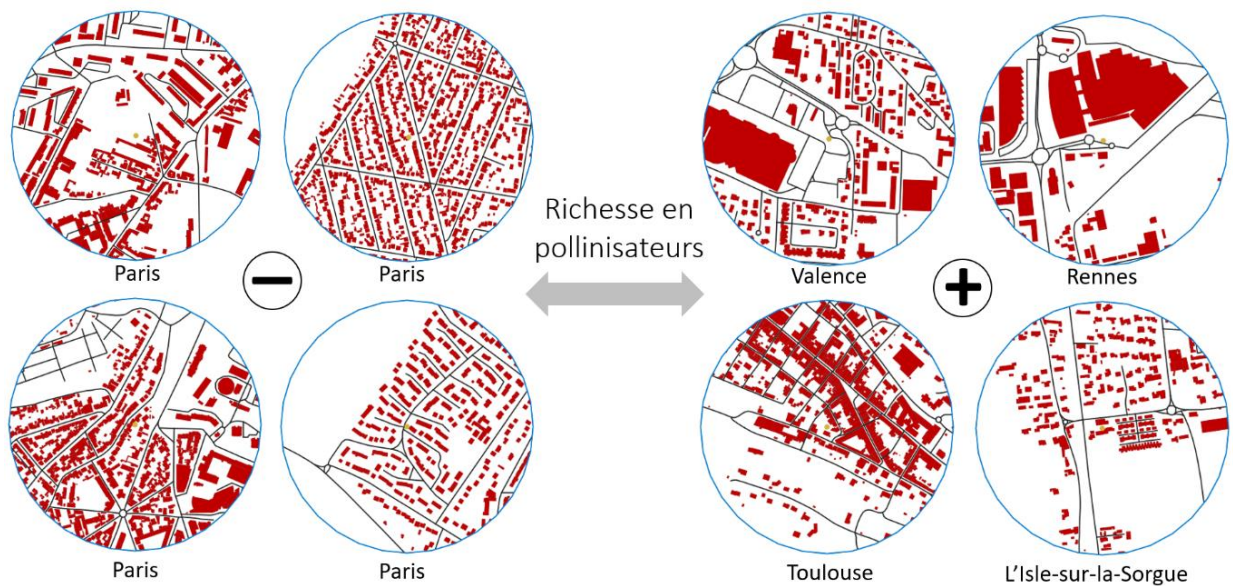


Figure 21. Exemples de configurations de bâti défavorables et favorables à la richesse en pollinisateurs.
Le rayon de voisinage utilisé pour les variables de bâti est de 300 m.

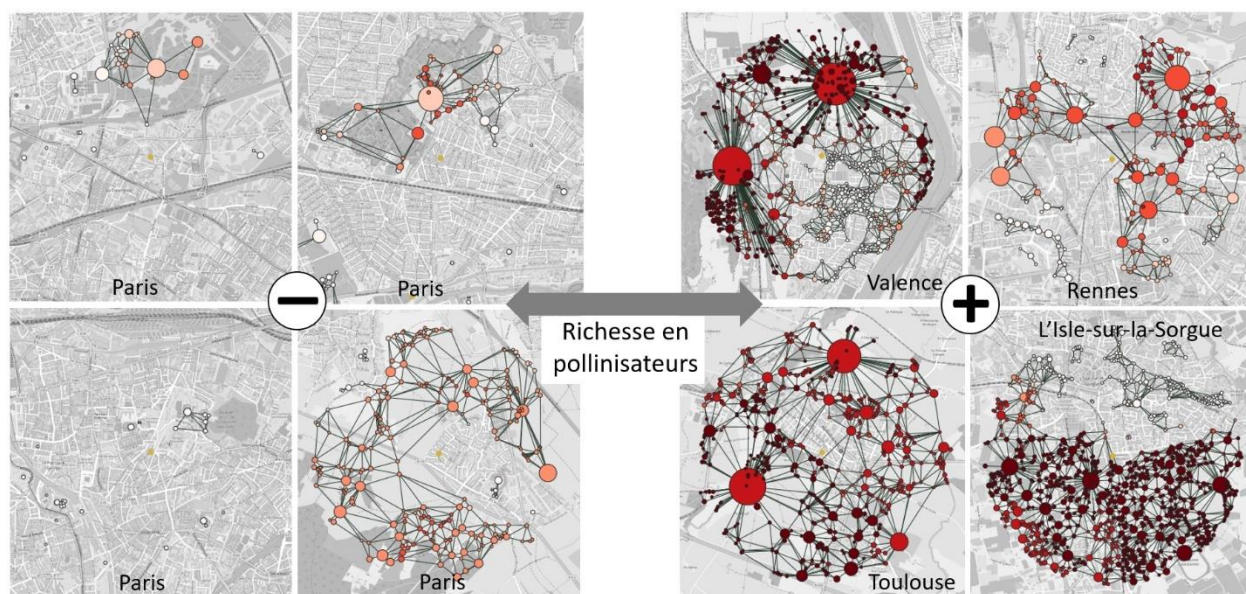


Figure 22. Exemples de réseaux d'habitats herbacés défavorables et favorables à la richesse en pollinisateurs. Le rayon de voisinage pour considérer les réseaux herbacés est de 1500 m, mais les différentes métriques de connectivité calculées intègrent une pondération décroissante de la distance par rapport à la tache centrale de référence.

