



HAL
open science

Interactions entre insectes floricoles et cultures de fenouil aromatique (*Foeniculum vulgare*): influences des variables locales et paysagères et implications pour la production d'anéthole

Lucie Schurr

► To cite this version:

Lucie Schurr. Interactions entre insectes floricoles et cultures de fenouil aromatique (*Foeniculum vulgare*): influences des variables locales et paysagères et implications pour la production d'anéthole. Sciences de l'environnement. Aix Marseille Université (AMU), 2022. Français. NNT : . tel-04039153

HAL Id: tel-04039153

<https://hal.science/tel-04039153>

Submitted on 21 Mar 2023

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.

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
le 21 avril 2022 par

Lucie SCHURR

**Interactions entre insectes floricoles et cultures de
fenouil aromatique (*Foeniculum vulgare*) : influences
des variables locales et paysagères et implications
pour la production d'anéthole**

Composition du jury

Discipline

Sciences de
l'environnement

Spécialité

Écologie

École doctorale

251, Sciences de
l'Environnement

**Laboratoire /
Partenaires de
recherche**

Institut
Méditerranéen de
Biodiversité et
d'Écologie marine et
continentale (IMBE)

- Emmanuelle PORCHER Rapporteuse
- Professeure, CESCO MNHN, Paris
- Bertrand SCHATZ Rapporteur
- Directeur de recherche, CNRS, CEFÉ, Université
de Montpellier
- Audrey ALIGNIER Examinatrice
- Chargée de recherche, INRAE, BAGAP, Rennes
- Xavier FERNANDEZ Examineur
- Professeur, ICN, Université Côte d'Azur, Nice
- Laurence AFFRE Directrice de thèse
- Maître de Conférences, IMBE, Aix Marseille
Université
- Véronique MASOTTI Co-directrice de thèse
- Maître de Conférences, IMBE, Aix Marseille
Université
- Benoît GESLIN Encadrant de thèse
- Maître de Conférences, IMBE, Aix Marseille
Université
- Sophie GACHET Co-encadrante de thèse
- Maître de Conférences, IMBE, Aix Marseille
Université

À ma famille, mes amis, mon amour,

À ma mère...

REMERCIEMENTS

Avant tout je tiens à remercier mes rapporteurs **Emmanuelle Porcher** et **Bertrand Schatz**, et mes examinateurs **Audrey Alignier** et **Xavier Fernandez**, d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je voudrais ensuite remercier mes encadrants pour leurs précieux conseils à toutes les étapes de cette thèse, leur aide sur le terrain, leur disponibilité et leur implication. Merci pour les savoirs transmis, la confiance accordée, le soutien et les petites attentions et cadeaux.

Sophie, merci d'avoir engagé la conversation avec la responsable environnement de Pernod-Ricard dans ce train. Sans toi cette thèse n'aurait jamais vu le jour. Merci aussi pour ton accompagnement pour tous les enseignements que j'ai réalisés et pour avoir veillé, avec Véronique, à la bonne vulgarisation de mon travail.

Véronique, merci pour ta bonne humeur, ta gentillesse, ton accessibilité et ton soutien tout au long de ces trois années. Ton accompagnement a été essentiel pour la partie chimie qui n'était pas ma formation initiale.

Laurence, merci pour ta douceur et ta gentillesse. Après m'avoir encadré en stage, tu as accepté de me suivre dans cette aventure qu'a été ma thèse et ce malgré mon caractère ! Merci de toujours prendre le temps pour moi, pour ton expérience et tes précieux conseils.

Benoît, nous sommes arrivés en même temps sur Marseille il y a six ans, ce qui nous a forcément rapproché. Tu me suis depuis le début de ma reconversion en écologie, en m'encadrant d'abord en stage puis en tant qu'ingénieure d'étude, puis tout au long de ces trois années, en me transmettant ta passion. Je te dois de nombreuses opportunités professionnelles. Merci en particulier pour le jour où tu m'as convaincue de revenir à mon premier amour, la recherche, pour faire une thèse, car j'étais « faite pour ça ». Merci pour ton soutien sans faille, et pour tous les bons moments au boulot : j'ai une pensée émue pour toutes les fois où tu as changé mon fond d'écran, remplacé le i d'anis, et évidemment pour les nombreux « prout ». Mais je garde aussi en mémoire tous les bons moments en dehors du travail, les débriefs de terrain - bières, les after-work – rhumerie, les soirées paninis et hot dogs... Tu es passé du mentor à un très bon ami. Merci de continuer à croire en moi.

Sabrina, merci pour ton énergie, ta bonne humeur et ton soutien pendant ces trois ans. Merci de m'avoir si bien intégrée à l'équipe et au sein de l'entreprise, et d'avoir toujours défendu mes intérêts. Merci enfin pour ton intérêt pour l'étude et tes précieux conseils pour faire le lien avec Pernod Ricard France.

Merci également à **Isabelle Laffont-Schwob**, **Bernard Vaissière** et **Philippe Ponel** pour avoir accepté de participer à mes comités de thèse, et pour leurs conseils. Merci en particulier à toi **Bernard** pour ton enthousiasme vis-à-vis de mon étude.

En cette fin de thèse j'ai évidemment une pensée particulière pour mes « co-bureaux du love », la « team bee », qui m'ont accompagné du début jusqu'à la fin. Merci pour l'entraide et la bonne humeur. **Floriane**, merci pour le temps et l'aide que tu m'as consacré, merci pour ta générosité, et ta gentillesse. Merci **Lise**, pour ta bonne humeur, tes conseils, et tous nos échanges sur les abeilles et leur conservation. Merci aussi pour les week-end plage et salsa, pour les heures passées à la rhumerie à rêver à notre avenir dans la recherche, et bien sûr, merci de m'avoir fait découvrir le top du top de la musique (enfin pour toi en tout cas !). Je suis heureuse que nos différences n'aient pas eu d'impacts sur notre amitié. Merci **Marie** pour tes jeux de mots merveilleux, tes mêmes, toutes tes histoires (que j'ai parfois eu du mal à suivre, heureusement qu'il y avait des surnoms très parlants...), et pour les after-work rhumerie.

Merci à l'ensemble des stagiaires qui se sont investis dans cette thèse, **Magdalena**, **Marion**, **Prisca**, **Léna**, **Sarah**, **Nathan**, **Charly**. Ce fut un plaisir de travailler avec chacun d'entre vous. Merci pour votre investissement sur le terrain comme en laboratoire, et à votre motivation sans faille malgré le travail à abattre.

Jean-Philippe, merci pour ta gentillesse, ta disponibilité sur le terrain, et ton intérêt pour l'étude, tes conseils de randonnées dans la région m'ont fait découvrir de supers endroits ! Merci à **Caroline Lecareux** pour les analyses chimiques des fruits de fenouil. Merci à toute l'équipe du 421, en particulier **Marine, Alrick, et Shaki** avec qui j'ai passé de bons moments hors labo.

Gabriel, merci pour le temps passé sur le terrain, et pour nous avoir nourris à coup de spéculos, magret séché (maison !) et porridge. T'avoir sur le terrain et profiter de ton expérience est toujours un plaisir. Merci également pour tes conseils à mon comité et tes nombreuses identifications de diptères. Enfin, merci pour m'avoir appris à retenir les décimales de pi pour briller en société (« *Que j'aime à faire apprendre un nombre utile aux sages ! Glorieux Archimède, artiste ingénieur, Toi de qui Syracuse aime encore la gloire, Soit ton nom conservé par de savants grimoires !* »)

Merci à **David Genoud** pour ses formations à l'identification d'abeille, que j'aurais aimé approfondir, et sa bonne humeur. Merci à toi ainsi qu'à **Matthieu Aubert** pour les identifications d'abeilles. Merci aussi à **Olivier Blight** pour ses informations sur les fourmis capturées.

Merci à **Luca Carisio** d'avoir partagé un petit bout de thèse avec moi. Cette collaboration a donné lieu à une belle amitié. Ta gentillesse est sans pareil, j'ai apprécié tous les moments passés avec toi sur le terrain comme en dehors du travail. Merci pour m'avoir montré un autre point de vue sur mon travail. Et merci de m'avoir fait découvrir l'Italie par tes précieux conseils, et j'espère que la prochaine fois, tu me la feras visiter en personne ! *Grazie a Luca Carisio per aver condiviso con me un po' di tesi. Questa collaborazione ha dato vita ad una bellissima amicizia. La tua gentilezza è impareggiabile, ho apprezzato tutti i momenti trascorsi con te in campo e fuori dal lavoro. Grazie per avermi mostrato un'altra prospettiva sul mio lavoro. E grazie per avermi fatto scoprire l'Italia con i tuoi preziosi consigli, e spero che la prossima volta me lo mostrerai di persona! (scusate la traduzione...)*

Je tiens aussi à remercier chaleureusement tous les producteurs de fenouil pour l'accès aux parcelles, leur aide, leur gentillesse, et leur intérêt pour cette étude : **Ludovic et Delphine Chaillan, Vincent Fanguiaire, Gilles Figuiere, Patrick Laugier, Jacky Piatty, Alexandre et Pierre Sanchiz, et André, Denis et Serge Vernet** avec qui j'ai directement échangé ; mais aussi **Alain Blanc, Alain Ravaute, Martial Reynieret, Thierry Julien** qui sont un petit peu plus loin. Je remercie également la coopérative agricole SCA3P, **Michel Krausz** et particulièrement **Romain Cansière** pour leur soutien.

Hervé, merci pour ton aide technique et agronomique précieuse, et pour les repas partagés sur le plateau de Valensole.

Je remercie **Pernod Ricard France (PRF)** qui m'a donné l'opportunité de réaliser cette étude ainsi que toutes les personnes de PRF pour leur aide directe ou indirecte et leur soutien. Merci à **Virginie Bartholin, l'équipe communication et marketing Ricard**, et toute l'équipe DDO QSE : **Jean-Marc Roué et Cécile Devillers**, pour m'avoir permis d'intégrer l'équipe, **Carine, Caro, Sophie, et Véro**.

Merci à **Martin**, et à « la team des contrats précaires », **Romane, Océane, Sarah, Camille, Marine** pour leur bonne humeur au boulot comme en dehors. Et bien sûr, **Léon et Lola**, ma colo Ricard, pour les bons moments passés au bureau et les pauses cafés. Merci aussi pour les nombreux « moments de convivialité » en dehors du boulot, mais souvent 'corporate'. Vous avez été bien présents pour moi ces derniers mois et toujours partants pour pleins de choses ! Je garde particulièrement en souvenir nos joutes verbales et nos super saillies, ma chute mémorable soignée au gel hydro-alcoolique, la coloc covidée avec Lola et le sauvetage de goéland avec Léon.

Merci à la team des Marseillais sans qui j'aurais déjà quitté la ville depuis longtemps ! **Bertrand**, tu restes la première personne à qui j'ai parlé dans cette ville, merci pour ces six ans d'amitié et de soirées, pour m'avoir montré la vie marseillaise, et fait rencontrer des gens supers. **Benco, Vincent et Lara, Alex**, merci pour m'avoir fait décompresser si souvent. Merci aussi à **ma grosse Momo** et son thé de l'après-midi, ainsi qu'aux heures passées à papoter. Merci aux « gouffres », **Justine, Ulysse, Débo**, pour toutes les bouffes, les soirées jeux, et le reste. Merci à tous pour votre soutien dans les moments difficiles.

Vincent, merci pour les week-end de folie rennais, pour ta gentillesse et tes attentions. Tu as l'art de faire sentir tout le monde spécial et c'est une qualité rare qui m'a fait du bien à chaque escapade bretonne.

Merci à **Astrid** pour les sorties cinéma, rando, et soirées dansantes avec Lise au Sham'. **Martin le M.**, je suis contente de t'avoir rencontré même si j'aurais aimé que cela soit plus tôt pour en profiter un peu plus avant ton départ de Marseille. Merci de m'avoir suivi sans faillir pour la réouverture des bars de 2021, pour tous les after-work plage (je n'oublie pas ta participation au sauvetage de goéland) et pour tous les bons moments passés pour décompresser de nos thèses respectives !

Merci aux MAM, ma **Pouet** et **Victoire** pour me soutenir à l'autre bout du monde ! **Julie** merci aussi d'être toujours là après tant d'années (mais on l'avait prédit : « CE1 forever ») ! **Rémi** l'homme de ma vie, merci d'être « un p'tit rigolo du fond » avec moi depuis plus de 10 ans. Merci d'être l'une de mes personnes piliers toujours présentes pour moi. Vous qui me connaissez depuis tant d'années, savez plus que quiconque l'importance de l'aboutissement de ce travail pour moi.

Merci à toutes les autres personnes que je n'aurais pas cité....

Enfin, merci à ma famille. Merci à **Emma**, mon amour. Emma, je n'ai pas assez de place pour décrire l'importance que tu as eue dans la réalisation de cette thèse. Merci d'avoir été là et de ton soutien sans faille tout au long de ces trois années, et particulièrement pendant ces derniers mois qui, pour bien des raisons, ont été très compliqués. Ton soutien et ta foi en moi m'ont permis d'arriver jusqu'au bout. Merci à mon père qui, malgré tous les détours de ce parcours universitaire et professionnel mouvementé et leurs conséquences, m'a toujours soutenue et encouragée. **Papou**, merci pour ton intérêt pour mon travail, pour ta visite à Valensole, pour ta fierté, et pour tout le reste. Merci mon **Gwo Tété** pour ta bonne humeur, ton énergie, et pour t'assurer que je n'oublie pas le bon parlé Lorrain ! Merci à ma sœur, la personne la plus importante de ma vie, pour notre connexion. **Sœur**, il y a trop peu d'espace pour tout dire mais merci d'avoir été là toute ma vie, de croire en moi, et de m'épauler. Ces derniers mois ont été particulièrement éprouvant pour nous deux et sans toi à mes côtés je ne serais jamais arrivée au bout de ce travail. Et enfin, ma **Mamouni**, bien que tu ne liras pas ces lignes, je veux te dire merci de m'avoir toujours encouragé à être qui je voulais, et de m'avoir soutenue dans tous mes choix. Tu n'as jamais vraiment trop compris (ou fait l'effort de comprendre) sur quoi je travaillais, mais je sais que tu étais heureuse que je fasse quelque chose qui me passionnait. Même si tu n'aurais sans doute pas lu ce manuscrit, j'aurais aimé que tu sois là pour voir l'aboutissement de ce travail, et de tous les autres...

*« Lorsqu'on le tient par la partie sporadique, ou boulière, le fenouil est un objet
redondant »*

Karadoc - Unagi IV - Kaamelott - Livre IV

RÉSUMÉ

Interactions entre insectes floricoles et cultures de fenouil aromatique (*Foeniculum vulgare*) : influences des variables locales et paysagères et implications pour la production d'anéthole.

Le fenouil (*Foeniculum vulgare*) est une plante aromatique à floraison massive, cultivée dans le sud de la France pour son huile essentielle (HE) contenant de l'anéthole d'intérêt économique puisqu'il entre dans la fabrication du pastis. Dans le contexte du déclin mondial des insectes où 75% des cultures en sont dépendantes, il est important d'étudier le degré de dépendance entre pollinisateurs et productions agricoles. Nous avons réalisé des traitements de pollinisation contrôlée pour comparer le succès reproducteur du fenouil entre fleurs pollinisées par les insectes et fleurs non-accessibles. L'absence d'insectes fait chuter la production de fruits de 86%.

Cette dépendance pourrait être un problème en milieu agricole intensif, inhospitalier pour la biodiversité. Certains milieux comme les habitats semi-naturels (SNH) ou les cultures à floraison massive (MFC) seraient *a contrario* bénéfiques pour les insectes. Des pièges colorés ont permis d'étudier l'influence de la composition et de la configuration du paysage sur l'abondance et la richesse d'insectes. Par captures au filet, nous avons ensuite exploré comment l'habitat adjacent du fenouil peut ou non être attractif pour les insectes. Enfin, nous avons quantifié l'influence des insectes floricoles sur la production du fenouil. La configuration du paysage et la proximité au SNH influencent positivement la richesse d'insectes, laquelle influence positivement la quantité d'HE mais négativement la quantité d'anéthole. À l'échelle locale, la fréquence de visites des abeilles (surtout l'abeille domestique) et leur richesse spécifique affectent positivement la quantité d'anéthole et la production de fruits. La reproduction du fenouil pourrait ainsi dépendre de quelques espèces pollinisatrices légitimes comme les abeilles. Nos résultats indiquent une plus forte richesse spécifique d'abeilles à proximité des céréales, et la proximité des MFC n'influence pas la fréquence de visites ou la richesse d'insectes. Les processus de complémentarité conditionnant les déplacements des insectes pollinisateurs selon leurs besoins spécifiques pourraient expliquer ces résultats.

D'un point de vue des ressources, nous avons exploré la dynamique de la production de nectar du lavandin (*Lavandula hybrida*) et du fenouil, en relation avec la fréquence de visite des insectes. Nous avons développé un modèle de simulations pour identifier comment des différences de fréquences de visites et de stratégies de sélection florale pouvaient changer le nectar disponible au temps t et la production journalière de nectar (DNF) par fleur. Nous avons voulu savoir si les DNF estimées par nos modèles différaient de la quantité de nectar habituellement mesurée en 24h d'exclusion aux insectes. Pour les deux cultures, le volume de nectar à 24h était toujours plus faible que les DNF estimées. Nous avons observé des visites plus fréquentes sur le fenouil, dont le nectar disponible au temps t était proche de zéro, pouvant indiquer une plus grande exploitation de ses fleurs par les insectes, probablement dû au caractère généraliste de la fleur de fenouil et à sa fourniture en pollen. Nos simulations ont suggéré aussi que la production de nectar pour les deux plantes était influencée par les visites d'insectes, démontrant les effets complexes des interactions plantes-insectes sur celle-ci.

Cette thèse a montré l'importance des cultures de fenouil dans la fourniture de ressources florales pour divers insectes et leur effet bénéfique réciproque sur la production de fruits et la quantité d'anéthole. En termes de gestion, nous proposons de maintenir une configuration d'habitats diversifiés à l'échelle du paysage et de prêter attention à l'habitat adjacent aux parcelles de fenouil, afin de soutenir durablement la production des cultures et la diversité des insectes.

Mots-clés : Insectes floricoles - Abeilles - Pollinisation - Culture à floraison massive - Rendement – Paysages

ABSTRACT

Interaction between flower-visiting insects and aromatic fennel crops (*Foeniculum vulgare*): influence of local and landscape variables and implications for anethole production

Fennel (*Foeniculum vulgare*) is an aromatic mass-flowering crop cultivated in the south of France for its essential oil that contains anethole, a compound of food and economical interest due to its use in the elaboration of anise drinks. In the context of global insect decline, where 75% of crops are dependent on insects, it is important to understand the level of dependence between pollinators and crop productions, especially for aromatic plants. We used controlled pollination treatments to compare the reproductive success and the fennel yield between insect pollinated flowers and flowers excluded from insects (bagged flowers). Insect pollination improved the fruit production and the amount of anethole: the fennel yield depended on insect pollination at 86%.

This dependence could be an issue in intensive agricultural landscapes, inhospitable for biodiversity. However, some environments such as semi-natural habitats (SNH) or mass-flowering crops (MFC), are considered beneficial to insects given the amount of resources they provide contrary to other crops such as wheat. We used coloured pan-traps to investigate the influence of the landscape composition and configuration on fennel insect abundance and richness, and their impact on the amount of essential oil produced. Using net captures, we also explored how a neighboring habitat along fennel crops could be or not attractive to flower visitors, and how it could influence fennel production. Landscape configuration and proximity to SNH positively influenced flying insect family richness, which positively influenced fennel essential oil quantity but negatively the anethole amount. At the local scale, bee visitation rate (mainly driven by honey bees) and species richness positively influence the amount of anethole and fruit production. Surprisingly, our results show a higher bee species richness close to cereals, and we did not find any influence of the vicinity to MFC on insect and bee visitation rates nor on their richness. The landscape complementary processes, conditioning the shifts of insects according to their specific resource needs, could explain these results. The fennel yield was higher close to MFC. We can then wonder if the reproduction of fennel could not depend only on a few legitimate pollinating species.

From a resources point of view, we explored the nectar production dynamic of lavender (*Lavandula hybrida*) and fennel, in relation to insect visitation rate. We developed a simulation model to identify how plausible different scenarios of visitation rates and different insect strategies for flower selection by insects may change the available nectar at time t and the daily nectar production (DNF) per flower. Then, we tested whether estimated DNF differed from the commonly used nectar production (after 24h of insect exclusion). Lavender and fennel had equal nectar volume replenishment in 24h, but lavender replenished nectar volumes quicker. For both crops, the DNF estimated were always greater than the amount of nectar replenished in 24h. We found a higher fennel visitation rate and an availability of nectar close to zero which could indicate a higher exploitation of fennel flowers by insects possibly due to the generalist morphology of flowers and the pollen provision. Finally, our simulations suggest that nectar production for both species is insect visitation driven, demonstrating complex effects of plant – insect interactions on nectar production.

We demonstrated the importance of fennel crops in the furniture of floral resources for insects and the mutually beneficial effect of insects, especially bees, on the fennel fruit production and the amount of anethole. From a management point of view, we suggest maintaining complex landscape configurations of diversified habitats and paying attention to the adjacent habitats of fennel crops, to sustain both the crop production of fennel and insect biodiversity.

Keywords: Flower-visiting insects - Bees - Pollination - Mass-flowering crop - Yield - Landscapes

Avant-propos

Le présent travail de thèse a été réalisé sous financement CIFRE (convention industrielle de formation par la recherche). Ce dispositif a pour but de renforcer les échanges entre les laboratoires publics de recherche et le milieu socio-économique. Il permet à l'entreprise de bénéficier d'une aide financière pour recruter un(e) jeune doctorant(e) dont les travaux de recherche, encadrés par un laboratoire public de recherche, conduiront à la soutenance d'une thèse. Cette CIFRE associe donc trois partenaires :

- L'entreprise confie à un(e) doctorant(e) un travail de recherche objet de sa thèse ; il s'agit ici de l'entreprise **Pernod Ricard France**, leader sur le marché français des spiritueux
- Le laboratoire, extérieur à l'entreprise, assure l'encadrement scientifique de la doctorante ; il s'agit de **l'Institut Méditerranéen d'Écologie et de Biodiversité marine et continentale (IMBE)**
- La doctorante

Ce manuscrit sera donc rédigé de manière à être compris et utilisé par l'ensemble des parties prenantes, mais a aussi vocation à être utilisé par les gestionnaires agricoles pour la culture de fenouil. Aussi, je me permets de m'attarder sur des notions assez triviales dans l'introduction générale avant d'entrer dans le vif du sujet. Aussi, certains termes matérialisés par une **couleur violette et une étoile*** sont définis dans un glossaire. L'ensemble des chapitres sont également structurés par une alternance de parties rédigées en français qui abordent de manière simplifiée le contenu des articles scientifiques (en anglais) entraînant quelques redites. Les différentes parties à vocation scientifique et économique seront reconnaissables par une **couleur de texte différente**.

ABRÉVIATIONS

SNH : Semi-Natural Habitat / milieu semi-naturel

MFC : Mass Flowering-Crops / cultures à floraison massive

EO / HE : Essential Oil / Huile Essentielle

RCI = Rewards Collected by Insects / récompense en nectar collecté par jour par les insectes

DNF = Daily Nectar produced by a Flower / quantité de nectar journalière produite par une fleur

GLOSSAIRE

Les mots définis dans ce glossaire sont reconnaissables dans le texte par une couleur de police **violette*** et une étoile.

Akène : fruit sec indéhiscent (qui ne s'ouvre pas) dont la graine n'est pas soudée au péricarpe (paroi du fruit). ¹

Angiospermes : groupe de plantes caractérisé par la possession au niveau de leurs fleurs d'un ovaire enclosant un ou plusieurs ovules, lesquels organes (après fécondation) deviendront respectivement un fruit renfermant une ou plusieurs graines. ¹

Auxiliaires de cultures : au sens large, organismes vivants fournissant des services écosystémiques permettant de faciliter la production agricole. On y trouve des microorganismes et des invertébrés antagonistes de bioagresseurs, des vertébrés tels que certains oiseaux, mammifères et amphibiens se nourrissant de ravageurs ou de plantes non souhaitées, et les insectes pollinisateurs permettant la fécondation des plantes cultivées. Au sens plus restreint, les auxiliaires désignent les ennemis naturels (prédateurs, parasitoïdes, parasites) qui, par leur mode de vie, développement et/ou alimentation, régulent les populations de ravageurs de culture. ²

Brassage génétique : recombinaison des gènes pendant les divisions cellulaires. ⁸

Butiner : récolter pollen et nectar sur les fleurs (= **fouurrager** = visiter les fleurs) ⁸. À noter que le butinage ne mène pas obligatoirement à la pollinisation.

Cleptoparasite : animal (souvent un insecte ou un oiseau, tel le coucou) qui se nourrit ou nourrit ses larves aux dépens de la production ou de proies capturées par une autre espèce. ⁸

Corridor écologique : unité paysagère de configuration linéaire relativement étroite reliant d'autres unités plus massives mais de nature analogue, permettant à un habitat donné d'avoir une certaine continuité spatiale favorable à son fonctionnement écosystémique (en permettant par exemple aux espèces de circuler sans avoir à s'exposer à un milieu différent plutôt hostile). ³

Culture raisonnée : mode de gestion des productions agricoles visant à minimiser l'impact de l'agriculture sur l'environnement en optimisant les intrants (produits phytosanitaires, fertilisants, aliments pour animaux, etc.) tout en maintenant, voire en améliorant, la rentabilité économique des fermes. ²

Diakène : fruit formé de deux akènes*

Diploïde / Triploïde : présence d'un lot double/triple de chromosomes homologues dans chaque cellule d'un individu. ¹

Ectothermes : animaux dont la température corporelle est déterminée par la température extérieure. ⁵

Entomophiles : se rapporte aux espèces végétales qui ont recours à des insectes pour assurer certaines missions essentielles, notamment le transport du pollen. ¹

Érosion de la biodiversité : correspond à la perte ou au déclin de la biodiversité, se traduisant notamment par l'augmentation du taux d'extinction d'espèces, par le déclin des populations de certaines espèces, ou par la dégradation des habitats naturels. ⁸

Eusociale : espèce d'insectes vivant en société. Il existe peu d'espèces sociales, mais elles comportent de nombreux individus et ont envahi tous les continents et tous les milieux terrestres. ⁸

Génotype : ensemble des gènes d'un individu. ¹

Glabre : se dit d'un organe dépourvu de poils. ¹

Glauque : d'un vert bleuâtre ou blanchâtre. ⁴

Gymnospermes : groupe de plantes caractérisées par leurs graines élaborées à nu à partir des ovules supportés par des « feuilles carpellaires » regroupées en cônes (*par exemple* : *pommes de pin*). ¹

Holistique : qui considère la globalité. ⁸

Interspersion : mesure de la complexité d'un paysage. ⁷ *Intégration de différents éléments, à intervalles réguliers ou non, parmi d'autres éléments (ici, différents habitats).*

Métabolites secondaires : molécule organique (dérivée du métabolisme primaire des plantes) qui n'est pas strictement nécessaire à la survie de la plante mais qui peut posséder des propriétés écologiques, en particulier de défense contre divers ennemis tels que les insectes. ⁵

Mimétisme : phénomène de convergence évolutif augmentant la ressemblance entre (i) un individu et le substrat sur lequel il vit ou (ii) un individu et les membres d'une autre espèce. ⁵

Pennatiséquées : degré de découpage en lobes d'une feuille pennée (formée de folioles disposés de chaque côté de l'axe de la feuille) où les divisions atteignent quasiment la nervure médiane. ¹

Phénologie : étude, au fil des saisons, de l'influence des conditions climatiques locales sur le comportement physiologique des plantes (par exemple : floraison, fructification...) ¹

Pollinisateurs gérés et non gérés : les pollinisateurs dits « gérés » sont ceux élevés et transportés volontairement par l'humain (pour la fabrication de miels typiques, ou pour assurer le service de pollinisation dans certaines cultures), par opposition aux pollinisateurs « non gérés » dont la présence et l'activité ne dépend pas directement de l'humain. Le pollinisateur géré le plus répandu est l'abeille domestique *Apis mellifera*, mais certaines espèces de bourdons sont également gérées pour le service de pollinisation.

Protandrie : éléments mâles mûrs avant les éléments femelles dans le cas d'un décalage chronologique, chez certaines plantes, entre l'époque de maturité des gamètes mâles et celle de réceptivité des gamètes femelles. ≠ **Protogynie** : lorsque les organes reproducteurs femelles sont matures en premier. ¹

Ravageurs de cultures : insectes nuisibles pour les cultures agricoles, pour les arbres et la végétation en général. ⁵

Taux d'initiation des fruits : sur une ombelle, c'est le pourcentage de fruits formés par rapport au nombre de fleurs estimés ; autrement dit, c'est la proportion de fleurs qui ont donné un fruit.

Traits : toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique* mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun facteur du milieu. ⁶

Traits d'histoire de vie : composantes caractérisant le cycle de vie d'une espèce, et dont la variation va fortement modifier le succès reproducteur d'un individu (ex : âge et taille à maturité, fécondité, etc.). ⁵

Vecteurs de pollinisation : qui transmet, porte, propage le pollen. ⁴

Vivace : qualifie une plante vivant plus d'un an en perdurant par son appareil végétatif (s'oppose à annuel ou bisannuel). ¹

1 Boullard B. (1988) Dictionnaire de botanique. (Ellipses Ed.)

2 Batifol-Garandel V. (coord.) (2013) Dictionnaire d'agroécologie. [On line]. (INRAE Toulouse Ed.) [date de consultation : 21/02/2022]. <URL : <https://dicoagroecologie.fr/> >

3 Da Lage A. & Métaillé G. (coord.) (2015) Dictionnaire de biogéographie végétale. (CNRS Ed.)

4 Marouf A. (2000) Dictionnaire de botanique. (Dunod Ed.)

5 Sauvion N. et al. (2013) Interactions insectes-plantes. (IRD Ed., Quae Ed.)

6 Garnier E. & Navas M.L. (2013) Diversité fonctionnelle des plantes. (De Boeck Ed.)

7 McGarigal, K. & Marks, B.J. (1995) FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 122 p, 351.

8 Meyer C., ed. sc., 2022, Dictionnaire des Sciences Animales. [On line]. Montpellier, France, Cirad. [date de consultation : 21/02/2022]. <URL : <http://dico-sciences-animales.cirad.fr/> >

SOMMAIRE

RÉSUMÉ	1
ABSTRACT	1
ABRÉVIATIONS.....	1
GLOSSAIRE.....	1
SOMMAIRE	1
LISTE DES FIGURES	1
LISTE DES TABLES	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
I - REPRODUCTION DES FLEURS : LE MÉCANISME DE POLLINISATION	2
I- 1) <i>Autopollinisation : autogamie et géitonogamie</i>	3
I- 2) <i>Allopollinisation ou allogamie</i>	4
II - LE SERVICE DE POLLINISATION	4
II- 1) <i>Service écosystémique</i>	4
II- 2) <i>Fonction de pollinisation</i>	6
II- 2) (a) <i>Théorie de complémentarité des traits écologiques</i>	8
II- 2) (b) <i>Lien entre insectes et métabolites secondaires des plantes</i>	9
III - LES INSECTES POLLINISATEURS DANS LES MILIEUX AGRICOLES.....	11
III- 1) <i>Les abeilles</i>	11
III- 2) <i>Les diptères</i>	13
III- 3) <i>Les coléoptères</i>	14
IV - LE DÉCLIN DES INSECTES, UN ÉVÈNEMENT MULTI-CAUSAL	14
IV- 1) <i>Changements climatiques</i>	17
IV- 2) <i>Introduction de nouveaux pathogènes et d'espèces exotiques envahissantes</i>	17
IV- 3) <i>Pollutions</i>	19
IV- 4) <i>Intensification des pratiques agricoles</i>	20
IV- 4) (a) <i>Insecticides</i>	20
IV- 4) (b) <i>Destruction des habitats et diminution des ressources</i>	21
IV- 4) (c) <i>Débat sur l'importance des cultures à floraison massive en milieux agricoles</i>	22
IV- 4) (d) <i>Le dilemme de l'intensification agricole</i>	23
V - L'ÉTUDE DES PAYSAGES, UN OUTIL POUR COMPRENDRE ET PRÉSERVER LA BIODIVERSITÉ DES INSECTES	23
V- 1) <i>L'écologie du paysage</i>	24
V- 1) (a) <i>Définition et historique de la discipline</i>	24
V- 1) (a) i- <i>Concept puits/source</i>	24
V- 1) (a) ii- <i>Concept de voisinage</i>	25
V- 1) (a) iii- <i>Concept de complémentarité</i>	25
V- 1) (a) iv- <i>Concept de supplémentation</i>	25
V- 1) (a) v- <i>Concept de concentration ou dilution</i>	26
V- 1) (b) <i>Multiplicité des échelles</i>	26
V- 2) <i>L'écologie du paysage en milieu agricole : différentes approches</i>	27
V- 2) (a) <i>Composition en habitats favorables</i>	27
V- 2) (b) <i>Configuration des habitats</i>	28
VI - OBJECTIFS DE LA THÈSE ET QUESTIONS DE RECHERCHE.....	28
VI- 1) <i>Les objectifs de Pernod Ricard France</i>	28
VI- 2) <i>Le modèle d'étude</i>	33
VI- 3) <i>Le site d'étude</i>	38
VI- 4) <i>Question de recherche</i>	39
VI- 5) <i>Présentation des chapitres</i>	39

CHAPITRE 1 COMMENT EST POLLINISÉ LE FENOUIL ET QUELLE EST SA DÉPENDANCE AUX INSECTES FLORICOLES ?	41
CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE	43
DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSION	46
<i>Dépendance du fenouil à la pollinisation par les insectes</i>	46
<i>Limitation de pollen en pollinisation libre</i>	47
LES APPORTS POUR LES DIFFÉRENTS ACTEURS.....	48
TO WHAT EXTENT IS FENNEL CROP DEPENDENT ON INSECT POLLINATION?.....	48
CHAPITRE 2 LES ÉLÉMENTS PAYSAGERS ET LES PRATIQUES AGRICOLES INFLUENCENT-ILS LA COMMUNAUTÉ D'INSECTES LE LONG DES CHAMPS DE FENOUIL ET LA QUANTITÉ D'HUILE ESSENTIELLE PRODUITE ?.....	83
CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE.....	85
DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSION	88
LES APPORTS POUR LES DIFFÉRENTS ACTEURS.....	90
LANDSCAPE AND LOCAL DRIVERS AFFECTING FLYING INSECTS ALONG FENNEL CROPS (<i>FOENICULUM VULGARE</i> , APIACEAE) AND IMPLICATIONS FOR ITS YIELD	90
CHAPITRE 3 LE TYPE DE PARCELLE ADJACENTE ET LES PRATIQUES APICOLES INFLUENCENT-ILS LA COMMUNAUTÉ D'INSECTES VISITEURS DU FENOUIL ET LA QUANTITÉ D'ANÉTHOLE CONTENUE DANS LES FRUITS ?	107
CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE	109
DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSION	114
<i>Influence de l'habitat adjacent</i>	114
<i>Communauté d'insectes visiteurs du fenouil et son influence sur sa production</i>	115
LES APPORTS POUR LES DIFFÉRENTS ACTEURS.....	118
WHAT MAKES A GOOD NEIGHBOR? IMPORTANCE OF ADJACENT HABITATS ON FLOWER-VISITORS AND YIELD OF FENNEL	118
CHAPITRE 4 QUELLE EST LA CONTRIBUTION DU FENOUIL DANS L'APPORT DE RESSOURCES POUR LES INSECTES ?.....	149
CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE.....	151
LES APPORTS POUR LES DIFFÉRENTS ACTEURS.....	159
THE INTERACTION BETWEEN NECTAR DYNAMICS AND INSECT VISITATION AFFECTS THE ACCURATE ESTIMATION OF NECTAR RESOURCES	159
ANNEXES.....	199
<i>Annexe IV-1 : Le prélèvement du nectar</i>	199
<i>Annexe IV-2 Mesurer le taux de sucres</i>	200
<i>Annexe IV-3 Comptage du pollen</i>	201
DISCUSSION GÉNÉRALE.....	203
I- LA DIVERSITÉ DES HABITATS, ASPECT FONDAMENTAL DU MAINTIEN DE LA BIODIVERSITÉ DES INSECTES EN MILIEUX AGRICOLES	204
I- 1) <i>Les habitats semi-naturels arbustifs, un habitat clé pour les communautés d'insectes</i>	204
I- 2) <i>Les cultures à floraison massive et les insectes floricoles</i>	205
I- 3) <i>Les cultures non-entomophiles, habitats sans intérêt ?</i>	206
II - VERS UNE CONCILIATION ENTRE ACTIVITÉS ANTHROPIQUES ET MAINTIEN DE LA BIODIVERSITÉ EN MILIEUX AGRICOLES.....	209
II- 1) <i>Le service de pollinisation amélioré par la diversité des insectes</i>	209
II- 1) (a) La difficulté d'échantillonnage des insectes floricoles.....	209
II- 1) (b) La diversité des insectes augmente-t-elle les rendements ?	210
II- 1) (c) L'apport de l'apiculture pour le service de pollinisation : un complément mais pas la solution	212
II- 2) <i>Gestion paysagère et des cultures pour la préservation des communautés d'insectes floricoles</i>	213
II- 2) (a) Importance de maintenir une mosaïque d'habitats diversifiés	213
II- 2) (b) Importance de favoriser la culture en raisonnée : l'exemple du fenouil	215
III - LIMITES ET PERSPECTIVES	218
IV- LA PARCELLE IDÉALE	221
RÉFÉRENCES.....	225
ANNEXES.....	255
ANNEXE 1 : SYRPHIDAE RARES OU NOUVEAUX DANS LES ALPES DE HAUTE PROVENCE.	255

ANNEXE 2 : LISTE DES ESPÈCES DE SYRPHES ET D'ABEILLES CAPTURÉES, AVEC LA MÉTHODE DES COUPELLES COLORÉE (<i>PAN-TRAP</i>) OU DU FILET À PAILLON SUR PLOT D'OBSERVATION	268
ANNEXE 3 : DAILY NECTAR PRODUCTIONS OF FENNEL (<i>FOENICULUM VULGARE</i>) AND LAVENDER (<i>LAVANDULA HYBRIDA</i>) ARE AFFECTED BY NECTAR DYNAMICS AND POLLINATOR VISITATIONS.....	272
ANNEXE 4 : IMPLICATIONS DANS LA RECHERCHE ET L'ENSEIGNEMENT	273
<i>Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :</i>	273
<i>Participation aux conférences et écoles d'été au cours de la période de thèse :</i>	273
<i>Liste des publications réalisées hors cadre du projet de thèse :</i>	274
<i>Participation aux conférences et écoles d'été hors cadre de la thèse :</i>	275
<i>Vulgarisations scientifiques autour de la thèse</i>	275
<i>Vulgarisations scientifiques hors cadre de la thèse</i>	276
<i>Encadrement dans le cadre de la thèse</i>	276
<i>Encadrement hors cadre de la thèse</i>	276
<i>Enseignements (vacations)</i>	277
<i>Review d'article</i>	277
RÉSUMÉ COURT	
SHORT ABSTRACT	

LISTE DES FIGURES

Introduction générale

Fig. 1. La biodiversité.

Fig. 2. Cycle de vie d'une plante à fleur hermaphrodite et pollinisation entomogame.

Fig. 3. Liens entre services écosystémiques et bien-être humain.

Fig. 4. Exemple d'un petit déjeuner avec et sans l'activité pollinisatrices des abeilles.

Fig. 5. Relation entre le nombre de visiteurs de fleurs observés et le nombre de pollinisateurs avérés pour 18 espèces d'asclépiades des prairies (Apocynaceae : Asclepiadoideae) dans les prairies du KwaZulu-Natal.

Fig. 6. Tendances des populations d'insectes suivies (a) Données de tendance pour les coléoptères (Col), les hyménoptères (Hym), les Lépidoptères (Lep), les Odonates (Odo) et les Orthoptères (Orth) suivis et inscrits sur la liste de l'UICN. (b) Données sur les tendances des insectes au Royaume-Uni pendant 40 ans.

Fig. 7. Quatre grandes causes du déclin des taxa majeurs d'insectes relevés par Sánchez-Bayo et al. (2019) dans la littérature.

Encadré N°1

Fig. E1.1. : Affiche publicitaire de Ricard Plantes fraîches.

Fig. E1.2. Les quatre piliers de la démarche de responsabilité sociétale du groupe Pernod-Ricard.

Fig. E1.3. Les neuf engagements prioritaires de la démarche de responsabilité sociétale de Pernod Ricard France.

Fig. 8. Description des fleurs de fenouils.

Fig. 9. Fruit du fenouil = **diakène***.

Fig.10. Diagramme de floraison et de récolte du fenouil (*Foeniculum vulgare*, Jupiter) sur le Plateau de Valensole.

Fig.11. Carte de la zone d'étude représentant l'ensemble des parcelles étudiées.

Chapitre I

Fig. I-1. : Fleurs de fenouil ensachées et pollinisation manuelle.

Fig. I-2 : Les quatre traitements de pollinisation contrôlée utilisés.

To what extent is fennel crop dependent on insect pollination?

Fig. 1. Fennel fruit initiation rate (raw data, %) according to pollination treatments.

Fig. 2. Fennel fruit weight per umbel (raw data, g) according to pollination treatments.

Fig. 3. Fennel fruit weight per hectare (raw data, kg / ha) according to pollination treatments.

Fig. 4. Fennel fruit amount of anethole per hectare (raw data, g / ha) according to pollination treatments.

Appendices

Appendix A: The 12 studied fennel fields location and elevation in Alpes-de-Haute-Provence (France).

Appendix B: Stages of the fennel umbels' development used to choose the moment of bagging, and of pollination treatments.

Appendix C: Details of post-hoc comparisons from the models general linear hypotheses

Table C1. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the general linear hypotheses from the generalized linear mixed-effects model with binomial error distribution (glmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the total number of flowers per umbel in the argument "weight".

Table C2. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the total number of fruits per umbel in the argument "weight".

Table C3. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the estimation of the number of fruits per hectare in the argument "weight".

Table C4. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the estimation of the number of fruits per hectare in the argument "weight".

Chapitre 2

Fig. II.1. Coupelle colorée le long d'une parcelle de fenouil.

Fig. II.2. Exemple d'une parcelle de fenouil à proximité d'un habitat semi-naturel (SNH), Allemagne-Provence (France).

Fig. II.3. Facteurs relevés et cartographie des sites.

[Landscape and Local Drivers Affecting Flying Insects along Fennel Crops \(*Foeniculum vulgare*, Apiaceae\) and Implications for Its Yield](#)

Figure 1. Path diagram of the structural equation modelling showing the drivers of fennel insect communities and yield.

Figure 2. (a) Flying insect abundance variations according to the interspersion and juxtaposition index IJI (blue); (b) Flying insect family richness (green).

Figure 3. (a) Flying insect family richness variations according to the interspersion and juxtaposition index IJI (red), and (b) distance to semi-natural habitat SNH (yellow).

Figure 4. Essential oil yield increases with flying insect family richness.

Appendix

Figure A1. Pan-trap type used to insect captures.

Chapitre 3

Fig. III. 1. Compétition et facilitation lors de la co-occurrence de floraisons entre deux cultures à floraison massive.

Fig. III.2. Exemples des différents types d'habitat adjacent : a) habitat semi-naturel (SNH), Allemagne-en-Provence (France) ; b) culture non-entomophile (céréales), Riez (France) ; c) culture à floraison massive (MFC, lavandin), Riez (France).

Fig. III.3. Exemple de design expérimentale des quadrats d'observation dans le fenouil selon le type d'habitat adjacent.

Fig. III.4. Captures au filet (a) et identification des spécimens capturés (b).

[What makes a good neighbor? Importance of adjacent habitats on flower-visitors and yield of fennel.](#)

Fig.1. Example of sampled plots locations in a fennel crop according to the type of adjacent habitat.

Fig.2. Insect family richness according to the type of adjacent habitat (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat).

Fig.3. Bee species richness according to the type of adjacent habitat (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat).

Fig. 4. Fennel fruit production (in the 0.36 m² observation plot) according to the different types of adjacent to fennel habitats (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat).

Fig. 5. Amount of anethole (log scale, g / g of fruit) according to the different types of adjacent to fennel habitats (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat).

Fig. 6. Amount of anethole in fennel fruit (g / g of fruit) according to the bee visitation rate.

Fig.7. Insect family richness influence on a) the fennel fruit number (in the 0.36 m² observation plot) and b) the amount of anethole (logarithm scale, g / g of fruit). c) Bee species richness on the amount of anethole (g / g of fruit).

Chapitre 4

Fig. IV.1. Ombelle de fenouil (gauche) et épis de lavandin (droite) ensaché(e)s.

Fig.IV.2. Prélèvement du nectar d'une fleur de fenouil à l'aide d'un microcapillaire 1 µL.

Fig. IV.3. Cellule de Malassez utilisée pour le comptage du pollen sous microscope optique.

[The interaction of nectar dynamic and insect visitation affects the estimation of nectar resources](#)

Figure. 1 Figure. 1 Flowchart of the simulation of the daily nectar produced by a flower (DNF), the nectar rewards collected by insects (RCI) across the day and simulated standing nectar for fennel and lavender

Figure 2. Nectar replenishing potential of fennel and lavender, and the results regarding flower-visiting insects. (A) Nectar dynamic over the six hours post flower draining; solid lines are the GAM model estimates, shaded areas are confidence intervals, points are the replenished nectar measurements; (B) Replenished nectar over 24 hours. (C) Insect visitation rate; (D) Proportion of honeybees (*Apis mellifera*) of the insects visiting every five minutes. Orange and purple points, smooth lines and boxplot refer to fennel and lavender, respectively. The asterisks indicate significant differences according to Tukey test following a GLMM (n.s. = no significant difference, ** = $P < 0.005$, *** = $P < 0.0001$)

Figure 3. (A) Standing nectar measured in the field for lavender and fennel between 09:00 and 16:45. (B and C) Simulated standing nectar and RCI at each visit estimated using four different flower selection simulation scenarios (insect visitation rate average/maximum X insect selection of flower random/rewarding) for lavender (B) and for fennel (C), since the start of the simulation (at 06:00). Solid lines are the estimates for standing nectar (orange for fennel and purple for lavender) or the estimates for the average reward collected by flower-visiting insects (blue line), shaded areas are confidence intervals and dots are field measurements of standing nectar.

Figure 4. Daily nectar volume for each flower (DNF) estimated according to different simulation scenarios (insect visitation rate average/maximum X insect selection of flower random/rewarding) for lavender (A) and for fennel (B). Dashed lines indicate the average nectar volume replenished by flowers isolated from insects for 24 h. Prediction of the time between two consecutive visits at the same flower according to the simulation scenario for lavender (C) and for fennel (B). Dotted lines indicate the time required for flowers to reach nectar dynamic peak.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Fig. S1 Map of the study area

Fig. S2 Simplified nectar dynamic used as simulation parameter for lavender (purple) and fennel (orange)

Fig. S3 Visitation rate parameters across the time for lavender (purple) and fennel (orange). Solid lines are average visitation rate parameters, dashed lines are maximum visitation rate parameters.

Fig. S4 Single flower visitation history examples for lavender in average and random scenario (purple) and for fennel in maximum random scenario.

Fig. S5 Visitation rate observations per each field across hours since flower-visiting insects start to forage. An average visitation rate per plant species was added through the `geom_smooth` function of `ggplot2`.

Annexe

Fig. A-IV-1. Prélèvement de nectar.

Fig. A-IV-2. Mesure du taux de sucres.

Fig. A-IV-3. Comptage des grains de pollens sous microscope.

Discussion générale

Fig. 12. Interactions positives et négatives entre les insectes et les adventices.

Fig. 13. Richesse des familles d'insectes le long des cultures de fenouil et insectes visiteurs du fenouil avec deux méthodes de capture (pan-trap à gauche, filet à droite).

Fig. 14. La parcelle idéale de fenouil.

Liste des tables

Introduction générale

Table 1. Nutriments du fenouil (ISDA, USA ; Badgujar et al 2014).

Table 2. Composés volatils de l'huile essentielle de fenouil (Badgujar et al 2014).

Chapitre 1

[To what extent is fennel crop dependent on insect pollination?](#)

Table 1. Number of flowers per umbellet, umbellets per umbel, umbels per plant and plant per m² for the two fennel bloom and the average between both.

Chapitre 2

[Landscape and Local Drivers Affecting Flying Insects along Fennel Crops \(*Foeniculum vulgare*, Apiaceae\) and Implications for Its Yield](#)

Table 1. Path coefficients of the structural equation modelling showing the drivers of fennel insect communities and yield (Fisher's C = 10.575, k = 8, p > 0.05). *** p < 0.001; ** p < 0.01.

Appendix

Table A1. Intensification parameter raw data.

Table A2. Insect families caught.

Table A3. Insect abundance model selection based on the comparison of their corrected Akaike Information Criterion-AICc with the dredge function (MuMin package of R version 4.0.2 2020-06-22).

Table A4. Flying insect family richness model selection based on the comparison of their corrected Akaike Information Criterion-AICc with the dredge function (MuMin package of R version 4.0.2 2020-06-22).

Table A5. Fennel essential oil yield model selection based on the comparison of their corrected Akaike Information Criterion-AICc with the dredge function (MuMin package of R version 4.0.2 2020-06-22).

Chapitre 4

[The interaction of nectar dynamic and insect visitation affects the estimation of nectar resources](#)

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Tab. S1 – Number of observations per each nectar measurement method divided by field.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Depuis plusieurs dizaines d'années, nos sociétés sont entrées dans la 6^{ème} crise d'extinction ou « crise de l'Anthropocène » de la diversité biologique (Thomas et al. 2004; Zalasiewicz et al. 2010; Wagner 2020). Raymond F. Dasmann emploie pour la première fois le terme de « diversité biologique » à la fin des années 60 (Dasmann 1968), puis ce terme est réemployé en 1980 par Thomas Lovejoy avant d'évoluer ensuite sous le terme « biodiversité », employé par Walter G. Rosen à la fin des années 80's lors du National Forum on BioDiversity (Godet 2017). « Biodiversité » est ensuite repris par Edward O. Wilson en 1988 (Wilson 1988), et sera couramment utilisé à partir du sommet de la Terre de Rio en 1992. La biodiversité se définit par la diversité du vivant (au niveau génétique, individuel, spécifique) et des milieux, ainsi que toutes les interactions entre ces différentes diversités (Fig. 1). L'érosion* croissante de la biodiversité est étudiée via l'écologie, définie pour la première fois en 1866 par le biologiste Ernst Haeckel comme « la science des relations des organismes avec le monde environnant » (Haeckel 1866).

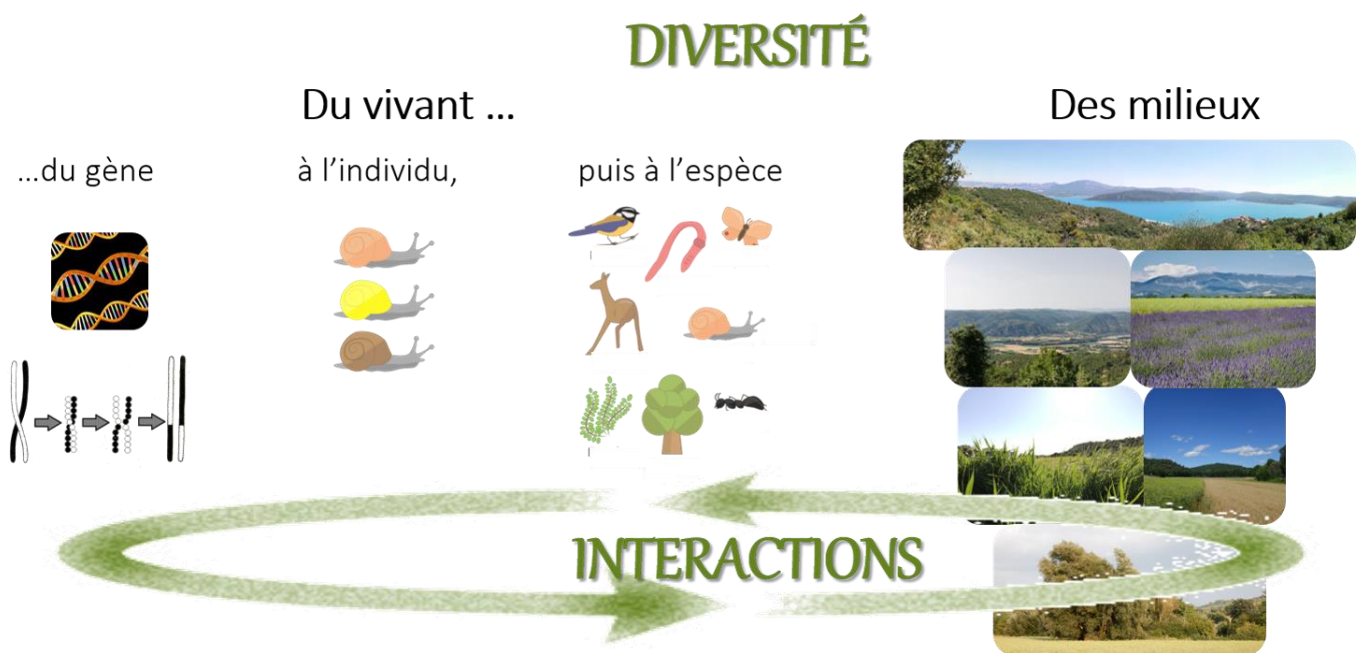


Fig. 1. La biodiversité.

(certaines images proviennent de <https://www.afterclasse.fr/fiche/287/la-biodiversite-resultat-et-etape-de-levolution/schema>, consulté le 11/01/2022)

Ces relations entre organismes vivants peuvent être classées en fonction de leurs effets sur les organismes impliqués : la compétition directe ou indirecte (= interaction négative pour les deux entités), l'amensalisme (= neutre pour une des deux entités et négative pour l'autre), la prédation / le parasitisme (négative pour l'une et positive pour l'autre des entités), le commensalisme (= positif pour une entité et neutre pour l'autre), et enfin le mutualisme (= positif pour les deux entités). Ces différentes interactions

jouent ainsi un rôle particulier dans la structure et la dynamique des communautés en influençant le développement, la reproduction et la survie des organismes (recherche de nourriture, évitement des prédateurs et des maladies, adaptations aux conditions climatiques et environnementales, choix de partenaires, ...). Parallèlement aux interactions, certains caractères propres aux individus vont également affecter leur survie, leur reproduction, et *in fine* la structure des communautés comme les **traits d'histoire de vie***, la physiologie et le comportement. La présence d'un **trait*** ou un comportement particulièrement bien adapté à l'environnement chez un groupe d'individus, leur donne un avantage adaptatif et augmente relativement leur production de descendants. Ces traits ou comportements deviennent ainsi dominant dans une population : c'est la sélection naturelle. La sélection naturelle est la théorie, développée originellement par Charles Darwin et Alfred Russel Wallace à la fin du XIXe siècle (Darwin 1859; Ginnobili and Blanco 2017), selon laquelle les variations de caractères entre individus qui sont défavorables pour la survie ou la reproduction sont éliminées, alors que celles avantageuses sont conservées et transmises aux générations suivantes. La sélection naturelle agit sur le **génotype*** pour un gène donné porté par un individu lui permettant de s'adapter à son environnement, et l'évolution de la population (ensemble d'individus). Cette théorie est basée sur une « lutte des individus pour la vie », et les interactions entre les individus vis-à-vis de l'environnement ont donc un rôle moteur dans l'évolution des populations. Alors que Darwin mettait au premier plan les interactions de compétition pour l'accès aux ressources (survie) ou aux partenaires sexuels (reproduction), ou encore celles d'exploitation (prédateurs ou pathogènes), pour expliquer la dynamique des populations et des communautés, les études ultérieures en écologie ont depuis démontrées que les interactions de mutualisme sont toutes aussi importantes. Ces interactions sont assez répandues chez les plantes (bactéries fixatrices d'azote, mycorhizes, etc.) et parmi elles, les interactions mutualistes plantes-pollinisateurs influencent la dynamique des populations et ont été cruciales dans la diversification des espèces du côté des plantes et des insectes pollinisateurs (Raven et al. 1999).

I - Reproduction des fleurs : le mécanisme de pollinisation

La reproduction sexuée des plantes repose sur l'existence d'organes reproducteurs mâles (étamines constituées de filets et d'anthers) et d'organes reproducteurs femelles (pistil constitué à minima d'un ovaire, d'un style et d'un stigmate). La plupart des **angiospermes*** forment des fleurs qui possèdent à la fois des organes reproducteurs mâles et des organes reproducteurs femelles. On dit de ces plantes qu'elles sont « hermaphrodites ». Le pollen est émis par les étamines de la fleur (plus précisément au niveau des anthers), et chaque grain de pollen contient deux gamètes mâles. Lors de la pollinisation, le pollen est déposé sur l'extrémité du pistil, où se situent les stigmates (Fig. 2.). Le pollen germe au contact

des stigmates ce qui entraîne la formation d'un tube pollinique qui s'allonge à travers les tissus du style jusqu'à atteindre l'ovaire puis l'un des ovules (Fig. 2.). Les deux gamètes mâles (deux noyaux) du pollen se déplacent via ce tube pollinique, et réalisent une double fécondation : l'un féconde l'oosphère (gamète femelle) de l'ovule donnant ainsi l'embryon **diploïde***, et l'autre fusionne avec les noyaux centraux de l'ovule donnant un embryon **triploïde*** qui constituera un tissu nourricier de réserve (l'albumen) pour l'embryon diploïde (Raven et al. 1999). Il en résulte alors une graine (issue de la transformation de l'ovule), protégée par un fruit (issu de la transformation de l'ovaire).

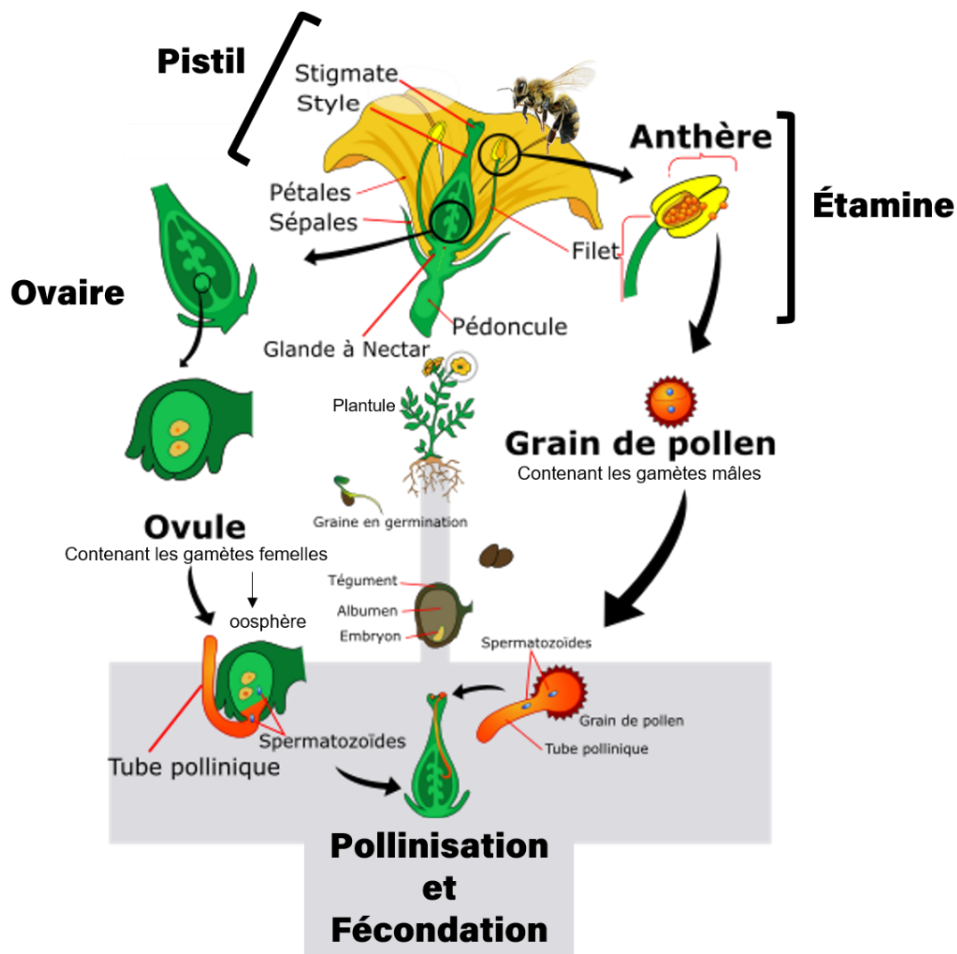


Fig.2. Cycle de vie d'une plante à fleur et pollinisation entomogame.

Schéma modifié par Lucie Schurr à partir de « Angiosperm life cycle diagram-en.svg » par LadyofHats Mariana Ruiz / Translator Cehagenmerak — via Wikimedia commons, Domaine public, modifié par Sandrine Rivière, extraite de mathrix.fr consulté en janvier 2022

I- 1) Autopollinisation : autogamie et géitonogamie

Les angiospermes hermaphrodites représentent près de 75% des espèces de plantes à fleurs (Winton-Lezcano et al. 1993). Cet hermaphrodisme permet des autopollinisations pour plus de la moitié des angiospermes en milieu tempéré (Raven et al. 1999). L'autopollinisation se produit lorsque le pollen d'une fleur est déposé sur les stigmates de la même fleur. Pour que l'autopollinisation mène à un succès de reproduction, il faut que la plante soit auto-compatible (Schoen and Lloyd 1992). L'auto-compatibilité

se définit lorsque les **génotypes*** du pollen et de l'ovule sont semblables et engendrent une fécondation réussie (Schoen and Lloyd 1992). Le dépôt spontané du pollen sur les stigmates de la même fleur est une autopolinisation spontanée (sans **vecteur de pollinisation***) engendrant une autogamie spontanée. Lorsque le pollen d'une fleur est déposé grâce à un **vecteur de pollinisation*** sur les stigmates d'une autre fleur d'un même individu alors il s'agit de geitonogamie.

I- 2) Allopollinisation ou allogamie

Néanmoins, les plantes avec des fleurs hermaphrodites, ne réalisent pas forcément de l'autopolinisation. La reproduction de ces plantes va alors dépendre de la pollinisation croisée (ou allopollinisation) entre des individus génétiquement différents ce qui engendre une allogamie favorisant le **brassage génétique*** entre les individus, et l'adaptation de ces individus aux variations de leur environnement. L'allopollinisation est rendue obligatoire par des mécanismes d'auto-incompatibilité empêchant la germination du pollen au niveau des stigmates ou bloquant la formation du tube pollinique au sein du style, lorsque les **génotypes*** du pollen et de l'ovule sont semblables (Barrett 1988; Raven et al. 1999). Parallèlement, il existe aussi des formes de compétitions entre autopollens et allopollens lorsque la plante est capable de réaliser les deux types de reproductions : les allopollens sont alors plus performants à la fécondation (Chriki et al. 1984; Yacine and Bouras 1997). L'évitement de l'autopolinisation peut également passer (i) par des différences morphologiques entraînant une séparation spatiale entre anthères et stigmates (herkogamie) empêchant physiquement une autofécondation, ou encore (ii) par des décalages temporels (dichogamie) se traduisant par une maturité des organes reproducteurs mâles et femelles à différents moments. On distingue la protogynie lorsque les organes reproducteurs femelles sont matures en premier, et la protandrie lorsque les organes reproducteurs mâles sont matures en premier (Bertin and Newman 1993). Enfin, d'autres plantes ne développent pas de fleurs hermaphrodites mais des fleurs unisexuées mâles et des fleurs unisexuées femelles. Ces plantes sont dites monoïques lorsque les deux types de fleurs unisexuées sont portées par le même individu et dioïques lorsque les fleurs unisexuées mâles et femelles sont portées par des individus différents (Lecoq 1862).

II - Le service de pollinisation

II- 1) Service écosystémique

Une fonction écosystémique est un processus de l'écosystème, c'est-à-dire, une propriété biologique, systémique, ou relative à l'habitat (Costanza et al. 1998). Les biens et services écosystémiques sont l'ensemble des bénéfices tirés des fonctions écosystémiques par les humains (Costanza et al. 1998;

MEA 2005). Cette notion est apparue dès les années 80, mais s'est développée dans les années 90 et a pris de l'ampleur depuis la parution du rapport sur l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (MEA 2005). Il existe plusieurs types de services écosystémiques selon les bénéfices apportés aux sociétés humaines (Fig. 3. ; MEA 2005) : le service dit « de support ou de soutien » qui est à la base des autres services et intègre les cycles de la matière, de l'eau, la formation des sols et toutes les conditions de base à la vie sur Terre ; le service dit « d'approvisionnement ou de production » correspondant aux produits, aux biens, directement exploitables par l'humain (eau, aliments...) ; le service dit « culturel » relatif à l'enrichissement éducatif, spirituel, et la vision immatérielle et esthétique de la « nature » ; et enfin, le services « de régulation » agissant sur la modération des phénomènes naturels tels que le climat, l'érosion, les flux hydriques, ou encore la pollinisation.

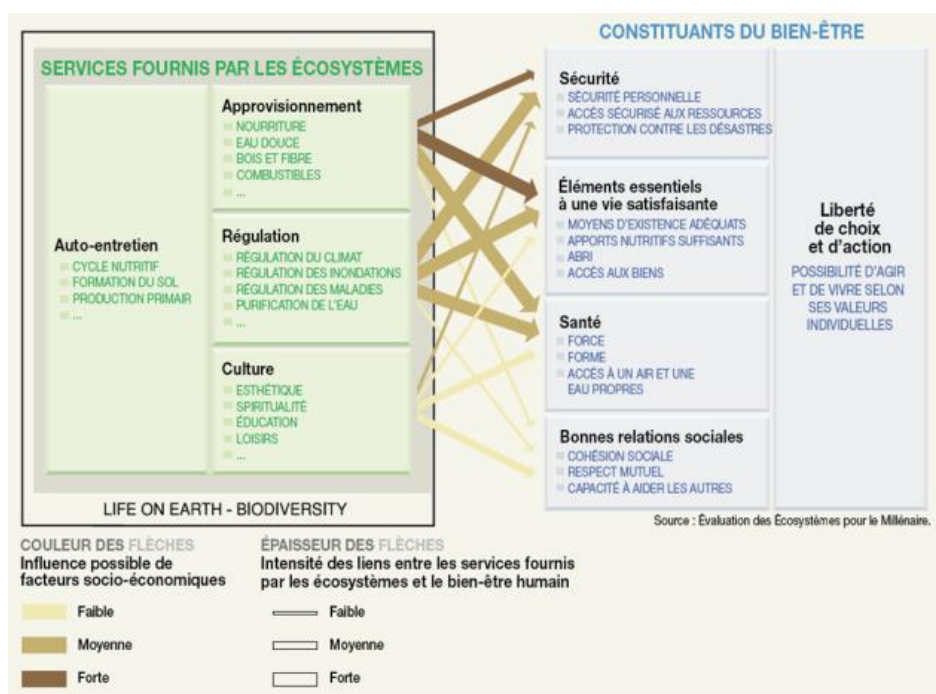


Fig.3. Liens entre services écosystémiques et bien-être humain. Les flèches illustrent les liens les plus courants entre services écosystémiques et composantes du bien-être humain ; leur épaisseur représente l'intensité du lien ; leur couleur correspond au degré d'intervention possible de facteurs socio-économiques.

Source : Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire (MEA 2005)

Cette notion de services écosystémiques est une vision forcément anthropocentrée de la « nature » en ce sens où elle est vue uniquement à travers ce qu'elle peut apporter aux êtres humains. Lorsque que l'on met à part le service culturel, la notion de service écosystémique peut-être parfois ramenée uniquement aux intérêts économiques fournis par l'environnement. Même si cela change aujourd'hui sous la pression du contexte actuel de la recherche qui se veut toujours plus appliquée et compétitive, de nombreux spécialistes de la conservation étaient réfractaires à adopter cette vision. La « nature » au sens

large a également une valeur intrinsèque et est valorisable pour elle-même sans avoir besoin d'en monétariser sa valeur. Néanmoins, d'après Armsworth et al. (2007), et en mettant de côté nos convictions, on ne peut nier que les services écosystémiques, plus que la préservation de la « nature pour la nature », ont permis de convaincre et de motiver les acteurs et les décideurs à entreprendre des études et des actions en faveur de la conservation de l'environnement, et de la prendre en compte dans certains projets.

II- 2) Fonction de pollinisation

La pollinisation des plantes en est un bon exemple puisque, même si elle est plutôt assimilée au service de régulation, elle est en fait liée à plusieurs types de services. Les plantes étant des organismes essentiellement fixés (à l'échelle de leur cycle de vie), le problème du déplacement du pollen se pose. Il existe différents types de vecteurs de déplacement du pollen, dont certains sont abiotiques et d'autres biotiques (van der Pijl 1969). Si l'eau (hydrogamie) disperse le pollen de quelques espèces de plantes aquatiques (comme les Vallisnères ou les Posidonies), et le vent (anémogamie) transporte le pollen de toutes les **gymnospermes*** et certaines **angiospermes*** (comme les Poacées, les Cypéracées, les Juncacées, et une grande partie des arbres non fruitiers, soit 18% des angiospermes ; Culley et al. 2002), les animaux sont les vecteurs principaux de dispersion du pollen entre les fleurs. Cette reproduction est dite « zoogame » et est, la plupart du temps, le résultat d'un transport du pollen involontaire par les animaux quand ils viennent y chercher des récompenses florales (nectar/pollen ; Winton-Lezcano et al. 1993). La zoogamie concerne environ 310 000 espèces végétales, dont le pollen est transporté par environ 300 000 espèces animales (Buchmann and Nabhan 1996). Ainsi, la zoogamie est aujourd'hui la reproduction sexuée privilégiée de 78 à 94% des angiospermes (Ollerton et al. 2011). En effet, près de neuf espèces de plantes à fleurs sauvages sur dix se maintiennent dans les écosystèmes grâce à la pollinisation animale (Ollerton et al. 2011). La pollinisation, par son action sur les plantes, participe à la fois à la régulation (captage du CO₂, structuration des sols, etc.), au service culturel (de par sa valeur esthétique et d'inspiration artistique), et à celui d'approvisionnement (apport de produits et matériaux utilisés dans la construction comme le bois, dans les médicaments, les biocarburants, les textiles, etc. ; et d'habitats et ressources alimentaires pour de nombreux animaux ; IPBES 2016). La pollinisation zoogame est également garante de la diversité et de la qualité de notre alimentation (Fig.4.) car, bien qu'un certain nombre de grandes cultures alimentaires (blé, riz, etc.) sont anémogames ou autogames, la pollinisation animale est liée à 35% de la production alimentaire mondiale (Klein et al. 2007) et à la reproduction de 84% des espèces cultivées en Europe (Williams 2002).



Fig. 4. Exemple d'un petit déjeuner avec et sans l'activité pollinisatrice des abeilles.

Source : <https://campagnesartois.fr/preserver/environnement/developpement-durable/303-bee-my-friend-pollinisateurs-par-nature>, visité le 13/01/22

La zoogamie peut être réalisée par les oiseaux comme les colibris (Lavery and Plowright 1985; Goldblatt et al. 1997; Page et al. 2021), certains mammifères comme les chauve-souris (Racey and Swift 1985), certains lézards (Traveset and Sáez 1997; Olesen and Valido 2003), mais surtout par les insectes (Steffan-Dewenter et al. 2005; Danforth 2007). Dans ce dernier cas, on parle alors d'entomogamie (« entomo » = insectes). Parmi ces insectes pollinisateurs, les rhopalocères (papillons), hétérocères (papillons « de nuit »), coléoptères (scarabées, coccinelles...) ou les diptères (particulièrement les syrphidés qui sont des mouches **mimétiques*** des abeilles et des guêpes), peuvent contribuer à la pollinisation (Wardhaugh 2015; Rader et al. 2016; Page et al. 2021). Les hyménoptères représentent le groupe le plus important d'insectes pollinisateurs (Danforth 2007). Parmi eux, la superfamille des Apoïdae (= abeilles au sens large) est particulièrement efficace dans la pollinisation des plantes du fait de ses caractéristiques morphologiques et comportementales (Rader et al. 2009; Rollin and Garibaldi 2019).

Un effet positif de la pollinisation par les insectes, de leur abondance ou de leur diversité a ainsi été démontré sur de nombreux fruits et légumes (Klein et al. 2007; NRC 2007; Garibaldi et al. 2013; Potts et al. 2016; Winfree et al. 2018; Reilly et al. 2020; Khalifa et al. 2021). Les insectes sont par exemple essentiels pour la production des fruits de la pastèque (McGregor 1976; Campbell et al. 2019), l'amélioration de la quantité et de la qualité des fruits des fraises (Klatt et al. 2014; Wietzke et al. 2018), ou encore pour l'augmentation de la production de tomates (Greenleaf and Kremen 2006b; Toni et al. 2020). Ils sont également importants pour la production des fruits à coque ou d'autres cultures d'intérêt comme les amandes (Brittain et al. 2014), le colza (Chambo et al. 2018), le café (Roubik 2002; Hipólito et al. 2018; Geeraert et al. 2020), le cacao (Groeneveld et al. 2010; Wanger et al. 2021), etc. Il a également été démontré l'importance des cultures dépendantes des pollinisateurs dans le maintien d'une bonne santé

humaine à l'échelle globale en tant que garantes de la production de fruits et légumes eux-mêmes sources de vitamines A et C, folate, calcium, fer, zinc, etc. (Ellis et al. 2015; Smith et al. 2015).

La valeur économique de la pollinisation est le cœur d'une littérature de plus en plus nombreuse, bien qu'une forte variabilité, des biais méthodologiques, et une surreprésentation des pays développés vis-à-vis des pays en développement aient été soulevés (Breeze et al. 2016). En effet, cette estimation du service de pollinisation devrait à l'avenir se baser sur des méthodes à larges échelles, simples et standardisées, et prendre en compte le climat ou les facteurs paysagers importants pour la pollinisation, comme la disponibilité en sites de nidification, en ressources florales (Nogué et al. 2016 ; Nooten et Rehan 2022). Aussi, ces estimations ne sont pas toujours très adaptées à la prise de décision par les gestionnaires (Breeze et al. 2016). Pour avoir un ordre d'idée, l'estimation la plus souvent reprise pour le service de pollinisation se situe entre 235 et 577 milliards de dollars US par an (Gallai et al. 2009; Lautenbach et al. 2012; IPBES 2016). Ce service a également été estimé pour les États-Unis à 34 milliards de dollars US en 2012 (Jordan et al. 2021). Comme dit précédemment, certains auteurs ne sont néanmoins pas favorables à ce type d'estimation critiquant l'anthropocentrisme des hypothèses de base qui sous-tendent l'évaluation économique, et les méthodes multiples conduisant à des résultats extrêmement divergents, et préfèrent à la monétarisation du service, se baser sur son efficacité (Spangenberg and Settele 2010). De plus, certains auteurs soulignent que le service de pollinisation des cultures se limite à l'activité de quelques espèces communes. Ainsi, les espèces menacées étant finalement rarement observées sur les cultures on peut se demander si les stratégies visant à promouvoir la pollinisation des cultures sont également favorables aux abeilles menacées. La conservation de la diversité biologique des pollinisateurs pourrait alors nécessiter d'avantage que les arguments basés sur les services écosystémiques (Kleijn et al. 2015).

II- 2) (a) Théorie de complémentarité des traits écologiques

La diversité fonctionnelle, qui suppose un lien mécaniste entre la diversité et les fonctions de l'écosystème, est de plus en plus utilisée pour expliquer le fonctionnement de l'écosystème au lieu (ou en plus) d'utiliser une méthode taxonomique (Cadotte et al. 2011; Gagic et al. 2015). Il existe un débat sur les mécanismes par lesquels la diversité influence les fonctions écosystémiques. Premièrement, les traits des espèces dominantes pourraient prédire le succès de la fonction plus que ceux des espèces non dominantes (Díaz et al. 2007) : c'est la théorie du rapport de masse (Cadotte et al. 2011; Gagic et al. 2015; Woodcock et al. 2019). Deuxièmement, dans des conditions environnementales dynamiques, une communauté aux traits divers et complémentaires pourrait améliorer la fonction de l'écosystème (Hooper et al. 2005; Cardinale et al. 2006; Hoehn et al. 2008; Brittain et al. 2013): c'est la théorie de complémentarité (Blüthgen

and Klein 2011; Cadotte et al. 2011; Frund et al. 2013; Gagic et al. 2015; Woodcock et al. 2019). Selon cette théorie, une population d'insectes floricoles diversifiée et donc possédant des traits diversifiés (petits - grands insectes, langues courtes - longues, périodes de vols différentes, activités journalières décalées, etc.) améliore le service de pollinisation (Frund et al. 2013; Gagic et al. 2015; Blitzer et al. 2016; Woodcock et al. 2019; Schurr et al. 2021).

II- 2) (b) Lien entre insectes et métabolites secondaires des plantes

L'activité des insectes est donc très importante pour la qualité de la production agricole en termes de composition : vitamines, sucres ou autres métabolites secondaires (folate, calcium, fer, zinc ; Ellis et al. 2015; Smith et al. 2015; Geslin et al. 2017) et/ou gustatifs (Garratt et al. 2018; Wietzke et al. 2018). En effet, même si peu d'études existent à ce jour, les scientifiques commencent également à s'intéresser à l'effet de la pollinisation par les insectes, leur abondance et leur diversité sur la composition chimique des plantes, et notamment des fruits et des graines. De fait, puisque certains composés volatils de la plante sont utiles pour la répulsion des ravageurs ou l'attraction des pollinisateurs, ils peuvent être fortement liés aux cycles d'activité des insectes (Figueiredo et al. 2008).

Les métabolites sont des composés produits par les plantes. On distingue les métabolites primaires (existants dans toutes les cellules végétales et indispensables à la survie de l'organisme, par exemple les acides aminés ou les protéines...), et les métabolites secondaires (qui varient en fonction des espèces et ne sont pas des molécules indispensables au fonctionnement de la plante, mais participent à son adaptation à l'environnement comme les alcaloïdes, les terpènes, les glycosides...). Ces métabolites secondaires ont longtemps été considérés comme des déchets végétaux mais il est aujourd'hui admis qu'ils jouent un rôle parfois crucial dans la propagation, ou l'évolution des plantes (Raven et al. 1999). En effet, la plupart des métabolites secondaires fonctionnent comme des signaux chimiques et permettent de se défendre face aux pressions extérieures comme les radiations solaires, l'herbivorie, ou les pathogènes, ou encore interviennent dans la dispersion du pollen et des graines (Raven et al. 1999). Les trois classes de métabolites secondaires sont les alcaloïdes (importants en pharmacologie et en médecine), les terpénoïdes (très nombreux et existants chez toutes les plantes), et les substances phénoliques (présentes chez presque toutes les plantes et dans toutes les parties de la plante ; certaines sont des pigments attractifs comme les flavonoïdes ou, à l'inverse, des répulsifs pour les herbivores comme les tanins (Raven et al. 1999).

Différents facteurs peuvent influencer la présence, le rendement, et la composition des métabolites secondaires chez les plantes (Figueiredo et al. 2008). En effet, les variations physiologiques, le cycle de

pollinisation, les variations géographiques, ou encore les facteurs génétiques jouent tous un rôle dans la production des composés volatils des plantes (Masotti et al. 2003; Figueiredo et al. 2008). Par exemple, la pollinisation par les insectes influence positivement le rendement en huile essentielle de menthe et la teneur en phénols et flavonoïdes (Nazem et al. 2019). En revanche, cette tendance semble changer en fonction de l'espèce et des composés considérés. En effet, l'inverse a par exemple été montré pour la variation de la quantité d'huile essentielle et d'anéthole des fruits du fenouil, avec un effet négatif de la pollinisation entomophile vis-à-vis de la pollinisation en exclusion d'insectes (Salami et al. 2016). La qualité de la pollinisation pourrait également directement influencer la quantité d'anéthole produite par les graines, influençant la richesse d'anéthole de l'huile essentielle.

Encadré n° 1 : Insectes visiteurs vs. pollinisateurs

La pollinisation est le résultat d'un transport, souvent involontaire, des grains de pollen des organes mâles d'une fleur, jusqu'aux organes femelles d'une autre fleur (ou de la même fleur). Les **insectes floricoles** sont les insectes qui viennent chercher les récompenses florales (nectar/pollen) dans les fleurs afin de se nourrir et/ou de nourrir leurs larves. Ils peuvent être visiteurs ou pollinisateurs. On parle de **pollinisateurs** ces insectes floricoles participent à la pollinisation de manière **efficace** (le résultat est atteint même en ayant engagé beaucoup de ressources et d'énergie ; Page et al. 2021) ou **efficiente** (le résultat est atteint sans engager beaucoup de ressources et d'énergie ; Rader et al. 2019). On parle de **visiteurs** lorsqu'on ne peut pas s'assurer de l'efficacité ou de l'efficacité de l'insecte dans la pollinisation. Les **pollinisateurs** sont les insectes qui jouent un rôle dans la pollinisation. Lors du **butinage** sur les fleurs, certains insectes ne vont pas transporter suffisamment de pollen, ou pas le pollen de la bonne espèce, ou encore leur comportement de fourragement ne permettra pas une bonne fixation du grain de pollen sur le stigmate, ou engendrera un endommagement de la fleur. Certains comportements comme le vol de pollen ou de nectar ne conduisent pas à la pollinisation : ces **visiteurs** seront alors qualifiés d'« **illégitimes** ».

En effet, chez quelques espèces cultivées, le lien entre pollinisation et qualité des fruits a déjà été montré : augmentation de la quantité de vitamine E et d'acide gras chez les amandes (Brittain et al. 2014), accroissement de la quantité de sucres chez les pommes (Geslin et al. 2017a), meilleur goût chez les fraises (Wietzke et al. 2018). Pourtant, nous ignorons très largement le lien entre pollinisation et qualité des fruits chez une vaste majorité des espèces cultivées, et cela est d'autant plus vrai en ce qui concerne la production de métabolites secondaires chez les plantes. Cela pourrait de plus varier en fonction du type de

pollinisateurs. En effet, il a été montré que tous les insectes pourraient ne pas être équivalents dans leur efficacité de pollinisation chez plusieurs espèces de plantes surtout quand la fleur est spécialiste, mettant en évidence la notion de pollinisateurs dit « légitimes ». En effet, sur le nombre de visiteurs (Encadré n°1) d'une fleur, seuls quelques-uns seraient des pollinisateurs (Ollerton et al 2017 ; Fig. 5.).

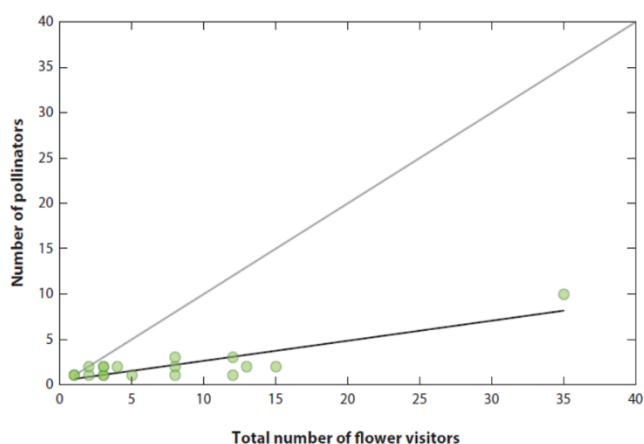


Fig. 5. Relation entre le nombre de visiteurs de fleurs observés et le nombre de pollinisateurs avérés pour 18 espèces d'asclépiades des prairies (Apocynaceae : Asclepiadoideae) dans les prairies du KwaZulu-Natal (Ollerton et al 2017). La ligne grise est la relation 1:1 attendue si tous les visiteurs étaient des pollinisateurs. La ligne noire est la ligne de régression pour cette relation ($R^2 = 0,75$).

III - Les insectes pollinisateurs dans les milieux agricoles

III- 1) Les abeilles

Les abeilles au sens large (Apoïdae), sont considérées comme les pollinisatrices majoritaires à l'échelle globale (Danforth 2007; Greenleaf et al. 2007; Khalifa et al. 2021). Ce rôle important dans la pollinisation est dû à certaines de leurs caractéristiques comportementales (l'adulte et les larves sont floricoles et se nourrissent exclusivement du pollen et du nectar des fleurs, etc.), et morphologiques (présence de poils branchus sur le corps et parfois de structures de récolte comme les corbeilles ou la scopa, permettant de faciliter l'accroche et le transport des grains de pollen lorsque les abeilles butinent* de fleurs en fleurs pour se nourrir, etc.).

Une espèce d'abeille est largement connue du grand public : l'abeille domestique *Apis mellifera* (aussi appelée abeille mellifère). C'est une espèce eusociale* qui vit en colonies pouvant atteindre plusieurs dizaines de milliers d'individus, ce qui en ferait une bonne pollinisatrice (Hung et al. 2017). Elle est domestiquée depuis l'Égypte ancienne pour la fabrication du miel, de la cire, et des autres sous-produits de la ruche (pollen, gelée royale etc.), et aujourd'hui également pour son soutien dans le service de pollinisation des cultures (Abak et al. 1995; Gallai et al. 2009; Meena et al. 2015; Cunningham et al. 2016). Cette espèce a souvent été considérée comme le pollinisateur le plus efficace en milieux agricoles (Rollin

et al. 2013; Perrot et al. 2019). Pendant longtemps, elle a surtout été la plus connue et la plus étudiée, l'intérêt étant focalisé sur elle de par l'importance de l'apiculture dans nos sociétés. Aisément reconnaissable en vol, son lien avec la production des cultures était également plus facile à étudier. Ainsi, de nombreuses études démontrent l'efficacité des abeilles sociales, comme l'abeille mellifère (mais aussi certains bourdons), dans la pollinisation (Abak et al. 1995; Williams 2002; Rader et al. 2009; Woodcock et al. 2013; Geslin et al. 2017a; MacIvor et al. 2017). En effet, elles sont capables de voler quasiment toute l'année (Becher et al. 2014), et sur de grandes distances (Beekman and Ratnieks 2000), et **butinent*** sur de nombreuses plantes (= espèces généralistes ; Requier et al. 2015; Geslin et al. 2017a; Hung et al. 2017). De plus, le nombre d'individus présents sur un site est souvent élevé, avec une coopération importante pour la recherche alimentaire (Seeley 2016). Il faut néanmoins garder en mémoire que leur présence est presque entièrement dépendante de l'apiculture. Sa présence et son abondance demeurent donc variables au gré des transhumances (= déplacement des ruches) réalisées pour diversifier la production de miel et/ou selon la demande grandissante en Europe des agriculteurs pour le service de pollinisation (Breeze et al. 2014).

En plus de l'abeille domestique, les bourdons et les abeilles Megachilidae ont été reconnus comme les pollinisateurs les plus efficaces d'une grande variété des cultures (Klein et al. 2007; Garibaldi et al. 2013). Moins étudiées, les pollinisateurs sauvages jouent également un rôle déterminant pour le rendement des cultures (Kremen et al. 2007; Jauker and Wolters 2008; Rader et al. 2012, 2016; Garibaldi et al. 2013, 2014; Woodcock et al. 2013; Mallinger et al. 2016), particulièrement dans un milieu à faible activité apicole (Breeze et al. 2014; mais voir Angelella et al. 2021), même si, par opposition à l'abeille domestique, leur présence et leur abondance sont dépendantes du contexte et sont donc contraintes par la disponibilité en habitats (Ricketts et al. 2008; Garibaldi et al. 2011; Benjamin et al. 2014; Rader et al. 2016 ; Nooten et Rehan 2022). Il existe plus de 20 000 espèces d'abeilles dans le monde (Michener 2000), et plus de 2 000 en Europe. En France, elles seraient entre 900 et 1000 espèces, appartenant à 6 familles (sur les sept que l'on retrouve dans le monde) : Mellitidae, Andrenidae, Halictidae et Colletidae (abeilles dites « à langues courtes ») ainsi que les Megachilidae et Apidae (abeilles dites à « langues longues »). La plupart de ces espèces d'abeilles sauvages sont solitaires, nichent dans le sol ou dans des tiges creuses, et la femelle butine seule pour nourrir son couvain. L'abeille domestique n'est donc en fait qu'une seule espèce appartenant à la famille des Apidae, d'où la fausse idée reçue qu'« ajouter des ruches préserve la biodiversité ». Cependant, cette distinction entre **pollinisateurs gérés et non gérés*** n'est pas forcément tout le temps pertinente dans des contextes agricoles, puisqu'ils agissent parfois en synergie pour polliniser les cultures (Greenleaf and Kremen 2006b; Brittain et al. 2013).