2.3. Discussion

Principaux résultats

L'utilisation de données génériques et en accès libre au niveau de la France métropolitaine a permis de produire une analyse de 520 sites urbains répartis dans 45 agglomérations. Parmi les critères de sélection de ces sites, le plus important a été la densité de bâti, limitée ici à un intervalle entre 10 et 30% de la surface du voisinage des collections, de façon à pouvoir comparer l'effet potentiel des configurations spatiales sans que l'analyse soit focalisée sur le gradient d'urbanisation. Globalement, cette étude montre le potentiel des données participatives (ou « citoyennes ») pour mener des analyses éco-géographiques en s'affranchissant des effets de site (Poisson et al., 2020; Reichman et al., 2011), quand les recherches en écologie urbaine sont en général focalisées sur une ville unique.

L'analyse montre que la richesse en pollinisateurs est tout d'abord fortement tributaire des espèces végétales, ce qui tout à fait classique et rejoint de nombreuses études, par exemple (Anderson et al., 2023; Cohen et al., 2022; Roguz et al., 2023). Les autres résultats statistiques obtenus, qui concernent la variabilité de la richesse indépendante des espèces végétales, mettent en avant plusieurs variables qui jouent de façon conjointe. Les classes de bâti urbain se différencient nettement selon leur capacité à accueillir une richesse plus ou moins importante, mais suivant un ordre non conforme à l'hypothèse que les jardins domestiques sont un élément favorable (Levé et al., 2019). En effet, les classes composées de la plus forte proportion de bâti pavillonnaire apparaissent comme les plus défavorables, à l'inverse des configurations où les bâtiments résidentiels, qu'ils soient individuels ou collectifs, se mélangent à des bâtiments d'usage commercial ou de service. Le contraste est maximum quand on oppose le milieu pavillonnaire diffus au mélange de pavillonnaire avec des bâtiments commerciaux, avec un différentiel de 30 % en faveur du second (si on fait abstraction de l'influence des autres variables).

Parallèlement, la connectivité au milieu herbacé joue de façon positive sur la richesse, qu'il s'agisse de l'accessibilité aux ressources herbacées locales ou de la connexion au réseau de prairie à l'échelle de la dispersion. En revanche, la connectivité au réseau herbacé non agricole à cette même échelle de la dispersion ne semble pas jouer pas de rôle. Ces résultats concernant la quantité d'habitat disponible autour des collections apportent plusieurs éléments intéressants. En premier lieu, nous retrouvons bien l'influence positive de la végétation herbacée à proximité directe

des sites analysés (Wenzel et al., 2020). Mais au-delà de l'environnement direct, la connexion plus ou moins bonne avec le milieu prairial environnant contribue également aux variations de richesse en pollinisateurs. Ce résultat rejoint le constat de l'influence de la distance aux prairies les plus proches sur la richesse en abeilles sauvages (Banaszak-Cibicka et al., 2016), ou encore les études sur le rôle des différentes formes d'usage agricole (Warzecha et al., 2021). Il invite aussi à s'intéresser aux corridors verts insérées dans la trame urbaine et permettant de connecter les espaces verts intra-urbains aux espaces semi-naturels présents dans le milieu rural environnant. En revanche, l'absence d'effet de la connectivité à l'échelle de la dispersion au sein du milieu herbacé non agricole peut indiquer que ces surfaces en grande partie intra-urbaines (parcs et jardins, bandes enherbées, délaissés, friches, etc.) ne sont pas déterminantes en tant que réservoirs d'espèces, même si d'une part elles contribuent fortement à augmenter l'accès quotidien aux ressources, et d'autre part elles facilitent l'accessibilité aux prairies environnantes qui semblent remplir plus nettement cette fonction de réservoir.

L'influence négative de la présence de culture dans l'environnement proche des collections est convergente avec des résultats déjà obtenus (LeBuhn and Vargas Luna, 2021), même si certaines cultures d'oléagineux comme le colza peuvent fournir temporairement des ressources (Van Der Meersch et al., 2022). La présence de vergers et de vignes dans l'environnement ne joue pas sur la richesse, ce qui peut être expliqué, surtout dans le cas des vergers, par un manque de données sur le traitement agricole de ces surfaces, et par une précision cartographique insuffisante. Enfin, bien que l'analyse porte sur 45 agglomérations urbaines réparties sur tout le territoire métropolitain, du Nord à la Méditerranée, aucun effet marquant d'agglomération ou de climat n'est décelé.

Synthèse des variables en jeu

En résumé, la présence de grands bâtiments à fonction commerciale dans les tissus urbains fait augmenter le niveau de richesse en pollinisateurs, par opposition au milieu pavillonnaire dominé par la fonction résidentielle. Parallèlement, les ressources locales en surfaces herbacées favorisent cette richesse, tout comme le lien avec le milieu prairial environnant. Pour essayer de comprendre le rôle négatif du milieu pavillonnaire, en contradiction avec notre hypothèse initiale et avec les résultats obtenus sur Dijon, il nous faut préciser la nature du lien que chaque variable entretient avec la richesse en pollinisateurs. Les variables de connectivité du milieu herbacé expriment directement un rapport fonctionnel avec la présence des espèces, puisqu'elles sont des proxys de la quantité de ressources atteignables. Ce n'est pas le cas des classes décrivant le bâti, qui représentent une composition d'éléments anthropiques sans rapport direct avec les ressources nécessaires aux insectes pollinisateurs. Au passage, nous mettons de côté le rôle des cavités présentes dans les habitations et que certaines espèces utilisent pour nicher, rôle qui peut sembler a priori secondaire. Les classes de bâti expriment donc une structure spatiale qui, en négatif, offre plus ou moins d'espaces verts et donc de ressources pour les insectes. Le lien est donc indirect avec les besoins des espèces, par rapport aux variables précédentes. L'opposition entre les classes de bâti doit donc être lue comme une opposition entre les surfaces herbacées contenues au sein de ces classes : ces surfaces semblent plus avantageuses pour les pollinisateurs quand les tissus urbains comportent de grands bâtiments commerciaux, et pas seulement des pavillons avec des jardins domestiques. L'inclusion de la quantité de surface herbacée (prairie ou surface non agricole) dans le voisinage qui a servi au calcul des classes de bâti n'apporte pas d'élément supplémentaire dans le modèle statistique, suggérant que le point crucial est celui du mode de gestion de ces espaces. Compte tenu de tous ces éléments, nous supposons qu'une partie significative des interstices herbacés présents dans les zones commerciales ne sont pas gérés de façon intensive ou n'ont pas d'usage anthropique, et qu'en moyenne, ils contribuent à fournir des habitats de façon plus abondante ou de meilleure qualité que les jardins domestiques. Bien que ces jardins domestiques soient reconnus pour leur richesse en insecte (Muratet and Fontaine, 2015), les modes de gestion et la densité d'usage sont souvent invoqués pour comprendre les variations observées (Dylewski et al., 2020; LeBuhn and Vargas Luna, 2021; Muratet and Fontaine, 2015; Persson et al., 2020). Par ailleurs, à notre connaissance, aucune étude n'a comparé la richesse en insectes dans la verdure des tissus urbains comportant des bâtiments commerciaux, par rapport à celle des tissus exclusivement résidentiels, ce qui peut expliquer la forte mise en valeur des jardins domestiques dans la littérature.

Retour sur le protocole d'analyse et pistes complémentaires

Un point important à signaler concerne la densité du bâti. Notre protocole a consisté à réduire la variabilité de ce critère, qui en toute logique n'influence pas la richesse en pollinisateurs, puisque nous avons écarté les sites de densité maximale (centres anciens) et minimale (milieu rural). Des analyses complémentaires dans lesquelles nous sommes revenus sur le seuil minimal de densité de bâti de 10% et sur la règle de proximité à un bâtiment (100 m au maximum) ont montré qu'en l'absence de ces deux critères, la densité de bâti devenait la principale variable jouant sur la richesse après les espèces végétales, conformément aux résultats trouvés dans les études portant sur le gradient d'urbanisation (Geslin et al., 2016; Persson et al., 2020; Wenzel et al., 2020). Mais cet effet « écrase » au passage les variations dues aux différentes compositions du bâti pour un même ordre de densité de tissus urbains. Cela confirme donc notre choix méthodologique initial de ne pas reproduire le schéma habituel du gradient d'urbanisation, qui empêche d'analyser clairement les effets de la configuration urbaine. Dans le même temps, à l'échelle macro-géographique des agglomérations, l'effet de la densité ne doit pas être oublié et doit nous conduire à relativiser l'ensemble des résultats obtenus pour des gammes de densité moyenne.