III- 2) Les diptères

Il existe un autre groupe d'insectes pollinisateurs très abondant et diversifié en milieux agricoles, mais souvent « oublié » pour son rôle dans la pollinisation. Il s'agit des diptères (« mouches »), dont environ 80 familles sont reconnues comme étant floricoles (Inouye et al. 2015; Wardhaugh 2015; Rader et al. 2016) parmi lesquelles les majoritaires sont les Syrphidae, les Acroceridae, les Conopidae, les Bombyliidae, les Muscidae, les Anthomyiidae, les Calliphoridae, les Sarcophagidae, et les Tachinidae (Larson et al. 2001). La plupart des diptères visitent les fleurs pour se nourrir du nectar mais certaines peuvent également s'alimenter de pollen (surtout les syrphes mais aussi d'autres familles ; Inouye et al 2015). Certaines hypothèses les placeraient à l'origine de l'évolution de la pollinisation des **angiospermes*** par les insectes (Thien et al. 2009), et il existe plusieurs exemples de spécialisation ou de développement des fleurs dans le but de les attirer (l'exemple le plus connu étant la fleur de rafflesia¹). Les mouches ont souvent été signalées comme les visiteurs les plus courants des fleurs de diverses familles de plantes (Inouye et al. 2015). Elles réalisent un gros pourcentage des visites pour plusieurs cultures (Rader et al. 2016), et seraient plus ou tout aussi efficaces dans le transport de pollen (King et al. 2013; Howlett et al. 2017) par rapport aux abeilles, où, dans le cas où elles sont moins bonne vectrices, elles compenseraient en effectuant plus de visites (Rader et al. 2016). Encore trop peu considérée dans les études sur la pollinisation, l'activité de pollinisation des diptères pourrait être largement sous-estimée (Kearns 2001; Orford et al. 2015; Wardhaugh 2015). Cependant, puisque des études ont déjà montré que les diptères partagent de nombreuses similitudes avec les abeilles concernant leur comportement de **fouragement***, les effets environnementaux sur ce comportement, leurs réponses à la compétition pour l'accès aux ressources, et leur efficacité en tant que pollinisateurs, ils devraient être pris en compte dans les démarches de conservation des pollinisateurs, et doivent pour cela être inclus dans les études futures sur les communautés d'insectes floricoles (Inouye et al. 2015). Parmi eux, les syrphes (diptères **mimétiques*** des hyménoptères abeille, bourdons, guêpes) sont souvent les plus considérés, mais les diptères non syrphidae peuvent également être les plus importants (en abondance et en diversité) dans les études réalisées en milieux agricoles (Orford et al. 2015). Les diptères non syrphes seraient en effet responsables du transport de 84 % du pollen total transporté par les diptères des terres agricoles en Angleterre (Orford et al. 2015). De plus, de nombreuses études mettent aussi en avant l'importance des syrphes pour la pollinisation des plantes sauvages (Forup et al. 2008; Ssymank et al. 2008; Sakurai and Takahashi 2017; Moquet et al. 2018)

¹ La fleur de rafflesia, la plus grosse du monde, dégage une odeur de viande en décomposition afin d'attirer ses pollinisateurs, des mouches

mais aussi pour de nombreuses cultures (Kendall et al. 1971; Jauker and Wolters 2008; Ssymank et al. 2008; Rader et al. 2009; Singh et al. 2020). En effet, même si les larves des syrphes ont des régimes alimentaires variés, tous les adultes se nourrissent de nectar et participent ainsi activement à la pollinisation. L'acquisition des ressources florales par les syrphes est différente des abeilles dans le temps et l'espace, donc elle peut être importante dans les zones défavorables aux abeilles (Jauker et al. 2009). Les syrphes sont capables de parcourir de longues distances et ne sont pas dépendants de ressources de nidification puisqu'ils ne font pas de nids. Le genre *Eristalis*, par exemple, est même parfois considéré comme pollinisateur plus important que les abeilles car il est actif à des températures plus variées. Une partie des syrphes récoltés durant ces travaux de thèse sont des espèces rares ou nouvelles dans le département d'étude (Alpes-de-Haute-Provence). Ces mentions font l'objet d'un article (« Syrphidae rares ou nouveaux dans les Alpes de Haute Provence ») accepté dans la Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie (Annexe 1). La liste des syrphes capturés durant cette thèse se trouve à la fin du manuscrit (Annexe 2).

III- 3) Les coléoptères

Les coléoptères (scarabées, coccinelles, cétoines, buprestes, etc.) sont très nombreux en milieu agricole mais seules quelques espèces sont floricoles au moins à un stade ou à un autre de leur cycle de vie. Ils vont souvent « brouter » les étamines et en consommer le pollen, de telle sorte que le transport du pollen se fait souvent de manière accidentelle. Pour cette raison, ils n'ont pas souvent été considérés comme de bons pollinisateurs, car ce comportement alimentaire n'est pas forcément favorable à la reproduction de la plante. Néanmoins, l'activité de pollinisation de ces insectes est largement sous-étudiée dans la littérature, et probablement sous-estimée (Sayers et al. 2019). En effet, certaines plantes (comme les Annonaceae) sont surtout pollinisées par les coléoptères, et ces derniers sont considérés comme un des plus grand groupes d'insectes pollinisateurs en milieu tropical (Wardhaugh 2015; Ollerton 2017; Sayers et al. 2019; Li et al. 2021; Saravy et al. 2021). Les fleurs adaptées à la pollinisation par les coléoptères ont même parfois développé des caractéristiques particulières, notamment des couleurs ternes et/ou une forte odeur, et sont peu nombreuses et d'assez grande taille.

L'ensemble de ces insectes sont aujourd'hui soumis à de fortes pressions, surtout en milieu agricole, ce qui entraîne des conséquences négatives importantes sur les populations d'insectes floricoles.

IV - Le déclin des insectes, un évènement multi-causal

Une étude récente parue en 2019 révélant la vulnérabilité et chiffrant le dramatique déclin des insectes dans le monde a abondamment été diffusée dans les médias. L'une de ses conclusions était que

40% des espèces d'insectes dans le monde pourraient avoir disparu d'ici un siècle (Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019). Cette étude est cependant nuancée par Timberlake et al. 2019 qui en soulignent les biais méthodologiques et le manque de robustesse des études sur lesquelles elle se base. Néanmoins en 2014, Dirzo et al. avaient déjà fait état de 30 à 60% des espèces de coléoptères, hyménoptères, lépidoptères et odonates en Angleterre présentant des baisses de populations importantes (Dirzo et al. 2014), ce chiffre passant de 20 à 100% des espèces de ces quatre ordres plus celui des orthoptères dans le monde (Wagner 2020 ; Fig. 6.). Cela fait déjà plusieurs dizaines d'années que les scientifiques alertent sur la baisse de l'abondance et de la diversité des insectes pollinisateurs (Kearns et al. 1998; Biesmeijer et al. 2006; Potts et al. 2010; Mayer et al. 2011). Ce déclin ne touche pas que les milieux très anthropisés, car Hallmann et al. (2017) ont montré un taux impressionnant de perte d'insectes dans des aires protégées en Allemagne (75% de perte de biomasse d'insectes en moins de 30 ans). Les études sur le sujet ont continué de s'accumuler depuis avec les mêmes conclusions (Powney et al. 2019; Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019; Zattara and Aizen 2021). Ce déclin massif, ainsi que l'observation parallèle d'une diminution de la biodiversité des espèces végétales sauvages (Biesmeijer et al. 2006), laissent craindre depuis longtemps une « crise de la pollinisation » qui semble concerner une large gamme d'insectes (Kearns et al. 1998; Mayer et al. 2011; Osterman et al. 2021a). En effet, les abeilles sauvages (Biesmeijer et al. 2006; Holzschuh et al. 2011) tout comme les abeilles domestiques (touchées notamment par le syndrome d'effondrement des colonies² ; vanEngelsdorp et al. 2009; Johnson 2010; Potts et al. 2010b; Evans and Yanping 2021; Osterman et al. 2021) semblent décliner. En revanche, certaines études montrent à l'inverse une augmentation du nombre de ruches ces dernières années, mais s'accordent sur une augmentation de la demande de service pollinisation plus rapide que celle du nombre de colonies, ce qui peut peser sur la capacité à fournir un service de pollinisation adapté à l'échelle globale (Aizen and Harder 2009; Breeze et al. 2014; Herrera 2020; Osterman et al. 2021a).

² Le syndrome d'effondrement des colonies (*Colony Collapse Disorder* en anglais) est un phénomène de mortalité anormale des colonies qui a débuté dans les années 2000 aux États-Unis qui ont particulièrement été impactés, mais qui a également touché l'Europe. Cela correspond au fait qu'à la sortie de l'hiver les ruches sont subitement vidées de presque toutes leurs abeilles. Parasites, virus, pesticides, transhumance intensive... Plusieurs causes ont été étudiées, mais en 2010, on pensait déjà qu'un seul facteur ne pouvait être seul responsable de ce phénomène (Johnson 2010). Néanmoins, il semblerait tout de même qu'un consensus semble se faire autour du rôle majeur des agents pathogènes dans la pertes de colonies, comme, par exemple, la présence de l'acarien ectoparasite *Varroa destructor* (Ratnieks and Carreck 2010; Eliash and Mikheyev 2020).

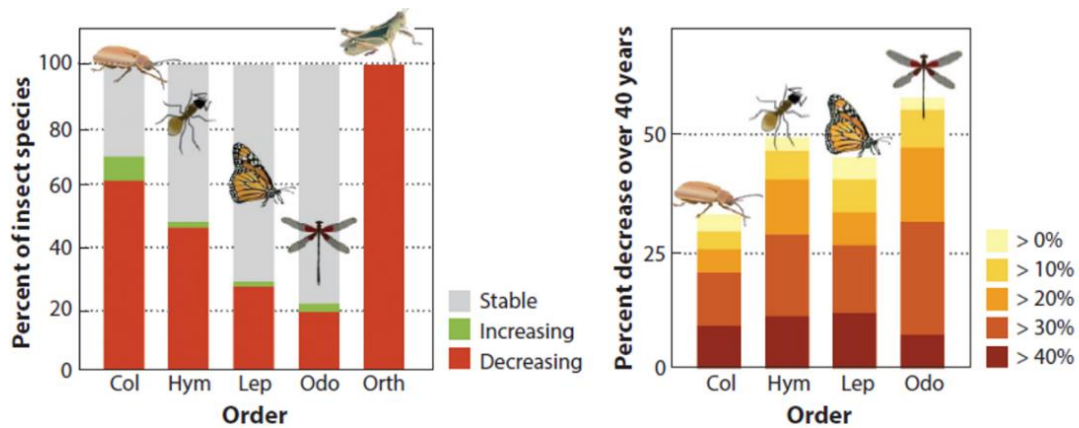


Fig. 6. Tendances des populations d'insectes suivies (a) Données de tendance pour les coléoptères (Col), les hyménoptères (Hym), les Lépidoptères (Lep), les Odonates (Odo) et les Orthoptères (Orth) suivis et inscrits sur la liste de l'UICN. (b) Données sur les tendances des insectes au Royaume-Uni pendant 40 ans issu de Dirzo et al. 2014 (Wagner 2020).

Le déclin global des insectes pollinisateurs est donc avéré, mais les raisons en sont variées : destruction des habitats, pollutions, facteurs biologiques, changement climatique... Divers auteurs avancent des explications différentes mais sont tous d'accord sur une origine anthropique de ce déclin (Potts et al. 2010; Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019; Wagner 2020). Ce déclin semble donc multi-causal et les différentes causes, que nous décrivons ci-dessous, vont plus ou moins impacter les différents groupes d'insectes (Fig. 7.).

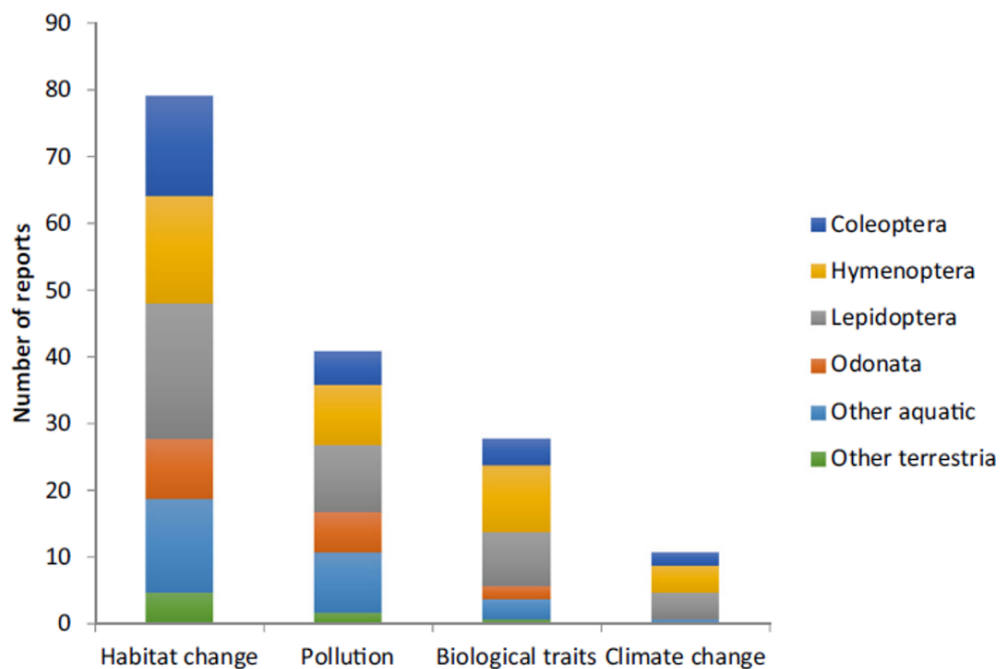


Fig. 7. Quatre grandes causes du déclin des taxa majeurs d'insectes relevés par Sánchez-Bayo et al. dans la littérature (2019) : les modifications des habitats incluant la perte d'habitat et de ressources (*habitat change*), les pollutions incluant les pesticides (*pollution*), l'effet des parasites et des pathogènes, ou des espèces exotiques envahissantes (*biological traits*), et le changement climatique global (*climate change*).

IV- 1) Changements climatiques

Il résulte du réchauffement global des modifications des paramètres climatiques (températures, précipitations, événements extrêmes) au sein d'un milieu. Cela va par exemple impacter les espèces végétales qui sont étroitement liées à la température et aux précipitations pour leur **phénologie***. En effet, les changements climatiques vont avoir pour effet de décaler ces événements dans le temps, et notamment la période de floraison. Cela peut alors impacter indirectement les insectes : cette floraison n'est alors plus synchronisée avec la période d'activité des insectes qui s'en nourrissent. Ce décalage peut ainsi avoir des conséquences dramatiques des deux côtés, particulièrement pour les espèces spécialistes (Memmott et al. 2007; Olesen et al. 2008 ; Weaver et al. 2022). L'augmentation des températures ou des précipitations peut également modifier la quantité, la qualité ou la visibilité des fleurs et des ressources florales comme le nectar (Scaven and Rafferty 2013; Phillips et al. 2018) affectant indirectement l'alimentation des insectes.

De plus, les insectes étant **ectothermes***, ils sont également directement dépendants des paramètres climatiques de leur milieu pour leur survie, leur reproduction et leur période d'activité. Le changement climatique peut perturber soit progressivement, soit brutalement lors des événements extrêmes, l'équilibre entre les insectes et leur habitat au cours des saisons, entraînant des changements dans la structure des communautés et dans les réseaux d'interactions plantes-insectes (Hegland et al. 2009; Gérard et al. 2020). Les variations de température peuvent, par exemple, augmenter (de Figueroa et al. 2010), diminuer (Isaac et al. 2011; Ball-Damerow et al. 2014; Jacobson et al. 2018) ou modifier leurs distributions géographiques (Dellicour et al. 2017) ou altitudinales (Colwell et al. 2008; Chen et al. 2011), ou encore, agir sur leur développement, en impactant leur taille ou leur date d'émergence (Radmacher and Strohm 2010; Settele et al. 2016; Gérard et al. 2020). Il a aussi été montré que certaines espèces d'insectes avaient la capacité de décaler leur période d'activité en réponse au décalage de la phénologie des espèces végétales, ou de multiplier les générations dans une année (Bartomeus et al. 2011). Néanmoins, selon la capacité des espèces à tolérer des plus ou moins grandes variations de température, ou à plus ou moins se disperser (Hegland et al. 2009), l'effet du changement climatique global peut-être positif, notamment en région tempérée (Kuussaari et al. 2007; Deutsch et al. 2008), ou plus souvent au contraire mener à leur déclin (Parmesan et al. 1999; Bartomeus et al. 2011; Breed et al. 2012; Lister and Garcia 2018; Soroye et al. 2020).

IV- 2) Introduction de nouveaux pathogènes et d'espèces exotiques envahissantes

La période de pandémie liée au Covid 19 que nous vivons actuellement nous rappelle que les nouveaux virus et pathogènes peuvent entraîner des conséquences importantes sur les populations.

Comme nous, les abeilles sont également touchées par des virus, des champignons ou des bactéries pathogènes (Glenny et al. 2017). Ces virus et pathogènes affectent particulièrement les abeilles domestiques (il faut dire que ce domaine est encore peu étudié pour les abeilles sauvages), mais le champignon *Nosema sp.*, par exemple, est connu pour toucher toutes les abeilles (Meeus et al. 2011). Leurs effets peuvent être particulièrement importants lorsque les individus sont soumis à des pressions ou des stress supplémentaires les rendant plus vulnérables. En effet, il a été montré que des agents pathogènes peuvent avoir des conséquences amplifiées lorsqu'ils sont combinés avec la présence de *Varroa destructor*, une espèce d'acarien ectoparasite de l'abeille (Ratnieks and Carreck 2010; Remnant et al. 2017; Eliash and Mikheyev 2020). Cet acarien est en fait une espèce asiatique introduite en Europe à la fin du XXe siècle. On peut aussi citer l'exemple assez connu de l'introduction du frelon asiatique *Vespa velutina* (en 2004) qui attaque les colonies d'abeilles domestiques européennes qu'il chasse pour nourrir ses larves (Monceau et al. 2014; Monceau and Thiéry 2017; Laurino et al. 2020). Que ce soit pour le frelon asiatique ou pour le *Varroa sp.*, l'abeille présente dans l'aire d'origine (*Apis cerana*) a développé des comportements de défense contre ces attaques, ce qui n'est pas le cas de l'abeille européenne (*Apis mellifera*) qui voit ses populations sévèrement impactées. L'introduction d'espèces exotiques (pouvant devenir envahissantes³) par le biais de l'humain (volontairement ou involontairement) est en effet une des causes majeures du déclin des insectes et de la biodiversité en général (Wagner and Driesche 2010; Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019; Wagner 2020). Un autre exemple d'introduction involontaire est celui du bourdon *Bombus terrestris*, introduit notamment pour répondre à la demande de service de pollinisation, et qui est connu pour augmenter les risques liés aux parasites en favorisant leur dissémination (Graystock et al. 2013). Plus récemment, l'abeille asiatique *Megachile sculpturalis*, accidentellement introduite en France (Le Féon et al. 2018, 2021; Lanner et al. 2021), est suspectée de vider les hôtels à insectes des nids déjà installés appartenant aux autres espèces (notamment ceux des abeilles du genre *Osmia* ; à noter qu'elle laisserait les nids installés appartenant à sa propre espèce) avant d'y établir son propre nid, et semble donc avoir des effets négatifs sur la nidification des espèces natives (Geslin et al. 2020). Elle ne serait, de plus, que peu pollinisatrice des plantes natives puisque son régime alimentaire semble particulièrement concentré sur des espèces végétales également exotiques (issues de son aire d'origine comme *Sophora japonica* ; Geslin et al. 2020). Ce régime alimentaire particulier fait cependant qu'elle n'entre sans doute pas en compétition

³ Les espèces exotiques envahissantes (EEE) sont des espèces originaires d'une zone géographique différente que celle considérée et « dont l'introduction par l'homme, volontaire ou fortuite, sur un territoire menace les écosystèmes, les habitats naturels ou les espèces indigènes [c'est-à-dire les espèces locales] avec des conséquences écologiques, économiques et sanitaires négatives ». Ministère de la transition écologique (<https://www.ecologie.gouv.fr/> visité le 15/1/2022)

avec les abeilles natives pour l'accès aux ressources locales (bien que cela reste à confirmer par de nouvelles études). Lors d'introduction d'espèces compétitives d'insectes, cette compétition pour les ressources peut devenir très problématique pour les insectes natifs (Goulson et al. 2008; Dohzono and Yokoyama 2010). Et c'est d'ailleurs un autre aspect du problème de l'introduction d'espèces d'insectes ou de plantes : la modification de la structure des communautés d'insectes et/ou de plantes entraîne une modification de la structure des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs. Beaucoup de plantes exotiques, ornementales par exemple, sont volontairement introduites par l'homme à des visées esthétiques. Leurs fleurs sont souvent plus grosses ou plus nombreuses, très colorées ou odorantes, produisant une plus grande quantité de nectar et/ou de pollen sur des périodes plus étendues, et sont donc plus attractives que les plantes natives qui peuvent ainsi être impactées dans leur succès reproducteur (Memmott and Waser 2002; Lopezaraiza-Mikel et al. 2007; Stout and Morales 2009; Potts et al. 2010; Zakardjian et al. 2020).

IV- 3) Pollutions

Au-delà des intrants chimiques, tels que les pesticides, dont les effets sur les insectes seront traités séparément dans le paragraphe suivant, d'autres types de pollution peuvent impacter directement ou indirectement les insectes. Par exemple, les rejets atmosphériques d'azote dus à l'utilisation des combustibles fossiles. En effet, leur dépôt dans les sols peut profondément modifier la composition végétale du milieu (très dépendante de la chimie du sol), et donc la communauté de l'entomofaune associée (Öckinger and Smith 2007; Phoenix et al. 2012; Wallis De Vries and Swaay 2017; Wagner 2020). C'est particulièrement vrai dans les milieux habituellement pauvres en azote. De même, de fortes concentrations en CO₂ dans l'atmosphère peuvent impacter la composition chimique des plantes en diminuant certains métabolites secondaires au sein de la plante. Par exemple, la quantité d'azote disponible peut ainsi être diminuée et fragiliser les défenses de la plante face aux herbivores, et ces derniers peuvent être à leur tour affectés dans leur développement (Coviella and Trumble 1999; Hunter 2001; Ziska et al. 2016; Wagner 2020). Enfin, une autre pollution, non chimique, a elle aussi d'importantes conséquences sur les communautés d'insectes : en effet, même si les auteurs sont mitigés sur la question (Grubisic et al. 2018; Owens and Lewis 2018) et qu'elle reste complexe à mesurer (dû à de nombreux facteurs confondants), la pollution lumineuse aurait un rôle important dans le déclin des insectes, notamment celui des papillons (Knop et al. 2017; Langevelde et al. 2018; Wagner 2020). Cet effet serait principalement dû à la facilitation de prédation observée près des sources lumineuses.

L'ensemble des causes décrites ci-dessus peuvent être exacerbées en milieux agricoles ou s'opère déjà la cause principale du déclin des pollinisateurs, pointée par de nombreux auteurs : l'intensification des pratiques agricoles.

IV- 4) Intensification des pratiques agricoles

Pour augmenter la production agricole, l'après-guerre a vu se mettre en place une intensification de l'agriculture caractérisée par des évolutions importantes de la mécanisation, la pratique de la monoculture, la modification des surfaces en eau pour améliorer l'irrigation et le drainage, l'utilisation grandissante des variétés génétiquement modifiées (pouvant, par exemple produire des toxines contre les insectes) et des intrants chimiques, et l'augmentation de la taille des parcelles au détriment de milieux semi-naturels comme les haies, les bocages, ou les prairies permanentes non gérées (Le Féon et al. 2010; Potts et al. 2010, 2016; Garibaldi et al. 2011; Vanbergen et al. 2013; Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019; Wagner 2020). Cette intensification a entraîné la diminution ou la disparition d'espèces rares ou dépendantes de milieux naturels (Ollerton et al. 2014), ainsi que la fragilisation de nombreux services écosystémiques (Kremen et al. 2002; Kremen and Miles 2012). Aujourd'hui les terres cultivées occupent environ 40 % du territoire européen, 50% en France (Chatellier and Delame 2004; Néron 2018) et de plus en plus d'études montrent que l'intensification des pratiques agricoles, en rendant les milieux agricoles homogènes et hostiles, pourrait être la cause majeure du déclin des insectes (Kleijn et al. 2009; Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019; Wagner 2020). Parmi les pressions qui s'exercent en milieux agricoles sur les insectes floricoles se trouvent l'utilisation des pesticides et la destruction des habitats menant à leur fragmentation et à la perte de ressources (Cole et al. 2017).

IV- 4) (a) Insecticides

Le terme d'intensification agricole recoupe aussi l'augmentation de l'utilisation systématique d'herbicides pour la protection des cultures contre certaines plantes non désirées (adventices). Leur destruction directe peut être négative car elles peuvent constituer des ressources pour les insectes. De plus, les intrants peuvent également se diffuser via les sols ou l'air vers les espèces végétales environnantes non ciblées (Marshall et al. 2003; Egan et al. 2014). Certains pesticides ont pour objectif de détruire non pas les plantes indésirables, mais les insectes ravageurs des cultures. Or, de nombreuses études montrent que, bien que les pollinisateurs ne soient pas visés par ces insecticides, ils sont malgré tout impactés par eux (Wickramasinghe et al. 2004; Goulson et al. 2008; Brittain et al. 2010; Brittain and Potts 2011; Henry et al. 2012; Hahn et al. 2015; Woodcock et al. 2016, 2017; Catarino et al. 2019b). C'est particulièrement le

cas des néonicotinoïdes dont l'étude est d'actualité (Godfray et al. 2014; Wood and Goulson 2017; Lämsä et al. 2018). Les effets des insecticides sont à la fois directs en entraînant la mort des individus (Johnson et al. 2010; Brittain and Potts 2011; Tsvetkov et al. 2017) et également indirects en entraînant des modifications comportementales non compatibles avec la survie (recherche de nourriture, orientation ou reproduction ; Desneux et al. 2007; Henry et al. 2012; Wood and Goulson 2017; Woodcock et al. 2017). De plus, ces insecticides peuvent également persister dans le sol et se disperser par l'eau présent dans ces sols pour se retrouver ensuite dans l'eau et affecter les organismes aquatiques (Wood and Goulson 2017; Wagner 2020). Néanmoins, l'étude de l'influence des insecticides est complexe puisque leurs effets peuvent être variables selon les espèces et même au sein de la même espèce (Arena and Sgolastra 2014; Poquet et al. 2016), et sont souvent combinés ou synergiques (Pilling and Jepson 1993; Mullin et al. 2010; Biddinger et al. 2013; Johnson et al. 2013; Sánchez-Bayo et al. 2016 ; Wood and Goulson 2017).

IV- 4) (b) Destruction des habitats et diminution des ressources

Si l'urbanisation est aujourd'hui, en Europe occidentale, une cause majeure de la destruction d'habitats, notamment au détriment de zones naturelles et agricoles (McKinney 2002; Cardoso and Gonçalves 2018; Baldock 2020), c'est historiquement l'agriculture qui a entraîné la disparition des habitats semi-naturels considérés comme des réservoirs de biodiversité ou encore des **corridors écologiques***. La disparition de ces habitats a été associée à la perte de ressources de nidifications et de ressources alimentaires (Shuler et al. 2005; Goulson et al. 2008) et, à l'augmentation de la taille des parcelles cultivées, et donc de la fragmentation des habitats et de leur isolement (Steffan-Dewenter and Tscharntke 1999; Steffan-Dewenter et al. 2002; Brown and Schulte 2011; Hooftman and Bullock 2012). Cela a perturbé les déplacements des individus (surtout pour les espèces à faible capacité de vol) et donc les flux de gènes, et de manière plus générale, a fragilisé l'ensemble des de la biodiversité dans les systèmes agricoles (Fletcher et al. 2016, 2018). En effet, les communautés d'insectes apparaissent modifiées par toutes les destructions d'habitat de ces dernières années. La suppression des haies et des bocages a par exemple affaibli les populations de carabes spécialistes (Brooks et al. 2012). De même, la modification des habitats (impliquant pertes de ressources florales, de sites de nidification et d'hibernation) a joué un rôle dans le déclin de nombreux bourdons et espèces sauvages d'abeilles (Williams and Osborne 2009), ou a modifié la composition en papillons nocturnes ou diurnes (Kuussaari et al. 2007). Combinée avec l'éradication des adventices, cela a aussi entraîné le déclin des papillons, hivernant sous forme de larves (Mattila et al. 2006; Fox 2013), etc.

IV- 4) (c) Débat sur l'importance des cultures à floraison massive en milieux agricoles

Face à cette perte généralisée des ressources, la communauté scientifique s'interroge depuis plusieurs années sur l'importance des cultures à floraison massive (le terme MFC acronyme de *Mass Flowering Crop* sera par la suite très largement utilisé dans ce document). Les MFC sont souvent considérées comme des cultures à forte capacité de fourniture de ressources pour les insectes (Holzschuh et al. 2013; Diekötter et al. 2014; Riedinger et al. 2015). En effet, elles présentent la particularité d'avoir des courtes périodes de pics de floraison importants, attirant durant ce moment d'importantes populations d'insectes (Kovács-Hostyánszki et al. 2013; Stanley et al. 2013). De nombreux auteurs pensent ainsi qu'elles sont bénéfiques pour les insectes floricoles en milieux agricoles en ayant un rôle attractif (Westphal et al. 2003; Haenke et al. 2009, 2014; Jauker et al. 2012; Holzschuh et al. 2013; Diekötter et al. 2014; Riedinger et al. 2015). Prenons par exemple le concept de complémentation ou supplémentation paysagère, selon lequel, dans un paysage diversifié, une espèce pourrait nécessiter plusieurs habitats non substituables (complémentation) ou substituables (supplémentation) dans son cycle de vie : le déplacement des individus de cette espèce entre les différents *patches* d'habitats sera piloté par les disponibilité en ressources à l'échelle paysagère (Dunning et al. 1992; Van Geert et al. 2010; Hass et al. 2018). Ainsi, associées à la présence et la proximité des milieux semi-naturels de type haies ou bosquets, elles pourraient être très favorables puisqu'elles faciliteraient l'accomplissement de l'ensemble du cycle de vie d'une grande diversité d'insectes. Néanmoins, d'autres auteurs sont mitigés sur l'effet positif des MFC (Hanley et al. 2011; Beduschi et al. 2018) et avancent que ces dernières pourraient, à l'inverse, diminuer la densité des insectes à l'échelle du paysage (= dilution) en influençant leur déplacements, impactant négativement leur efficacité (Kovács-Hostyánszki et al. 2013; Holzschuh et al. 2016). La disponibilité des sites de nidification joue également un rôle important et les habitats à forte disponibilité de ressources de nidification peuvent également être attractifs pour les insectes (Steffan-Dewenter et al. 2005; Steffan-Dewenter and Schiele 2008). De plus, même si les ressources florales sont abondantes, la question de leur qualité (composition et toxicité du pollen ; Roulston and Cane 2000; Sedivy et al. 2011) se pose puisqu'elle est essentielle pour la santé des insectes floricoles et leur succès reproducteur (Goulson et al. 2015). Certains insectes peuvent également être spécialistes pour le pollen et ne butiner sur la MFC que le nectar, limitant ainsi la croissance de la population. Dans le même sens, la MFC disponible peut ne pas être productrice de pollen (ce qui est le cas du lavandin cultivé en Provence, hybride stérile ; Barbier 1963). Enfin, la question de la présence de ressources après la floraison ou la récolte de la MFC peut également être un paramètre important dans la structuration de la densité des pollinisateurs (Westphal et al. 2009; Williams et al. 2012; Rundlöf et al. 2014;

Riedinger et al. 2015; Ragué 2021). Enfin, par l'importance de l'écran floral qu'elles affichent, les MFC pourraient également avoir un effet négatif sur la communauté de plantes sauvages, de par leur attractivité pour les insectes, résultant en une compétition entre MFC et plantes sauvages pour la pollinisation (Kovács-Hostyánszki et al. 2013; Geslin et al. 2016; Desaegher et al. 2021).

IV- 4) (d) Le dilemme de l'intensification agricole

L'intensification agricole avait pour objectif majeur d'augmenter les rendements. Nous venons de voir que cette intensification avait globalement des effets négatifs sur la biodiversité d'insectes dans les milieux agricoles (Winfree et al. 2009; Wagner 2020; Raven and Wagner 2021). Or, nous avons vu que les insectes jouent un rôle fondamental pour la production de nombreuses cultures (Klein et al. 2007; Garibaldi et al. 2013 ; voir aussi la partie II de l'introduction générale). Cette dualité intensification / biodiversité nous mène donc à un des plus grands défis de notre société actuelle : trouver un compromis entre la nécessaire augmentation des rendements pour répondre aux besoins alimentaires globaux, et la préservation de la biodiversité (Egli et al. 2018; Macchi et al. 2020; Ortiz et al. 2020; Raven and Wagner 2021).

Pour étudier le lien entre les pressions exercées sur les milieux agricoles impactant les insectes floricoles et l'influence sur les productions des cultures, il est intéressant de se placer à l'échelle du paysage.

V - L'étude des paysages, un outil pour comprendre et préserver la biodiversité des insectes

Les études centrées sur une seule espèce, un seul processus ou une seule discipline, ou encore réalisées à une échelle locale, peuvent mettre en lumière des résultats parfois très différents selon la variable étudiée. Certains auteurs évoquent alors des effets de facteurs confondants qui pourraient s'observer à une échelle plus large (Weibull et al. 2000; Kleijn et al. 2001). Par exemple, des facteurs locaux peuvent être moins influents que des facteurs paysagers pour expliquer la composition locale en espèces dépendamment du niveau d'intensification du milieu ou de la morphologie des espèces considérées (Steffan-Dewenter et al. 2002; Tschardt et al. 2005; Hendrickx et al. 2007; Neokosmidis et al. 2018; Bennett and Lovell 2019). Les facteurs locaux et paysagers peuvent également agir en synergie (Tschardt et al. 2012). Cela montre l'importance de combiner différentes échelles, espèces et disciplines pour décrire le plus précisément possible les processus écologiques.

V- 1) L'écologie du paysage

V- 1) (a) Définition et historique de la discipline

L'écologie du paysage est une branche de l'écologie relativement récente puisque, si le terme « écologie du paysage » naît en 1939 avec l'allemand Carl Troll (dans Naveh and Lieberman 1985) et émerge rapidement en Europe dès les années 60, il ne commence à être couramment utilisé qu'à partir des années 80 (Naveh and Lieberman 1985; Forman and Godron 1986). C'est une approche **holistique*** qui combine plusieurs disciplines telles que l'écologie, la géographie, l'aménagement du territoire, la sociologie... qui s'influencent entre elles, et qui placent le paysage, et non plus les organismes, au centre de l'attention (Naveh and Lieberman 1985; Schreiber 1990). Le paysage est alors défini comme une entité supérieure à l'écosystème, s'étendant sur des surfaces de l'ordre de plusieurs kilomètres ou hectares, et dont la dynamique repose sur les activités humaines en jeu (Risser et al. 1984; Forman and Godron 1986; Burel and Baudry 1999; Turner 2005). L'écologie du paysage trouve de nombreuses définitions dans la littérature (Wiens 1992; Turner 2005) combinées ici par « la discipline cherchant à comprendre par une approche **holistique*** les interactions réciproques entre la configuration des différents modèles spatiaux d'une mosaïque paysagère, autrement dit l'hétérogénéité du paysage, avec les différents éléments de cette mosaïque et les processus écologiques » (Naveh and Lieberman 1985; Schreiber 1990; Wiens 1992; Wiens et al. 1993; Burel and Baudry 1999; Turner 2005; Le Féon et al. 2010). Cette discipline a trouvé un grand essor ces dernières années et a permis de développer ou de s'appuyer sur des concepts écologiques majeurs comme la notion de population et métapopulation (Bernstein et al. 1991; Hanski and Gilpin 1991), ou encore la dynamique des communautés (Pickett and White 1985; Caswell and Cohen 1991) notamment les concepts de puits/source, de voisinage, de complémentation/supplémentation et de dilution (Dunning et al. 1992).

V- 1) (a) i- Concept puits/source

Ce concept repose sur le fait qu'il existe des échanges plus ou moins réguliers et importants d'individus entre les populations d'une même espèce réparties dans l'espace (métapopulation ; Hanski 1999). Selon la qualité de leur habitat et de la disponibilité des ressources, certaines populations peuvent avoir un taux de croissance négatif pouvant mener à leur extinction. On les appelle populations « puits ». Elles se maintiennent alors uniquement grâce à des phénomènes d'immigration d'individus provenant de populations appelées « sources » qui, à l'inverse, ont un taux de croissance positif (Kawecki 1988; Dunning et al. 1992; Furrer and Pasinelli 2016). Il est dépendant de la composition du paysage et particulièrement de la quantité d'habitats « puits » car plus ces derniers augmentent, plus il est difficile pour les immigrants

de trouver un habitat « source » (Kawecki 1988; Dunning et al. 1992; Furrer and Pasinelli 2016). Ce concept dépend également de la capacité de dispersion des individus. Si l'isolement des populations locales est trop important, la migration d'individus ne peut compenser l'extinction que si la connectivité est augmentée (Kawecki 1988; Furrer and Pasinelli 2016).

V- 1) (a) ii- Concept de voisinage

Dans un *patch* d'habitat, l'abondance d'une espèce va être influencée par la disponibilité en ressources à proximité et donc par les habitats les plus proches (Dunning et al. 1992). Il va être dépendant de la composition du paysage mais aussi de sa configuration puisque la nature de la bordure entre les *patches*, mais aussi la forme et la taille du patch sont importantes (dans Dunning et al. 1992).

V- 1) (a) iii- Concept de complémentation

La complémentation ("*landscape complementation*") est la capacité d'un paysage à fournir un ensemble de ressources spatialement séparées et complémentaires toutes nécessaires aux organismes pour répondre à leurs besoins (Dunning et al. 1992; e.g. Knight et al. 2005). En d'autres termes, un organisme va se déplacer dans différents *patches* d'habitats, chacun contenant un ou plusieurs types de ressources dont il a besoin. Ces ressources sont non-substituables et complémentaires. Certains insectes floricoles vont par exemple avoir besoin de sites de nidification disponibles dans les milieux semi-naturels, et de ressources florales disponibles dans les cultures à floraison massive. Leurs déplacements sont alors pilotés par leurs besoins spécifiques en ressources et dépendants de la composition et la structuration du paysage. La complémentation a lieu lorsque les deux types de *patches* se trouvent à proximité dans le paysage car la présence de ressources dans un *patch* est complétée par la proximité des ressources dans un deuxième *patch*. Ce paysage pourrait alors maintenir des populations plus importantes que les paysages dans lesquels ces habitats sont éloignés (Dunning et al. 1992).

V- 1) (a) iv- Concept de supplémentation

Sur le même modèle, la supplémentation ("*landscape supplementation*") est la capacité d'un paysage à fournir aux organismes des habitats supplémentaires contenant une forte quantité de ressources (Dunning et al. 1992; e.g. Holzschuh et al. 2011). Les déplacements des organismes sont toujours pilotés par la disponibilité des ressources mais cette fois les ressources sont substituables entre-elles. La population d'un *patch* est alors positivement influencée par la proximité d'un *patch* qui contient d'autres ressources supplémentaires disponibles (Dunning et al. 1992). Ainsi, même si les *patches* sont de trop petite

taille pour fournir suffisamment de ressources pour maintenir la population, la supplémentation lui permet de se maintenir via les ressources voisines (Dunning et al. 1992).

V- 1) (a) v- Concept de concentration ou dilution

Ce concept correspond à une forte augmentation transitoire des organismes dans un habitat provoquant le phénomène de concentration dans cet habitat et de dilution dans les habitats quittés (Tschardt et al. 2012). Ce phénomène a lieu lors de perturbations d'un habitat, ou encore lors de la floraison massive de certaines cultures qui attirent alors les insectes floricoles et en réduisent la densité dans les autres habitats (dans Tschardt et al. 2012). C'est aussi la baisse du nombre d'insectes par fleur résultant de la hausse de la quantité de ressources fournies par les MFC, hausse qui n'est pas proportionnelle au nombre d'insectes floricole et donc il y a davantage de ressources que d'insectes floricole. Cette dilution de la densité de pollinisateurs peut alors avoir un effet négatif par exemple sur les services de pollinisation mais sans nécessairement réduire la taille de la population de pollinisateurs (Holzschuh et al. 2016). A l'inverse, la récolte de ces cultures peut entraîner le phénomène de concentration dans les milieux semi-naturels environnants (Rand et al. 2012).

V- 1) (b) Multiplicité des échelles

La caractéristique de l'écologie du paysage est qu'elle étudie des processus dynamiques liés à différents modèles spatiaux. Cela sous-tend la nécessité d'englober différentes échelles spatiales (Naveh and Lieberman 1985; Burel and Baudry 1999; Turner 2005; Le Féon et al. 2010). Naveh et Lieberman (1985) avaient par exemple défini quatre niveaux spatiaux hiérarchiques en fonction de leur taille, mais il s'avère que les échelles spatiales considérées dépendent surtout de(s) l'organisme(s) et/ou du(es) processus considéré(s) (Burel and Baudry 1999; Turner 2005). En effet, l'échelle prise en compte ne sera pas la même si l'on souhaite étudier la migration des oiseaux (jusqu'à des milliers de km) ou la pollinisation des cultures (moins de 3 km). À cela se joint la prise en compte des pressions anciennes ou récentes qui s'appliquent au système étudié, ajoutant encore à la complexité de ce champ disciplinaire. En effet, la dynamique temporelle est également un concept important en écologie du paysage car un processus observé à un temps t peut changer considérablement au cours du temps. Prenons l'exemple de la quantité de ressources florales, fondamentale pour les insectes qui s'en nourrissent, qui varie au cours des saisons et des périodes de floraison des différentes espèces végétales. En milieux agricoles, cette période est totalement dépendante des activités et calendriers culturels. Cela va impacter les déplacements et la présence des insectes dans les différents *patches* d'habitats (Dunning et al. 1992; Tschardt et al. 2012) et si l'on souhaite

caractériser cette communauté d'insectes de manière exhaustive, les observations doivent être répliquées toute l'année.

V- 2) L'écologie du paysage en milieu agricole : différentes approches

Tout comme il existe différentes échelles spatiales et temporelles dans l'étude des processus écologiques au niveau paysager, il existe deux approches de l'effet des paysages en tant que moteurs de la structuration des communautés d'insectes en milieux agricoles : une vision centrée sur les types (et la qualité) des habitats environnants, la distance aux habitats favorables, et leur taille (plutôt en lien avec les notions de fragmentation), et une vision s'intéressant surtout à l'articulation, l'agencement, la configuration de ces habitats entre eux au sein du paysage (plutôt en lien avec les notions d'hétérogénéité ; Fahrig et al. 2011).

V- 2) (a) Composition en habitats favorables

L'une des approches de l'écologie du paysage est d'étudier la composition paysagère en habitats favorables. L'idée est de caractériser les différents habitats du paysage et d'en déterminer leurs effets sur les organismes et/ou le processus d'intérêt. La proportion de tel ou tel type d'habitat sera alors un indicateur (positif ou négatif) pour l'objet d'étude considéré, et cet habitat pourra être ciblé dans les stratégies de gestion du paysage concerné. Pour le service de pollinisation en milieu agricole, par exemple, on retrouve beaucoup d'études centrées sur la quantité d'habitats semi-naturels (SNH). Ces habitats correspondent aux friches, aux prairies permanentes, aux haies, aux bocages et aux bosquets, et sont considérés par de nombreux auteurs comme favorables pour les insectes (Hendrickx et al. 2007; Klein et al. 2007; Le Féon et al. 2010; Kennedy et al. 2013; Holland et al. 2017; Raderschall et al. 2021). En effet, ils peuvent fournir à la fois des ressources de nidification mais aussi une diversification et une alternance des ressources alimentaires (Ricketts et al. 2008; Bailey et al. 2014; Geslin et al. 2016; Holland et al. 2017; Schurr et al. 2021). Ces habitats peuvent devenir une source d'insectes floricoles pour les cultures voisines (Beduschi et al. 2018) du fait que, lorsque sa proportion dans le paysage est faible ou que cet habitat est loin, cela peut avoir des conséquences négatives sur le taux de visites et le service de pollinisation (Ricketts et al. 2008; Carvalheiro et al. 2010; Garibaldi et al. 2011; Geslin et al. 2016). Ces études paysagères nous permettent ainsi de connaître l'effet de la destruction des SNH et la diminution du linéaire de haies sur la biodiversité agricole, fournissant ainsi des éléments pour sa préservation. De même, nous avons également discuté du potentiel favorable de l'habitat de cultures à floraison massive en tant que fournisseuses de ressources florales pour les insectes (Westphal et al. 2003; Haenke et al. 2009; Jauker et al. 2012; Holzschuh

et al. 2013; Diekötter et al. 2014; Riedinger et al. 2015 ; voir partie IV- 5) (c) de cette introduction générale). C'est un nouvel élément à prendre en compte dans la gestion des espaces agricoles, en sachant que favoriser des cultures à fleurs ou mettre en place des bandes enherbées fleuries peut favoriser les insectes floricoles.