Les difficultés d'interprétation des résultats nous renvoient au degré de précision des données mobilisées. Tout d'abord, les données d'occupation du sol au grain de 10 m ne permettent pas une cartographie des espaces herbacés au sein de la trame urbaine, qui soit suffisamment précise pour caractériser les faibles étendues (bandes enherbées, délaissés, etc.), qui elles-mêmes fournissent potentiellement des ressources de butinage. Ensuite, la notion d'occupation du sol est insuffisante sans la connaissance des modes de gestion, car elle conduit à faire jouer les surfaces herbacées sans distinction d'usage et de traitement, alors que ceux-ci ont un rôle important (Muratet and Fontaine, 2015; Norton et al., 2019; Persson et al., 2020). Le protocole basé sur l'usage de données au niveau national, impliquant une cartographie de l'occupation du sol générique sur de multiples agglomérations urbaines, pourrait être amélioré par des données à plus haute résolution spatiale, mais restera cependant limité concernant un éventuel enrichissement avec des données sur la gestion.

L'analyse effectuée sur les collections SPIPOLL a fourni des résultats intéressants et en partie originaux. Elle pourra être complétée par d'autres investigations, notamment en abordant d'autres réponses biologiques : richesse exprimée en distinguant les ordres ou indices de diversité par exemple. Des analyses au niveau des traits fonctionnels plutôt qu'au niveau des espèces sont actuellement mises en avant (Buchholz and Egerer, 2020; Wenzel et al., 2020), mais nécessitent dans le cas présent des passerelles entre les données SPIPOLL et des tables de traits par espèces, qui ne sont pas disponibles pour l'instant. Par ailleurs, la description des formes urbaines pourrait être améliorée par l'intégration de données sur les époques de construction des bâtiments.

Conclusion générale

Le projet RÉAUMUR a été l'occasion d'aborder la question des liens entre les insectes pollinisateurs et les morphologies urbaines à travers deux volets reposant sur la même approche méthodologique, mais se distinguant fortement par la forme d'acquisition des données et leur niveau de précision.

Sur le plan thématique, les recherches menées à Dijon ont ambitionné d'intégrer des réseaux plantes-pollinisateurs au sein du réseau spatial d'habitat, mais les résultats obtenus ont été limités par la taille du jeu de donnée. À travers le critère de modularité des réseaux d'interactions, ces résultats suggèrent que l'habitat pavillonnaire et la bonne connectivité à des réseaux d'habitat herbacés offrent des conditions favorables aux espèces spécialistes, au profit des espèces généralistes. Mais les faibles relations observées avec les autres réponses biologiques doivent nous conduire à relativiser ces résultats, qui nécessitent d'être enrichis et confirmés par l'apport de nouvelles données. La même approche appliquée à la France métropolitaine s'est limitée à aborder la richesse en insectes pollinisateurs à l'aide de données participatives, mais en englobant une grande série d'agglomérations urbaines. Elle a abouti à des conclusions dont une partie est conforme aux connaissances déjà acquises : rôle des espèces végétales, poids de la densité urbaine, importance de la quantité de ressources herbacées locales, rôle défavorable des cultures. Cette approche a aussi débouché sur des résultats non attendus au sujet de la typologie du bâti, à savoir le rôle défavorable du milieu pavillonnaire par rapport au mélange de maisons individuelles et de bâtiments commerciaux. Les modes de gestion des zones herbacées, permettant de distinguer ces surfaces en termes de qualité, sont probablement une clé fondamentale pour comprendre une telle opposition. Les résultats obtenus dans les deux volets du projet apparaissent donc partiellement contradictoires, et doivent nous conduire à envisager une analyse focalisée sur les traits fonctionnels.

Sur le plan méthodologique, le projet a été l'occasion de mettre en œuvre des méthodes formalisées et reproductibles. Pour constituer des variables spatialisées représentatives des hypothèses de travail, deux approches très différentes ont été mobilisées : la morphométrie du bâti, la connectivité des réseaux d'habitat. En filigrane, la question du voisinage spatial capable de représenter l'environnement des espèces s'est posée : vaut-il mieux considérer des îlots urbains (plus logiques pour caractériser le bâti), des voisinages circulaires (la méthode usuelle de l'écologie du paysage), ou encore des voisinages anisotropiques et pondérés (les graphes paysagers) ? Il se trouve que nos analyses reposent sur un mélange entre ces métriques spatiales, ce qui peut être discutable. Mais plus encore, ces approches produisent des variables qui n'entretiennent pas le même lien avec le critère biologique d'intérêt. La morphométrie du bâti peut être parlante pour un géographe et un urbaniste pour décrire la ville, mais ne dit rien explicitement sur les ressources disponibles pour les espèces, elle relève donc d'un lien très indirect avec l'objet central de la recherche. À travers l'habitat de type pavillonnaire par exemple, nous devons supposer quelles structures herbacées sont disponibles, en négatif des éléments anthropiques. Inversement, les métriques de connectivité sont censées exprimer directement des critères fonctionnels pour les espèces, à partir d'hypothèses sur le rapport entre démographie et quantité d'habitat, et sur la résistance du paysage aux déplacements. Toutefois, de telles métriques ne disent rien sur la morphologie urbaine.

Au final, mettre côte-à-côte ces deux approches relevant de registres différents peut être accepté pour une première analyse, mais reste une option délicate. Il semble plus logique de fonder l'analyse sur une seule de ces approches : soit on cherche à comprendre le mieux possible les déterminants des pollinisateurs, et dans ce cas il est préférable d'opter pour une vision éco-centrée où toutes les variables doivent représenter des aspects fonctionnels liés à l'habitat et aux déplacements de ces espèces, et on peut dans un second temps observer le lien entre les résultats obtenus et les formes urbanistiques ; soit on se place directement sur le plan urbanistique en comparant les réponses biologiques au sein d'entités spatiales définies selon des critères anthropocentrés et dont la morphométrie est homogène, et dans ce cas la précision écologique sera moindre au profit d'une meilleure appréhension des formes urbaines.

Références bibliographiques

- Alves d'Acampora, B.H., Maraschin, C., Taufemback, C.G., 2023. Landscape ecology and urban spatial configuration: Exploring a methodological relationship. Application in Pelotas, Brazil. *Ecological Modelling* 486, 110530. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110530>
- Anderson, M., Crubaugh, F., Greenslit, C., Hill, E., Kroth, H., Stanislawski, E., Ribbons, R., Del Toro, I., 2023. B.Y.O. Bees: Managing wild bee biodiversity in urban greenspaces. *PLoS ONE* 18, e0281468. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0281468>
- Araldi, A., Emsellem, D., Fusco, G., Tettamanzi, A., Overal, D., 2022. Building types in France: Clustering building morphometrics using national spatial data. *Rev. Int. Geomat.* 31, 265–302. <https://doi.org/10.3166/rig31.265-302>
- Baldock, K.C.R., Goddard, M.A., Hicks, D.M., Kunin, W.E., Mitschunas, N., Osgathorpe, L.M., Potts, S.G., Robertson, K.M., Scott, A.V., Stone, G.N., Vaughan, I.P., Memmott, J., 2015. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proc. R. Soc. B.* 282, 20142849. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2849>
- Banaszak-Cibicka, W., Ratyńska, H., Dylewski, Ł., 2016. Features of urban green space favourable for large and diverse bee populations (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *Urban Forestry & Urban Greening* 20, 448–452. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.10.015>
- Bascompte, J., Jordano, P., 2014. Mutualistic networks, Monographs in population biology. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D., Matthews, T.J., 2011. Changing Bee and Hoverfly Pollinator Assemblages along an Urban-Rural Gradient. *PLoS ONE* 6, e23459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023459>
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E., 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Buchholz, S., Egerer, M.H., 2020. Functional ecology of wild bees in cities: towards a better understanding of trait-urbanization relationships. *Biodivers Conserv* 29, 2779–2801. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02003-8>
- Buchholz, S., Gathof, A.K., Grossmann, A.J., Kowarik, I., Fischer, L.K., 2020. Wild bees in urban grasslands: Urbanisation, functional diversity and species traits. *Landscape and Urban Planning* 196, 103731. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103731>
- Caruso, G., Hilal, M., Thomas, I., 2017. Measuring urban forms from inter-building distances: Combining MST graphs with a Local Index of Spatial Association. *Landscape and Urban Planning* 163, 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.03.003>
- Casanelles-Abella, J., Müller, S., Keller, A., Aleixo, C., Alós Orti, M., Chiron, F., Deguines, N., Hallikma, T., Laanisto, L., Pinho, P., Samson, R., Tryjanowski, P., Van Mensel, A., Pellissier, L., Moretti, M., 2022. How wild bees find a way in European cities: Pollen metabarcoding unravels multiple feeding strategies and their effects on distribution patterns in four wild bee species. *Journal of Applied Ecology* 59, 457–470. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14063>
- Cohen, H., Egerer, M., Thomas, S.-S., Philpott, S.M., 2022. Local and landscape features constrain the trait and taxonomic diversity of urban bees. *Landsc Ecol* 37, 583–599. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01370-z>
- Deguines, N., Julliard, R., De Flores, M., Fontaine, C., 2016. Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecology and Evolution* 6, 1967–1976. <https://doi.org/10.1002/ece3.2009>
- Deguines, N., Julliard, R., de Flores, M., Fontaine, C., 2012. The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. *PLoS ONE* 7, e45822. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045822>
- Desaegher, J., Nadot, S., Fontaine, C., Colas, B., 2018. Floral morphology as the main driver of flower-feeding insect occurrences in the Paris region. *Urban Ecosyst* 21, 585–598. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0759-5>
- Dibble, J., Prelorndjos, A., Romice, O., Zanella, M., Strano, E., Pagel, M., Porta, S., 2019. On the origin of spaces: Morphometric foundations of urban form evolution. *Environment and Planning B: Urban Analytics and City Science* 46, 707–730. <https://doi.org/10.1177/2399808317725075>
- Dylewski, Ł., Maćkowiak, Ł., Banaszak-Cibicka, W., 2020. Linking pollinators and city flora: How vegetation composition and environmental features shapes pollinators composition in urban environment. *Urban Forestry & Urban Greening* 56, 126795. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2020.126795>
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J., Eigenbrod, F., Ford, A.T., Harrison, S.P., Jaeger, J.A.G., Koper, N., Martin, A.E., Martin, J.-L., Metzger, J.P., Morrison, P., Rhodes, J.R., Saunders, D.A., Simberloff, D., Smith, A.C., Tischendorf, L., Vellend, M., Watling, J.I., 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230, 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026>
- Fall, A., Fortin, M.J., Manseau, M., O'Brien, D., 2007. Spatial graphs: Principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems* 10, 448–461.
- Fattorini, S., Mantoni, C., De Simoni, L., Galassi, D.M.P., 2018. Island biogeography of insect conservation in urban green spaces. *Envir. Conserv.* 45, 1–10. <https://doi.org/10.1017/S0376892917000121>
- Fleischmann, M., Feliciotti, A., Romice, O., Porta, S., 2022. Methodological foundation of a numerical taxonomy of urban form. *Environment and Planning B: Urban Analytics and City Science* 49, 1283–1299.