V- 2) (b) Configuration des habitats

La deuxième approche de l'écologie du paysage est, plutôt que de se concentrer sur la composition du paysage, de s'intéresser à sa configuration. L'étude de la configuration des habitats est surtout basée sur l'hétérogénéité structurelle des différents *patches* d'occupation du sol dans le paysage. En effet, les paysages agricoles peuvent être considérés comme une mosaïque d'habitats dont certains, comme les SNH ou les MFC, soutiennent des niveaux élevés de biodiversité intégrés dans une matrice de parcelles agricoles moins favorables. Un agencement complexe et hétérogène de parcelles de différents types d'habitats va ainsi augmenter la longueur des linéaires entre les différents *patches*, qui constituent alors des ressources potentiellement complémentaires - notion de contiguïté entre *patches* (Fahrig et al. 2011), renforçant la biodiversité des pollinisateurs (Kennedy et al. 2013 ; Senapathi et al. 2017; Du Clos et al. 2020 mais voir Ernoult et al. 2013; Liivamägi 2014). Les insectes pourraient, par exemple, se déplacer d'un habitat semi-naturel où ils nichent, aux cultures voisines où ils se nourrissent (Haenke et al. 2009, 2014) et réaliser ainsi l'ensemble de leur cycle de vie (Van Geert et al. 2010; Hass et al. 2018). Ainsi, ces études ont permis de mettre en évidence l'importance d'un paysage hétérogène dans la préservation des insectes floricoles en milieux agricoles.

Ces deux approches sont à prendre en compte et jouent en synergie un rôle important sur la présence, l'abondance et la diversité d'insectes floricoles des milieux agricoles. Par exemple, lorsque les *patches* d'habitats favorables sont à la fois réduits et distants les uns des autres, et si les espèces considérées sont à faible capacité de dispersion, les taux d'extinction locaux ne peuvent pas être compensés par une recolonisation (Fahrig 2003; Colas et al. 2004; Parvinen 2004). C'est à la fois une composition en paysages favorables et divers, mais aussi un agencement complexe entre ces différents habitats qui vont permettre une influence positive sur une plus large gamme d'insectes floricoles.

VI - Objectifs de la thèse et questions de recherche

VI- 1) Les objectifs de Pernod Ricard France

Cette thèse a été réalisée en financement CIFRE au sein de l'entreprise Pernod Ricard France (PRF) dans le cadre de leur démarche de Responsabilité Sociétale des Entreprises (RSE ; voir avant-propos et

encadré n°2). Les objectifs de la société étaient surtout tournés vers l'étude de l'influence potentielle de la culture de fenouil sur la biodiversité environnante, et de la volonté d'accroissement de ses surfaces cultivées. L'un des objectifs était donc de déterminer comment cette culture à floraison massive estivale tenait le rôle de ressource pour les insectes et participait au maintien des communautés d'insectes sur le plateau de Valensole. Un deuxième objectif était de lister les insectes visiteurs du fenouil et de déterminer dans quels contextes ils étaient les plus nombreux. Néanmoins, l'entreprise veille aussi, dans sa démarche RSE, à assurer aux producteurs une juste rémunération. Les échanges entre les producteurs et PRF sont constants, et le cahier des charges de la culture de fenouil imposé par la société est basé sur la recherche de productivité mais aussi sur la consultation des producteurs. Pour motiver les producteurs à favoriser telle ou telle condition pour préserver la biodiversité autour du fenouil, l'idée était alors de quantifier l'effet de ces insectes sur la productivité en fruits et, par conséquent, en anéthole. L'objectif ultime de cette thèse était donc de quantifier le bénéfice réciproque (si applicables) apporté par la pollinisation de la culture de fenouil par les insectes sur le plateau de Valensole, tant pour le producteur que pour la biodiversité.

Encadré n°2 : Origine de l'étude et positionnement dans la stratégie de responsabilité sociétale de la société Pernod Ricard France

Pernod Ricard France (PRF) est née le 1^{er} juillet 2020 suite à la fusion des sociétés Ricard et Pernod, filiales emblématiques et historiques du groupe Pernod Ricard. Ces travaux de thèse ont donc débuté dans l'entreprise Ricard, avant cette fusion. Cette entreprise est leader sur le marché français des spiritueux et un acteur majeur du marché des champagnes, avec un portefeuille de plus de 70 marques françaises et internationales⁴ parmi lesquelles on retrouve, par exemple, des anisés (Ricard, Pastis 51...), la Suze, des apéritifs à base de vin (Lillet, Cinzano...), des rhums (Havana Club...), des whiskies (Chivas, Jameson...), des gins (Beefeater...), des vodkas (Absolut...), du champagne (Perrier Jouët, Mumm...) et autres.

Le pastis Ricard, ou « vrai pastis de Marseille », a été créé en 1932. Son inventeur, Paul Ricard, a alors 23 ans et tient son idée des visites aux bars qu'il effectue avec son père (négociant en vin), où il découvre une liqueur anisée provençale fabriquée sous le manteau. Avec l'aide de son père, il va alors développer sa propre recette, établir sa première usine à Marseille (France), et lancer sa marque de pastis. Ricard est devenu depuis le symbole de la convivialité et de l'apéritif estival, et est, depuis 90 ans, le spiritueux anisé le plus vendu au monde². Sa fabrication nécessite une molécule au goût anisé,

⁴ The Pernod Ricard Market View, basée sur IWSR, données volume à fin 2019.

l'anéthole, métabolite secondaire que l'on trouve dans différentes plantes comme la badiane ou le fenouil.

Ces deux plantes sont utilisées pour fabriquer le pastis Ricard original, mais seul le fenouil de Provence (France) est utilisé pour fabriquer le « Ricard plantes fraîches », une gamme récente de pastis mise en vente depuis quatre ans (Fig. E1.1.). Pour cela, la culture de fenouil a été restaurée en Provence. Les parties supérieures de la plante de fenouil sont récoltées pour être rapidement hydrodistillées (moins de 24h après la récolte) dans une distillerie à proximité des parcelles. Il ressort de cette distillation de l'huile essentielle qui sera vendue à Pernod Ricard France dont le service aromatique (entièrement dédié à la confection des extraits aromatiques) se chargera de les purifier, afin d'en extraire l'anéthole. Pour cela, ils utilisent une colonne de rectification spécialement conçue pour pouvoir séparer l'anéthole des autres composés présents dans l'huile essentielle avec une pureté comprise entre 98.3 et 99.3%. Pour des raisons de traçabilité, les huiles sont traitées par producteur et par parcelle puis assemblées ensuite pour reconstituer organoleptiquement le goût anisé du Ricard.

Au vu du succès de cette innovation Ricard auprès des consommateurs, mais aussi de la volonté d'augmenter la proportion du fenouil dans le Ricard originale (par rapport à la badiane majoritaire actuellement) afin de sécuriser l'approvisionnement de l'anéthole en France (par rapport à l'importation depuis la Chine comme c'est le cas pour l'anéthole issu de la badiane), une augmentation de la production de fenouil est envisagée en Provence, résultant en l'augmentation des surfaces cultivées en fenouil (de deux hectares en 2009 à 200 hectares envisagés pour 2023).



Fig. E1.1. : Affiche publicitaire de Ricard Plantes fraîches

Des études ont été réalisées par l'ancien centre de recherche du Groupe Pernod Ricard pour sélectionner des variétés de fenouil amer à haut rendement en anéthole et en préciser les conditions optimales de culture. Ces travaux d'amélioration ont permis de créer des variétés de fenouil amer plus productives. Avec la population d'origine le potentiel de production était de l'ordre de 70 kg d'huile essentielle à l'hectare. Avec la population améliorée, le potentiel d'aujourd'hui peut atteindre plus de 200 kg d'huile essentielle à l'hectare en conditions optimales. Cette population correspond à la variété « *Jupiter* » appartenant à la société et protégée par certificat d'obtention végétale (COV).

« *Construire ensemble un monde meilleur pour les générations futures* » Paul Ricard.

Pernod Ricard France (PRF) place la responsabilité sociétale de l'entreprise (RSE) et celle de ses marques au cœur de sa démarche depuis sa création. La démarche RSE est « l'intégration volontaire par les entreprises de préoccupations sociales et environnementales à leurs activités commerciales et leurs relations avec les parties prenantes. En d'autres termes, la RSE c'est la contribution des entreprises aux enjeux du développement durable. Une entreprise qui pratique la RSE va donc chercher à avoir un impact positif sur la société tout en étant économiquement viable »⁵. La volonté de PRF est de garantir à ses consommateurs la qualité et l'authenticité de ses produits, mais également de veiller à l'impact positif de son activité sur l'environnement. Ils mettent « tout en œuvre pour inscrire chaque étape de leur production dans une démarche durable et responsable, du terroir au comptoir »⁶. Cette démarche repose sur quatre piliers au niveau du groupe (Fig. E1.2.), et la filiale PRF déploie neuf engagements sur le territoire national avec trois grandes priorités d'action : (1) **Préserver la planète**, (2) Cultiver la convivialité responsable et (3) Agir en entreprise citoyenne (Fig. E1.3.).

⁵ <https://www.economie.gouv.fr/entreprises/responsabilite-societale-entreprises-rse>, visité le 9/01/22

⁶ Nos engagements RSE en France – Good time from a good place (préserver pour partager), brochure de la démarche RSE Pernod Ricard France 202



Fig. E1.2. Les quatre piliers de la démarche de responsabilité sociale du groupe Pernod-Ricard

Dans la première action, la société a défini trois grands engagements : (a) lutter contre le changement climatique, (b) **sauvegarder nos terroirs et la biodiversité** et (c) agir circulaire. C'est dans le cadre du deuxième engagement de la démarche RSE de l'entreprise PRF que se placent mes travaux de thèse.

9 ENGAGEMENTS PRIORITAIRES

	PRÉSERVER LA PLANÈTE	ENGAGEMENT N°1 LUTTER CONTRE LE CHANGEMENT CLIMATIQUE OBJECTIF 2030 Contribuer à la neutralité carbone en réduisant notamment de 50% nos émissions de CO2	ENGAGEMENT N°2 SAUVEGARDER NOS TERROIRS ET LA BIODIVERSITÉ OBJECTIF 2030 Certifier 100% de nos terroirs stratégiques en agriculture durable ou régénératrice	ENGAGEMENT N°3 AGIR CIRCULAIRE OBJECTIF 2025 Concevoir 100% de nos packagings de manière éco-responsable
		ENGAGEMENT N°4 PROMOUVOIR UNE CONSOMMATION RESPONSABLE OBJECTIF 2025 Sensibiliser 4 millions des 18-25 ans à la consommation responsable d'alcool chaque année	ENGAGEMENT N°5 S'ENGAGER SUR LE « NO-LOW » ALCOOL OBJECTIF 2030 Développer une alternative no-alcool et une drink strategy low-alcool pour nos principales catégories de spiritueux	ENGAGEMENT N°6 ÊTRE UN ACTEUR DE LIEN SOCIAL ENGAGÉ OBJECTIF 2025 Accompagner nos partenaires du CHR* aux enjeux de RSE
		ENGAGEMENT N°7 DÉFENDRE LES SAVOIR-FAIRE LOCAUX OBJECTIF 2025 Développer l'innovation « Made in France » et valoriser nos produits français	ENGAGEMENT N°8 ENCOURAGER LES INITIATIVES DE SOLIDARITÉ OBJECTIF 2025 Atteindre 10 000 heures de mécénat de compétences par an	ENGAGEMENT N°9 FAVORISER LA DIVERSITÉ ET L'INCLUSION OBJECTIF 2030 Atteindre minimum 40% de femmes dans les postes de direction

Pernod Ricard France

Fig. E1.3. Les neuf engagements prioritaires de la démarche de responsabilité sociale de Pernod-Ricard France

En effet, depuis la reprise il y a quelques années de la culture de fenouil en culture raisonnée sur le plateau de Valensole à l'initiative de la société Ricard dans le but d'en extraire l'anéthole, les producteurs et apiculteurs notent la présence de nombreux insectes pollinisateurs dans ces champs. Le fenouil est suspecté d'être une plante bonne productrice de ressources florales en fournissant à la fois du nectar et du pollen pour les insectes floricoles. Fort de ces 1^{ères} observations, et dans une démarche d'approvisionnement responsable favorisant la compréhension de l'impact du fenouil sur l'écosystème local et la préservation de la biodiversité, PRF s'est associé avec l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), et a cofinancé cette thèse.

VI- 2) Le modèle d'étude

Le fenouil amer aromatique (*Foeniculum vulgare*) est une plante appartenant à la famille des Apiaceae (anciennement les Ombellifères). Originnaire du bassin méditerranéen, cette espèce est maintenant cultivée et naturalisée dans de nombreuses régions du monde. C'est une plante **vivace***, **glabre*** et **glauque*** dont les feuilles sont 3 à 4 fois **pennatiséquées***, à segments longs et filiformes (Streeter et al. 2009). Elle peut mesurer jusqu'à 2,5 m de haut et forme des petites fleurs jaunes disposées en ombellules (5 à 30 rayons, ou pédoncules floraux), elles-mêmes organisées en ombelles aplaties d'une dizaine de centimètres de diamètre (Fig. 8.). La plante forme une ombelle primaire au centre (souvent plus large) et des ombelles secondaires ou tertiaires sur les ramifications des branches (Fig. 8.). Les fleurs sont hermaphrodites, dépourvues de calice, constituées de 5 pétales à lobe arrondi, enroulés portant cinq étamines libres et un pistil constitué de deux carpelles soudés, d'un style court, et d'un stigmate élargi à la surface plane.

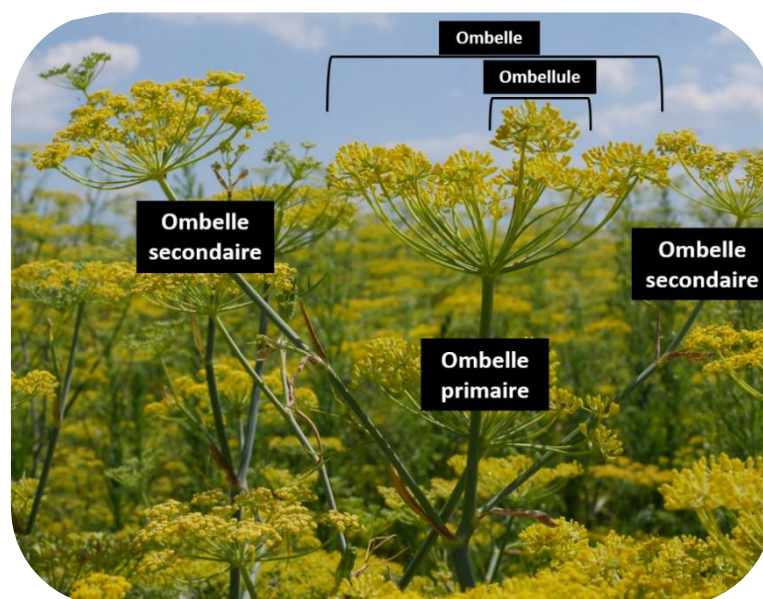


Fig. 8. Description des fleurs de fenouil

Ses fruits sont oblongs à ovoïdes, **glabres***, à côtes saillantes, mesurant 4-5 mm de longueur (Streeter et al. 2009). Ce sont des **diakènes*** qui peuvent contenir jusqu'à deux graines (Fig. 9). Les fruits et les graines sont généralement indissociés, et de nombreux travaux assimilent d'ailleurs ces deux parties de la plante de manière parfois confuse.



Fig. 9. Fruit du fenouil = **diakène***

Parmi les constituants de la plante, on peut noter que l'appareil végétatif, souvent consommé cru ou cuit, est riche en potassium, sodium, phosphore, calcium, fibres alimentaires et vitamines, ainsi que beaucoup d'autres nutriments en plus petite quantité (Table 1. ; Badgujar et al. 2014). La plante est aussi composée d'acides gras, de composés phénoliques, d'hydrocarbures, de composés volatils et d'autres métabolites secondaires pouvant être valorisés (Badgujar et al. 2014).

Table 1. Nutriments du fenouil (ISDA, USA ; Badgujar et al. 2014)

Composition	Quantity (Per 100 g)
Proximates	
Moisture	90.21 g
Energy	31 kcal
Protein	1.24 g
Total lipid (fat)	0.2 g
Carbohydrate	7.3 g
Total dietary fiber	3.1 g
Sugars	3.93 g
Minerals	
Calcium, Ca	49 mg
Iron, Fe	0.73 mg
Magnesium, Mg	17 mg
Phosphorus, P	50 mg
Potassium, K	414 mg
Sodium, Na	52 mg
Zinc, Zn	0.2 mg
Vitamins	
Vitamin C	12 mg
Thiamin B-1	0.01 mg
Riboflavin B-2	0.032 mg
Niacin B-3	0.64 mg
Vitamin B-6	0.047 mg
Folate	27 µg
Vitamin A	48 µg
Vitamin E	0.58 mg
Vitamin K	62.8 µg
Lipids	
Fatty acids, total saturated	0.09 g
Fatty acids, total monounsaturated	0.068 g
Fatty acids, total polyunsaturated	0.169 g
Essential amino acids	
Leucine	0.63 g
Isoleucine	0.73 g
Phenylalanine	0.45 g
Tryptophane	0.53 g
Nonessential amino acid	
Glycine	0.55 g
Proline	0.53 g

Son huile essentielle, bien que de composition variable, présente environ 87 composés volatils (Table 2.). Elle est disponible en quantité variable dans toutes les parties de la plante (racines, tiges, pousses, fleurs et fruits ; Badgujar et al. 2014).

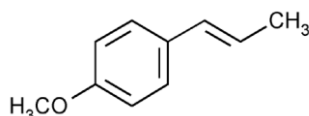
Table 2. Composés volatils de l'huile essentielle de fenouil (Badgujar et al. 2014)

Sr. number	Compounds	Sr. number	Compounds
1	α -Thujene	49	Tetradecyl-oxirane
2	1,8-Cineol	50	Estragole
3	β -Ocimene	51	<i>Trans-p</i> -2,8-menthadien-1-ol
4	Linalool	52	β -Terpinol
5	Germacrene D	53	<i>cis-p</i> -2,8-Menthadien
6	Anisketone	54	4-Methyl-1-(methylethyl)-3-cyclohexen
7	Apiol	55	2-Methyl-5-(1-methylethyl)-2-cyclohexen-1-one
8	<i>n</i> -Hexadecanoic acid	56	Phenylmethyl-formic ester
9	Cubebene	57	2,3-Cyclohexen-1-methanol
10	Benzene-1-methyl-4-(1-methylethyl)- <i>p</i> -cymene	58	<i>Epi</i> -bicyclosiquiphellardrene
11	1,3,6-Octatriene, 3,7-dimethyl-, (E)-3-carene	59	<i>cis-p</i> -Menth-2,8-dienol
12	2-Heptene	60	1,4-Dimethoxy-benzene
13	3-Methyl-butanol	61	1-Methoxy-4-(1-propenyl)-benzene
14	β -Pinene	62	1,2,4a,5,8,8a-Hexadehyde-naphthalene
15	Camphene	63	4-Methyl-bicyclo[3.1.1]hept-3-en-2-ol
16	Hexanal	64	<i>trans</i> -Anethole 73.20 73.27 66.71
17	α -Pinene	65	Allantoic acid
18	β -Phellandrene	66	2-Methyl-5-(1-methylethyl)-phenol
19	α -Phellanrene	67	Mannoheptulose
20	β -Myrcene	68	2-Methyl-5-(1-methylethyl)-2-cyclohexen-1-ol
21	4-Carene	69	1-Undecanol
22	2-Heptanohe	70	Benzothiazole
23	Limonene	71	E-Pinane
24	4-Methyl-bicyclo[3.1.0]hex-2-ene	72	2-Cyclohexen-1-ol
25	Eucalyptol	73	2-Methyl-bezenemethanol
26	α -Pinene	74	4-Methoxy-benzaldehyde
27	γ -Terpinene	75	1,6-Hexanediol
28	7-Dimethyl-1,3,7-octriene	76	2-Methoxycyclohexanone
29	2,4-Dimethyl-benzenamine	77	β -Elemenone
30	3-Carene	78	Mephenesin
31	Cathine	79	4'-Methoxy-acetophenone
32	2-Heptanol	80	2-Methyl-3-methylethyl-butanoic acid
33	2-Propyn-1-ol	81	Folic acid
34	2,6-Dimethyl-2,4,6-octatriene	82	1-(Methoxyphenyl)-2-propanone
35	Fenchone	83	1-Methyl-3-(1-methylethyl)-benzene
36	1-Methyl-4-(1-methylethyl)-benzene	84	4-Fluorohistamine
37	<i>cis</i> -Limonene oxide	85	1,2-Dimethoxy-4-(1-propenyl)-benzene
38	<i>trans</i> -Limonene oxide	86	(E)-2-Hydroxy-4-cyano-stilbene
39	6-Methylene-bicyclo[3.1.0]hexane	87	1-(3-Methoxyphenyl)-1-propanone
40	Sabinene hydrate		
41	Fenchyl acetate		
42	Camphor		
43	Benzaldehyde		
44	1,3-Butanediol		
45	Dicyclopropyl carbinol		
46	Fenchol		
47	1-Octanol		
48	5-Methyl-2-heptanol		

C'est dans les fruits/ graines que l'on trouve les plus grandes quantités d'huile essentielle, cette dernière étant composée à plus de 85% de *trans*-anéthole (Salami et al. 2016 ; Encadré n°3).

Encadré n°3 : L'anéthole : définition, protocole d'extraction, quantification

L'anéthole ou *trans*-1-méthoxy-4-(prop-1-enyl) benzène ou encore *trans*-anéthole est un composé organique de la famille des phénylpropènes. Il est parfois aussi nommé *p*-propénylanisole, isoestragole, camphre d'anis, ou huile d'anis. C'est le principal responsable du parfum caractéristique de l'anis. Ce composé fait partie des métabolites (= composés chimiques synthétisés par les plantes) secondaires (= qui remplissent des fonctions dites non essentielles, de sorte que leur absence n'est pas directement mortelle pour l'organisme) de certaines plantes comme la badiane (aussi appelée Anis étoilé, *Illicium verum*) ou le fenouil (*Foeniculum vulgare*). Il est présent en grande quantité dans leurs fruits et leurs graines. Pour la production du pastis "Ricard Plantes Fraîches", seul le fenouil est utilisé.



Dans ce travail de thèse, l'anéthole est extrait des fruits et quantifié grâce à la méthode de Chromatographie Gazeuse suivie par une Spectrométrie de Masse (GC-MS). Cette méthode, comme son nom l'indique, combine la séparation des composés d'un échantillon via la chromatographie en phase gazeuse et la détection et l'identification de ces composés en fonction de leur rapport « masse/charge » via la spectrométrie de masse. Cette technique permet d'identifier et/ou de quantifier plusieurs substances présentes en très petites quantités au sein d'échantillons. Pour l'extraction de l'anéthole, certains fruits (le nombre exact dépend de leur masse) ont été sélectionnés pour avoir un rapport « volume d'extraction / échantillon à tester » constant, correspondant à 0,1 g de fruit. Ces fruits secs ont été placés dans un bain à ultrasons pendant quelques minutes avant de réaliser une extraction des composés avec un solvant cyclohexane. Les extraits de fruits ont ensuite été analysés à l'aide d'un chromatographe en phase gazeuse (GC, 6890N, Agilent Technologies®) couplé à un spectromètre de masse (MSD 5973, Agilent Technologies®). Nous avons injecté 2,5 µL de la solution d'extraction dans la colonne chromatographique (HP5-MS, capillaire de 30 m de long, 0.25 mm de diamètre, 0.25 µm d'épaisseur de film, Agilent Technologies®). Les molécules ont été séparées en utilisant un gradient de température allant de 40 °C à 280 °C à une vitesse de 3 °C min⁻¹ avec un débit d'hélium constant de 1.0 mL min⁻¹. L'exactitude et la précision de la méthode ont été déterminées par des analyses répétées avec un étalon interne (dodécane). L'identification des molécules dans les chromatogrammes a été réalisée

soit à l'aide de bibliothèques spectrales (bibliothèque NIST), soit via l'injection de spectres étalons de haute pureté (>99%, Sigma Aldrich®, France) et par comparaison de nos indices expérimentaux et de rétention calculés à l'aide d'une série homologue de C8–C20 n-alcanes. Comme standards, les monoterpènes α -pinène, γ -terpinène, limonène, trans-anéthole et 1,8-cinéole ont été choisis pour quantifier les concentrations finales des terpénoïdes mesurés.

Cette méthode d'extraction a été utilisée dans les chapitres 1 et 3 de ces travaux de thèse.

À l'état sauvage, on trouve le fenouil dans les friches, et les milieux rudéralisés (talus, terrains vagues, etc.) et sa floraison s'étend de juillet à octobre. Il est aujourd'hui largement cultivé dans le centre de l'Europe pour une utilisation médicinale, pharmacologique, ou alimentaire. Sur le Plateau de Valensole, il est cultivé pour en extraire l'huile essentielle contenant l'anéthole, molécule anisée utilisée dans la fabrication du pastis. La variété sur laquelle se portent mes travaux de thèse est 'Jupiter'®, une variété sélectionnée et développée par la société Pernod Ricard France. En Provence, elle a deux périodes de semis résultant en deux périodes de floraison et de récolte (Fig. 10.). La première date de semis se fait en été (juillet/août) et la floraison commence fin juin de l'année suivante, atteint son pic en juillet, et la récolte est début août (Fig. 10.). Toutes les floraisons auront ensuite lieu à cette période. La seconde date de semis se fait au printemps (mars/avril), et la première floraison commence alors fin juillet de la même année, atteint son pic en août et la récolte a lieu à la mi-septembre (Fig. 10.). Les floraisons ultérieures auront lieu à la fin du mois de juin de l'année suivante. Tous les champs fleurissent donc de manière synchrone entre la dernière quinzaine de juillet et la première quinzaine d'août. Les parcelles sont en général laissées en culture deux ans, parfois trois, avant d'être remplacées, en général par des cultures céréalières (blé, orge). En effet, une rotation culturale, permettant de rompre les cycles des ravageurs, et des adventices, améliore les caractéristiques physiques (structure, etc.) et chimiques (séquestration du carbone, teneurs en azote, etc.) des sols (Kennedy et al. 2013; Mendoza-García et al. 2018).

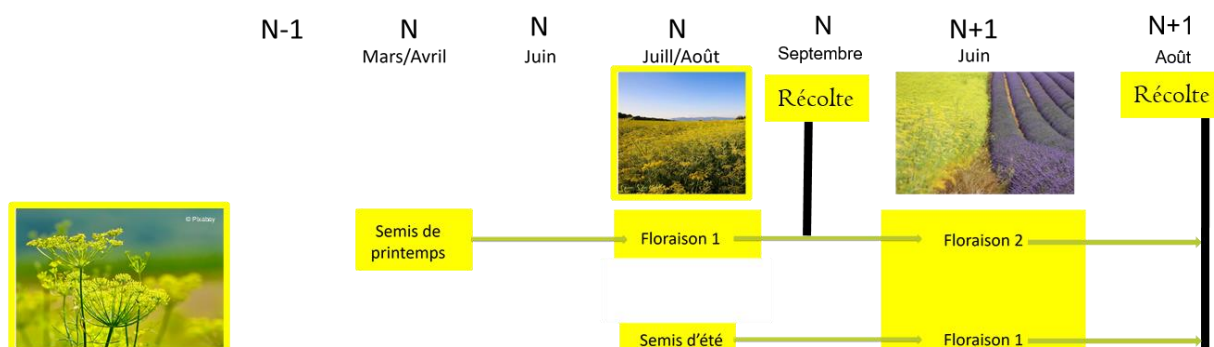


Fig. 10. Diagramme de floraison et de récolte du fenouil (*Foeniculum vulgare*, Jupiter) sur le Plateau de Valensole

VI- 3) Le site d'étude

Les parcelles de fenouil sont situées sur le Plateau de Valensole, dans les Alpes-de-Haute-Provence (France), sur les communes de Bras-d'Asse, Puimoisson, Riez, Montagnac-Montpezat et Allemagne-en-Provence (Fig. 11. ; des cartes des sites d'études spécifiques sont disponibles au début de chaque chapitre). Le plateau fait partie du Parc naturel régional du Verdon et s'étend sur 50 000 hectares environ, à des altitudes comprises entre 400 et 800 mètres. La formation géologique hétérogène du plateau en fait un secteur riche en paysages divers, permettant l'alternance de zones arides et humides. Il est composé de milieux de plaines bocagères relativement bien conservées, où se concentrent principalement les activités agricoles, mais aussi de vallons et de versants boisés, ainsi que d'une couverture forestière importante, induite en partie par la plantation de chênes truffiers laissés à l'abandon. On note la présence de nombreuses distilleries dans la région, et l'activité agricole se concentre surtout autour des plantes aromatiques. Le plateau est d'ailleurs particulièrement connu pour ses cultures de lavandin. Le climat de cette région est de type subméditerranéen (étés chauds voir arides et hiver doux et pluvieux).

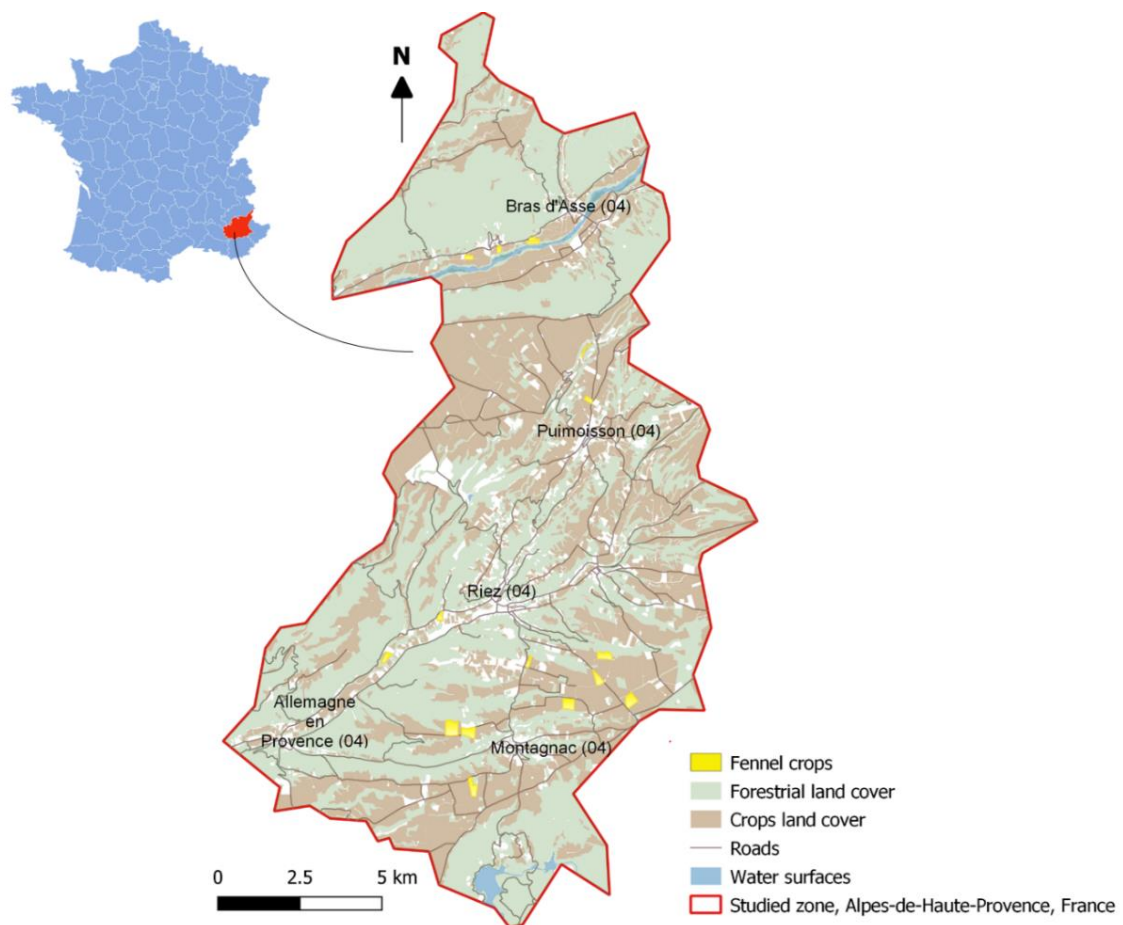


Fig.11. Carte de la zone d'étude représentant l'ensemble des parcelles étudiées durant ces travaux de thèse

VI- 4) Question de recherche

Dans ce travail, je me suis attachée à identifier les possibles facteurs paysagers, locaux et agronomiques impactant l'abondance et la diversité des insectes dans les milieux agricoles afin d'identifier les moyens potentiels d'actions en faveur de la préservation de ces insectes et de maintenir le service de pollinisation des cultures. Ce travail s'est focalisé sur l'effet des insectes sur la production de la culture de fenouil, et s'est attaché à identifier les moteurs paysagers et locaux affectant les communautés d'insectes.

VI- 5) Présentation des chapitres

Au commencement de cette thèse, le fenouil et sa reproduction avaient été peu étudiés dans la littérature et la bibliographie existante était relativement ancienne (même si j'ai pu noter un regain d'intérêt pour cette culture avec deux études parues au cours de ma thèse : Kumar and Rai 2020; Skaldina 2020), et quasiment toutes se localisaient en Asie du sud. Plusieurs études avaient dressé une liste des visiteurs majoritaires du fenouil (Ricciardelli D'Albore 1986; Chaudhary 2006; Shilpa et al. 2014; Bharti et al. 2015; Meena et al. 2015, 2016; Kumar and Rai 2020; Skaldina 2020), mais ces résultats étaient très hétérogènes, nous menant à penser que la communauté d'insectes floricoles du fenouil différait grandement en fonction de l'environnement local, la gestion agricole et l'organisation paysagère autour des cultures.

Le **premier chapitre** de cette thèse s'est focalisé sur la description du système de reproduction du fenouil et particulièrement sur la production de fruits et d'anéthole. Peu d'études décrivaient précisément ce système de reproduction et le degré de dépendance de cette reproduction aux insectes floricoles. Nous avons donc réalisé quatre traitements de pollinisation contrôlée avec, d'une part, deux traitements impliquant des fleurs de fenouil laissées en libre pollinisation par des insectes et, d'autre part, deux traitements impliquant des fleurs de fenouil placées en exclusion d'insectes. Nous avons ensuite calculé le taux d'initiation des fruits, leur poids et la quantité d'anéthole pour chacun des traitements.

Les insectes étant aujourd'hui menacés, surtout dans les milieux agricoles, l'objectif du **deuxième chapitre** était donc de déterminer les facteurs paysagers les plus favorables à la communauté d'insectes proches du fenouil. Nous souhaitons également étudier l'effet de certains facteurs d'intensification agricole (la taille des parcelles et la quantité d'insecticides appliquée) sur ces insectes. Pour cela, nous avons déterminé la communauté d'insectes floricoles à proximité des parcelles de fenouil à l'aide de la méthode de piégeage par coupelles colorées et nous avons comparé la diversité et l'abondance de ces insectes en

fonction de différents facteurs paysagers d'intérêt et de la taille des parcelles et de la quantité d'insecticides.

Dans le **troisième chapitre**, nous avons cherché à préciser la communauté d'insectes visiteurs visitant les fleurs de fenouil, et leurs influences sur le rendement en anéthole. Nous avons également cherché à savoir quel habitat était le plus favorable pour ces insectes à une échelle plus locale. Pour cela, nous avons évalué la fréquence de visites des insectes, et réalisé des captures sur les fleurs de fenouil avec la méthode du filet à papillon pour déterminer la richesse des familles d'insectes et en espèces d'abeilles. Nous avons regardé quel type d'habitat adjacent (habitat semi-naturel, culture à floraison massive, culture non-entomophile) était le plus favorable à l'abondance et la richesse d'insectes et en abeilles. Enfin nous avons exploré la variation de la quantité d'anéthole extrait des fruits en fonction de la fréquence de visites et la diversité d'insectes, ainsi que le lien entre l'anéthole et le type d'habitat adjacent.

Enfin, dans le **quatrième et dernier chapitre**, réalisé en partenariat avec un doctorant de l'Université de Turin (Luca Carisio), nous nous sommes attachés à évaluer le potentiel de deux cultures à floraison massive (le fenouil et le lavandin) en tant que ressources alimentaires disponibles pour les insectes, en estimant la production de pollen et en décrivant la dynamique nectarifère de ces deux cultures. L'idée était de montrer le lien réciproque entre insectes et production nectarifère. Nous avons examiné, via des mesures de la fréquence de visites des abeilles domestiques et des insectes sauvages, les préférences alimentaires respectives entre ces deux cultures. Nous avons estimé via un modèle de simulations stochastiques (= qui se produisent par l'effet du hasard), le scénario de fréquence de visites d'insectes et de stratégie de sélection florale par les insectes le plus compatible avec la réalité, pour expliquer la quantité de nectar directement disponible pour les insectes, mais aussi la production journalière de nectar par le fenouil et la lavande. Enfin, nous avons comparé la production journalière de nectar estimée par notre modèle et la mesure du nectar produit par la fleur après 24h d'exclusion des insectes. Pour cela nous avons récolté du pollen dans le fenouil et du nectar selon différentes méthodes. Nous avons paramétré notre modèle de simulations avec des données, mesurées sur le terrain, de la fréquence de visites, de la quantité de fleurs et de la quantité de nectar reconstituée au bout de différentes durées.

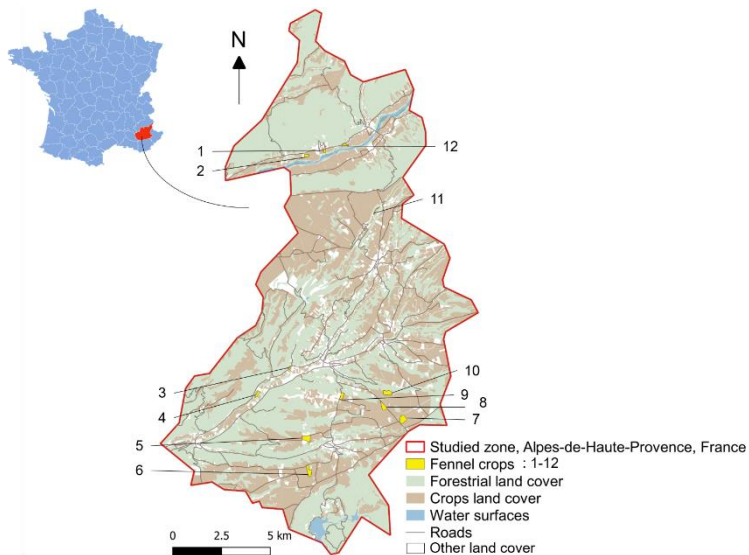
CHAPITRE 1

Comment est pollinisé le fenouil et quelle est sa dépendance aux insectes floricoles ?

Chapitre 1 : Comment se reproduit le fenouil et quelle est sa dépendance aux insectes floricoles ?

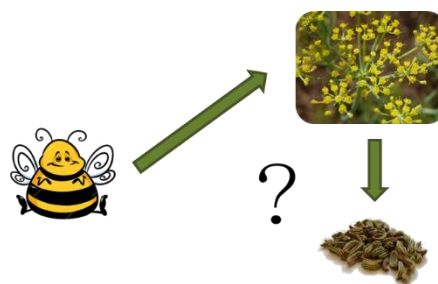
Les sites d'études :

12 parcelles de fenouil, Plateau de Valensole, Alpes-de-Haute-Provence (France)



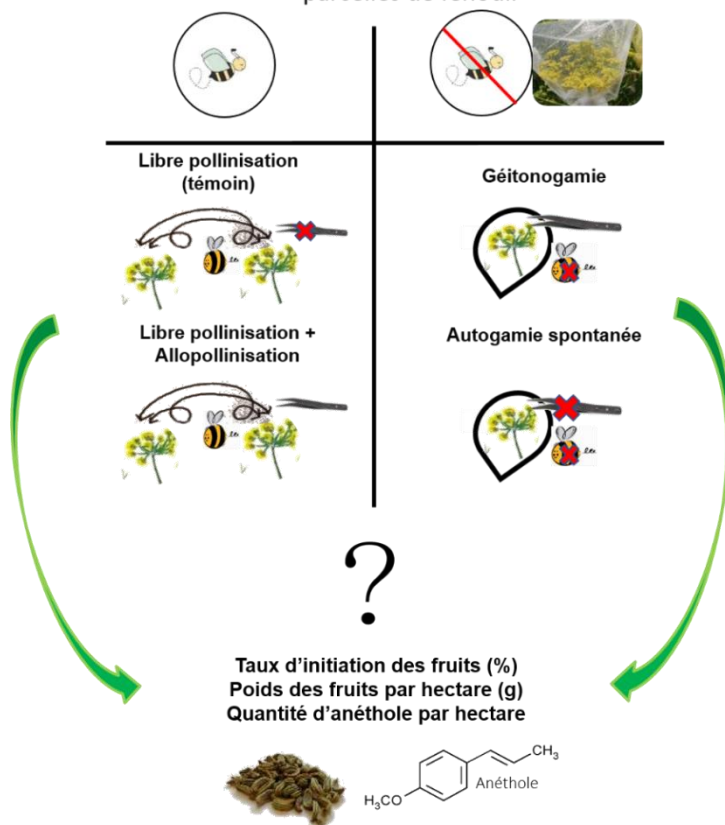
La question

Quel est le système de reproduction du fenouil et son degré de dépendance aux insectes floricoles ?



Traitements de pollinisation et facteurs mesurés

N=480 ombelles traitées dans 12 parcelles de fenouil



Contexte et problématique

En se nourrissant des ressources qu'offrent les fleurs, les animaux, et particulièrement les insectes, permettent le transport des grains de pollens entre les organes reproducteurs mâles et femelles, et sont ainsi indispensables ou essentiels à la reproduction de la majorité des plantes à fleurs sauvages et cultivées (Klein et al. 2007; Ollerton et al. 2011). Si la pollinisation par les insectes n'est pas utile pour la reproduction de certaines des principales cultures mondiales (par exemple, le blé, le quinoa, les lentilles, le poivre ou la vigne), l'existence d'un lien entre pollinisation par les insectes et production agricole est bien connu pour un grand nombre d'autres cultures (plus de 75%, Klein et al. 2007), garantissant ainsi la diversité et la qualité de notre alimentation. Parmi elles, on trouve par exemple les concombres, les avocats, les amandes ou les pêches (dépendantes des insectes à plus de 40% ; Klein et al. 2007), ou encore les pommes, les melons ou les courgettes (quasiment entièrement dépendantes des insectes ; Klein et al. 2007). Néanmoins, le degré de dépendance des cultures aux insectes est mal connu pour plusieurs d'entre elles, notamment les cultures de plantes aromatiques. Ce degré peut varier considérablement d'une espèce à l'autre car plusieurs espèces de plantes sont capables d'autopollinisation (= reproduction par union de cellules reproductrices mâle et femelle provenant du même individu), ou sont en partie pollinisées par le vent (Culley et al. 2002). Obtenir des connaissances précises sur ce degré de dépendance est crucial dans le contexte actuel où de nombreuses pressions s'exercent sur les communautés d'insectes (Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019), notamment dans les milieux agricoles particulièrement menacés par les pratiques anthropiques (Hendrickx et al. 2007; Kleijn et al. 2009; Brittain and Potts 2011; Kennedy et al. 2013).

Le fenouil est une plante aromatique à floraison massive cultivée dans le sud de la France. Cette espèce a un intérêt économique particulier puisque l'huile essentielle extraite de ses fruits contient un composé organique au goût anisé, le *trans*-anéthole, de la famille des phénylpropènes, utilisé dans la fabrication d'un spiritueux anisé : le pastis. Jusqu'à aujourd'hui, quelques études seulement se sont intéressées à l'importance de la présence des insectes pour la fructification chez le fenouil, montrant un effet positif de la pollinisation du fenouil par les insectes sur le nombre de fruits, comparativement à sa pollinisation en exclusion d'insectes (Chaudhary 2006; Meena et al. 2015), la production d'huile essentielle (Salami et al. 2016; Schurr et al. 2021) et certains de ses **métabolites secondaires*** (Salami et al. 2016 ; voir partie II-3) de l'introduction générale) Nous savons donc que le fenouil serait plutôt une plante **entomophile***. Néanmoins, comme cette espèce a été décrite comme également capable de s'autopolliniser (Meena et al. 2015), mais qu'une **protandrie*** est également présumée se mettre en place (Németh et al. 1999; Meena et al. 2015), la question du degré de dépendance de la reproduction du fenouil

aux insectes se pose et n'a, à notre connaissance, pas encore été explorée. Pour soutenir durablement la production de fenouil, il est important de comprendre et de quantifier le rôle de la pollinisation par les insectes dans la reproduction du fenouil.