- <https://doi.org/10.1177/23998083211059835>
- Fleischmann, M., Romice, O., Porta, S., 2021. Measuring urban form: Overcoming terminological inconsistencies for a quantitative and comprehensive morphologic analysis of cities. *Environment and Planning B: Urban Analytics and City Science* 48, 2133–2150. <https://doi.org/10.1177/2399808320910444>
- Fletcher, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R.M., Rosindell, J., Holt, R.D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E.I., Melo, F.P.L., Ries, L., Prevedello, J.A., Tscharntke, T., Laurance, W.F., Lovejoy, T., Haddad, N.M., 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226, 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.022>
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Vuidel, G., 2012. A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling & Software* 38, 316–327. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.07.002>
- Foltête, J.-C., Vuidel, G., Savary, P., Clauzel, C., Sahraoui, Y., Girardet, X., Bourgeois, M., 2021. Graphab: An application for modeling and managing ecological habitat networks. *Software Impacts* 8, 100065. <https://doi.org/10.1016/j.simpa.2021.100065>
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O., Vaissière, B.E., 2014. Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient. *PLoS ONE* 9, e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>
- Galpern, P., Manseau, M., Fall, A., 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144, 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.002>
- Geslin, B., Le Féon, V., Folschweiller, M., Flacher, F., Carmignac, D., Motard, E., Perret, S., Dajoz, I., 2016. The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecology and Evolution* 6, 6599–6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>
- Guyot, M., Araldi, A., Fusco, G., Thomas, I., 2021. The urban form of Brussels from the street perspective: The role of vegetation in the definition of the urban fabric. *Landscape and Urban Planning* 205, 103947. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103947>
- Hall, D.M., Camilo, G.R., Tonietto, R.K., Ollerton, J., Ahrné, K., Arduser, M., Ascher, J.S., Baldock, K.C.R., Fowler, R., Frankie, G., Goulson, D., Gunnarsson, B., Hanley, M.E., Jackson, J.I., Langellotto, G., Lowenstein, D., Minor, E.S., Philpott, S.M., Potts, S.G., Sirohi, M.H., Spevak, E.M., Stone, G.N., Threlfall, C.G., 2017. The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology* 31, 24–29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>
- Hofmann, M.M., Fleischmann, A., Renner, S.S., 2020. Foraging distances in six species of solitary bees with body lengths of 6 to 15 mm, inferred from individual tagging, suggest 150 m-rule-of-thumb for flower strip distances. *JHR* 77, 105–117. <https://doi.org/10.3897/jhr.77.51182>
- Jacquemin, F., Violle, C., Munoz, F., Mahy, G., Rasmont, P., Roberts, S.P.M., Vray, S., Dufrêne, M., 2020. Loss of pollinator specialization revealed by historical opportunistic data: Insights from network-based analysis. *PLoS ONE* 15, e0235890. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235890>
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *cybergeo*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155>
- LeBuhn, G., Vargas Luna, J., 2021. Pollinator decline: what do we know about the drivers of solitary bee declines? *Current Opinion in Insect Science* 46, 106–111. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.05.004>
- Levé, M., Baudry, E., Bessa-Gomes, C., 2019. Domestic gardens as favorable pollinator habitats in impervious landscapes. *Science of The Total Environment* 647, 420–430. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.310>
- Martins, K.T., Gonzalez, A., Lechowicz, M.J., 2017. Patterns of pollinator turnover and increasing diversity associated with urban habitats. *Urban Ecosyst* 20, 1359–1371. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0688-8>
- Marwal, A., Silva, E.A., 2023. Exploring residential built-up form typologies in Delhi: a grid-based clustering approach towards sustainable urbanisation. *npj Urban Sustain* 3, 40. <https://doi.org/10.1038/s42949-023-00112-1>
- Muratet, A., Fontaine, B., 2015. Contrasting impacts of pesticides on butterflies and bumblebees in private gardens in France. *Biological Conservation* 182, 148–154. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.045>
- Norton, B.A., Bending, G.D., Clark, R., Corstanje, R., Dunnett, N., Evans, K.L., Grafius, D.R., Gravestock, E., Grice, S.M., Harris, J.A., Hilton, S., Hoyle, H., Lim, E., Mercer, T.G., Pawlett, M., Pescott, O.L., Richards, J.P., Southon, G.E., Warren, P.H., 2019. Urban meadows as an alternative to short mown grassland: effects of composition and height on biodiversity. *Ecological Applications* 29, e01946. <https://doi.org/10.1002/eap.1946>
- Persson, A.S., Ekroos, J., Olsson, P., Smith, H.G., 2020. Wild bees and hoverflies respond differently to urbanisation, human population density and urban form. *Landscape and Urban Planning* 204, 103901. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103901>
- Poisson, A.C., McCullough, I.M., Cheruvelil, K.S., Elliott, K.C., Latimore, J.A., Soranno, P.A., 2020. Quantifying the contribution of citizen science to broad-scale ecological databases. *Frontiers in Ecol & Environ* 18, 19–26. <https://doi.org/10.1002/fee.2128>
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A.R., Kerr, Y.H., Sorooshian, S., 1994. A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sensing of Environment* 48, 119–126. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(94\)90134-1](https://doi.org/10.1016/0034-4257(94)90134-1)
- Reichman, O.J., Jones, M.B., Schildhauer, M.P., 2011. Challenges and Opportunities of Open Data in Ecology. *Science* 331, 703–705. <https://doi.org/10.1126/science.1197962>

- Roguz, K., Chiliński, M., Roguz, A., Zych, M., 2023. Pollination of urban meadows – Plant reproductive success and urban-related factors influencing frequency of pollinators visits. *Urban Forestry & Urban Greening* 84, 127944. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2023.127944>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Savard, J.-P.L., Clergeau, P., Mennechez, G., 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning* 48, 131–142. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00037-2](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00037-2)
- Sikora, A., Micholap, P., Sikora, M., 2020. What kind of flowering plants are attractive for bumblebees in urban green areas? *Urban Forestry & Urban Greening* 48, 126546. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2019.126546>
- Smith, L.S., Broyles, M.E.J., Larzleer, H.K., Fellowes, M.D.E., 2015. Adding ecological value to the urban lawnscape. Insect abundance and diversity in grass-free lawns. *Biodivers Conserv* 24, 47–62. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0788-1>
- Theodorou, P., Radzevičiūtė, R., Lentendu, G., Kahnt, B., Husemann, M., Bleidorn, C., Settele, J., Schweiger, O., Grosse, I., Wubet, T., Murray, T.E., Paxton, R.J., 2020. Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nat Commun* 11, 576. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14496-6>
- Van Der Meersch, V., Billaud, O., San Cristobal, M., Vialatte, A., Porcher, E., 2022. Landscape floral resources provided by rapeseed correlate with next-year reproduction of cavity-nesting pollinators in a national participatory monitoring program. *Landsc Ecol* 37, 551–565. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01353-0>
- Wang, H., Ran, N., Jiang, H.-Q., Wang, Q.-Q., Ye, M., Bowler, P.A., Jin, X.-F., Ye, Z.-M., 2024. Complex floral traits shape pollinator attraction to flowering plants in urban greenspaces. *Urban Forestry & Urban Greening* 91, 128165. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2023.128165>
- Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V., Jauker, F., 2021. Spatial configuration and landscape context of wildflower areas determine their benefits to pollinator α - and β -diversity. *Basic and Applied Ecology* 56, 335–344. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.08.001>
- Wenzel, A., Grass, I., Belavadi, V.V., Tschardtke, T., 2020. How urbanization is driving pollinator diversity and pollination – A systematic review. *Biological Conservation* 241, 108321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108321>
- Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010. Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 79, 674–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01675.x>