Dans ce chapitre, nous avons donc analysé la dépendance du fenouil vis-à-vis de la pollinisation par les insectes, en comparant la pollinisation du fenouil avec ou sans insectes pour :

- (1) le **taux d'initiation des fruits***,
- (2) le poids des fruits,
- (3) le poids des fruits par hectare,
- (4) la quantité de *trans*-anéthole extraite des fruits par hectare.

Enfin, nous avons vérifié :

(a) si le fenouil pouvait être autogame : en comparant le succès reproducteur entre autogamie spontanée et autogamie manuelle contrôlée ;

(b) si le fenouil était capable de se reproduire sans les insectes : en comparant la pollinisation libre par les insectes et l'autogamie spontanée (en exclusion d'insectes) ;

(c) si la reproduction du fenouil était limitée par l'activité insuffisante ou inadaptée des insectes présents dans le milieu : en comparant la pollinisation libre et la saturation manuelle contrôlée avec du pollen issu d'un autre individu ajouté aux fleurs déjà en conditions de pollinisation libre.



Fig. I-1. : Fleurs de fenouil ensachées et pollinisation manuelle

Pour cela, nous avons effectué quatre traitements de pollinisation contrôlée (Fig. I-1. et I-2.). Deux traitements de pollinisation avec insectes et deux sans insectes (= fleurs ensachées, Fig. I-1. et I-2.) :

(1) « **pollinisation libre** » [OP = *open pollination*] (contrôle) : les fleurs de fenouil étaient laissées libres à la visite des insectes (pas d'ensachage) ;

(2) « **pollinisation libre + supplémentation** » [OPS = *open pollination + supplementation*] : pas d'ensachage et saturation manuelle par addition de pollen provenant d'ombelles d'autres plantes de fenouil (à au moins trois mètres, dans la même culture) ; le pollen a été ajouté en frottant l'ombelle traitée avec une autre ombelle ou à l'aide d'un pinceau ; l'idée était de tenter de maximiser l'apport de pollen sur les fleurs

(3) « **autogamie spontanée** » [SA = *spontaneous autogamy*] : ensachage de l'ombelle pour éviter les visites d'insectes et pas d'ajout manuel de pollen ;

(4) « **autogamie manuelle** » [MA = *manual autogamy*] : ensachage de l'ombelle et autopolinisation manuelle avec le pollen d'une autre ombelle issue de la même plante (cette reproduction s'appelle geitonogamie) ; le pollen a été ajouté en frottant l'ombelle traitée avec une autre ombelle de la même plante ou à l'aide d'un pinceau.

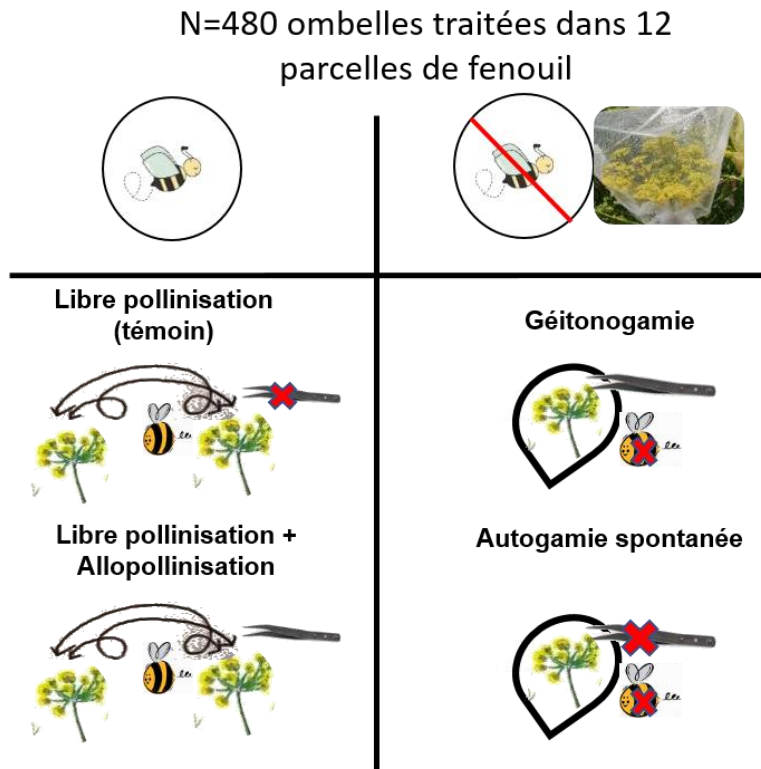


Fig. I-2 : Les quatre traitements de pollinisation contrôlée utilisés

Nous avons ensuite compté le nombre de fruits issus de chaque traitement, que l'on a comparé avec le nombre de fleurs initialement présentes sur l'ombelle traitée pour obtenir un **taux de fructification***. Nous avons pesé ces fruits pour chaque ombelle traitée, et nous en avons extrait et quantifié l'anéthole par Chromatographie Gazeuse couplée à un Spectromètre de Masse (GC-MS ; voir encadré n°3). Le poids des fruits et la quantité d'anéthole en fonction des traitements de pollinisation ont ensuite été extrapolés à l'hectare.

Discussion des résultats et conclusion

Nous avons estimé la quantité de fleurs de fenouil par ha à plus 350 millions⁷. Cela suggère un apport important en ressources florales durant la floraison, fournissant d'importantes ressources aux insectes, sujet que nous aborderons au chapitre 4.

Dépendance du fenouil à la pollinisation par les insectes

Dans ce chapitre, nous avons montré que le taux de fructification issu de la pollinisation en présence d'insectes (38.70 ± 19.63 %) était nettement supérieur à celui issu de la pollinisation lorsque les insectes étaient exclus (4.98 ± 10.20 %). Nous chiffrons ainsi la dépendance du fenouil vis-à-vis de la pollinisation par les insectes à hauteur de 86% pour la formation des fruits. Cette valeur est plus élevée que celle avancée par Klein et al. (2007) pour le fenouil (entre 40 et 90% de dépendance). Le poids de chaque fruit formé ne semble cependant pas dépendre de la pollinisation entomogame suggérant que, même s'il y a moins de fruits formés, quand ils sont formés, ces derniers le sont correctement. Néanmoins, à l'échelle d'intérêt pour les producteurs de fenouil (l'hectare), nous avons montré que la pollinisation par les insectes est fondamentale pour améliorer, en plus de leur nombre, le poids des fruits, ainsi que la quantité d'anéthole par hectare, même si, évidemment, le poids des fruits et la quantité d'anéthole à l'hectare sont corrélés au nombre de fruits. Enfin, nos résultats suggèrent que, la plupart du temps, l'autogamie (spontanée et/ou manuelle) conduit à un échec de la reproduction avec des taux de fructification proches de 0%. Cela implique que la protandrie du fenouil pourrait être une barrière au succès de la reproduction dans l'autogamie (spontanée ou manuelle), alors que les multiples visites des insectes pourraient en optimiser la reproduction. Le fenouil est donc très peu autogame et les insectes sont indispensables à la production de cette culture.

⁷ 357 402 796 ± 10 185 981 fleurs / ha

Limitation de pollen en pollinisation libre

Nous nous attendions à un meilleur succès de reproduction avec le traitement de libre pollinisation plus supplémentation de pollen car, selon nous, il permettait de maximiser la quantité de pollen déposé. Néanmoins, il s'est avéré que ce traitement était souvent autant sinon moins efficace que notre témoin (libre pollinisation). Il semble que dans notre système le fenouil ne souffre d'aucune limitation pollinique. Le succès reproducteur des plantes étant lié à la quantité de pollen reçu (Aizen and Harder 2007), une plus grande abondance d'insectes pourrait entraîner une saturation en pollen des fleurs de fenouil. Cette explication ne serait pas surprenante étant donnée la forte abondance et la diversité des insectes déjà relevée au sein du fenouil (Ricciardelli D'Albore 1986; Chaudhary 2006; Shilpa et al. 2014; Bharti et al. 2015; Meena et al. 2015, 2016; Salami et al. 2016; Kumar and Rai 2020; Skaldina 2020; Schurr et al. 2021). Cependant, toutes les espèces d'insectes peuvent ne pas être efficaces dans leur capacité à transporter le pollen (Primack and Silander 1975; Aizen and Harder 2007; Sahli and Conner 2007; Ollerton et al. 2011; Winfree et al. 2015, 2018b; Ollerton 2017). La diversité des insectes pourrait donc être plus importante que l'abondance des insectes pour la reproduction du fenouil, au regard de l'hypothèse de complémentarité de la diversité fonctionnelle (Frund et al. 2013; Gagic et al. 2015; Woodcock et al. 2019; Schurr et al. 2021). Cependant, le meilleur succès de la libre pollinisation par rapport à la libre pollinisation avec supplémentation, pourrait également être expliqué par le fait que notre manipulation (quelle que soit la méthode utilisée : frottement des ombelles ou pinceaux) n'ait pas été totalement efficace pour polliniser les fleurs de fenouil (*i.e.* l'ajout de pollen n'a rien changé à la pollinisation libre, mauvaise manipulation, faible de temps de réceptivité du stigma etc..).

Ce chapitre fournit quelques éléments concrets montrant l'importance du lien entre insectes et production des cultures de fenouil, et nous pensons que ces résultats seront intéressants pour motiver les gestionnaires et les producteurs de fenouil à minimiser leurs impacts sur les insectes, et, *a contrario*, à favoriser leurs pratiques bénéfiques pour la biodiversité. En effet, dans les paysages agricoles, les insectes sont de plus en plus menacés en raison de l'utilisation de pesticides et de l'uniformisation des paysages (Hendrickx et al. 2007; Kleijn et al. 2009; Brittain and Potts 2011; Vanbergen 2021). La préservation des insectes ne peut plus être ignorée dans les agroécosystèmes et doit être prise en compte dans la gestion de ces milieux sensibles et menacés. Pour cela, il s'agit de déterminer les éléments paysagers et les pratiques agricoles jouant un rôle dans la structuration des communautés d'insectes floricoles présents dans les champs de fenouil. C'est l'objet du chapitre suivant.

Les apports pour les différents acteurs

Scientifique fondamental	Société PRF	Agriculteurs
Caractériser le système de pollinisation d'une plante généraliste et à floraison massive peu étudiée	Exiger et/ou encourager les agriculteurs associés à des pratiques en faveur de la conservation des pollinisateurs pour s'assurer un approvisionnement durable et conséquent en anéthole	Savoir que favoriser les gestions en faveur de la biodiversité des insectes est indispensable au rendement du fenouil
Connaître la dépendance du fenouil aux insectes floricoles dans la formation de ses fruits, contenant la majorité de l'anéthole de la plante, pour motiver les actions en faveur de leur conservation		
BÉNÉFICES RÉCIPROQUES DE LA GESTION EN FAVEUR DE LA BIODIVERSITÉ IMPACTANT POSITIVEMENT LES RENDEMENTS DES CULTURES		

To what extent is fennel crop dependent on insect pollination?

Cette expérimentation, ses résultats et leur discussion sont détaillés dans l'article qui suit. Cet article a été soumis dans *Agriculture, Ecosystems & Environment*, et est actuellement en révision majeure.

To what extent is fennel crop dependent on insect pollination?

Lucie Schurr^{1*}, Véronique Masotti¹, Benoît Geslin¹, Sophie Gachet¹, Prisca Mahé¹, Léna Jeannerod¹, and Laurence Affre¹

¹ Aix Marseille Univ, Univ Avignon, CNRS, IRD, IMBE; Campus Étoile, Faculté des Sciences St-Jérôme Case 421 Av 7 Escadrille Normandie Niémen, 13397, Marseille Cedex 20, France; lucie.schurr@gmail.com (L.S.); veronique.masotti@imbe.fr (V.M.); benoit.geslin@imbe.fr (B.G.); sophie.gachet@imbe.fr (S.G.); Prisca.Mahe@hotmail.fr (P.M.); jeannerod.lena@gmail.com (L.J.); laurence.affre@imbe.fr (L.A.)

* Corresponding author: lucie.schurr@gmail.com (L.S.); Tel.: +33-682222420

Highlights

- Anethole compound produced by fennel (*F. vulgare*) is of food and economic interest
- Crop production was compared between insect pollinated flowers and bagged flowers
- The fennel fruit set dropped by 86 % without insect pollination
- The fennel fruit weight and the amount of anethole increased with insect pollination
- Insects are essential to sustain aromatic fennel production

Abstract

The importance of insects for global food crop production is starting to be well-known but the level of dependence on insects is less referenced, especially for some aromatic crops. Fennel (*Foeniculum vulgare*, Mill.) is an aromatic mass-flowering crop cultivated in the south of France for its essential oil that contains anethole. This compound is of food and economical interest because of its anise flavour, which is used to elaborate anise drinks. Here, we have characterized the dependence of fennel on insect pollination. We used four controlled pollination treatments to compare the reproductive success (fruit initiation rate, fruit weight), and the fennel yield (fruit weight and amount of anethole per hectare) between insect pollinated flowers and bagged flowers. We also checked the ability of reproduction by self-pollination in this species, and the existence of a reproductive limitation linked to insect activity. We have shown that pollination without insects leads to reproductive failure in fennel. At the field level, insect pollination is fundamental

to improve the fruit initiation rate, the fruit weight and the amount of anethole per hectare leading to an estimated 86 % dependence of fennel on insect pollination. Finally, we showed no reproductive limitation with the current state of insect activity. This study adds new evidence of the importance of insects in agroecosystems to sustain food production.

Keywords

Fennel crops; Pollination; Pollinator-dependence; Fruit set; Fennel yield; Anethole

1. Introduction

Animal pollination enhances the sexual reproductive success of most wild and cultivated plants (Ollerton et al., 2011). While the importance of insects for crop yields is currently well-known for numerous systems (Bartomeus et al., 2014; Garibaldi et al., 2017; Klein et al., 2007; Williams, 2002), the question of the role of insects still arises for some major crops, such as aromatic ones. Agricultural production overall has been shown to be reduced by three to eight percent without insect pollination (Gallai et al., 2009). Crop dependence on insects is defined by the proportion of the decrease in yield when pollination occurs without insects (Klein et al., 2007; Martin et al., 2019). Insect pollination is irrelevant for reproduction in more than half of the leading global crops (for example, quinoa, lentils, pepper, or vine grape; Klein et al. 2007). And the yield of many others few depends on insects with a decrease in production varying between 0-10 % (tomato, papaya ; Klein et al. 2007), and 10-40 % (eggplant, strawberry), since some cultivated plants are also capable of self-pollination or wind pollination (Culley et al., 2002). In contrast, some cultivated plants are highly dependent (40-90 %) on insects for their reproduction such as cucumber, avocado, almond, and peach, and others ones are almost entirely dependent (more than 90 %) such as melon, zucchini, and apple (Klein et al., 2007). In the current context, where various pressures are known to lead to a decline of insects, such as soil degradation, loss of habitats and resources, introduction of invasive species, and agricultural

intensification (Wagner, 2020), it is important to understand the level of dependence of crop yields on insects.

Seed spices are very important crops in the world with a particular interest in the medical, pharmaceutical, chemical, food and agribusiness industries. The FAO estimated the anises, star anise, fennel and coriander production at almost 2 274 700 billion tones in 2020 in the main producing countries (especially numerous in the South of Asia) not including the countries with smaller production (as France). In Europe, fennel production represents more than 600 000 tons per year, produced in Italy, France, Spain, Germany, and the Netherlands. The fennel production in France accounts for a few thousand tons a year, mainly cultivated in the South of France (CTIFL⁸), a part of the Mediterranean basin biodiversity Hot Spot (Médail and Quézel, 1999). Fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) is a generalist entomophilous plant (Chaudhary, 2006; Koul et al., 1996; Kumar and Singh, 2017a; Schurr et al., 2021) cultivated for its essential oil which contains an interesting organic compound with an anise flavor: the *trans*-anethole from the phenylpropene family. This compound is mostly produced by the fennel fruits (Koul et al., 1996; Salami et al., 2016). The fennel literature mentions that the plant species may be able to self-pollinate (Meena et al., 2015; Shojaiefar et al., 2021), even if protandry (i.e. the development of the male reproductive part of a flower earlier than the female reproductive part) is also shown (Meena et al., 2015; Németh et al., 1999). Studies on the production of fennel fruits and essential oil of the progenies from self-pollinated seeds compared to open pollinated seeds had already been done but results are inconsistent. It was shown that progenies from self-pollinated seeds produced more essential oil than from cross-pollination (Salami et al., 2016) but Shojaiefar et al. (2021) have rather shown a decrease in the fruit yield and the amount of essential oil in progenies from self-pollinated seeds. Thus, it appears to be essential to further explore the effect of the reproduction type on the crop production. To date, few authors have explored the direct influence (not on progeny) of insects on the fruit and seed set of fennel plants. Klein et al. (2007) classified fennel among highly insect dependent crops (40-90 %) for seed production; moreover, insect pollination has been shown

⁸ <https://memento.ctifl.fr/fiche/legumes/fenouil> (website visited on May 20, 2022)

to directly improve fennel seed set (Chaudhary, 2006; Kumar and Singh, 2017b; Meena et al., 2015) and had been linked to the production of essential oil (Schurr et al., 2021). For example, Chaudhary et al. (2006) found a decrease of 82 % of the seed weight per plant in pollination without insects compared to insect pollination. However, studies exploring the degree of dependence on insects for fennel reproduction are still scarce, especially field studies involving a high richness of insect. More investigations are then needed to better understand the reproductive fennel system within real-world crop fields. To sustainably support fennel production, it is important to understand and quantify the role of insect pollination in the reproduction of fennel with regard to the protandry of this species.

In this study, using bagged flowers in a large field-experiment, we analyzed the dependence of fennel on insect pollination by comparing fennel pollination with (observed fennel visitor) or without insects on (1) the fruit initiation rate and (2) the fruit weight per umbel. In addition to previous studies, we also focused on the fennel reproductive success and on the yield (at the field level) by comparing pollination treatments with or without insects on (3) the fruit weight per hectare, and (4) the amount of anethole per hectare immediately retrieved from fruits. Finally, we verified (a) whether fennel can be self-pollinated based on spontaneous and manual self-pollination, (b) whether fennel can reproduce without insect pollination by comparing open pollination and spontaneous self-pollination, and (c) whether fennel reproduction is limited by insect activity by comparing open pollination and controlled manual saturation by allopollen added under open-pollination conditions.

2. Materials and methods

This experimentation was conducted between June and September 2019.

2.1. Study area and plant species

The study area was in southern France (“Plateau de Valensole”, Alpes-de-Haute-Provence; Appendix A). In this area, fennel (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) is cultivated for local anise spirit

production. This species originally came from the Mediterranean basin but has been naturalized in many regions around the world, and fennel is now cultivated practically worldwide (Europe, Asia and North America; Badgular et al. 2014). This species can achieve 2.5 m in height and be annual, biennial or perennial (Piccaglia and Marotti, 2001). Fennel has numerous small yellow flowers organized in umbellets forming large-flat inflorescences named umbels. Each fertilized fennel flower may produce an oblong to ovoid fruit, which is called a diachene. A diachene is composed of two achenes, each can hold one seed. The studied variety is “*Jupiter*”, developed by the Pernod-Ricard France® company. This variety is sown two times a year, resulting in two summer blooms. The first bloom (called July bloom) occurs at the end of June, and it is harvested in early August (the plants being sown in the previous year). The second bloom (called August bloom) occurs at the end of July until harvest in mid-September (the plants being sown in March of the current year). Twelve fields were selected for our study (Appendix A), including six from the first bloom and six from the second bloom.

2.2. Flower number estimation

For each of the 12 studied fields, we randomly selected three separate 1 square meters. In each square meter, we counted the number of plants ($N = 36$). We then calculated the mean number of plants per square meter and extrapolated the number of plants per hectare by multiplying this mean by 10,000. Per field, respectively ten fennel plants from the field blooming in July, but five fennel plants from the field blooming in August (this was intended to reduce the time spent in the field, as we noticed that five plants were enough for the estimation of flower number), were randomly selected ($N = 90$ plants). During the flowering peak, the number of bloomed umbels (randomly selected between primary and secondary umbels and between different sizes) was exhaustively counted on each selected plant and then averaged. We thus could estimate the number of umbels per hectare. On each plant, we selected three umbels for which we

exhaustively counted the number of umbellets per umbel ($N = 270$ umbels). We then counted the number of flowers per umbellet on five umbellets for each selected umbel ($N = 1\,350$ umbellets) to obtain the mean number of flowers per umbellet. Finally, the mean number of flowers per hectare was estimated for each fennel type (July and August bloom).

2.3. Controlled pollination procedure and fruit set

To study the dependence of fennel on insects, we performed four controlled pollination treatments. Two pollination treatments with insects and two without insects (bagged flowers): (1) “open pollination” [OP] (control): the flower left free to be visited by insects (no bagging); (2) “open pollination + supplementation” [OPS]: no bagging and manual saturation by allopollen from umbels of other fennel plants (at least three meters away, in the same field); the pollen was added by rubbing the pollinated umbel with another umbel; (3) “spontaneous self-pollination” [SSP]: bagging of the umbel to avoid visits by insects and no manual pollen addition; and (4) “manual self-pollination” [MSP]: bagging of the umbel and manual self-pollination with pollen from another umbel from the same plant (*i.e.*, geitonogamy); the pollen was added by rubbing the pollinated umbel with another umbel from the same plant.

From each of the 12 studied fennel fields, we randomly selected ten fennel plants to apply each of the four pollination treatments per plant. The plants were selected at least five meters from the field edge. On each plant, we selected four secondary umbels at similar stages of development (bagged or marked “stage 2”, when umbel deployed, with long umbellets ray, and green flower buds, and pollinated at the beginning of the flowering until the end “stages 3 to 6”, Appendix B) and similar sizes, that were identified by a colored wool thread, and we applied either OP, OPS, MSP or SSP pollination treatment. All flowers of each selected umbel were pollinated. There were four treatments hosted on each plant. In total, 480 umbels were pollinated (120 per treatment, of which 60 were from the July bloom, and 60 were from the August bloom). Fennel has a flowering shift within its umbels from outside to inside. We suspected that

the receptivity of flowers at the umbel scale extended over several days. We pollinated the fennel flowers from the start of the flowering of the umbel's outer flowers. We then repeated the treatments at least three times and continued if needed every day until the end of the flowering of the umbel's inner flowers. We pollinated each umbel at different times of the day, for example, umbels pollinated in the morning on day one were pollinated in the afternoon on day two and in the middle of the day on day three, etc. We rubbed the pollinated umbel with another umbel ensuring that the stamens of the pollinating umbel touch each flower of the pollinated umbel for a few seconds. For each umbel, we counted the number of umbellets. Using our estimation of the number of flowers per umbellet for each fennel type (July or August bloom; see details Table 1.), we then estimated the number of pollinated flowers for each pollination treatment. The pollinated umbels were then collected just before harvest by farmer: August 8-19 for the July bloom and September 6-17 for the August bloom. The rate of fruit initiation (%) was calculated for each pollinated umbel by dividing the number of initiated fruits by the estimated number of pollinated flowers per umbel. This fruit initiation rate was then analysed by treatments without separating rates by field or by individual. All fruits from each collected umbel were separated from the umbel remnants by hand and then they were weighed together for each umbel. The weight per fruit was then calculated by dividing this total weight of the fruits per pollinated umbel by the number of initiated fruits. We then estimated the fruit weight per hectare using our estimation of the number of umbels per hectare.

2.4. Phytometabolites content

Because of time and financial limits, we chose a subsample of fruits from 240 of the total pollinated umbels (N = 60 per treatment). Phytometabolites (*i.e.* chemical compounds made by plants) from the fruits were obtained from the dried fruits (left in the open air then placed for 24 hours in an oven at 40°C). For each pollinated umbel, some fruits (the exact number was dependent on their mass) were selected to have a constant "*extraction volume/test sample*" ratio corresponding to 0.1 g of fruit. For extraction, after preliminary tests, and following method used in Rivoal et al., (2010), fruits were put for 30 min in

cyclohexane solvent with ultrasound bath, then filtered immediately. The fruit extracts were then analyzed using a gas chromatograph (GC, 6890N, Agilent Technologies®) coupled to a mass spectrometer detector (MSD 5973, Agilent Technologies®). The fruit extracts were then analyzed using a gas chromatograph (GC, 6890N, Agilent Technologies®) coupled to a mass spectrometer detector (MSD 5973, Agilent Technologies®). We injected 2.5 μL of the extraction solution into a capillary chromatographic column (HP5-MS, 30 m length, 0.25 mm diameter, 0.25 μm film thickness, Agilent Technologies®, split 90/10). The molecules were separated using a gradient temperature from 40°C to 280°C at a rate of 3°C.min⁻¹ with a constant helium flow of 1.0 mL.min⁻¹. The accuracy and precision of the method were determined through replicate analyses (dodecane). Molecule identification in chromatograms was achieved using spectral libraries (NIST library), spectra from injected standards of high purity (> 99 %, Sigma Aldrich®, France), and by comparison of our experimental and retention indices calculated using a homologous series of C8–C20 *n*-alkanes. As standards, the monoterpenes compounds α -pinene, γ -terpinene, limonene, anethole and 1,8-cineole were quantified in mg / g of fruit. As we had the fruit weight, the number of fruits per umbel, and the number of umbels per hectare, we then could extrapolate the amount of anethole per hectare produced, in mg per hectare.

2.5. Statistical analysis

All the statistical analysis were conducted using the R software (version 4.0.2 2020-06-22; R Core Team, 2020). The NA values were removed before analyses.

To explain differences in fruit initiation rate per umbel (proportion; response variable) we used the pollination treatments and fennel types (July or August bloom) as predictor variables. We used a generalized linear mixed-effects model with binomial error distribution (glmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, adding the argument “weight” in the “glmer” function that considers the total number of flowers per umbel using the package “lme4” (Bates et al., 2015). To

explain differences in the fruit weight per umbel, the fruit weight per hectare and the amount of anethol from fruit per hectare (response variables), we used the pollination treatments and fennel types (July or August bloom) as predictor variables. We then used three separate linear mixed-effects models for each response variable including a random effect for the identity of the experimental field and plant (using the package “lme4” and “lmerTest” to obtain p-values; Kuznetsova et al., 2017). To explain differences in the fruit weight per umbel, we added the argument “weight” in the “glmer” function that considers the total number of fruits per umbel. To explain differences in the fruit weight per hectare and the amount of anethole per hectare, we added the argument “weight” in the “glmer” function that considers the estimation of the number of fruits per hectare. If the models did not fit well, and residuals had non-normal distribution, we used a “log+1” transformation (i.e., for the response variable of the amount of anethol per hectare). The significance of models was tested with a Wald test using the Anova function in the “car” package (Fox and Weisberg, 2019). We then realized post-hoc tests for each of response variable model to compare treatments using general linear hypotheses based on the ‘Tukey’ test (“glht” function in the “multcomp” package; Hothorn et al., 2016).

3. Results

3.1. Flower number estimation

Using the mean of (1) flowers per umbellets, (2) umbellets per umbel, (3) umbel per plants and (4) plants per hectare, we estimated (a) the number of fennel flowers per umbel at 381 flowers, and (b) the number of flowers per hectare at almost 360 million (343 million for the July bloom, and 275 million for the August bloom). Details of estimations are available in the Table 1.

Table 1. Number of flowers per umbellet, umbellets per umbel, umbels per plant and plant per m² for the two fennel bloom and the average between both.

Number	July bloom (mean ± SE)	August bloom (mean ± SE)	Average (mean ± SE)
Flowers per umbellet	21.52 ± 7.35	16.57 ± 6.83	19.87 ± 7.55
Umbellets per umbel	22.06 ± 5.62	13.43 ± 3.96	19.19 ± 6.54
Umbels per plant	6.07 ± 1.26	11.10 ± 5.81	7.74 ± 4.21
Plant per 1m ² square	11.89 ± 3.79	11.13 ± 13.28	12.11 ± 4.90
Flowers per hectare	342,624,426 ± 1,972,575	274,926,539 ± 7,857,095	357,402,796 ± 10,185,981

3.2. Fruit initiation rate

We found an initiation rate of fennel fruits of 35.65 ± 20.97 % (mean ± SD) for insect pollination treatments: 38.70 ± 19.63 % for the OP treatment and of 36.29 ± 21.95 % for the OPS treatment, compared to 4.98 ± 10.20 % for the treatments of pollination without insects: 6.06 ± 9.01 % (mean ± SD) for the MSP treatment, 5.79 ± 11.56 % for the SSP treatment. The initiation rate of the fennel fruits dropped by 86 % when pollination occurred without insects.

The generalized linear mixed-effects model explaining the differences in the fruit initiation rate according to pollination treatments and fennel types (July or August bloom) has shown no differences between fennel types (Chisquare = 0.09, df = 1, p-value = 0.76) but a difference between treatments (Chisquare = 25,313.20, df = 3, p-value < 0.001).

The general linear hypotheses showed a better fruit initiation rate for OP treatment than OPS (OPS - OP: Estimate = - 0.04 %; p-value = 0.03), MSP (MSP - OP: Estimate = - 2.51 %; p-value < 0.001), and SSP treatments (SSP - OP: Estimate = - 2.50 %; p-value < 0.001; Fig. 1). They also showed a better fruit initiation rate for OPS treatment than MSP (MSP - OPS: Estimate = - 2.48 %; p-value < 0.001) and SSP treatments (SSP - OPS: Estimate = - 2.47 %; p-value < 0.001; Fig. 1). Finally, they showed no differences between the fruit initiation rate between SSP and MSP treatments (SSP - MSP: Estimate = 0.001 %; p-

value = 0.99; Fig. 1). Details of post-hoc comparisons from the model general linear hypotheses are available in Appendix C, Table C1.

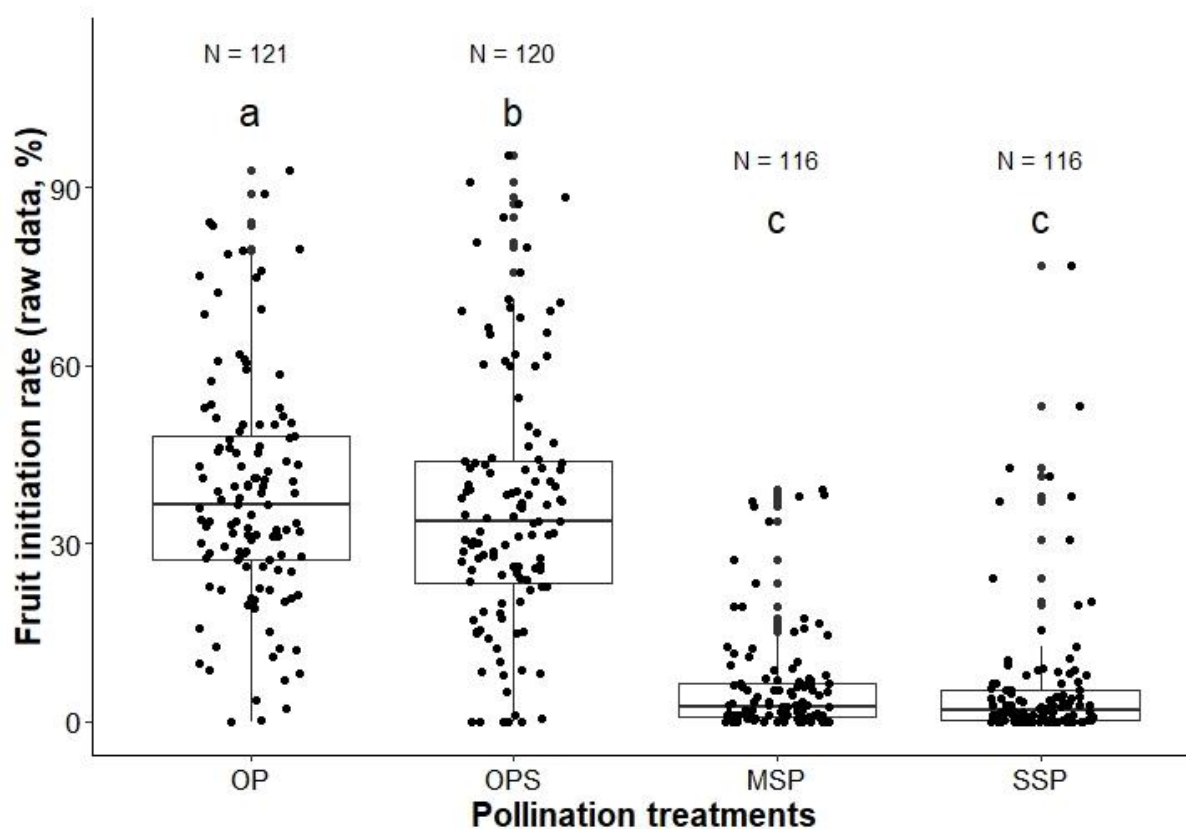


Fig. 1. Fennel fruit initiation rate (raw data, %) according to pollination treatments (OP = open pollination; OPS = open pollination + supplementation; MSP = manual self-pollination and SSP = spontaneous self-pollination). Black points represent each data. The vertical bars represent 1.5 times the interquartile range over the 25/75th percentile. Letter N represents the number of values after NA removal. Letters a, b and c represent the significance of the difference between treatments according to the general linear hypotheses from the generalized linear mixed-effects model with binomial error distribution (glmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the total number of flowers per umbel in the argument “weight”.

3.4. Fruit weight per umbel

We found fennel fruit weight per umbel of 1.25 ± 0.91 g (mean \pm SD) for insect pollination treatments: 1.28 ± 0.83 g for the OP treatment and of 1.12 ± 0.90 g for the OPS treatment, compared to

0.14 ± 0.18 g for the treatments of pollination without insects: 0.15 ± 0.21 g for the MSP treatment, 0.13 ± 0.14 g for the SSP treatment.

The linear mixed-effects model explaining the differences in the fruit weight per umbel according to pollination treatments and fennel types (July or August bloom) has shown differences between fennel types (Chisquare = 7.13, df = 1, p-value = 0.008) and between treatments (Chisquare = 112.16, df = 3, p-value < 0.001).

The fruit weight per umbel is better for the July bloom fennel crop than for the August bloom (Estimate = 0.65 g; SE = 0.24; df = 10.68; t-value = 2.67; p-value = 0.02). The general linear hypotheses showed a better fruit weight per umbel for OP treatment than MSP (MSP - OP: Estimate = - 1.34 g; p-value < 0.001) and SSP treatments (SSP - OP: Estimate = - 1.22 g; p-value < 0.001; Fig. 2). They also showed a better fruit weight per umbel for OPS treatment than MSP (MSP - OPS: Estimate = - 1.23 g; p-value < 0.001) and SSP treatment MSP (SSP - OPS: Estimate = - 1.11 g; p-value < 0.001; Fig. 2). Finally, they showed no differences between the fruit weight per umbel between OPS and OP treatments (OPS - OP: Estimate = - 0.11 g; p-value = 0.49) neither between SSP and MSP treatments (SSP - MSP: Estimate = 0.12 g; p-value = 0.93; Fig. 2). Details of post-hoc comparisons from the model general linear hypotheses are available in Appendix C, Table C2.

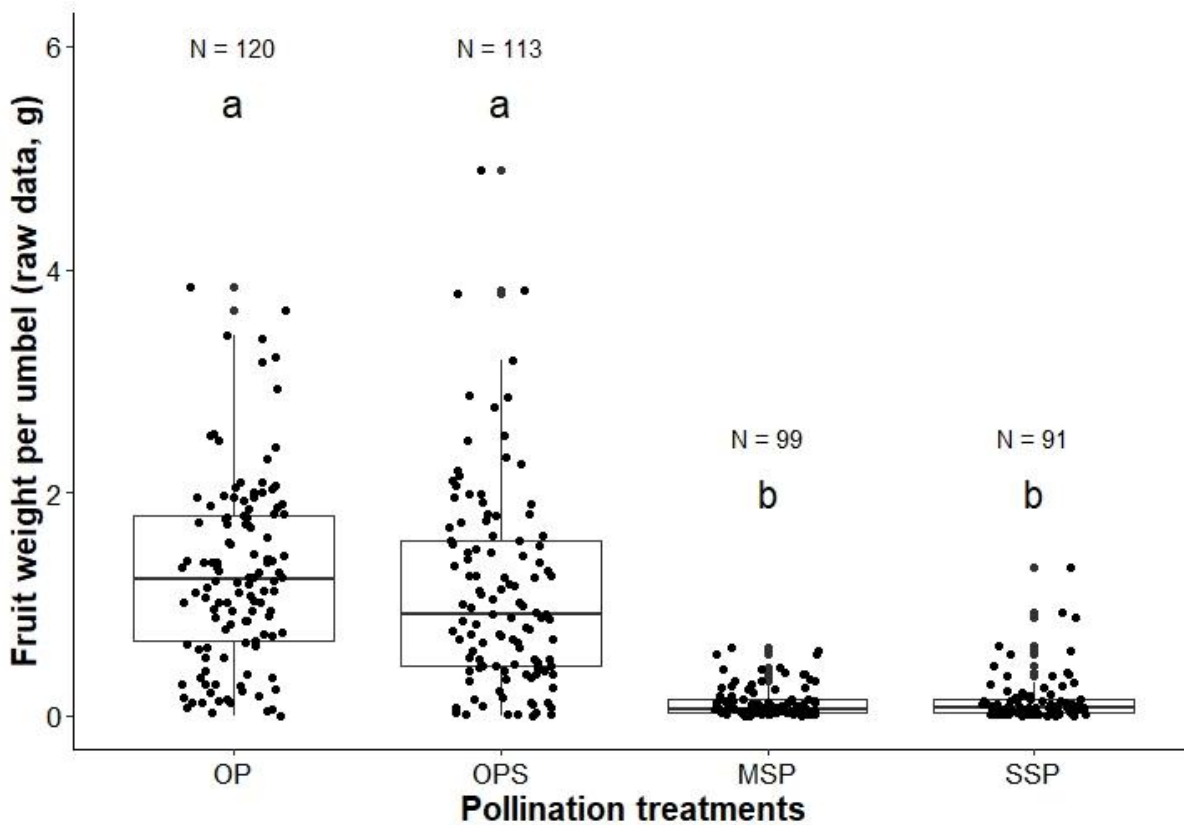


Fig. 2. Fennel fruit weight per umbel (raw data, g) according to pollination treatments (OP = open pollination; OPS = open pollination + supplementation; MSP = manual self-pollination and SSP = spontaneous self-pollination). Black points represent each data value. The vertical bars represent 1.5 times the interquartile range over the 25/75th percentile. Letter N represents the number of values after NA removal. Letters a and b represent the significance of the difference between treatment according to the general linear hypotheses from the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the total number of fruits per umbel in the argument “weight”.

3.5. Fruit weight per hectare

We found fennel fruit weight per hectare of $1,124.90 \pm 775.91$ kg / ha (mean \pm SD) for insect pollination treatments: $1,192.88 \pm 750.13$ kg / ha for the OP treatment and of 999.41 ± 744.24 kg / ha for the OPS treatment, compared to 124.14 ± 148.81 kg / ha for the treatments of pollination without insects: 129.83 ± 166.18 kg / ha for the MSP treatment, 117.79 ± 141.49 kg / ha for the SSP treatment.

The linear mixed-effects model explaining the differences in the fruit weight per hectare according to pollination treatments and fennel types (July or August bloom) has shown no differences between fennel types (Chisquare = 0.01, df = 1, p-value = 0.93) but a difference between treatments (Chisquare = 110.88, df = 3, p-value < 0.001).

The general linear hypotheses showed a better fruit weight per hectare for OP treatment than MSP (MSP - OP: Estimate = - 1,146.65 kg / ha; p-value < 0.001) and SSP treatments (SSP - OP: Estimate = - 1,068.56 kg / ha; p-value < 0.001; Fig. 3). They also showed a better fruit weight per hectare for OPS treatment than MSP (MSP - OPS: Estimate = - 982.95 kg / ha; p-value < 0.001) and SSP treatments (SSP - OPS: Estimate = - 904.86 kg / ha; p-value < 0.001; Fig. 3). Finally, they showed no differences between the fruit weight per hectare between OPS and OP treatment (OPS - OP: Estimate = - 163.70 kg / ha; p-value = 0.06) neither between SSP and MSP treatments (SSP - MSP: Estimate = 78.09 kg / ha; p-value = 0.97; Fig. 3). Details of post-hoc comparisons from the model general linear hypotheses are available in Appendix C, Table C3.

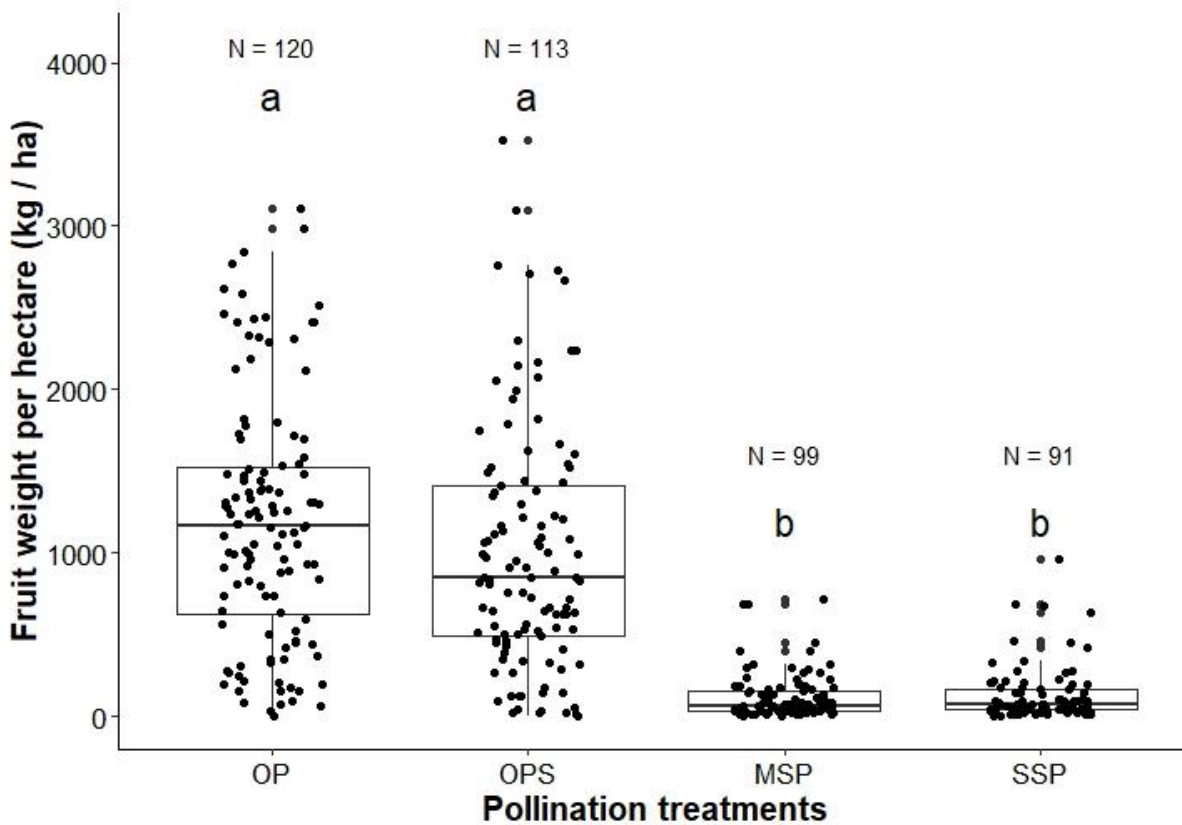


Fig. 3. Fennel fruit weight per hectare (raw data, kg / ha) according to pollination treatments (OP = open pollination; OPS = open pollination + supplementation; MSP = manual self-pollination and SSP = spontaneous self-pollination). Black points represent each data value. The vertical bars represent 1.5 times the interquartile range over the 25/75th percentile. Letter N represents the number of values after NA removal. Letters a and b represent the significance of the difference between treatment according to the general linear hypotheses from the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the estimation of the number of fruits per hectare in the argument “weight”.

3.6. Amount of anethole per hectare

We found fennel fruit amount of anethole per hectare of 51.55 ± 99.81 g / ha (mean \pm SD) for insect pollination treatments: 37.64 ± 71.18 g / ha for the OP treatment and of 65.11 ± 112.03 g / ha for the OPS treatment, compared to 2.45 ± 8.39 g / ha for the treatments of pollination without insects: 2.05 ± 7.24 g / ha for the MSP treatment, 1.76 ± 4.99 g / g of fruit / ha for the SSP treatment.

The linear mixed-effects model explaining the differences in the amount of anethole from fruits per hectare according to pollination treatments and fennel types (July or August bloom) has shown no differences between fennel types (Chisquare = 0.56, df = 1, p-value = 0.46) but a difference between treatments (Chisquare = 95.64, df = 3, p-value < 0.001).

The general linear hypotheses showed a better amount of anethole from fruits per hectare for OP treatment than MSP (MSP - OP: Estimate = - 1.90 g / ha; p-value < 0.001) and SSP treatments (SSP - OP: Estimate = - 2.33 g / ha; p-value < 0.001; Fig. 4). They also showed a better amount of anethole from fruits per hectare for OPS treatment than MSP (MSP - OPS: Estimate = - 2.12 g / ha; p-value < 0.001) and SSP treatments (SSP - OPS: Estimate = - 2.56 g / ha; p-value < 0.001; Fig. 4). Finally, they showed no differences between the amount of anethole from fruits per hectare between OPS and OP treatment (OPS - OP: Estimate = 0.22 g / ha; p-value = 0.39) neither between SSP and MSP treatments (SSP - MSP: Estimate = - 0.44 g / ha; SE = 0.42; z-value = - 1.03; p-value = 0.72; Fig. 4). Details of post-hoc comparisons from the model general linear hypotheses are available in Appendix C, Table C4.

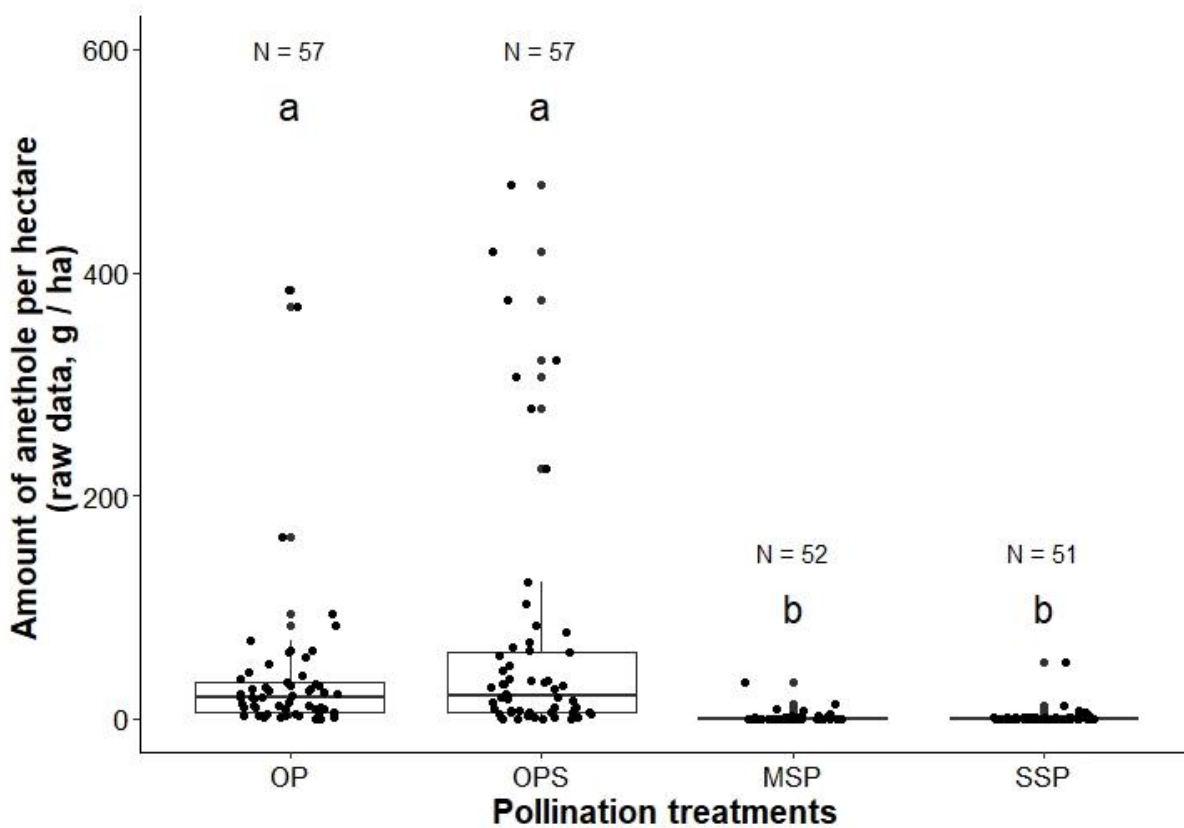


Fig. 4. Fennel fruit amount of anethole per hectare (raw data, g / ha) according to pollination treatments (OP = open pollination; OPS = open pollination + supplementation; MSP = manual self-pollination and SSP = spontaneous self-pollination). Black points represent each data value. The vertical bars represent 1.5 times the interquartile range over the 25/75th percentile. Letter N represents the number of values after NA removal. Letters a and b represent the significance of the difference between treatment according to the general linear hypotheses from the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the estimation of the number of fruits per hectare in the argument “weight”.

4- Discussion

This study analyzed the degree of dependence of fennel on pollination by insects. This is one of the first studies linking the presence of insects to the quantity of anethole produced, a metabolite of high economic value. Our results suggest that most of the time, spontaneous and manual self-pollination lead to reproductive failure. Insect pollination improved the fruit initiation rate, and the fruit weight and the amount of anethole per hectare. Finally, our results seemed to show that no pollen limitation is occurring in our

study system. This study adds new evidence of the importance of insects in agroecosystems to sustain food production.

4.1. Fennel dependence on insect pollination

Our results confirmed those of previous studies showing a positive influence of insects pollination on crop yield (Garibaldi et al., 2016, 2013; Geslin et al., 2017; Woodcock et al., 2019), and especially for fennel seeds yield (Chaudhary, 2006; Kumar and Singh, 2017a; Meena et al., 2015). It has also been shown that this positive influence is found even in the plant progeny (Salami et al., 2016; Shojaiefar et al., 2021). There was no difference between spontaneous and manual self-pollination, both generally led to a low fructification rate suggesting that *F. vulgare* self-pollinates poorly. As manual self-pollination aimed to circumvent the protandry problem, the low success of this pollination method could be surprising and may be due to unsuitable manual pollination (flower damage, for example). For spontaneous self-pollination, it is probably due to the protandry which could act as a barrier more or less important to reproduction in self-pollination (Koul et al., 1996; Kumar and Singh, 2017a; Shojaiefar et al., 2021). This barrier could avoid the inbreeding depression found in this species (Shojaiefar et al., 2021). By contrast, insects, by visiting a lot of flowers at different stages, may work around the protandry of fennel flowers and optimize the reproduction. Moreover, insect pollinated flowers showed higher number of fruits and amount of anethole per hectare compared to bagged flowers. We can conclude that fennel is highly dependent on insects for reproduction. Many plant species rely heavily on insects for reproduction, both in wild species with implications for conservation (Schurr et al., 2019) and cultivated species with implications for global food sustainability (Gallai et al., 2009; Geslin et al., 2017, 2016; Klein et al., 2007). We confirmed that fennel dependence degree (86 % of reduction in the number of fruits without insects) is consistent with the 40-90 % noted by Klein et al. (2007) and 82 % shown by Chaudhary (2006). Nevertheless, there were still a small number of initiated fruits in self-pollination treatments, confirming that even if this species seems to be

poorly spontaneously self-pollinate, it is nevertheless self-compatible (Koul et al., 1996). A similar lack of self-fertility (at the flower scale) but a successful geitonogamy linked to insect activity has been shown for others Apiaceae (the self-compatible coriander varieties) and fennel (Koul et al., 1989; Shojaiefar et al., 2021). Especially since, interestingly, the fruit weight was similar between open pollination and self-pollination, meaning that when a fruit is initiated, the quality of the fruit is consistent regardless of the mode of pollination. We can hypothesize that protandry in fennel could be more limiting at flower and umbel levels than at the plant level thanks to geitonogamy (Koul et al., 1996). This could also result from possible wind pollination (Klein et al., 2007) or from insects infiltrating in the bags without being noticed (thrips). Nevertheless, previous study which had circumvented the problem of insects infiltrating by using insecticide also showed some reproductive success in pollination without insects (Chaudhary, 2006). However, at the field level, we found a drop in the weight of the fruits per hectare in spontaneous and manual self-pollination compared to open pollination treatments. Some authors even explored the possibility that fennel could be selected for self-pollination, by developing productive pure line self-pollinated varieties, but with modified essential oil amount (Shojaiefar et al., 2021). In this way, a better understanding of plant dependence on insects could be useful for genetic research on improvement of crop varieties.

4.2. Reproduction limitation by insect activity

We showed a relatively low fructification rate in open pollination (< 40 %) compared to previous literature results (77 %; Kumar and Singh, 2017a). Falzari et al. (2005) studied the effect of the stand density of fennel on the pollen production and stigma receptivity and the subsequent influence on fennel yield. Results showed an increase of both pollen production and stigma receptivity and increase of the fennel yield (Falzari et al., 2005). However, as the stand density in our field is relatively low (around 12 plants / m²), it can't entirely explain our low fruit set value. Other features seem to be able to influence the fruit set

in open pollination. For example, we can't exclude a varietal effect or a lower efficiency of the pollinator cohort in our study area compared to other geographical areas. However, the initiation rate of the fruits was similar between open pollination and open pollination with allopollen supplementation. This is also the case of the amount of anethole produced per hectare. We expected an increase of these parameters with open pollination with allopollen supplementation. It seems that in our system, the fennel does not suffer from any pollen limitation. No pollen limitation means that, at this stage, even if insect pollination is still fundamental, it might be not necessary to increase insect abundance with the intention to improve production. Since the reproductive success of plants is linked to the amount of pollen received (Aizen and Harder, 2007), a greater abundance of insects could lead to pollen saturation of fennel flowers. This explanation would not be surprising given (1) the intense beekeeping activity in our study area, and (2) the great abundance and diversity of insects along fennel crops (Schurr et al. 2021) and within fennel flowers (Bharti et al., 2015; Chaudhary, 2006; Kumar and Rai, 2020; Meena et al., 2016, 2015; Ricciardelli D'Albore, 1986; Salami et al., 2016; Shilpa et al., 2014; Skaldina, 2020). However, not all insect species may be equal in their ability to carry a large amount of pollen or higher quality pollen, two other important factors in pollination (Aizen and Harder, 2007; Ollerton et al., 2011). Insect diversity could therefore be more important than insect abundance for the reproduction of fennel with regard to the complementarity hypothesis of functional diversity (Frund et al., 2013; Gagic et al., 2015; Schurr et al., 2021; Woodcock et al., 2019). Thus, our experimentation is a first step but it is essential to better understand the relative contributions of the different species of pollinators to crop pollination and yield depending on the degree of autogamy and reliance on insect pollination of the plant species (Klein et al. 2007; Schurr et al. 2021), foraging activity (visitors vs. pollinators; Ollerton, 2017), and the quantity and quality of pollen transported or deposited. It is also essential to analyze this relative contribution with regard to the landscape and local contexts, the production practices, and the context of climate change.

Finally, the fruit initiation rate appears to be higher for open pollination treatments without manual supplementation. As we used different donors, the possibility of inbreeding or incompatibility issues are

excluded. We suspected no incompatibility issue as the fennel has been already shown self-compatible (Koul et al., 1996; Shojaiefar et al., 2021) but inbreeding depression was rather shown (Shojaiefar et al., 2021). We propose three explanations for this result. First, the supplementation technique used might not differentiate the quantity and quality or maturity of transported pollen, and either of the two factors could have a greater effect on fennel reproduction. But this explanation is closely dependent on the used number of different pollen donors' plants and flowers, pollen quality increasing with the increase in genetically different donors. Second, manual pollen saturation of flowers could lead to the obstruction of the not yet mature stigma, which would imply failure of fruit formation. Seed set is not necessarily maximised with the highest pollen deposition (Ornelas and Lara, 2009). Finally, hand manipulation could damage some parts of the flower, and if the style is damaged it can impact the fruit formation (Sáez et al., 2014a), or leading the plant to allocate its energy to repair the flower rather than to the fruit development.

4.3. Amount of anethole

Reproduction of fennel is important because the fruits are the part of the plant containing the greatest amount of essential oil (Hunault et al., 1989; Salami et al., 2016). The positive effect of insects on crops regarding quantity and quality of seeds and fruits, and by extension their economic value, has already been shown (Garibaldi et al., 2013; Woodcock et al., 2019). This has also been demonstrated for the amount of essential oil and some metabolic contents of certain plants, such as mint and fennel (Nazem et al., 2019; Schurr et al., 2021). The literature has previously reported discrepancies about the effect of insects on fennel essential oil yield. Indeed, insect diversity had a positive influence on the amount of essential oil produced by fennel (Schurr et al., 2021). Nevertheless, other authors found that cross-pollination by insects had a negative effect on fennel progeny essential oil yield compared to progeny from self-pollinated seeds (Salami et al., 2016). The variability of results may be due to geographically contrasting insect communities, leading to variations in pollination efficiency. It could definitely also be due to varietal

differences in fennel. This study showed that the amount of anethole from fennel fruit per hectare highly increased with insect pollination *vs* self-pollination. However, the anethole amount, beside the fact that it is dependent on the number of fruits, could be linked to other plant mechanisms. Indeed, some studies have shown that anethole could be toxic to certain insects, in particular pests (Alkan and Ertürk, 2020; Wang et al., 2021), without explaining the enzymatic mechanisms driving its synthesis. As such, overexploitation of flowers by insects, potentially partially damaging flowers (Sáez et al., 2014b) could then lead to a defensive response resulting in increased anethole production. Nevertheless, even if the quality of production is increased, a too high density of insects could, in the long term, be negative for anethole production. It could be particularly the case in our study area where there is intense beekeeping (for honey purpose) that can lead to high honey bee density.

5. Conclusion

Here is one of the first studies comparing the fennel reproductive success and the subsequent yield in the amount of anethole between pollination with and without insects. We showed that the fennel crops, one of the main anise spice crops in the world, are highly dependent on insects for fruit formation, weight and anethole production. In agricultural landscapes, insects are increasingly threatened due to pesticide use and landscape uniformization (Brittain and Potts, 2011; Hendrickx et al., 2007; Kleijn et al., 2009; Vanbergen, 2021). It is important to consider the preservation of insects in agro-ecosystems together with the management of landscapes. This study proves once again that insects are essential to sustainably maintain the quality and diversity of global food production. In this sense, protecting insects, and biodiversity globally, also means enhancing livelihood and allowing food security which are the key challenges of our century (Garibaldi et al., 2016; Kremen and Merenlender, 2018).

Declaration of competing interest

The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

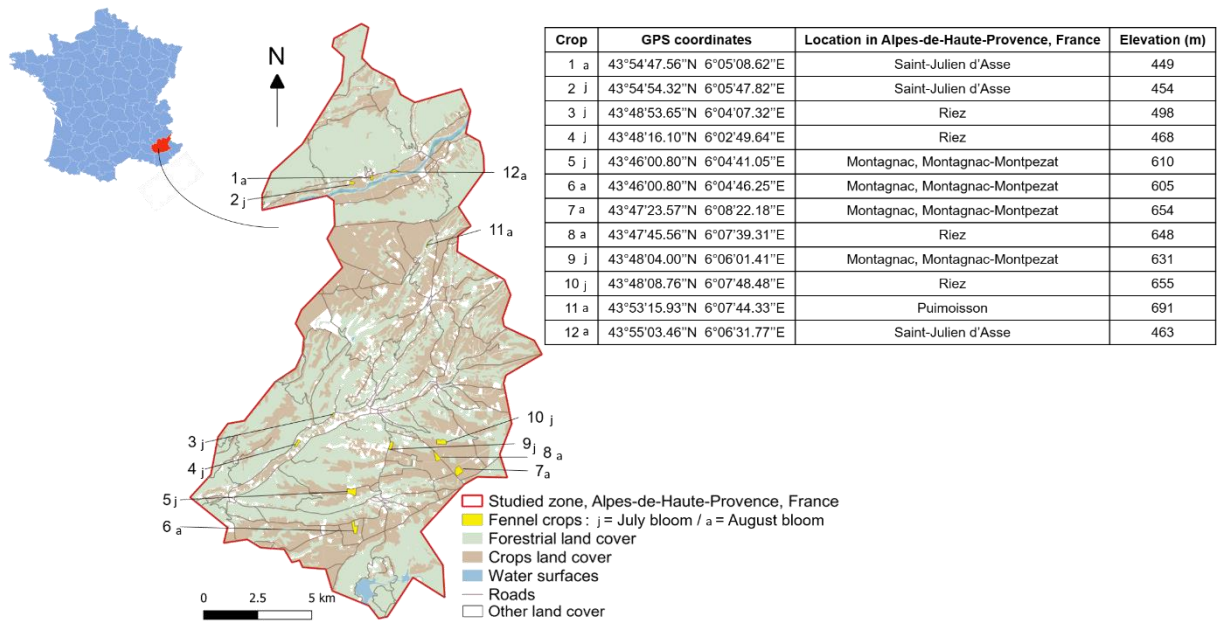
Funding

This research was co-funded by Pernod-Ricard France® and the "Association Nationale de Recherche et Technologies" (ANRT®).

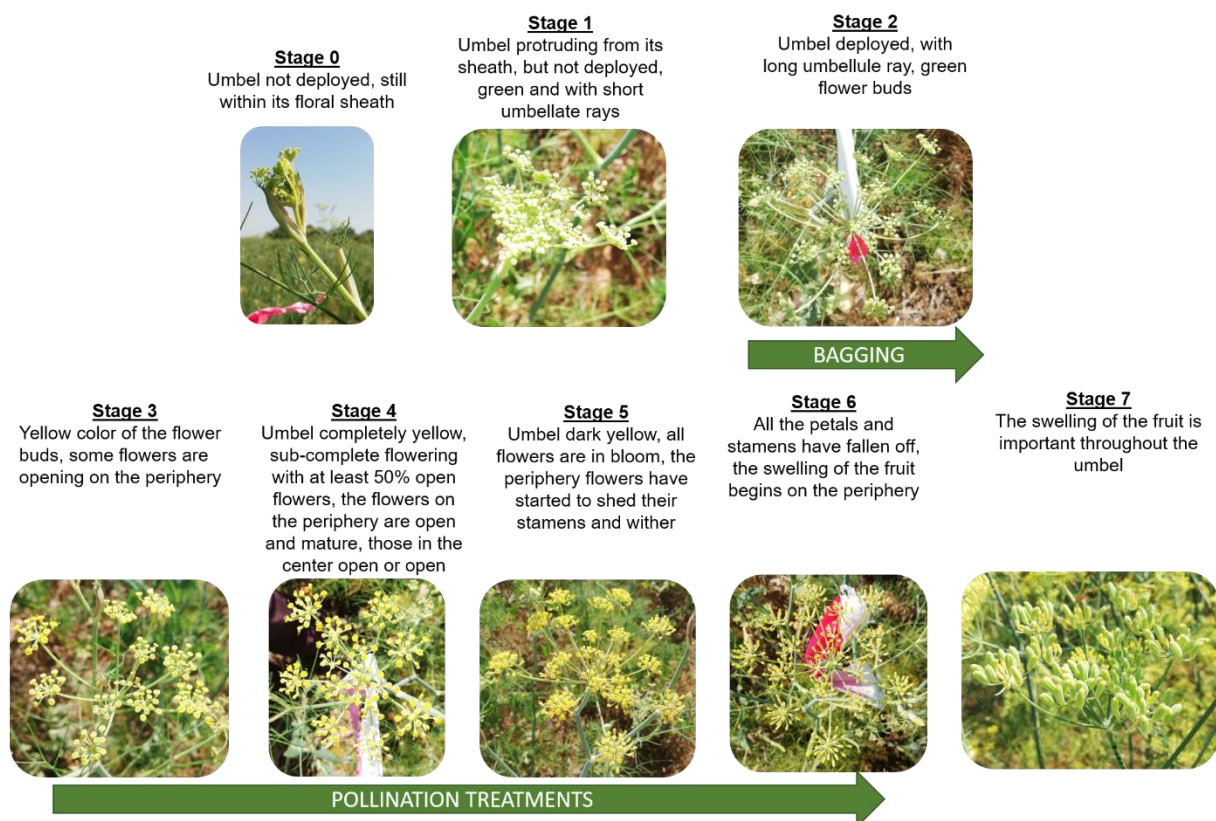
Acknowledgments

We would like to thank Pernod-Ricard France® (PRF) and ANRT® for funding this thesis, as well as S. Kaufmann, PRF environment manager, supervisor within the company and H. Neuville, PRF responsible of food raw materials production. Data used in this study were partly produced through the technical facilities of the "Service commun d'écologie chimique et métabolomique" and authors are grateful to C. Lecareux (IMBE, Marseille) for her assistance. Thanks also to J-P Ortiz (IMBE, Marseille) from the "Service commun dispositifs expérimentaux", M. Zakardjian, N. Raeth, and C. Goffart for their help in the field and in the lab. Finally, thanks to both reviewers whose advices led us to considerably improve this study.

Appendices



Appendix A: The 12 studied fennel fields location and elevation in Alpes-de-Haute-Provence (France). The “a” and “j” letters correspond to the fennel types (July and August bloom): “j” means July bloom and “a” means August bloom.



Appendix B: Stages of the fennel umbels' development used to choose the moment of bagging, and of pollination treatments.

Appendix C: Details of post-hoc comparisons from the models general linear hypotheses

Table C1. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the general linear hypotheses from the generalized linear mixed-effects model with binomial error distribution (glmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the total number of flowers per umbel in the argument "weight".

Comparison	Estimate (%)	Standard error	z-value	p-value
OPS - OP	- 0.04	0.01	- 2.68	0.03
MSP - OP	- 2.51	0.02	- 113.61	< 0.001
SSP - OP	- 2.50	0.02	- 114.78	< 0.001
MSP – OPS	- 2.48	0.02	- 111.56	< 0.001
SSP – OPS	- 2.47	0.02	- 112.68	< 0.001
SSP - MSP	0.001	0.03	0.27	0.99

Table C2. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the total number of fruits per umbel in the argument “weight”.

Comparison	Estimate (g)	Standard error	z-value	p-value
OPS - OP	- 0.11	0.08	- 1.38	0.49
MSP - OP	- 1.34	0.16	- 8.17	< 0.001
SSP - OP	- 1.22	0.16	- 7.64	< 0.001
MSP – OPS	- 1.23	0.17	- 7.47	< 0.001
SSP – OPS	- 1.11	0.16	- 6.93	< 0.001
SSP - MSP	0.12	0.21	0.58	0.93

Table C3. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the estimation of the number of fruits per hectare in the argument “weight”.

Comparison	Estimate (kg/ha)	Standard error	z-value	p-value
OPS - OP	- 163.70	66.54	- 2.46	0.06
MSP - OP	- 1,146.65	137.77	- 8.32	< 0.001
SSP - OP	- 1,068.56	138.41	- 7.72	< 0.001
MSP – OPS	- 982.95	138.89	- 7.01	< 0.001
SSP – OPS	- 904.86	139.42	- 6.49	< 0.001
SSP - MSP	78.09	178.18	0.44	0.97

Table C4. Difference in the fennel fruit initiation rate between treatments according to the linear mixed-effects model (lmer) including a random effect for the identity of the experimental field and plant, and the estimation of the number of fruits per hectare in the argument “weight”.

Comparison	Estimate (g/ha)	Standard error	z-value	p-value
OPS - OP	0.22	0.15	1.54	0.39
MSP - OP	- 1.90	0.32	- 5.96	< 0.001

SSP - OP	- 2.33	0.32	- 7.22	< 0.001
MSP – OPS	- 2.12	0.32	- 7.91	< 0.001
SSP – OPS	- 2.56	0.32	- 7.91	< 0.001
SSP - MSP	- 0.44	0.42	- 1.03	0.72

References

- Aizen, M.A., Harder, L.D., 2007. Expanding the limits of pollen-limitation concept: Effect of pollen quantity and quality. *Ecology* 88, 271–281.
- Alkan, M., Ertürk, S., 2020. Insecticidal Efficacy and Repellency of Trans-Anethole Against Four Stored-Product Insect Pests. *J. Agric. Sci.* 26, 64–70. <https://doi.org/10.15832/ankutbd.445671>
- Badgujar, S.B., Patel, V. V., Bandivdekar, A.H., 2014. *Foeniculum vulgare* Mill: A review of its botany, phytochemistry, pharmacology, contemporary application, and toxicology. *Biomed Res. Int.* 2014. <https://doi.org/10.1155/2014/842674>
- Bartomeus, I., Potts, S.G., Steffan-Dewenter, I., Vaissière, B.E., Woyciechowski, M., Kremenka, K.M., Tscheulin, T., Roberts, S.P.M., Szentgyörgyi, H., Westphal, C., Bommarco, R., 2014. Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ* 2, e328. <https://doi.org/10.7717/peerj.328>
- Bharti, V., Ahlawat, D.S., Sharma, S.K., Singh, N.V., Jitender, J., Singh, N., 2015. Diversity, abundance and pollination efficiency of insect pollinators of fennel (*Foeniculum vulgare* Miller) and effect of abiotic factors on insect pollinator activity. *J. Appl. Nat. Sci.* 7, 786–793. <https://doi.org/10.31018/jans.v7i2.684>
- Brittain, C., Potts, S.G., 2011. The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic Appl. Ecol.* 12, 321–331. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.12.004>

- Chaudhary, O.P., 2006. Diversity, foraging behaviour of floral visitors and pollination ecology of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *J. Spices Aromat. Crop.* 15, 34–41.
- Culley, T.M., Weller, S.G., Sakai, A.K., Culley, T.M., Weller, S.G., Sakai, A.K., 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 17, 491. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(02\)02600-9](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(02)02600-9)
- Falzari, L.M., Menary, R.C., Dragar, V.A., 2005. Reducing fennel stand density increases pollen production, improving potential for pollination and subsequent oil yield. *HortScience* 40, 629–634.
- Frund, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Tschardtke, T., 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94, 2042–2054. <https://doi.org/10.1890/12-1620.1>
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tschardtke, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20142620. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>
- Gallai, N., Salles, J.M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipolito, J., Freitas, B.M., Ngo, H.T., Azzu, N., Sàez, A., Aström, J., An, J., Blochtein, B., Buchori, D., Chamorro Garcia, F.J., Oliveira da Silva, F., Devkota, K., de Fátima Ribeiro, M., Freitas, L., Gaglianone, M.C., Goss, M., Irshad, M., Kasina, M., Pacheco Filho, A.J.S., Piedade Kiill, L.H., Kwapong, P., Parra, G.N., Pires, C., Pires, V., Rawal, R.S., Rizali, A., Saraiva, A.M., Veldtman, R., Viana, B.F., Witter, S., Zhang, H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* (80-.). 351, 388–391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-4362.1976.tb00684.x>

- Garibaldi, L.A., Requier, F., Rollin, O., Andersson, G.K., 2017. Towards an integrated species and habitat management of crop pollination. *Curr. Opin. Insect Sci.* 21, 105–114.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.016>
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Seymour, C.L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tschardtke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N., Klein, A.M., 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* (80-.). 340, 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Geslin, B., Aizen, M.A., Garcia, N., Pereira, A.J., Vaissière, B.E., Garibaldi, L.A., 2017. The impact of honey bee colony quality on crop yield and farmers' profit in apples and pears. *Agric. Ecosyst. Environ.* 248, 153–161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.07.035>
- Geslin, B., Oddie, M., Folschweiller, M., Legras, G., Seymour, C.L., van Veen, F.J.F., Thébault, E., 2016. Spatiotemporal changes in flying insect abundance and their functional diversity as a function of distance to natural habitats in a mass flowering crop. *Agric. Ecosyst. Environ.* 229, 21–29.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.05.010>
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V., Bugter, R., 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 44, 340–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>

- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., Hothorn, M.T., 2016. Package ‘multcomp’. Simultaneous inference in general parametric models. *Proj. Stat. Comput.*
- Hunault, G., Desmarest, P., Du Manoir, J., 1989. *Foeniculum vulgare* Miller: Cell Culture, Regeneration, and the Production of Anethole, in: Bajaj Y.P.S. (Ed.), *Medicinal and Aromatic Plants II*. Springer, Heidelberg, Berlin, pp. 135–142. https://doi.org/10.1007/978-3-642-49340-9_9
- Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E.D., Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovács, A., Marshall, E.J.P., Tschardtke, T., Verhulst, J., 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 903–909. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1509>
- Klein, A.M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschardtke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Koul, A.K., Hamal, I.A., Gupta, S.K., 1989. Pollination mechanism in *Coriandrum sativum* Linn. (Apiaceae). *Proc. Plant Sci.* 99, 509–515. <https://doi.org/10.1007/BF03053620>
- Koul, P., Sharma, N., Koul, A.K., 1996. Reproductive biology of wild and cultivated fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *Proc. Indian natn. Sci. Acad.* B62, 125–134.
- Kremen, C., Merenlender, A.M., 2018. Landscapes that work for biodiversity and people. *Science* (80-.). 362. <https://doi.org/10.1126/science.aau6020>
- Kumar, M., Rai, C.P., 2020. Pollinator diversity and foraging behaviour of insect visitors on fennel (*Foeniculum vulgare* L.) bloom. *J. Entomol. Zool. Stud.* 8, 2545–2548.
- Kumar, M., Singh, R., 2017a. Effect of Different Modes of Pollination on Quantitative and Qualitative Characters in Fennel (*Foeniculum vulgare* L.). *Trends Biosci.* 10, 2057–2060.

- Kumar, M., Singh, R., 2017b. Role of honeybees in the pollination of fennel (*Foeniculum vulgare* L.). *J. Pharmacogn. Phytochim.* 6, 214–218.
- Martin, G., Fontaine, C., Accatino, F., Porcher, E., 2019. New indices for rapid assessment of pollination services based on crop yield data: France as a case study. *Ecol. Indic.* 101, 355–363.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.022>
- Médail, F., Quézel, P., 1999. Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conserv. Biol.* 13, 1510–1513.
- Meena, N.K., Lal, G., Meena, R.D., Harisha, C.B., Meena, S.R., 2016. Diversity of floral visitors and foraging behaviour and abundance of major pollinators on fennel under semi-arid condition of Rajasthan. *Int. J. Trop. Agric.* 34, 1891–1898.
- Meena, N.K., Singh, B., Kant, K., Meena, R.D., Solanki, R.K., 2015. Role of insect pollinators in pollination of seed spices-A review. *Int. J. Seed Spices* 5, 1–17.
- Nazem, V., Sabzalian, M.R., Saeidi, G., Rahimmalek, M., 2019. Essential oil yield and composition and secondary metabolites in self- and open-pollinated populations of mint (*Mentha* spp.). *Ind. Crops Prod.* 130, 332–340. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.12.018>
- Németh, É., Bernàth, J., Petheő, F., 1999. Study on flowering dynamic and fertilization properties of caraway and fennel. *Acta Hortic.* 502, 77–83.
- Ollerton, J., 2017. Pollinator Diversity: Distribution, Ecological function, and Conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 48, 353–376.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ornelas, J.F., Lara, C., 2009. Nectar replenishment and pollen receipt interact in their effects on seed production of *Penstemon roseus*. *Oecologia* 160, 675–685. <https://doi.org/10.1007/s00442-009->

- Piccaglia, R., Marotti, M., 2001. Characterization of some Italian types of wild fennel (*Foeniculum vulgare* mill.). *J. Agric. Food Chem.* 49, 239–244. <https://doi.org/10.1021/jf000636+>
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- Ricciardelli D'Albore, G.C., 1986. Les insectes pollinisateurs de quelques ombellifères d'intérêt agricole et condimentaire (*Angelica Archangelica* L., *Carum Carvi* L., *Petroselinum crispum* A.W. Hill, *Apium Graveolens* L., *Pimpinella anisum* L., *Daucus carota* L., *Foeniculum Vulgare* miller V., *Apidologie* 17, 107–124. <https://doi.org/10.1051/apido:19860204>
- Rivoal, A., Fernandez, C., Lavoit, A. V., Olivier, R., Lecareux, C., Greff, S., Roche, P., Vila, B., 2010. Environmental control of terpene emissions from *Cistus monspeliensis* L. in natural Mediterranean shrublands. *Chemosphere* 78, 942–949. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.12.047>
- Sáez, A., Morales, C.L., Ramos, L.Y., Aizen, M.A., 2014a. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *J. Appl. Ecol.* 51, 1603–1612. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12325>
- Sáez, A., Morales, C.L., Ramos, L.Y., Aizen, M.A., 2014b. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *J. Appl. Ecol.* 51, 1603–1612. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12325>
- Salami, M., Rahimmalek, M., Ehtemam, M.H., Sabzalian, M.R., 2016. Variation in bioactive compounds and anatomical characteristics of different fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) populations as affected by self-pollination. *J. Appl. Bot. Food Qual.* 48, 38–48. <https://doi.org/10.5073/JABFQ.2016.089.005>
- Schurr, L., Affre, L., Flacher, F., Taton, T., Pecheux, L.L.M., Geslin, B., 2019. Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae). *Biodivers.*

Conserv. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01729-4>

Schurr, L., Geslin, B., Affre, L., Gachet, S., Delobbeau, M., Brugger, M., Bourdon, S., Masotti, V., 2021. Landscape and local drivers affecting the flower-visitors of fennel (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and implications for its yield. *Insects* 12, 404. <https://doi.org/10.3390/insects12050404>

Shilpa, P., Sowmya, K., Srikanth, C., 2014. Pollinator diversity and foraging activity on fennel, *Foeniculum vulgare* Mill. and African marigold, *Tagetes minuta* L. *Pest Manag. Hortic. Ecosyst.* 20, 236–239.

Shojaiefar, S., Sabzalian, M.R., Mirlohi, A., Tajdivand, A., 2021. Evidence for self-compatibility and variation for inbreeding depression within breeding populations of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *J. Appl. Res. Med. Aromat. Plants* 22, 100299. <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2021.100299>

Skaldina, O., 2020. Insects associated with sweet fennel: beneficial visitors attracted by a generalist plant. *Arthropod. Plant. Interact.* 14, 399–407. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09752-x>

Vanbergen, A.J., 2021. A cocktail of pressures imperils bees. *Nature* 596, 351–352. <https://doi.org/10.1038/d41586-021-02079-4>

Wagner, D.L., 2020. Insect Declines in the Anthropocene. *Annu. Rev. Entomol.* 65, 23.1-23.24.

Wang, Z., Xie, Y., Sabier, M., Zhang, T., Deng, J., 2021. Industrial Crops & Products Trans-anethole is a potent toxic fumigant that partially inhibits rusty grain beetle (*Cryptolestes ferrugineus*) acetylcholinesterase activity. *Ind. Crop. Prod.* 161, 113207. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113207>

Williams, I.H., 2002. Insect Pollination and Crop Production: A European Perspective, in: Kevan, P., Imperatriz, F.V. (Eds.), *Pollinating Bees - The Conservation Link Between Agriculture and Nature*. pp. 59–65.

Woodcock, B.A., Garratt, M.P.D., Powney, G.D., Shaw, R.F., Osborne, J.L., Soroka, J., Lindström, S.A.M., Stanley, D., Ouvrard, P., Edwards, M.E., Jauker, F., McCracken, M.E., Zou, Y., Potts, S.G., Rundlöf, M., Noriega, J.A., Greenop, A., Smith, H.G., Bommarco, R., van der Werf, W., Stout, J.C., Steffan-Dewenter, I., Morandin, L., Bullock, J.M., Pywell, R.F., 2019. Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nat. Commun.* 10, 1481. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09393-6>

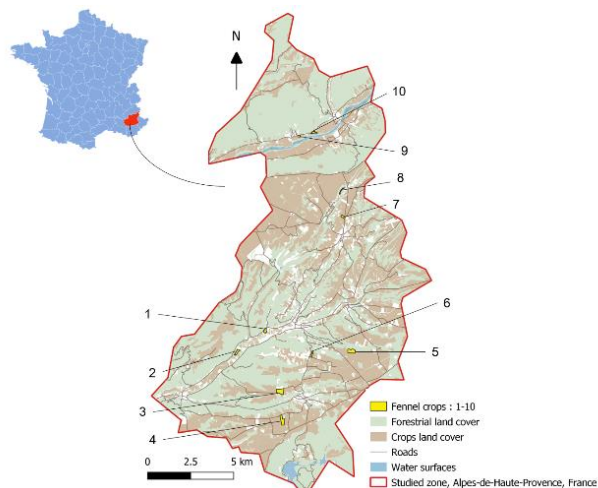
CHAPITRE 2

Les éléments paysagers et les pratiques agricoles influencent-ils la communauté d'insectes le long des champs de fenouil et la quantité d'huile essentielle produite ?

Chapitre 2 : Les éléments paysagers et les pratiques agricoles influencent-ils la communauté d'insectes le long des champs de fenouil et la quantité d'huile essentielle produite ?

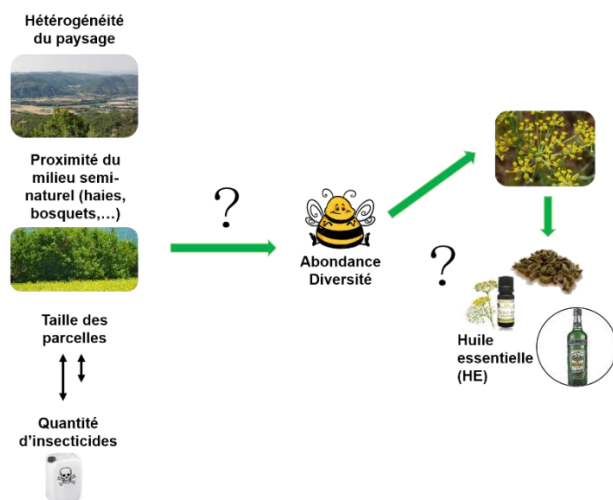
Les sites d'études :

10 parcelles de fenouil, Plateau de Valensole, Alpes-de-Haute-Provence (France)

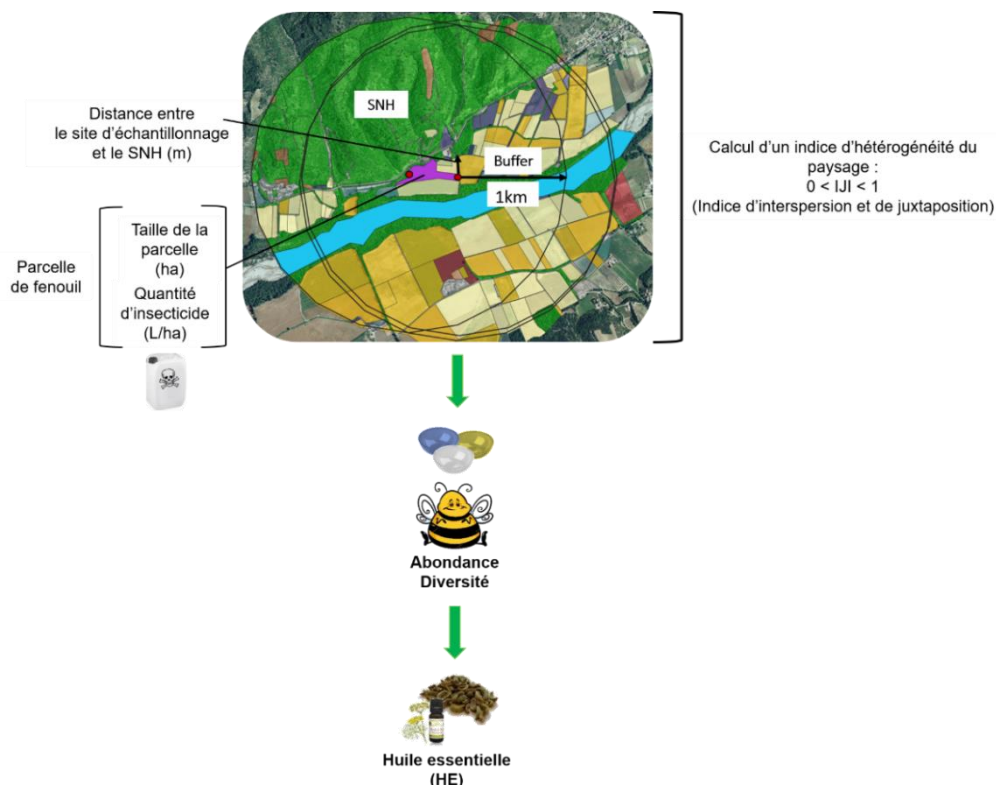


La question

Quels sont les éléments paysagers et les facteurs d'intensification agricole qui impactent les insectes floricoles, et l'effet sur la production d'huile essentielle de fenouil ?



Cartographie des facteurs paysagers, facteurs d'intensification agricole, effet sur les insectes et la production



Contexte et problématique

Nous avons montré que le fenouil dépendait de la pollinisation entomophile pour la production de fruits. Nous cherchons maintenant à déterminer (i) le lien entre l'abondance et la richesse d'insectes le long des parcelles de fenouil et la quantité d'huile essentielle de fenouil produite, et (ii) les éléments paysagers qui influencent la communauté d'insectes le long des parcelles de fenouil.

Des paysages diversifiés, mais aussi la complexité de l'arrangement de ces divers habitats entre eux, sont connus pour avoir un effet positif sur les insectes (Hendrickx et al. 2007; Steckel et al. 2014; Du Clos et al. 2020) puisqu'ils se traduisent (1) globalement, par une augmentation de l'hétérogénéité du paysage (Senapathi et al. 2017) et (2) par une augmentation de la longueur des linéaires entre des portions (*patches*) d'habitats différents (Fahrig et al. 2011). La conséquence est une augmentation de la probabilité d'accès par les insectes à des ressources diversifiées (que ce soient des ressources de nidification ou alimentaires). L'effet est amplifié lorsque les habitats sont de surcroît favorables, tels que les habitats semi-naturels (Hendrickx et al. 2007; Klein et al. 2007; Kennedy et al. 2013). En effet, les fréquences de visite des insectes sur les fleurs cultivées sont ainsi augmentées et constitue un habitat source pour les insectes bénéfiques aux cultures (Ricketts et al. 2008; Geslin et al. 2016; Beduschi et al. 2018). À ces principaux facteurs structurants des communautés d'insectes en milieux agricoles, s'ajoutent évidemment, à une échelle plus locale, les activités anthropiques et particulièrement les facteurs d'intensification agricole qui peuvent avoir à l'inverse des effets négatifs sur les communautés d'insectes. Ces facteurs sont principalement l'utilisation de produits phytosanitaires et l'augmentation de la taille des parcelles (Le Féon et al. 2010a; Brittain and Potts 2011; Vanbergen et al. 2013; Garibaldi et al. 2016 ; partie IV- 4) de l'introduction générale).

Pour combler le manque de connaissances sur le lien entre les éléments paysagers, l'intensification agricole, et les insectes le long des champs de fenouil aromatique, ainsi que l'impact sur la production d'huile essentielle, nous avons étudié la communauté d'insectes floricoles capturés en bordures de parcelles de fenouil à l'aide de pièges attractifs indirects (les coupelles colorées ; Fig. II.1.).



Fig. II.1. Coupelle colorée le long d'une parcelle de fenouil

Ces pièges étaient posés en bordure de dix parcelles de fenouil, dont cinq étaient à proximité directe d'un milieu semi-naturel arbustif (Fig. II.2.) et cinq en étaient éloignées à distances variables. Les spécimens capturés ont ensuite été déterminés en laboratoire au niveau de la famille.



Fig. II.2. Exemple d'une parcelle de fenouil à proximité d'un habitat semi-naturel (SNH), Allemagne-en-Provence (France)

Nous avons ensuite cartographié les habitats présents autour de nos sites dans un rayon d'1km (résolution 5m x 5m) selon neuf types d'occupation du sol différents, à savoir : « zones urbaines », « surface en eau », « SNH », « MFC », « prairie », « jachère », « cultures sans fleurs », « vergers » et « autres habitats » (Fig. II.3.). Nous avons ensuite calculé la proportion de chaque habitat (en pourcentage), ainsi que des indices paysagers, notamment l'indice d'interspersions* et de juxtaposition (JI), mesure de la configuration spatiale du paysage (Fig. II.3.). Cet indice tend vers 0 lorsque des parcelles de différents types

d'occupation du sol ne sont pas adjacentes les unes aux autres. Au contraire, IJI tend vers 100 lorsque des parcelles de différents types d'occupation du sol sont adjacentes les unes aux autres et partagent des bordures. Autrement dit, plus IJI est élevé plus le paysage est hétérogène. Nous avons également relevé la distance entre nos sites et les SNH les plus proches, ainsi que la taille des parcelles et la quantité d'intrants et d'irrigation (Fig. II.3.).