Table des figures

Figure 1. Carte d'occupation du sol sur l'agglomération de Dijon (extrait central, nomenclature simplifiée).	9
Figure 2. Ilots bâtis (délimités en blanc) superposés à l'occupation du sol (extrait sur l'agglomération de Dijon).	10
Figure 3. Cercle des corrélations issus de l'ACP des variables morphologiques par îlot.	11
Figure 4. Localisation des 35 placettes d'échantillonnage.	12
Figure 5. Phases de relevés de terrain.	13
Figure 6. Réseaux d'interactions entre plantes et abeilles sur le site 3F (a) et sur le site Jardin des Sciences (b).	14
Figure 7. Nombre d'espèces d'abeilles en fonction des types d'espace vert.	15
Figure 8. ACP des traits fonctionnels et distribution du premier facteur par type d'espace vert	16
Figure 9. Corrélations de Spearman entre (A) la richesse en abeilles et (B) et la métrique nestedness avec 3 variables de bâti.	17
Figure 10. Corrélations de Spearman entre (A) la connectance et (B) la modularité des réseaux d'interaction avec 3 variables de bâti.	18
Figure 11. Graphe paysager de l'habitat ouvert au sein de l'agglomération de Dijon (extrait).	19
Figure 13. Cercle des corrélations issu de la régression PLS2 entre tous les critères d'analyse.	21
Figure 14. Morphologies illustratives des 4 quadrants issus de la régression PLS2.	22
Figure 15. Test d'une approche « path modelling » sur les données du projet	22
Figure 16. Localisation des collections SPIOLL dans les zones urbaines	24
Figure 17. Distribution du nombre de familles de pollinisateurs parmi les collections sélectionnées.	25
Figure 18. Analyse multivariée de la composition du bâti autour des collections SPIOLL.	26
Figure 19. Arbre hiérarchique et position des 5 classes de bâti dans l'espace factoriel	26
Figure 20. Distribution statistique de la densité de bâti autour des 5000 collections SPIOLL.	29
Figure 21. Exemples de configurations de bâti défavorables et favorables à la richesse en pollinisateurs.	32
Figure 22. Exemples de réseaux d'habitats herbacés défavorables et favorables à la richesse en pollinisateurs.	33

Table des tableaux

Tableau 1. Liste des variables morphologiques et paysagères pour caractériser les îlots.	11
Tableau 2. Liste des 10 espèces de plantes ayant reçu le plus de visites d'abeilles sauvages.	13
Figure 11. Corrélations entre les métriques d'interaction plantes-abeilles et les métriques de connectivité	20
Tableau 3. Types de bâtiments considérés	25
Tableau 4. Moyennes intra-classes des variables descriptives du bâti dans les 5 classes.	27
Tableau 5. Valeurs de coûts utilisées pour calculer les liens du réseau d'habitat herbacé.	28
Tableau 6. Définition des termes de la modélisation statistique.	30
Tableau 7. Principaux résultats de la régression initiale appliquée à la richesse en pollinisateurs	31
Tableau 8. Résultats de la régression finale appliquée à la richesse en pollinisateurs.	31

Annexe

Catégories d'occupation du sol et valeurs de coûts associées

Code	Classe d'occupation du sol		Coût
1	Surfaces artificialisées		100
2	Sols nus naturels		1
11	Bâti indifférencié ancien bas		10000
12	Bâti indifférencié ancien haut		10000
13	Bâti indifférencié moderne bas		10000
14	Bâti indifférencié moderne haut		10000
15	Bâti industriel, agricole et commercial		10000
16	Bâti remarquable		10000
23	Vergers		1
24	Vignes		1
25	Prairies		1
26	Végétation basse (non agricole)		1
27	Végétation broussaille 150 – 300 cm		1
31	Forêt feuillus 300 – 700 cm		1
32	Forêt feuillus 700 – 1500 cm		1
33	Forêt feuillus 1500 cm et +		1
34	Forêt conifères 300 – 700 cm		1
35	Forêt conifères 700 – 1500 cm		1
36	Forêt conifères 1500 cm et +		1
51	Surfaces en eau		1000
61	Routes importance 1		1000
62	Routes importance 2		1000
63	Routes importance 3		1000
64	Routes importance 4		1000
65	Routes importance 5		1000
66	Routes importance 6		1000
71	Voies ferrées		1000
81	Cultures : Blé tendre		100
82	Cultures : Maïs grain et ensilage		100
83	Cultures : Orge		100
84	Cultures : Autres céréales		100
85	Cultures : Colza		10
86	Cultures : Tournesol		10
87	Autres oléagineux		10
88	Cultures : Protéagineux		10
90	Cultures : Légumineuses à grains		10
91	Autres cultures industrielles		10
92	Cultures : Légumes ou fleurs		10
95	Cultures diverses, sans production		10