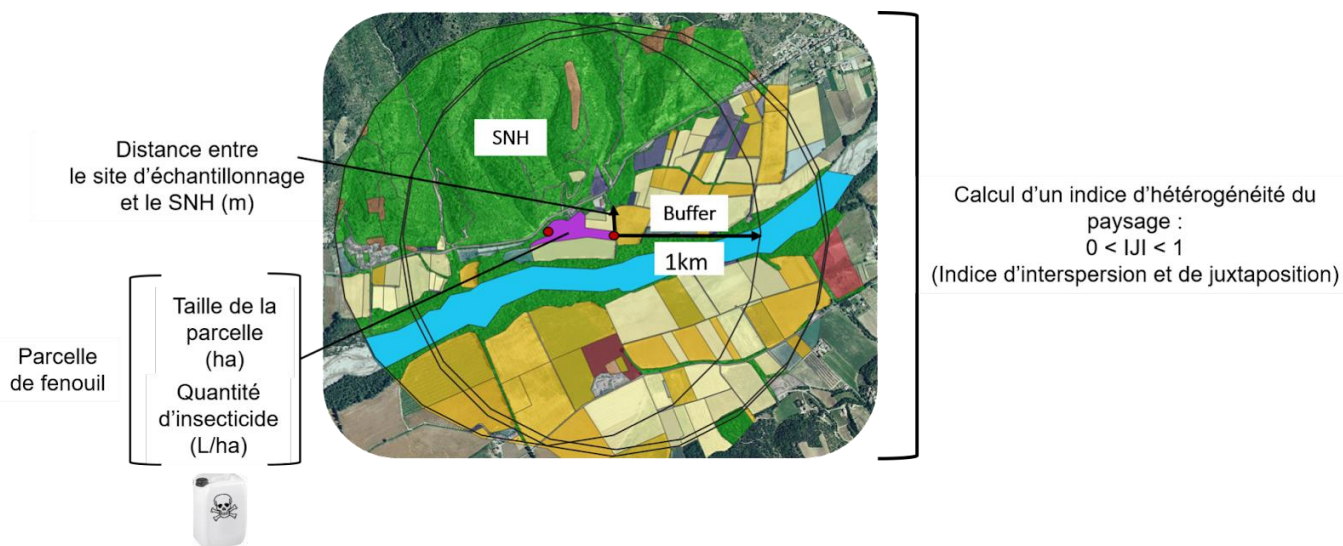


Fig. II.3. Facteurs relevés et cartographie des sites

À l'aide de modèles d'équations structurelles (= modèles permettant d'analyser des relations entre l'ensembles des variables d'un système étudié), nous avons exploré comment le rendement en huile essentielle de fenouil (information fournie par les agriculteurs, en quantité d'huile essentielle produite par hectare) pouvait être lié :

- (1) à certaines pratiques agricoles (quantité d'insecticides, d'herbicides, de fongicides ; irrigation ; utilisation de fertilisants selon les déclarations des agriculteurs ; taille des parcelles)
- (2) à la composition du paysage (occupation du sol ; distance aux habitats semi-naturels)
- (3) et à l'hétérogénéité du paysage (indice d'interspersion* et de juxtaposition)

$$IJI = \frac{-\sum_{i=1}^m \sum_{k=i+1}^m \left[\left(\frac{e_{ik}}{E} \right) \cdot \ln \left(\frac{e_{ik}}{E} \right) \right]}{\ln(0.5[m(m-1)])} \quad (100)$$

où e_{ik} = la longueur totale des bordures entre deux classes d'habitat i et k , rapporté à la longueur totale des bordures entre classes différentes sur un paysage (E) et pondérée par le nombre de contacts observés (m).

Pour caractériser ce lien, nous avons mesuré la variation de l'abondance et de la richesse des familles d'insectes capturés à proximité du fenouil (= nos variables réponses) en fonction des trois types de facteurs décrits ci-dessus (= nos variables explicatives). Après simplification de nos modèles nous avons conservé en variables explicatives la taille des parcelles, la quantité d'insecticides, l'indice IJI et la distance au SNH (Fig. II.3.).

Discussion des résultats et conclusion

Étonnamment, nous n'avons trouvé aucun effet significatif des pratiques agricoles locales mesurées sur les communautés d'insectes. Ce résultat va à l'encontre de la littérature et de notre hypothèse. Nous avons avancé plusieurs explications à cette absence d'effet. Premièrement, l'effet de l'intensification agricole dépend du type d'intensification qui pourrait entraîner des réponses différentes (Le Féon et al. 2010). De plus, il est possible que d'autres facteurs locaux ou paysagers, que nous n'aurions pas pris en compte, puissent interagir et que c'est cette synergie qui aurait des effets négatifs sur les insectes (Kennedy et al. 2013). En effet, un protocole inadapté (facteurs importants non pris en compte, manque de répétitions pour chaque modalité, gradients inadaptés...) aurait pu biaiser nos résultats. Une troisième explication serait, au vu de l'activité agricole sur nos sites d'étude, qu'une valeur-seuil d'intensification critique aurait déjà été atteinte il y a plusieurs années, et la communauté d'insectes présente actuellement serait alors constituée d'espèces tolérantes à cette intensification, correspondant à un vestige de la biodiversité qui existait autrefois. À l'inverse, on ne peut négliger le fait que l'utilisation « raisonnée » actuelle des insecticides (utilisation non systématique, quantité limitée, et périodes d'application réglementées pour éviter les moments d'activités des abeilles), puisse être inférieure au seuil qui affecte les communautés d'insectes.

Ce chapitre rend compte de la première étude quantifiant les variations de la quantité d'huile essentielle de fenouil produite en fonction des insectes floricoles le long des parcelles de fenouil. Nous avons mis en évidence que la diversité et l'hétérogénéité paysagère (IJI), ainsi que la proximité d'habitats semi-naturels arbustifs, favorisaient la richesse de familles d'insectes floricoles. Les mouvements des insectes floricoles dans les paysages sont pilotés par la disponibilité en ressources (Dunning et al. 1992; Mallinger et al. 2016). Ainsi, plus un paysage est hétérogène, plus les patchs d'habitats sont diversifiés menant à une fourniture de ressources variées pouvant répondre aux besoins spécifiques d'une large gamme d'espèces (Tscharntke et al. 2012; Mallinger et al. 2016). En effet, l'augmentation d'IJI rend compte de l'augmentation des contiguïtés entre différents patchs facilitant les déplacements et l'accès des insectes aux différents habitats (Fahrig et al. 2011; Kennedy et al. 2013; Du Clos et al. 2020). Parmi ces habitats, les

milieux semi-naturels peuvent à la fois fournir des ressources de nidification, et des ressources florales diversifiées (Steffan-Dewenter et al. 2002; Bailey et al. 2014; Geslin et al. 2016; Holland et al. 2017; Senapathi et al. 2017; Raderschall et al. 2021). Ainsi, leur intrication dans une mosaïque d'habitats diversifiés permet un accès par les insectes à des ressources variées et nombreuses (Hendrickx et al. 2007; Fahrig et al. 2011; Steckel et al. 2014; Senapathi et al. 2017).

Dans les chapitres suivants, nous nous intéressons particulièrement à cet aspect des ressources, et notamment la fourniture de la ressource florale apportée par le fenouil (voir chapitre 4). Au cours de ce deuxième chapitre, nous nous sommes restreints à l'étude de la communauté d'insectes présente dans le milieu environnant les parcelles de fenouil. Le fenouil dans notre système semble être une espèce végétale généraliste, attirant une grande diversité d'insectes (la liste des espèces d'abeilles capturées dans ce chapitre est disponible en Annexe 2). Le principal insecte piégé appartenait à la famille des Apidae (presque entièrement représentée par l'abeille domestique *Apis mellifera*), suivie par le groupe des coléoptères (Meloidae et Mordellidae). Nous avons montré que la diversité de familles d'insectes le long des parcelles de fenouil était positivement associée à la quantité d'huile essentielle produite. Un lien avec l'abondance d'insectes n'a cependant pas été montré ici. Nous discutons ce résultat en soulignant qu'une plus grande diversité d'insectes implique une plus grande diversité dans les traits (par exemple le type de nidification, d'alimentation, la période de vol, la longueur du corps et des pièces buccales, etc.). Cette notion est le fondement de l'hypothèse de complémentarité selon laquelle une communauté aux traits diversifiés et complémentaires pourrait améliorer la fonction de l'écosystème, ici la pollinisation (Frund et al. 2013; Gagic et al. 2015; Woodcock et al. 2019 ; voir partie V- 1) (a) vi- de l'introduction générale). Néanmoins, le lien entre insectes et production agricole du fenouil ne peut être que suggéré ici, puisque les captures réalisées ne nous permettent pas d'être sûrs que ces insectes visitent bien le fenouil. Cependant, même si ces insectes floricoles ne visitent pas le fenouil, leur diversité semble reliée à une meilleure production d'huile essentielle. Cette étude gagnerait à être approfondie en précisant la communauté d'insectes se nourrissant du fenouil (en utilisant des captures au filet à papillon butinant directement sur les fleurs), et par l'étude des traits écologiques, morphologiques et comportementaux. Il serait également intéressant d'aller plus loin dans la mesure du rendement du fenouil en explorant directement les variations des phytométabolites, notamment les plus valorisables comme l'anéthole, au lieu de se restreindre à quantifier l'huile essentielle. En effet, cela peut paraître moins intéressant puisque les agriculteurs vendent l'huile essentielle et non pas directement l'anéthole (Encadré n°3) mais cela pourrait leur apporter les clés pour une revalorisation du prix de vente en cas d'effort de gestion en faveur de la biodiversité. Dans le chapitre suivant, nous tenterons

donc de combler certaines des limites énoncées ici. En effet, nous porterons notre regard plus localement en déterminant l'habitat adjacent à la parcelle de fenouil le plus favorable à la communauté d'insectes du fenouil. Nous préciserons cette communauté en analysant la fréquence de visite et la diversité des insectes butinant les fleurs du fenouil (= visiteurs ; Encadré n°1). Nous irons également plus loin dans la mesure du rendement en ne nous arrêtant pas à la quantité d'huile essentielle de fenouil produite, mais en évaluant la teneur en anéthole extraite des fruits du fenouil (Encadré n°3).

Les apports pour les différents acteurs

Scientifique fondamental	Société PRF	Agriculteurs
Lister les insectes floricoles présents le long des parcelles de fenouil		Connaître les insectes à préserver pour la pollinisation ou pour la lutte biologique
Connaître les habitats favorables à la conservation des espèces d'insectes	Respecter la démarche RSE prônant une acquisition des matières premières de leurs produits la plus respectueuse de l'environnement possible Et Communiquer en interne et en externe sur les valeurs de la société relatives au respect de la biodiversité et de l'environnement à toutes les étapes de la création des produits	-
Préciser l'effet des itinéraires techniques des parcelles sur les insectes pour conseiller les acteurs agricoles afin de freiner la disparition des insectes garants de notre alimentation		Aider les producteurs dans le meilleur choix concernant : <ul style="list-style-type: none"> • La localisation des parcelles : maintenir l'hétérogénéité des habitats, • La gestion (itinéraires techniques, gestion des haies) pour le maintien de la biodiversité d'insectes Permettre la meilleure gestion raisonnée possible.
CONCILIATION DES PRATIQUES AGRICOLES ET DE LA GESTION DES PARCELLES AVEC LE RESPECT DE LA BIODIVERSITÉ		

Landscape and Local Drivers Affecting Flying Insects along Fennel Crops (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and Implications for Its Yield

Cette expérimentation, ses résultats et leur discussion sont détaillés dans l'article qui suit. Cet article a été publié le 30 avril 2021 dans le numéro spécial « Insects on Pollination Ecology » de la revue *Insects*.

Article

Landscape and Local Drivers Affecting Flying Insects along Fennel Crops (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and Implications for Its Yield

Lucie Schurr ^{1,*}, Benoît Geslin ¹, Laurence Affre ¹, Sophie Gachet ¹, Marion Delobea ^{1,2}, Magdalena Brugger ^{1,3}, Sarah Bourdon ¹ and Véronique Masotti ¹

¹ Aix Marseille Univ, Univ Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Campus Étoile, Faculté des Sciences St-Jérôme, Case 421 Av Escadrille Normandie Niémen, CEDEX 20, 13397 Marseille, France; benoit.geslin@imbe.fr (B.G.); laurence.affre@imbe.fr (L.A.); sophie.gachet@imbe.fr (S.G.); delobea.marion@gmail.com (M.D.); magdalena.brugger@outlook.fr (M.B.); sarah.bourdon@etu.univ-amu.fr (S.B.); veronique.masotti@imbe.fr (V.M.)

² Tours Univ, Polytech Tours, 35, Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

³ Paris-Saclay Univ, Bât. 300, 15 rue Georges Clémenceau, CEDEX, 91405 Orsay, France

* Correspondence: lucie.schurr@gmail.com; Tel.: +33-682222420

Citation: Schurr, L.; Geslin, B.; Affre, L.; Gachet, S.; Delobea, M.; Brugger, M.; Bourdon, S.; Masotti, V. Landscape and Local Drivers Affecting Flying Insects along Fennel Crops (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and Implications for Its Yield. *Insects* **2021**, *12*, 404. <https://doi.org/10.3390/insects12050404>

Academic Editor: Alexander Keller

Received: 9 April 2021

Accepted: 27 April 2021

Published: 30 April 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons At-

tribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Simple Summary: In a globally strained context where food production constantly challenges biodiversity, the importance of insect activity to crop pollination is at stake, as insects are essential to more than 75% of global crops. Despite this awareness, there is still a gap of knowledge about the importance of pollinators for aromatic crops. Fennel is an aromatic plant cultivated in the South of France for its essential oil, which is of great economic interest. Here, we explored the effect of the abundance and richness of insects caught at the edge of fennel crops on the yield of essential oil. We found that high insect richness improves fennel essential oil yield. In this context, it appeared important to know what structured the insect communities we trapped. By calculating indices describing the landscape, we have shown that rather than the type of habitat surrounding them, it is the arrangement of habitats that affected the abundance and richness of insects. As these results, confirmed the importance of maintaining complex landscapes to sustain both flower-visiting insect populations and crop yield, they will be of interest to fennel producers.

Abstract: Agricultural landscapes are increasingly characterized by intensification and habitat losses. Landscape composition and configuration are known to mediate insect abundance and richness. In the context of global insect decline, and despite 75% of crops being dependent on insects, there is still a gap of knowledge about the link between pollinators and aromatic crops. Fennel (*Foeniculum vulgare*) is an aromatic plant cultivated in the South of France for its essential oil, which is of great economic interest. Using pan-traps, we investigated the influence of the surrounding habitats at landscape scale (semi-natural habitat proportion and vicinity, landscape configuration) and local scale agricultural practices (insecticides and patch size) on fennel-flower-visitor abundance and richness, and their subsequent impact on fennel essential oil yield. We found that fennel may be a generalist plant species. We did not find any effect of intense local management practices on insect abundance and richness. Landscape configuration and proximity to semi-natural habitat were the main drivers of flying insect family richness. This richness positively influenced fennel essential oil yield. Maintaining a complex configuration of patches at the landscape scale is important to sustain insect diversity and crop yield.

Keywords: fennel; semi-natural habitat; interspersed and juxtaposition index (IJI); insecticides–insect abundance and richness–essential oil yield

1. Introduction

In a globally strained context, where food production constantly challenges biodiversity, the importance of insect activity to crop pollination is at stake, as insects are essential to the production of more than 75% of fruits, seeds, and vegetables [1–3]. The delivery of pollination service to crops is a known factor to improve the production of many cultivated species, such as in tomatoes [1,4] or field beans [5]. It can also increase fruit quality, for example, of apples, which are sweeter with an increased visitation rate [6], and in oilseed rape, which presents heavier seeds [7]. In economic terms, the global value of the pollination service has been estimated between USD 235 and 577 billion per year [8,9]. While the link between many crops and their insect pollinators is quite well-known, especially for some of the main mass-flowering crops such as sunflower or rapeseed [10,11], the role of insect pollinators in the agricultural production of some widespread cultivated plant species remains unclear. This is particularly the case for aromatic plants exploited for their secondary metabolites, such as medicinal hemp, lavender, mint, or fennel. Scarce studies have pointed out that self-pollination compared to cross- or open-pollination could impact the essential oil yield and secondary phytometabolite content, with major discrepancies such as self-pollination increasing essential oil yield in mint [12], while decreasing it in fennel [13]. Here, we aim to improve knowledge of the link between flower-visitor abundance and richness, and the production of essential oil among fennel (*Foeniculum vulgare* L., Apiaceae), by considering the landscape composition and configuration on the one hand, and the local management practices on fennel crops in the other hand.

In the South of France, fennel is an insect-pollinated aromatic plant of great economic interest. It is largely cultivated for its seeds, which are the richest part of the plant regarding the load in volatile aromatic compounds. Among them, *trans*-anethole, a monoterpene with an anise flavor, is the main constituent of the essential oil extracted from fennel fruits [13]. To our knowledge, few studies have described the flower-visitor community of fennel, and the results arising from the literature are widely heterogeneous. For example, as most papers present the managed honeybee *Apis* as the main fennel pollinator [14–19], a small part of the literature showed a striking importance of wild pollinators in fennel reproduction [20,21]. Among those, few authors explored the importance of these pollinators for the yield of fennel crops [14,16,17,20], and most of these studies mainly relied on the seed set as the yield measurement. Salami's study [13] is the only one which attempted to link *trans*-anethole production and pollination, yet it considered only self- vs. cross-pollination with no regard for phytometabolite variations according to insects' abundance and richness, or the structure of the surrounding habitats.

The diversity and patterns of land cover and local management practices are known to be the main drivers structuring insect communities in crop systems [22,23]. At the landscape scale, it is widely accepted that the diversity of habitats and the landscape complexity have a positive effect on insect communities [22,24,25]. Indeed, complex shapes and the arrangements of patches of different cover types are increasing the length of boundaries between potentially complementary resources [26], enhancing landscape heterogeneity and pollinator biodiversity [27]. In the same way, in agricultural landscapes, abundance and proximity to semi-natural habitats, useful for nesting and foraging alternative resources, can promote insect diversity [1,22,28]. As semi-natural habitats can also be a source of flower-visitors for crops [29], various authors had pointed out that increasing semi-natural habitat-crops distance implies isolation, leads to a smaller flower-visitation rate [30,31], and decreases pollination service [32,33]. At a more local scale, the size of parcels [34,35], and the use of agrochemicals [36] are widely known to be strong markers of agricultural intensification that negatively affect flower-visiting insects [37,38]. All components of agricultural intensification, expressed at a landscape or a local scale, are related and partially additive [22], and must be considered together to understand the link between agricultural intensification, insect community structure, and crop yields.

To fill in the knowledge gap linking flower-visitor assemblages, pollination, and yield of fennel, we investigated flying insect community foraging at the edge of fennel crops using pan-trap. Using structural equation models, we explored how fennel yield essential oil can be linked to (1) the local management practices (insecticide, herbicide and fungicide use; irrigation; fertilizer and the size of parcels), (2) the landscape composition (land cover; distance to semi-natural habitats) and (3) the landscape configuration (interspersed and juxtaposition index) through the impact of these variables on the abundance and family richness of flying insects. Our results are discussed with a particular emphasis on the importance of maintaining complex landscapes to sustain both abundant insect populations and crop yield.

2. Materials and Methods

2.1. Study Area and Plant Species

The study was carried out in the Mediterranean Basin, in the area named “Plateau de Valensole” (Alpes-de-Haute-Provence, South of France), on fennel crops cultivated for a local anise spirit production, called “pastis”. The cultivated aromatic variety of *Foeniculum vulgare* is developed by the company Pernod-Ricard® and called “Jupiter”. As in many Apiaceae species, a protandry is supposed in fennel flowers (centripetal development, i.e., earlier anthers occur in outer flowers of umbels and outer umbellets within an umbel). Each flower contains five stamens, with a nectar-bearing surface at their base. Each fertilized fennel flower may lead to a fruit, which is a di-achene, and each achene can hold one seed. According to the sowing date, fennel can bloom from mid-June to October.

2.2. Experimental Field Design

We selected ten fennel fields representative of the diversity of landscapes of the “Plateau de Valensole”. For each field, we selected one edge, which will represent our experimental sites, for a total of 10 sites. Five sites were immediately adjacent to woody semi-natural habitat (SNH) and five were not. The following were considered as SNH: hedgerows, woody boscsages, and abandoned patches of truffle oaks. In the South of France, the fennel is sown at two periods of the year, resulting in two main flowering periods. The first flowering period begins at the end of June, peaks during July, and is harvested in early August. The second begins at the end of July, maximum blooming is in August and harvest occurs in mid-September. All the fields are, therefore, blooming synchronously between the last fortnight of July and the first fortnight of August. Among our 10 fields, five were issued from the first sowing period (three in SNH vicinity edge and two not) and five from the second one (two in SNH vicinity edge and three not).

2.3. Insect Sampling

Insects were caught through pan-trapping [39] (Appendix A, Figure A1). Pan-traps are very efficient at capturing insects without observer bias and are a good tool to understand the impact of landscape and local variables on insect communities, but are not a good method to precisely identify the pollinators of a given crops [39]. Three colored pan-traps (one blue, one white and one yellow) were placed, aligned and separated from each other by two meters, in each experimental site. The pan-traps were filled with soapy water and left 24 h on site. Each site was sampled three times between June and September, during the respective flowering period of each field. In total, we collected 90 pan-trap samples. All insects were collected and stored in 70% ethanol. Then, they were identified to the lowest possible taxonomic level and at least to the family level. For this study, we only kept flower-visiting insects, while parasite or predator insects were left out. Damaged insects were classified as “non-identified insects”.

2.4. Landscape Composition and Configuration, and Local Management Practices

To analyze the landscape surrounding of each site, we modelled 1 km radius buffers using online GPR data (graphic parcel register), photo-interpretations on orthophotos, and field assessments (QGIS software 3.2 madeira). This radius was chosen because it encompasses most of the foraging distance of flying insects we trapped [40–43]. For each buffer, we categorized nine different land cover types, namely: ‘urban areas’, ‘water surface’, ‘SNH’, ‘MFC (mass flowering crops)’, ‘meadow’, ‘fallow’, ‘non-flowering crops’, ‘orchards’ and ‘other habitats’. Buffers were rasterized with a spatial resolution of 5 m × 5 m. We then calculated the proportion of each land cover (in percentage) at the 1 km radius. Then, using the Fragstats software 4.2.1 [44], we calculated the interspersion and juxtaposition index (IJI) for each buffer. IJI is a measure of the landscape spatial configuration of habitats patches. This index tends toward 0 when patches of different land cover types are not adjacent to each other and are unequally distributed within a landscape. On the contrary, IJI tends toward 100 when patches of different land cover types are adjacent to each other’s and share borders [45]. In other words, IJI measures habitat aggregation and land cover types mixing through the contiguity of the patch edges of different land cover types [25]. Finally, as isolation from semi-natural habitats is known to influence the abundance and richness of flower visitors [30,31], we measured the distance from each of our sampling site to the closest SNH (in meters).

Regarding the local management practices, from each farmer, we obtained information about irrigation (L/ha), fertilizer use (Kg/ha), weed, insect and fungus controls input (L/ha) (Appendix B, Table A1). Finally, as the increasing size of habitat patches has a negative effect on insect abundance [34,35], each fennel field area (ha) was measured (Appendix B, Table A1).

The environmental variable selection for modelling was assessed by generating a principal component analysis, a correlation matrix and correlation tests, excluding the collinear metric. This selection led us to keep, among all explanative variables, the percentage of SNH and the interspersion and juxtaposition index (IJI) at the landscape scale (at 1 km radius), the distance from our sites to the closest SNH (m), the parcel size (ha) and the total insecticide quantity (L/ha).

2.5. Essential Oil Yield

The amount of essential oil (EO) obtained from each field was provided by farmers. Fennel EO comes from the hydro-distillation of aerial parts of the plant, which contain the “*trans*-anethole” as a major component (*Jupiter* variety of fennel contains at least 70% of *trans*-anethole in its essential oil). During harvest, cut plant material was immediately collected and stored in closed tanks that were then used for hydro-distillation in cooperative stills (maximum three hours after harvest). Steam-distillation of fresh plant material lasted for two hours. Because the quantity of essential oil obtained is dependent on the parcel size, we expressed the yield in kilogram of essential oil per hectare (EO kg/ha).

2.6. Data Analysis

We tested the causal structure of selected variables using a path-analysis (structural equation modelling (SEM) [46]). SEM provides a way to model indirect effects and allowed us to obtain causal relationships, and not just correlations, between variables [46] joining multiple predictor and response variables in a single network. “Piecwise SEM” package (R version 4.0.2 2020-06-22 [47]) provides a method of assessing the goodness-of-fit based on Shipley’s test of directed separation that combines the p-values of all independence claims in Fisher’s C [46,48–50]

$$C = -2\sum_{i=1}^k \ln(pi)$$

where p_i is the i^{th} independence claim in a basis set consisting of k claims. The C statistics can be then compared to a χ^2 distribution with $2k$ degrees of freedom [46,48,49]. The hypothesized relationships are consistent with the data when the collection of the relationships represented by C could have occurred by chance, in which case the p -value for the χ^2 test is greater than the threshold 0.05, and the path model is rejected if the p -value is <0.05 [46,48,49].

For our statistical analyses, we pooled the three capture sessions on each site. We thus obtained three samples (from each pan-trap color) for each one of the ten sites. A statistical sample is thus the ‘parcel/pan-trap’ pair ($N = 30$).

We used generalized linear mixed effect models (glmer) with a Poisson error distribution including a random effect (experimental site identity) to explain the (1) abundance and (2) family richness of flying insects per sample. Predictor variables were the percentage of SNH and the IJI index at the landscape scale, the distance from each sample sites to closest SNH, the parcel size and the insecticide amount.

Regarding the essential oil yield, we also used linear mixed-effect models, but with a Gaussian family including a random effect on pan-trap color (glmer). Predictor variables were the abundance and family richness of flying insects. The best models were selected using the ‘dredge’ function (MuMin package of R version 4.0.2 2020-06-22) based on a comparison of their corrected Akaike Information Criterion-AICc, and subsequently included in the path-analysis. We always selected the model with the lowest AIC to set the path-analysis.

We performed the path-analysis using the “Piecewise SEM” package version 2.1.0 (R version 4.0.2 2020-06-22) [46] and following the Shipley Method [48,49]. Missing paths were added before interpretations of the final path-analysis coefficients. The residuals of all models were checked for homoscedasticity and normality and we checked for collinearity using variance inflation factors (VIFs) and the ‘car’ package.

3. Results

We captured 2036 flying insects, representing 38 families (Appendix C, Table A2): 839 Hymenoptera belonging to 17 families, including five families and 662 individuals of bees, 613 Coleoptera belonging to 10 families, 462 Diptera from nine families, and 14 Lepidoptera from three families. The most abundant family was the Apidae, forming 21% of captures, mostly represented by the managed honeybee *Apis mellifera* L. (97% of Apidae), followed by two families of Coleoptera, the Meloidae (12%) and the Mordellidae (10%).

Regarding the land cover, most of the site’s surroundings were SNH ($42.6\% \pm 20.6$) followed by mass flowering crops (*Lavandula hybrida*, *Salvia sclarea*, *Helichrysum italicum*; $24.6\% \pm 18.8$) and then by other crops ($12.9\% \pm 8.7$). The other land cover types represented less than 5% of the remaining area within our buffers.

3.1. Impact of Landscape Composition and Configuration and Local Management Practices on Flower-Visiting Insects

After the selection of best model and the addition of missing path(s) (Appendix C), the path-analysis explained our data adequately (Fisher’s $C = 10.575$, $k = 8$, $p = 0.227$; Figure 1, Table 1).

The path-analysis showed that flying insect abundance was positively influenced by landscape configuration (higher IJI index; $E = 0.3747$, p -value < 0.001 ***; Table 1, Figures 1 and 2a), and flying insect family richness ($E = 0.0798$, p -value < 0.01 **; Table 1, Figures 1 and 2b).

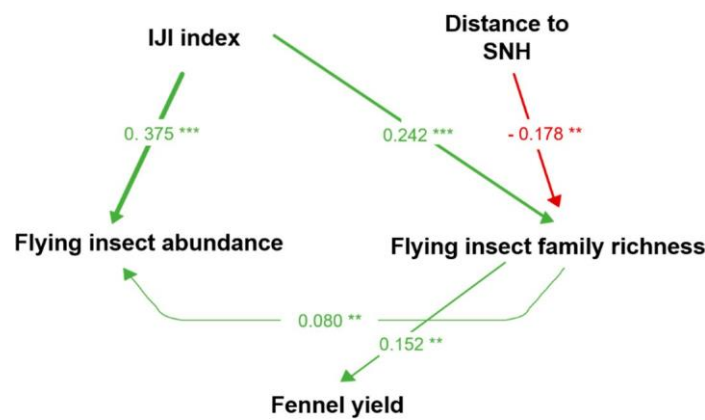


Figure 1. Path diagram of the structural equation modelling showing the drivers of fennel insect communities and yield (Fisher’s $C = 10.575$, $k = 8$, $p > 0.05$). The width of arrows depends on effect’s size. *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$. (Arrow color helps visualize the sign of the effect, green: positive effect; red: negative effect). See Appendix D for details of the path-analysis settings.

Table 1. Path coefficients of the structural equation modelling showing the drivers of fennel insect communities and yield (Fisher’s $C = 10.575$, $k = 8$, $p > 0.05$). *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$.

Response	Predictor	Estimate	Std. Error	DF	Crit. Value	p . Value
Insect abundance	IJI	0.375	0.089	30.000	4.193	<0.0001 ***
Insect abundance	Insect family richness	0.080	0.024	30.000	3.278	0.001 **
Insect family richness	IJI	0.242	0.062	30.000	3.902	<0.0001 ***
Insect family richness	Distance to SNH	-0.178	0.062	30.000	-2.853	0.004 **
Fennel yield	Insect family richness	0.152	0.039	26.556	12.024	0.002 **

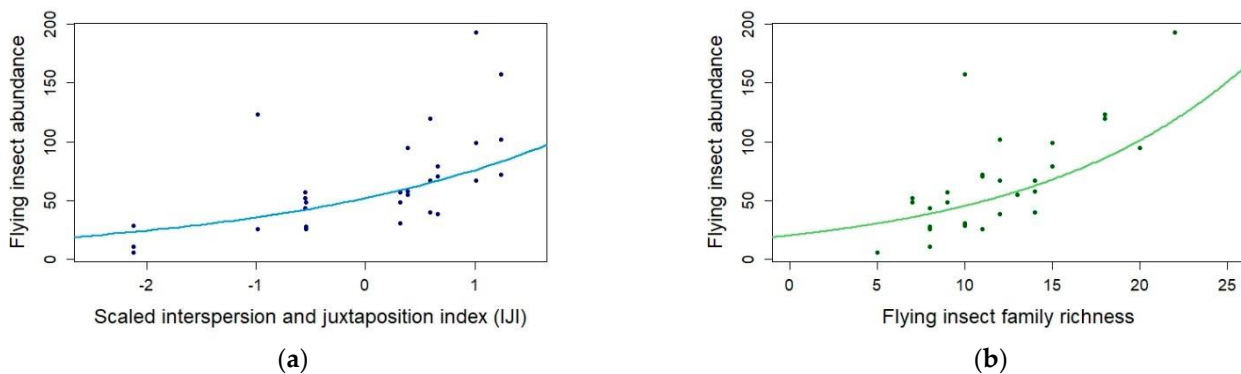


Figure 2. (a) Flying insect abundance variations according to the interspersion and juxtaposition index IJI (blue; $E = 0.3747$, p -value < 0.001); (b) Flying insect family richness (green; $E = 0.0798$, p -value < 0.01) - Glmcr with Poisson family; $N = 30$.

Flying insect family richness was positively influenced by landscape configuration (higher IJI index; $E = 0.2419$, p -value < 0.001 ***; Table 1, Figures 1 and 3a), and negatively affected by an increase in the distance to semi-natural habitat (SNH; $E = -0.1777$, p -value < 0.01 **; Table 1, Figures 1 and 3b).

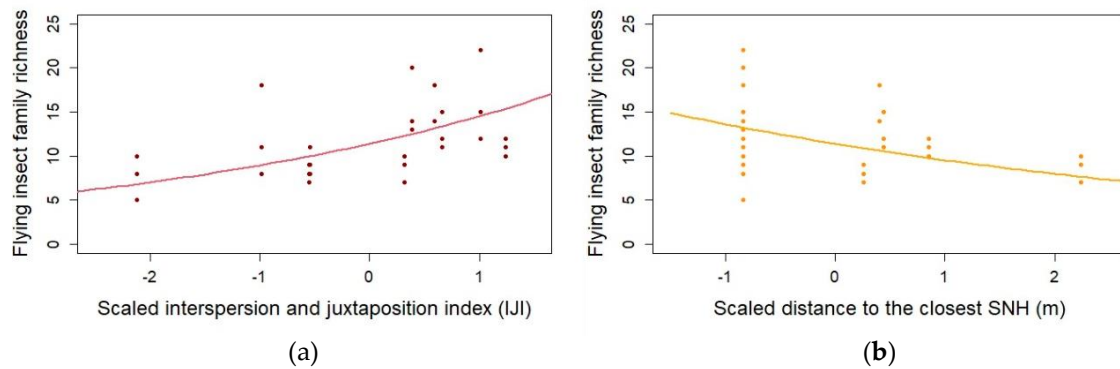


Figure 3. (a) Flying insect family richness variations according to the interspersion and juxtaposition index IJI (red; $E = 0.2419$, p -value < 0.001), and (b) distance to semi-natural habitat SNH (yellow; $E = 0.0798$, p -value < 0.01)—Glmer with Poisson family; $N = 30$.

3.2. Insect Impact on Fennel Yield

The path-analysis showed that the production of fennel essential oil was positively related to an increase in the family richness of flying insects ($E = 0.1515$, p -value < 0.01 **, Table 1, Figures 1 and 4).

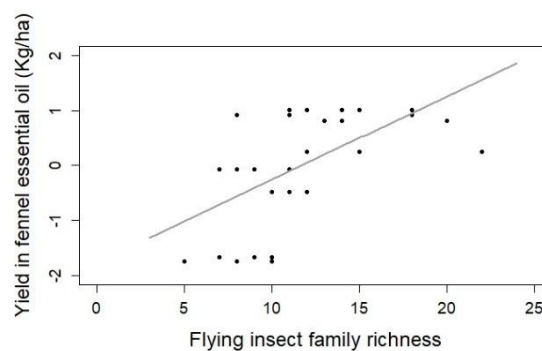


Figure 4. Essential oil yield increases with flying insect family richness— $E = 0.1515$, p -value < 0.01 (glmer with Gaussian family; $N = 30$).

4. Discussion

Foeniculum vulgare in our system seems to be a generalist plant species, attracting a great diversity of insects along its edges. The main insect trapped belonged to the Apidae bees, almost entirely represented by the managed honeybee *Apis mellifera*, followed by Coleopterans. Increasing distance to the closest SNH decreases insect family richness. We showed that landscape configuration mediates insect communities more than SNH proportion. Surprisingly, we found no effect of the local agricultural practices on insect communities. We confirmed that the family richness of flying insects plays a major role in fennel crops, positively driving the fennel essential oil yield.

4.1. Flower Visitor Community of Fennel Crops

We found a wide richness of insect families at fennel edges with 38 different families trapped, showing that *Foeniculum vulgare* is susceptible to attracting a large diversity of insects. An overview of the few papers published about the flower-visitors of fennel illustrates that it can indeed attract bee, wasp, syrphid fly, moth, butterfly and coleopteran species [13–21]. In our pan traps, the western honeybee (*Apis mellifera*) was the most abundant insect, representing 21% of the total abundance. This is consistent with intense bee-keeping activity on the “Plateau de Valensole” due to the abundance of lavender (*Lavandula*

hybrida) crops in the area. To produce an economically profitable lavender honey, many beekeepers install their hives during the lavender's flowering period, which overlaps with the beginning of the fennel flowering. *Lavandula hybrida* is known to produce nectar but no pollen because it is a sterile hybrid. Honeybees looking for pollen grains (for the development of their brood) can find this resource on fennel flowers. This high number of honeybees could be under-evaluated, as pan trapping is known to poorly capture honeybees. Previous studies have shown that several *Apis* species (*A. florea*, *A. cerana*, *A. dorsata*, *A. mellifera*) could visit and pollinate the fennel [14–17,19], and we hypothesize here that the presence of *Apis mellifera* could be profitable for the fennel yield. It could be interesting to explore the complementarity between fennel and lavender crops in future studies, both for the feeding requirement of honeybees and the pollination of fennel. Many wild bees were also found in traps, especially Halictidae and Andrenidae, showing that fennel might be attractive for wild bees too. Previous studies have shown that fennel is visited by a wide diversity of wild bees [20,21] and future studies could investigate their relative efficiency for the pollination of fennel and its yield.

The other most abundant families were Coleopterans: Meloidae (12%) and Mordellidae (10%). The role of Coleopterans in the pollination of fennel remains unclear because, when visiting flowers, they are mainly grazing pollen [16,21].

Despite their reported importance as flower visitors of fennel in the literature [14–16,18,20,21], only a few wasps (64 specimens, representing 2.8%), and syrphids (34 specimens, representing 1.5%) were trapped. However, this discrepancy could be explained by differences in capture methods and environmental conditions.

4.2. Impact of Landscape Composition and Configuration on Fennel Flower-Visiting Insects

Landscape composition [27,30] and configuration [28] are important drivers of insect assemblages. Semi-natural habitats are known to offer shelters for insects, including a wide range of nesting sites and a diversity of floral resources [51–53]. Therefore, the literature widely reports that increasing SNH proportion in the landscape has a positive effect on insect abundance and/or richness [27,37,51,54,55]. Our results did not link SNH proportion and insect abundance/richness. This has already been shown previously, with SNH having no effect [35,56] or a negative effect [25] on bee abundance and diversity. An explanation could lie in the type of SNH considered (with herbaceous being more attractive than woody) [57], or because of a dilution effect due to other mass-flowering crops attracting insects [35,58]. However, even if we found no effect of the proportion of SNH on insects, we have shown that the increasing distance to SNH is negatively impacting flying insect richness in fennel fields. Being in the vicinity of SNH has been previously acknowledged to increase abundance [51,59,60], richness [30,37,51], visitation rate [30,33], functional diversity [31], turnover of flower-visitors [29], fruit production [33], and crop quality [55].

The interspersion and juxtaposition index relies to the configuration of landscape habitats, i.e., the arrangement of the different habitats' patches in the landscape [25,35]. This index thus reports the patch mixing and length of adjacencies between habitat type. In this way, an increase in IJI conveys an increase in the linear edges' length between crops. Some studies showed that patch-mixing positively influences bee assemblages [25,28], others found a negative effect of IJI on insect community [61,62]. We have shown that increasing IJI has positive impact on flying insect abundance and richness. Indeed, an increase in the linear edges length between crops may facilitate access to varied resources for insects and can be complementary for their life cycles [35,63]. For example, many local wild bee species are nesting in pre-existing cavities in dead wood [64], and such species could benefit from being close to both lavender (for nectar) and fennel (for nectar and pollen) while foraging. In this way, a high IJI is beneficial for these species.

4.3. Impact of Local Management Practices on Flower-Visiting Insects

Beside landscape composition and configuration, agricultural practices can impact insect abundance and richness; effects at the local and landscape scale are often additive [22,28]. An increase in croplands in a landscape is known to negatively influence insect abundance and diversity [37,65], particularly when paired with the use of insecticides [36] and big crop size [34,35]. Surprisingly, we did not show any link between local management practices and markers of agricultural intensification on fennel insect abundance and family richness. We propose four hypotheses to interpret this result. First, the negative effect could depend on the type of agricultural intensification, as in Le Féon et al. [37], who found different responses of bee assemblage between fallow and grazing lands. Secondly, agricultural intensification can be mitigated by other local or landscape features, such as surrounding habitat quality, according to Kennedy et al. [28]. Thirdly, insect abundance and richness variations could be hidden because a critical threshold value in intensification was reached years ago; therefore, the current insect community would represent a remnant of the historical biodiversity, composed of tolerant species. Finally, the use of insecticide might be below the threshold that affects insect communities, with regard to amount or spreading periods [66]. We cannot settle this point at present, but further studies are in progress (see also Appendix D for further discussions relative to this point).

4.4. Insect Impact on Fennel Yield

This study is the first one linking fennel essential oil yield variations to insect abundance and family richness. We showed here that family richness of insects trapped along fennel crops was positively linked with essential oil yield. If we keep in mind that, in fennel, the fruits are the part of the plant containing the highest amount of essential oil, this result is in line with the substantial literature showing the importance of a high diversity of flower-visiting-insect for the yield, quantity and quality of seeds and fruits, and their market value [28,34,67–69]. This has notably been emphasized in other mass-flowering crops (e.g., oilseed rape [11], sunflower [10]) or orchards (e.g., apples or/and pears [6,70]). From ecological studies, we know that a community with diverse and complementary traits can enhance the ecosystem functions [68,71,72]. This is notably the case, for example, for pumpkin [73] or apple orchards [74]. Here, increasing flower-visitor richness involves increased diversity of insect traits (different mouthparts, foraging behavior variation, hour and date of insect activity) and matches the complementary hypothesis of functional diversity [68,71,72].

Here, we could not link essential oil yield to insect abundance. This makes sense because a great abundance is not necessarily a guarantee of pollination; a flying insect found in the crop and surroundings, or even flower visitor, is not always an effective pollinator [75,76]. Indeed, further studies could be completed by net captures on fennel flowers, integrating a direct measure of pollination (i.e., the quantity and quality of pollen deposited on fennel flowers and pollen tubes' growth), and exploring insect morphological and behavioral traits.

5. Conclusions

Our study is the first to quantify fennel essential oil variations according to the family richness and abundance of insects trapped along fennel crops. We highlighted that the landscape configuration and the vicinity to semi-natural habitats drives insect family richness. Further studies should investigate the ecological, morphological and behavioral traits of fennel-flower-visitors for a better understanding of the link between insects and fennel yield. It would also be interesting to go further in the measurement of the fennel yield, exploring various phytometabolite variations (especially the most valuable ones). As these results confirmed the importance of maintaining complex landscapes to sustain both flying insect populations and crop yield, they will be of interest to fennel managers and producers.

Author Contributions: L.S., B.G., L.A., S.G. and V.M. conceived and designed the experiments; L.S., B.G., V.M., M.D., M.B. and S.B. performed the experiments and realized the identifications; L.S. performed statistical analysis; L.S. wrote the manuscript; all authors provided editorial advice and proofread the paper. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was co-funded by Pernod-Ricard France® and the “Association Nationale de Recherche et Technologies” (ANRT®).

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: We make the data available on request; please contact the corresponding author L.S. (lucie.schurr@gmail.com).

Acknowledgments: We would like to thank Pernod-Ricard France (PRF®) and ANRT® for funding this thesis, as well as S. Kaufmann, PRF environment manager, supervisor within the company and H. Neuville, PRF responsible for food raw materials production. Thanks also to P. Mahé, L. Jeanerod, L. Ropars, G. Nève, M. Zakardjian, F. Flacher and J-P. Orts, for their help in the field and in the lab. We are grateful to E. Meineri for his useful statistical analysis advices. We finally thank the two anonymous reviewers for their comments.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

Appendix A



Figure A1. Pan-trap type used to insect captures.

Appendix B

Table A1. Intensification parameter raw data

Parcel ID	Irrigation (L/ha)	Insecticides (L/ha)	Herbicides (L/ha)	Fungicides (L/ha)	Fertilizer (Kg/ha)	Parcel Size (ha)
“FNO2”	3,000,000	0	3.500	1.500	300	9.200
“FNO3”	0	0.200	2.000	0.500	550	2.480
“FNO5”	0	0	3.500	0.000	40	2.820
“FNO6”	3,200,000	0.125	2.800	1.000	400	5.890
“FNO8”	1,050,000	0.100	2.625	1.000	500	9.220
“FNO9”	2,100,000	0	2.800	1.500	280	4.860
“FNO15”	600,000	0	1.500	0.500	240	1.390
“FNO16”	600,000	0	1.500	0.500	240	2.540
“FNO17”	0	0	2.800	0	100	1.100
“FNO18”	0	0.125	2.800	1.500	450	1.760

Appendix C

Table A2. Insect families caught

Insect Family	N
Hymenoptera	839
Apidae	493
Halictidae	111
Vespidae	64
Sphecidae	54
Andrenidae	38
Pompilidae	17
Colletidae	12
Sapigidae	10
Megachilidae	8
Ichneumonidae	7
Scoliidae	7
Undetermined	6
Formicidae	5
Chysididae	3
Tenthredinidae	2
Drynidae	1
Evaniidae	1
Coleoptera	613
Meloidae	281
Mordellidae	225
Buprestidae	36
Cetoniidae	19
Melyridae	19
Cerambycidae	12
Oedemeridae	12
Cleridae	5
Coccinellidae	3
Chrysomelidae	1
Diptera	462
Sarcophagidae	190
Anthomyiidae	93
Bombyliidae	64
Tachinidae	54
Syrphidae	34
Conopidae	17
Stratyomyidae	7
Therevidae	2
Bibionidae	1
Lepidoptera	14
Undetermined	8
Nymphalidae	3
Zygaenidae	3

Appendix D. Path-Analysis Setting Details and Discussion

In the literature, as a rule of thumb, if the delta between two values of AIC values is greater than 2, the model with the lower AIC shows a significant improvement in parsimony [77]. Here, for our path analyses, when several models were discriminated with a delta AICc < 2, we systematically chose the models with the lowest AICc.

Appendix D.1. Impact of Landscape Composition and Configuration on Flower-Visiting Insects

Preliminary model selection led to three equivalent models to explain the abundance of flying insects (Table A3). According to these models, the insect abundance is positively influenced by the landscape configuration (higher IJI index), and the percentage of SNH (Table A3). The abundance is, however, negatively influenced by the increased distance to SNH.

We selected the model with the lowest AIC to set the path-analysis, i.e., the model which explained abundance according to the IJI index. We added the missing path explaining the insect abundance by the insect family richness to the selected model.

Table A3. Insect abundance model selection based on the comparison of their corrected Akaike Information Criterion-AICc with the dredge function (MuMin package of R version 4.0.2 2020-06-22)

(Int)	SNH Dist.	IJI	% SNH	Pesticide	Parcel Size	df	logLik	AICc	Δ	Weight
3.953	-	0.532	-	-	-	4	-138.459	286.500	0.000	0.254
3.954	-	0.636	0.166	-	-	5	-137.312	287.100	0.610	0.181
3.954	-0.122	0.581	-	-	-	5	-137.621	287.700	1.220	0.133
3.953	-	0.515	-	0.082	-	5	-138.019	288.500	2.020	0.089
...
3.955	-	-	-	-	-	3	-147.459	301.800	15.320	0.000

Preliminary model selection also led to three equivalent models to explain the family richness of flying insects (Table A4). According to these models, the family richness was positively influenced by an increase in the IJI index and the percentage of SNH (Table A4). The family richness was, however, negatively affected by the distance to the closest woody SNH (Table A4). We selected the model with the lowest AIC to set the path-analysis, i.e., the model which explained richness according to the IJI index, and the distance from each sample site to the closest SNH. There was no missing path to add to this selected model.

Table A4. Flying insect family richness model selection based on the comparison of their corrected Akaike Information Criterion-AICc with the dredge function (MuMin package of R version 4.0.2 2020-06-22)

(Int)	SNH Dist.	IJI	% SNH	Pesticide	Parcel Size	df	logLik	AICc	Δ	Weight
2.434	-0.178	0.242	-	-	-	4	-74.169	157.900	0.000	0.265
2.430	-0.155	0.220	-	0.077	-	5	-73.165	158.800	0.890	0.170
2.431	-0.194	0.197	-	-	0.074	5	-73.664	159.800	1.890	0.103
2.433	-0.165	0.265	0.046	-	-	5	-76.959	160.400	2.480	0.077
...
2.438	-	-	-	-	-	2	-80.264	165.0	7.03	0.008

In models 2 and 3 (higher AICc but without a delta AICc > 2), parcel size and pesticide use seemed to have no effect on insect abundance and a positive effect on insect family richness. Sihag ([66]) already showed the positive synergistic effect of insect pollination

and use of pesticides on seed yield. It has been shown that different pesticides could have different effects on different organisms [78]. The increase in parcel size could also have a positive effect on insect abundance [79] and richness as it increases the floral display of mass-flowering crops and, thus, floral resource availability [80], leading to an increase in foraging efficiency [81] and decrease in foraging energetic cost [82]. As our studied crops were managed with sustainable managing practices (sustainable agriculture), we cannot exclude that the amount of pesticide used might be below a threshold that affects insect communities.

Appendix D.2. Insect Impact on Fennel Yield

Only one model was selected to explain the fennel essential oil yield quantity (Table A5). According to this selected model, richness but not abundance positively influences fennel essential oil yield (Table A5).

Table A5. Fennel essential oil yield model selection based on the comparison of their corrected Akaike Information Criterion-AICc with the dredge function (MuMin package of R version 4.0.2 2020-06-22)

	(Int)	Abundance	Family Richness	df	logLik	AICc	Δ	Weight
3	-1.772×10^{00}	-	0.152	4	-39.286	88.200	0.000	0.897
1	-5.551×10^{-17}	-	-	3	-42.850	92.600	4.450	0.097
4	-1.909×10^{00}	-0.005772	0.194	5	-43.006	98.500	10.340	0.005
2	-4.402×10^{-1}	0.006850	-	4	-46.115	101.800	13.660	0.001

References

- Klein, A.M.; Vaissière, B.E.; Cane, J.H.; Steffan-Dewenter, I.; Cunningham, S.A.; Kremen, C.; Tscharntke, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **2007**, *274*, 303–313, doi:10.1098/rspb.2006.3721.
- Smith, M.R.; Singh, G.M.; Mozaffarian, D.; Myers, S.S. Effects of decreases of animal pollinators on human nutrition and global health: A modelling analysis. *Lancet* **2015**, *386*, 1964–1972, doi:10.1016/S0140-6736(15)61085-6.
- Potts, S.G.; Imperatriz-Fonseca, V.; Ngo, H.T.; Aizen, M.A.; Biesmeijer, J.C.; Breeze, T.D.; Dicks, L.V.; Garibaldi, L.A.; Hill, R.; Settele, J.; et al. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* **2016**, *540*, 220–229, doi:10.1038/nature20588.
- Greenleaf, S.S.; Kremen, C. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biol. Conserv.* **2006**, *133*, 81–87, doi:10.1016/j.biocon.2006.05.025.
- Bartomeus, I.; Potts, S.G.; Steffan-Dewenter, I.; Vaissière, B.E.; Woyciechowski, M.; Krewenka, K.M.; Tscheulin, T.; Roberts, S.P.M.; Szentgyörgyi, H.; Westphal, C.; et al. Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ* **2014**, *2*, e328, doi:10.7717/peerj.328.
- Geslin, B.; Aizen, M.A.; Garcia, N.; Pereira, A.J.; Vaissière, B.E.; Garibaldi, L.A. The impact of honey bee colony quality on crop yield and farmers' profit in apples and pears. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2017**, *248*, 153–161, doi:10.1016/j.agee.2017.07.035.
- Bommarco, R.; Marini, L.; Vaissière, B.E. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* **2012**, *169*, 1025–1032, doi:10.1007/s00442-012-2271-6.
- Lautenbach, S.; Seppelt, R.; Liebscher, J.; Dormann, C.F. Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS ONE* **2012**, *7*, e35954, doi:10.1371/journal.pone.0035954.
- IPBES. *The Assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on Pollinators, Pollination and Food Production*; Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V.L., Ngo, H.T., Eds.; Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services: Bonn, Germany, 2016; 552p, doi:10.5281/zenodo.3402856.
- Terzić, S.; Miklič, V.; Čanak, P. Review of 40 years of research carried out in Serbia on sunflower pollination. *Oilseeds Fats Crops Lipids* **2017**, *24*, 7.
- Ouvrard, P.; Jacquemart, A.L. Review of methods to investigate pollinator dependency in oilseed rape (*Brassica napus*). *Field Crops Res.* **2019**, *231*, 18–29, doi:10.1016/j.fcr.2018.11.006.
- Nazem, V.; Sabzalian, M.R.; Saeidi, G.; Rahimmalek, M. Essential oil yield and composition and secondary metabolites in self- and open-pollinated populations of mint (*Mentha spp.*). *Ind. Crops Prod.* **2019**, *130*, 332–340, doi:10.1016/j.indcrop.2018.12.018.
- Salami, M.; Rahimmalek, M.; Ehtemam, M.H.; Sabzalian, M.R. Variation in bioactive compounds and anatomical characteristics of different fennel (*Foeniculum vulgare* Mill) populations as affected by self-pollination. *J. Appl. Bot. Food Qual.* **2016**, *48*, 38–48, doi:10.5073/JABFQ.2016.089.005.
- Chaudhary, O.P. Diversity, foraging behaviour of floral visitors and pollination ecology of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *J. Spices Aromat. Crops* **2006**, *15*, 34–41.

15. Shilpa, P.; Sowmya, K.; Srikanth, C. Pollinator diversity and foraging activity on fennel, *Foeniculum vulgare* Mill. and African marigold, *Tagetes minuta* L. *Pest. Manag. Hortic. Ecosyst.* **2014**, *20*, 236–239.
16. Bharti, V.; Ahlawat, D.S.; Sharma, S.K.; Singh, N.V.; Jitender, J.; Singh, N. Diversity, abundance and pollination efficiency of insect pollinators of fennel (*Foeniculum vulgare* Miller) and effect of abiotic factors on insect pollinator activity. *J. Appl. Nat. Sci.* **2015**, *7*, 786–793, doi:10.31018/jans.v7i2.684.
17. Meena, N.K.; Singh, B.; Kant, K.; Meena, R.D.; Solanki, R.K. Role of insect pollinators in pollination of seed spices-A review. *Int. J. Seed Spices* **2015**, *5*, 1–17.
18. Meena, N.K.; Lal, G.; Meena, R.D.; Harisha, C.B.; Meena, S.R. Diversity of floral visitors and foraging behaviour and abundance of major pollinatorson fennel under semi-arid condition of Rajasthan. *Int. J. Trop. Agric.* **2016**, *34*, 1891–1898.
19. Kumar, M.; Rai, C.P. Pollinator diversity and foraging behaviour of insect visitors on fennel (*Foeniculum vulgare* L) bloom. *JEZS* **2020**, *8*, 2545–2548.
20. Ricciardelli D'Albore, G.C. Les insectes pollinisateurs de quelques ombellifères d'intérêt agricole et condiementaire (*Angelica Archangelica* L., *Carum Carvi* L., *Petroselinum crispum* A.W. Hill, *Apium Graveolens* L., *Pimpinella anisum* L., *Daucus carota* L., *Foeniculum Vulgare* miller V. *Apidologie* **1986**, *17*, 107–124, doi:10.1051/apido:19860204.
21. Skaldina, O. Insects associated with sweet fennel: beneficial visitors attracted by a generalist plant. *Arthropod. Plant. Interact.* **2020**, *14*, 399–407, doi:10.1007/s11829-020-09752-x.
22. Hendrickx, F.; Maelfait, J.P.; Van Wingerden, W.; Schweiger, O.; Speelmans, M.; Aviron, S.; Augenstein, I.; Billeter, R.; Bailey, D.; Bukacek, R.; et al. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* **2007**, *44*, 340–351, doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x.
23. Kremen, C.; Williams, N.M.; Aizen, M.A.; Gemmill-Herren, B.; LeBuhn, G.; Minckley, R.; Packer, L.; Potts, S.G.; Roulston, T.; Steffan-Dewenter, I.; et al. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* **2007**, *10*, 299–314, doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x.
24. Steckel, J.; Westphal, C.; Peters, M.K.; Bellach, M.; Rothenwoehrer, C.; Erasmi, S.; Scherber, C.; Tschardtke, T.; Steffan-Dewenter, I. Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biol. Conserv.* **2014**, *172*, 56–64, doi:10.1016/j.biocon.2014.02.015.
25. Du Clos, B.; Drummond, F.A.; Loftin, C.S. Noncrop Habitat Use by Wild Bees (Hymenoptera: Apoidea) in a Mixed-Use Agricultural Landscape. *Environ. Entomol.* **2020**, *49*, 502–515, doi:10.1093/ee/nvaa001.
26. Fahrig, L.; Baudry, J.; Brotons, L.; Burel, F.G.; Crist, T.O.; Fuller, R.J.; Sirami, C.; Siriwardena, G.M.; Martin, J.L. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* **2011**, *14*, 101–112, doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x.
27. Senapathi, D.; Goddard, M.A.; Kunin, W.E.; Baldock, K.C.R. Landscape impacts on pollinator communities in temperate systems: evidence and knowledge gaps. *Funct. Ecol.* **2017**, *31*, 26–37, doi:10.1111/1365-2435.12809.
28. Kennedy, C.M.; Lonsdorf, E.; Neel, M.C.; Williams, N.M.; Ricketts, T.H.; Winfree, R.; Bommarco, R.; Brittain, C.; Burley, A.L.; Cariveau, D.; et al. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.* **2013**, *16*, 584–599, doi:10.1111/ele.12082.
29. Beduschi, T.; Kormann, U.G.; Tschardtke, T.; Scherber, C. Spatial community turnover of pollinators is relaxed by semi-natural habitats, but not by mass-flowering crops in agricultural landscapes. *Biol. Conserv.* **2018**, *221*, 59–66, doi:10.1016/j.biocon.2018.01.016.
30. Ricketts, T.H.; Regetz, J.; Steffan-Dewenter, I.; Cunningham, S.A.; Kremen, C.; Bogdanski, A.; Gemmill-Herren, B.; Greenleaf, S.S.; Klein, A.M.; Mayfield, M.M.; et al. Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecol. Lett.* **2008**, *11*, 499–515, doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x.
31. Geslin, B.; Oddie, M.; Folschweiller, M.; Legras, G.; Seymour, C.L.; van Veen, F.J.F.; Thébault, E. Spatiotemporal changes in flying insect abundance and their functional diversity as a function of distance to natural habitats in a mass flowering crop. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2016**, *229*, 21–29, doi:10.1016/j.agee.2016.05.010.
32. Carvalheiro, L.G.; Seymour, C.L.; Veldtman, R.; Nicolson, S.W. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *J. Appl. Ecol.* **2010**, *47*, 810–820, doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x.
33. Garibaldi, L.A.; Steffan-Dewenter, I.; Kremen, C.; Morales, J.M.; Bommarco, R.; Cunningham, S.A.; Carvalheiro, L.G.; Chacoff, N.P.; Dudenhöffer, J.H.; Greenleaf, S.S.; et al. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol. Lett.* **2011**, *14*, 1062–1072, doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x.
34. Garibaldi, L.A.; Carvalheiro, L.G.; Vaissière, B.E.; Gemmill-Herren, B.; Hipolito, J.; Freitas, B.M.; Ngo, H.T.; Azzu, N.; Sàez, A.; Åström, J.; et al. Mutually beneficial pollinaor diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* **2016**, *351*, 388–391, doi:10.1111/j.1365-4362.1976.tb00684.x.
35. Hass, A.L.; Kormann, U.G.; Tschardtke, T.; Clough, Y.; Baillod, A.B.; Sirami, C.; Fahrig, L.; Martin, J.L.; Baudry, J.; Bertrand, C.; et al. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **2018**, *285*, 20172242, doi:10.1098/rspb.2017.2242.
36. Brittain, C.; Potts, S.G. The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic Appl. Ecol.* **2011**, *12*, 321–331, doi:10.1016/j.baae.2010.12.004.
37. Le Féon, V.; Schermann-Legionnet, A.; Delettre, Y.; Aviron, S.; Billeter, R.; Bugter, R.; Hendrickx, F.; Burel, F. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2010**, *137*, 143–150, doi:10.1016/j.agee.2010.01.015.

38. Vanbergen, A.J.; Garratt, M.P.; Vanbergen, A.J.; Baude, M.; Biesmeijer, J.C.; Britton, N.F.; Brown, M.J.F.; Brown, M.; Bryden, J.; Budge, G.E.; et al. Threats to an ecosystem service: Pressures on pollinators. *Front. Ecol. Environ.* **2013**, *11*, 251–259, doi:10.1890/120126.
39. Westphal, C.; Bommarco, R.; Carré, G.; Lamborn, E.; Petanidou, T.; Potts, S.G.; Roberts, S.P.M.; Tscheulin, T.; Vaissière, B.E.; Woyciechowski, M.; et al. Measuring Bee Diversity in Different European Habitats and Biogeographical Regions. *Ecol. Monogr.* **2008**, *78*, 653–671.
40. Greenleaf, S.S.; Williams, N.M.; Winfree, R.; Kremen, C. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **2007**, *153*, 589–596, doi:10.1007/s00442-007-0752-9.
41. Zurbuchen, A.; Landert, L.; Klaiber, J.; Müller, A.; Hein, S.; Dorn, S. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* **2010**, *143*, 669–676, doi:10.1016/j.biocon.2009.12.003.
42. Bommarco, R.; Biesmeijer, J.C.; Meyer, B.; Potts, S.G.; Pöyry, J.; Roberts, S.P.M.; Steffan-Dewenter, I.; Ockinger, E. Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **2010**, *277*, 2075–2082, doi:10.1098/rspb.2009.2221.
43. Dainese, M.; Martin, E.A.; Aizen, M.A.; Albrecht, M.; Bartomeus, I.; Bommarco, R.; Carvalheiro, L.G.; Chaplin-Kramer, R.; Gagic, V.; Garibaldi, L.A.; et al. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Sci. Adv.* **2019**, *5*, eaax0121, doi:10.1126/sciadv.aax0121.
44. McGarigal, K.; Cushman, S.A.; Ene, E. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer Software Program Produced by the Authors at the University of Massachusetts, Amherst. 2012. Available online: <http://www.umass.edu/landeco/research/frag-stats/fragstats.html> (accessed on 1 March 2021).
45. Lausch, A.; Herzog, F. Applicability of landscape metrics for the monitoring of landscape change: Issues of scale, resolution and interpretability. *Ecol. Indic.* **2002**, *2*, 3–15, doi:10.1016/S1470-160X(02)00053-5.
46. Lefcheck, J.S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol. Evol.* **2016**, *7*, 573–579, doi:10.1111/2041-210X.12512.
47. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2020. Available online: <https://www.R-project.org/> (accessed on 1 March 2021).
48. Shipley, B. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* **2009**, *90*, 363–368, doi:10.1890/08-1034.1.
49. Shipley, B. The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology* **2013**, *94*, 560–564, doi:10.1890/12-0976.1.
50. Ogilvie, J.E.; Griffin, S.R.; Gezon, Z.J.; Inouye, B.D.; Underwood, N.; Inouye, D.W.; Irwin, R.E. Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology. *Ecol. Lett.* **2017**, *20*, 1507–1515, doi:10.1111/ele.12854.
51. Steffan-Dewenter, I.; Münzenberg, U.; Büger, C.; Thies, C.; Tschardt, T. Scale-Dependent Effects of Landscape Context on Three Pollinator Guilds. *Ecology* **2002**, *83*, 1421–1432.
52. Öckinger, E.; Smith, H.G. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* **2007**, *44*, 50–59, doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01250.x.
53. Proesmans, W.; Bonte, D.; Smaghe, G.; Meeus, I.; Decocq, G.; Spicher, F.; Kolb, A.; Lemke, I.; Diekmann, M.; Bruun, H.H.; et al. Small forest patches as pollinator habitat: oases in an agricultural desert? *Landsc. Ecol.* **2019**, *34*, 487–501, doi:10.1007/s10980-019-00782-2.
54. Holland, J.M.; Douma, J.C.; Crowley, L.; James, L.; Kor, L.; Stevenson, D.R.W.; Smith, B.M. Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **2017**, *37*, doi:10.1007/s13593-017-0434-x.
55. Raderschall, C.A.; Bommarco, R.; Lindström, S.A.M.; Lundin, O. Landscape crop diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators, pollination benefit and yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2021**, *306*, doi:10.1016/j.agee.2020.107189.
56. Carré, G.; Roche, P.; Chifflet, R.; Morison, N.; Bommarco, R.; Harrison-Cripps, J.; Krewenka, K.; Potts, S.G.; Roberts, S.P.M.; Rodet, G.; et al. Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2009**, *133*, 40–47, doi:10.1016/j.agee.2009.05.001.
57. Bartual, A.M.; Sutter, L.; Bocci, G.; Moonen, A.C.; Cresswell, J.; Entling, M.; Giffard, B.; Jacot, K.; Jeanneret, P.; Holland, J.; et al. The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2019**, *279*, 43–52, doi:10.1016/j.agee.2019.04.009.
58. Holzschuh, A.; Dainese, M.; González-Varo, J.P.; Mudri-Stojnić, S.; Riedinger, V.; Rundlöf, M.; Scheper, J.; Wickens, J.B.; Wickens, V.J.; Bommarco, R.; et al. Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecol. Lett.* **2016**, *19*, 1228–1236, doi:10.1111/ele.12657.
59. Bailey, S.; Requier, F.; Nusillard, B.; Roberts, S.P.M.; Potts, S.G.; Bouget, C. Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecol. Evol.* **2014**, *4*, 370–380, doi:10.1002/ece3.924.
60. Nayak, G.K.; Roberts, S.P.M.; Garratt, M.; Breeze, T.D.; Tscheulin, T.; Harrison-Cripps, J.; Vogiatzakis, I.N.; Stirpe, M.T.; Potts, S.G. Interactive effect of floral abundance and semi-natural habitats on pollinators in field beans (*Vicia faba*). *Agric. Ecosyst. Environ.* **2015**, *199*, 58–66, doi:10.1016/j.agee.2014.08.016.
61. Ernoult, A.; Vialatte, A.; Butet, A.; Michel, N.; Rantier, Y.; Jambon, O.; Burel, F. Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2013**, *166*, 15–27, doi:10.1016/j.agee.2012.07.004.
62. Liivamägi, A. Variation in the Habitat Requirements of Pollinating Insects in Semi-Natural Meadows. Master's Thesis, Michigan State University, East Lansing, MI, USA, 2014.

63. Van Geert, A.; Van Rossum, F.; Triest, L. Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *J. Ecol.* **2010**, *98*, 178–187, doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01600.x.
64. Geslin, B.; Gachet, S.; Deschamps-cottin, M.; Flacher, F.; Ignace, B.; Knoploch, C.; Meineri, E.; Robles, C.; Schurr, L.; Le Féon, V. Bee hotels host a high abundance of exotic bees in an urban context. *Acta Oecologica* **2020**, *105*, 103556.
65. Connelly, H.; Poveda, K.; Loeb, G. Agriculture, Ecosystems and Environment Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2015**, *211*, 51–56, doi:10.1016/j.agee.2015.05.004.
66. Sihag, R.C. Effect of pesticides and bee pollination on seed yield of some crops in India. *J. Apic. Res.* **1988**, *27*, 49–54, doi:10.1080/00218839.1988.11100781.
67. Garibaldi, L.A.; Steffan-Dewenter, I.; Winfree, R.; Aizen, M.A.; Bommarco, R.; Cunningham, S.A.; Kremen, C.; Carvalheiro, L.G.; Harder, L.D.; Afik, O.; et al. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* **2013**, *340*, 1608–1611, doi:10.1126/science.1230200.
68. Woodcock, B.A.; Garratt, M.P.D.; Powney, G.D.; Shaw, R.F.; Osborne, J.L.; Soroka, J.; Lindström, S.A.M.; Stanley, D.; Ouvrard, P.; Edwards, M.E.; et al. Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nat. Commun.* **2019**, *10*, 1481, doi:10.1038/s41467-019-09393-6.
69. Senapathi, D.; Fründ, J.; Albrecht, M.; Garratt, M.P.D.; Kleijn, D.; Brian, J.; Potts, S.G.; An, J.; Anderson, G.; Baensch, S.; et al. Diversity increases temporal stability in global crop pollinator communities. *Proc. R. Soc. B* **2021**, *288*, 1–20.
70. Mallinger, R.E.; Gratton, C. Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* **2015**, *52*, 323–330, doi:10.1111/1365-2664.12377.
71. Frund, J.; Dormann, C.F.; Holzschuh, A.; Tschamtkke, T. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* **2013**, *94*, 2042–2054, doi:10.1890/12-1620.1.
72. Gagic, V.; Bartomeus, I.; Jonsson, T.; Taylor, A.; Winqvist, C.; Fischer, C.; Slade, E.M.; Steffan-Dewenter, I.; Emmerson, M.; Potts, S.G.; et al. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **2015**, *282*, 20142620, doi:10.1098/rspb.2014.2620.
73. Hoehn, P.; Tschamtkke, T.; Tylianakis, J.M.; Steffan-dewenter, I. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **2008**, *275*, 2283–2291, doi:10.1098/rspb.2008.0405.
74. Blitzer, E.J.; Gibbs, J.; Park, M.G.; Danforth, B.N. Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2016**, *221*, 1–7, doi:10.1016/j.agee.2016.01.004.
75. Niemirski, R.; Zych, M. Fly pollination of dichogamous *Angelica sylvestris* (Apiaceae): How (functionally) specialized can a (morphologically) generalized plant be? *Plant. Syst. Evol.* **2011**, *294*, 147–158, doi:10.1007/s00606-011-0454-y.
76. Hermansen, T.D.; Britton, D.R.; Ayre, D.J.; Minchinton, T.E. Identifying the real pollinators? Exotic honeybees are the dominant flower visitors and only effective pollinators of *Avicennia marina* in Australian temperate mangroves. *Estuaries Coasts* **2014**, *37*, 621–635, doi:10.1007/s12237-013-9711-3.
77. Logan, M. *Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide*; John Wiley & Sons Ltd.: Chichester, UK, 2010; ISBN 9781444319620.
78. Muratet, A.; Fontaine, B. Contrasting impacts of pesticides on butterflies and bumblebees in private gardens in France. *Biol. Conserv.* **2015**, *182*, 148–154, doi:10.1016/j.biocon.2014.11.045.
79. Cresswell, J.E.; Osborne, J.L. The effect of patch size and separation on bumblebee foraging in oilseed rape: Implications for gene flow. *J. Appl. Ecol.* **2004**, *41*, 539–546, doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00912.x.
80. Xie, Z.; Wang, J.; Pan, D.; An, J. Landscape-modified concentration effect and waylaying effect of bees and their consequences on pollination of mass-flowering plants in agricultural ecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* **2019**, *280*, 24–34, doi:10.1016/j.agee.2019.04.023.
81. Wenninger, A.; Kim, T.N.; Spiesman, B.J.; Gratton, C. Contrasting foraging patterns: Testing resource-concentration and dilution effects with pollinators and seed predators. *Insects* **2016**, *7*, 23, doi:10.3390/insects7020023.
82. Essenberg, C.J. Scale-dependent shifts in the species composition of flower visitors with changing floral density. *Oecologia* **2013**, *171*, 187–196, doi:10.1007/s00442-012-2391-z.

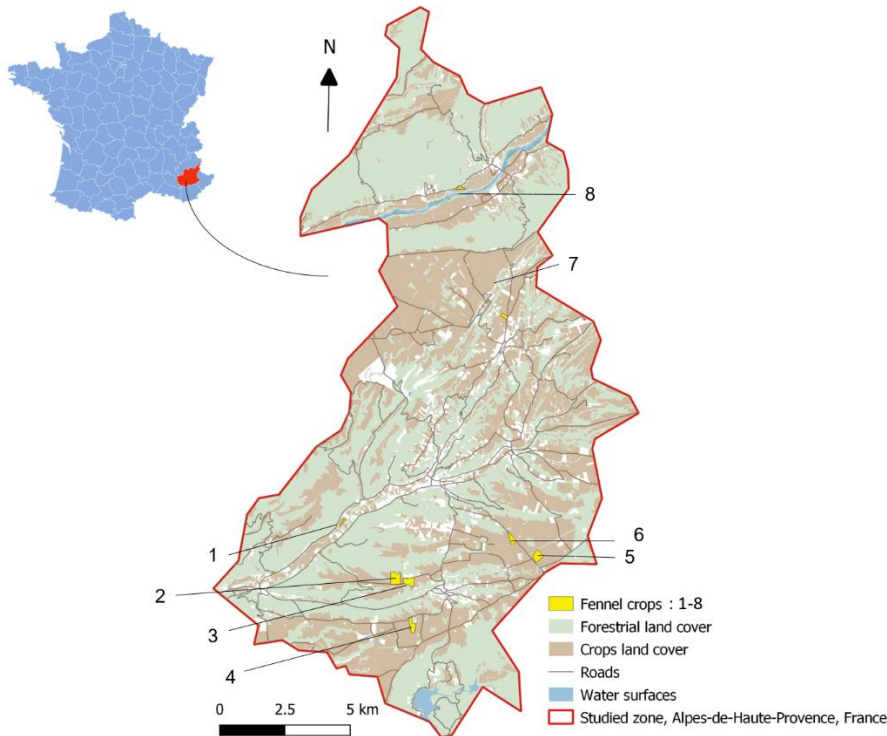
Chapitre 3

Le type de parcelle adjacente et les pratiques apicoles influencent-ils la communauté d'insectes visiteurs du fenouil et la quantité d'anéthole contenue dans les fruits ?

Chapitre 3 : Le type de parcelle adjacente et les pratiques apicoles influencent-ils la communauté d'insectes visiteurs du fenouil et la quantité d'anéthole contenue dans les fruits ?

Les sites d'études :

8 parcelles de fenouil, Plateau de Valensole, Alpes-de-Haute-Provence (France)



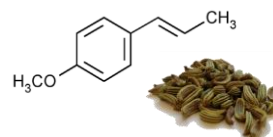
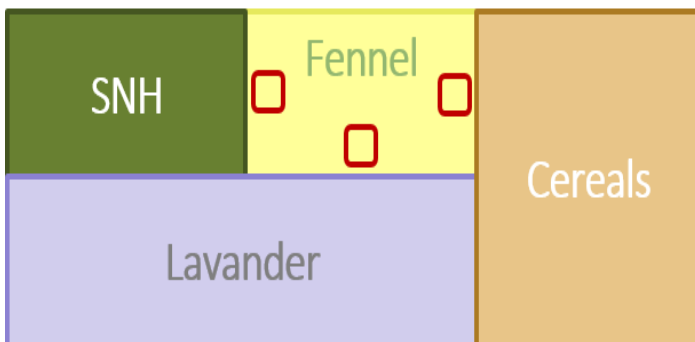
Les questions

Quel est le type de parcelle adjacente (habitat semi-naturel, culture à floraison massive ou culture non-entomophile) qui est la plus favorable à l'abondance et la diversité d'insectes et en abeilles visiteurs du fenouil ? Quelle est l'influence de ces insectes sur la quantité d'anéthole ?

Design expérimental et facteurs mesurés

5Min Fréquence de visites des insectes classés en morpho

5Min Captures au filet et identifications



Nombre de fruits formés et quantification de l'anéthole

Contexte et problématique

Nous avons confirmé l'importance de la pollinisation entomophile pour la production de fruits chez le fenouil et l'association positive entre diversité d'insectes et production d'huile essentielle (Chapitre 1 et 2). Nous avons également montré l'importance pour cette diversité de la proximité des milieux semi-naturels et de l'hétérogénéité des habitats. Cette hétérogénéité permettrait un accès facilité à une plus grande quantité et diversité de ressources florales et sites de nidification. En effet, si certaines cultures comme les grandes monocultures de blé (anémophile), ne procurent pas de ressources alimentaires florales pour les insectes (Mendoza-García et al. 2018; Thom et al. 2018), certains autres habitats en milieux agricoles peuvent être bénéfiques aux insectes grâce aux ressources de nidification ou alimentaires qu'ils fournissent (Steffan-Dewenter et al. 2002; Torne-Noguera et al. 2014; Proesmans et al. 2019). Parmi eux, nous pouvons citer, par exemple, les habitats semi-naturels comme les haies, les prairies permanentes, les bandes fleuries (Ricketts et al. 2008; Bailey et al. 2014; Geslin et al. 2016; Holland et al. 2017; Schurr et al. 2021), ou encore les cultures à floraison massives (Holzschuh et al. 2013; Diekötter et al. 2014; Riedinger et al. 2015 mais voir Holzschuh et al. 2016). Ainsi, si l'on s'intéresse à une culture particulière, selon le type d'habitat présent à proximité directe, ce dernier peut, soit dissuader les déplacements des insectes depuis cet habitat vers la culture considérée ou de la culture vers cet habitat, ou bien les favoriser, ou encore diluer (voir partie V- 1) (a) v- de l'introduction générale) l'abondance des insectes floricoles dans l'environnement (Kovács-Hostyánszki et al. 2013; Holzschuh et al. 2016). En effet, les insectes pourraient par exemple passer de l'habitat semi-naturel vers les cultures voisines (Haenke et al. 2009, 2014), et inversement, la proximité d'une culture à floraison massive pourrait diluer l'abondance des pollinisateurs floricoles disponibles (Holzschuh et al. 2011, 2016; Montero-Castaño et al. 2016). Une étude sur la co-occurrence de floraisons entre des pommiers et des fraisiers a d'ailleurs montré que la floraison des pommiers avait un rôle sur l'attractivité de la fraise pour les pollinisateurs, mais que ce rôle dépendait du stade de floraison (Grab et al. 2017 ; Fig. III.1.).



Fig. III. 1. Compétition et facilitation lors de la co-occurrence de floraisons entre deux cultures à floraison massive (Grab et al. 2018)

En d'autres termes, au pic de floraison des pommiers, l'abondance des insectes sur les fraisiers était plus faible dans les paysages présentant un fort couvert de pommiers, alors que c'était l'inverse en fin de floraison. De même, la présence de colza dans le paysage semble influencer la pollinisation du pommier en attirant une partie de ses pollinisateurs (Osterman et al. 2021b). Les paysages agricoles constituant la plupart du temps une mosaïque d'habitats (Hendrickx et al. 2007; Kennedy et al. 2013; Steckel et al. 2014; Du Clos et al. 2020; Schurr et al. 2021), l'importance des habitats adjacents pour la pollinisation des cultures pourrait donc être majeure. La culture à floraison massive la plus étudiée est le colza, mais le lavandin, culture très importante en Provence en raison du commerce lucratif de l'huile essentielle et du miel de lavande, ainsi que le fenouil aromatique, en font également partie. Considérant que ces cultures fournissent entre 30 et 35 millions de fleurs par hectare⁹ pendant une période de trois à quatre semaines pour le lavandin, et de près de trois mois pour le fenouil (Schurr et al. 2022, révisions majeures ; Chapitre 1), ces cultures sont supposées fournir une grande quantité de ressources pour les insectes. Dans ce chapitre, nous avons étudié l'impact de l'habitat adjacent sur la communauté d'insectes visiteurs du fenouil. La culture de fenouil, dépendante des pollinisateurs et subissant une baisse de 86% de son rendement en l'absence de pollinisateurs (Schurr et al. 2022, révisions majeures ; Chapitre 1), a été établie sur le plateau de Valensole il y a 13 ans mais, le lien entre la configuration locale des habitats autour des parcelles de fenouil et les insectes visiteurs des fleurs de fenouil, ainsi que l'effet potentiel sur le rendement en anéthole, n'a jusqu'à présent pas été étudié.

Certaines études ont néanmoins déjà exploré l'importance de la pollinisation des cultures de fenouil par les insectes pour la formation de fruits ou de graines ou la quantité d'huile essentielle (Chaudhary 2006; Meena et al. 2015; Salami et al. 2016). Dans le précédent chapitre, nous avons également commencé, à une plus large échelle spatiale, à donner quelques éléments de caractérisation de ce lien, en décrivant l'importance de la diversité en insectes le long des parcelles de fenouil, pilotée par l'hétérogénéité du paysage et la proximité des haies et des bosquets, pour la quantité d'huile essentielle de fenouil produite (Schurr et al. 2021). Néanmoins, les différentes familles d'insectes visitant réellement ses fleurs n'ont probablement pas le même rôle dans la pollinisation du fenouil. Par exemple, les abeilles (sauvages comme domestiques) sont, du fait de leur comportement, leur *habitus* et leur morphologie, considérées comme les plus efficaces pollinisateurs des plantes. Il existe donc encore une méconnaissance du rôle relatif des visiteurs des fleurs de fenouil sur les variations de la quantité d'anéthole des fruits. Nous avons pointé dans le précédent chapitre l'importance de préciser ce rôle, par exemple en se focalisant sur les insectes visitant

⁹ 35 753 767 ± 32 378 941 fleurs de lavandin par hectare, et 357 402 796 ± 10 185 981 fleurs de fenouil par hectare

les fleurs (et non plus sur l'ensemble de la communauté du milieu), et en évaluant leur effet directement sur le rendement en anéthole issu des fruits.

Au cours de ce troisième chapitre, nous avons donc exploré l'effet de trois habitats adjacents : les semi-naturels (SNH), les cultures à floraison massive (MFC), et les céréales (cultures non-entomophiles) sur a) la fréquence de visites et la richesse en familles des insectes totaux sur les fleurs de fenouil, b) la fréquence de visites et la richesse en espèces d'abeilles sur les fleurs de fenouil, et enfin c) le lien entre les communautés d'insectes - fréquence de visites et diversité, d'insectes en général et d'abeilles en particulier, et le rendement du fenouil en anéthole. Nous avons également vérifié l'influence des habitats adjacents sur le nombre de fruits et la quantité d'anéthole produits. Compte tenu de l'importance du SNH dans la richesse en familles d'insectes capturées le long des champs de fenouil dans le chapitre 2 (Schurr et al. 2021), nous avons émis l'hypothèse que la proximité du SNH augmentera à la fois les visites d'insectes et le rendement du fenouil.

Pour répondre à ces questions, nous avons sélectionné des parcelles de fenouil présentant trois types de parcelles adjacentes :

- Type « habitat semi-naturel » (SNH ; Fig. III.2.a) : il correspond aux haies épaisses ou aux bosquets. Nous avons déjà montré un effet positif de la proximité de ce type de milieu sur la communauté d'insectes le long des parcelles de fenouil dans le chapitre 2, et nous souhaitons vérifier cet effet sur les visiteurs capturés directement sur les fleurs du fenouil, comparativement à d'autres habitats.
- Type « culture non-entomophile » (Fig. III.2.b) : il correspond à des cultures céréalières (blé, orge...) qui ne sont pas pollinisées par les insectes et ne leur fournissent donc pas de ressources florales. Ces habitats sont plutôt vus comme négatifs pour les insectes pollinisateurs en milieux agricoles.
- Type « culture à floraison massive (MFC ; Fig. III.2.c) » : il correspond à la culture à floraison massive la plus répandue sur le plateau de Valensole, à savoir le lavandin. Il a souvent été montré que les MFC étaient un milieu positif pour les insectes floricoles en zones agricoles.



Fig. III. 2. Exemples des différents types d'habitat adjacent : a) habitat semi-naturel (SNH), Allemagne-en-Provence (France) ; b) culture non-entomophile (céréales), Riez (France) ; c) culture à floraison massive (MFC, lavandin), Riez (France)

Au milieu de chaque bordure de parcelle, nous avons matérialisé des quadrats d'observation (60 cm de côté, Fig. III. 3.) dans lesquels nous avons (a) comptabilisé la fréquence de visites des insectes classés en morphogroupes (= le nombre de visites réalisées par les insectes dans les fleurs du quadrat, pendant cinq minutes), et (b) capturé les insectes visitant les fleurs de fenouil (Fig. III.4.a.).

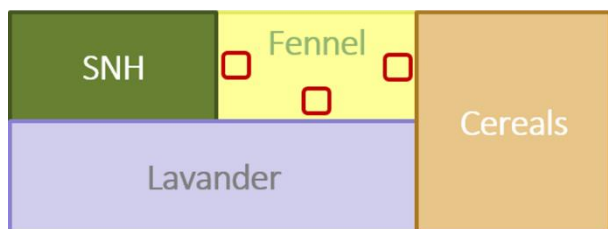


Fig. III.3. Exemple de design expérimentale des quadrats d'observation dans le fenouil selon le type d'habitat adjacent. Les carrés rouges sont des quadrat d'observation de 60 cm de côté (0.36 m²), matérialisés par des rubalises.

Les spécimens capturés ont ensuite été identifiés en laboratoire au niveau taxonomique le plus bas possible et au moins au niveau de la famille (Fig. III.4.b.). Les abeilles sauvages ont été envoyées à des spécialistes pour être déterminées au niveau de l'espèce (merci à David Genoud et Matthieu Aubert). La richesse des familles d'insectes visiteurs du fenouil et la richesse spécifique d'abeilles ont ainsi pu être déterminées.

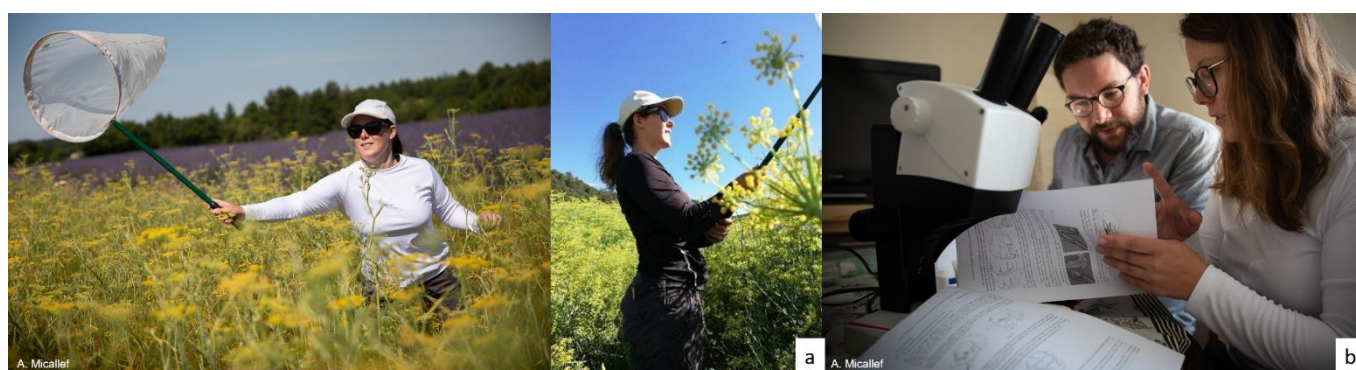


Fig. III-4. Captures au filet (a) et identification des spécimens capturés (b)

À la fin de la floraison, tous les fruits de fenouil des quadrats ont ensuite été récoltés et comptés, et une extraction et une quantification de leur contenance en anéthole a été réalisée par Chromatographie Gazeuse couplée à un Spectromètre de Masse (GC-MS ; Encadré n°3).

Discussion des résultats et conclusion

Influence de l'habitat adjacent

Sur les groupes d'insectes explorés (abeilles, abeilles sauvages, abeilles domestiques, diptères, syrphes, coléoptères, autres insectes) seules les abeilles, et les abeilles domestiques étaient associées au rendement. Nous avons donc conservé les insectes totaux, les abeilles (domestiques et sauvages) et les abeilles domestiques pour nos interprétations. Nous avons mis en évidence que l'habitat adjacent le plus favorable aux insectes était différent selon le groupe d'insectes considéré (insectes totaux ou abeilles), et le niveau de détermination (famille ou espèce). Nous avons montré, en concordance avec le chapitre précédent, que la proximité au SNH menait à une plus grande richesse de familles d'insectes dans le fenouil par rapport aux cultures de lavandin et de céréales. En revanche, la richesse d'espèces d'abeilles était positivement associée à la proximité des céréales. L'influence positive des parcelles céréalières adjacentes sur la richesse d'espèces d'abeilles dans les cultures de fenouil était, à première vue, inattendue. En effet, la disponibilité des ressources florales influence l'abondance et la diversité des insectes (Roulston and Goodell 2011), et comme les céréales ne fournissent pas beaucoup de ressources aux insectes floricoles (espèces végétales non entomophiles), elles sont souvent considérées comme des habitats négatifs pour les insectes (Mendoza-García et al. 2018; Thom et al. 2018). Le peu de ressources florales disponibles dans ces cultures était dû à la présence de certaines plantes sauvages communément rencontrées dans les champs de céréales du bassin méditerranéen (*Daucus carota*, *Papaver rhoeas*, *Anagallis arvensis*, etc.). De plus, comme les MFC peuvent diluer la densité des pollinisateurs dans l'environnement (Holzschuh et al. 2016), la proximité des céréales pourrait être bénéfique pour l'attraction du fenouil pour les abeilles augmentant leur diversité. Les processus de complémentation et de supplémentation du paysage, propres à chaque espèce, peuvent également expliquer ce résultat. Les déplacements des abeilles sont définitivement dictés par la disponibilité des ressources. Dans notre cas, les cultures de céréales peuvent fournir un sol nu pour les abeilles nichant au sol et être favorables à leur diversité dans les MFC adjacentes, dans lesquelles elles peuvent trouver des ressources alimentaires abondantes (Morandin and Winston 2005; Carvalheiro et al. 2010). En effet, comme les ressources de nidification sont tout autant importantes que les ressources florales dans la structuration des communautés d'insectes en milieux agricoles (Martins et al. 2018), cela pourrait expliquer l'effet positif des céréales sur la diversité d'abeilles (la liste des espèces d'abeilles capturées dans ce chapitre est disponible en Annexe 3), et l'intérêt des SNH pour les insectes en général. Nous n'avons pas montré d'effet de la proximité des MFC sur les insectes totaux ou les abeilles. Les déplacements des insectes entre les parcelles ne doivent pas seulement être vus d'un point de vue

spatial, la composante temporelle est également importante. En effet, la date de floraison des cultures et leur récolte sont à prendre en compte puisqu'il a déjà été démontré que les cultures à floraison massive précoces peuvent atténuer la dilution de la densité de pollinisateurs dans l'environnement (Riedinger et al. 2014). Il apparaît alors important d'intégrer ces dates dans nos analyses futures et nos résultats restent donc à préciser en séparant l'effet de la lavande selon sa période de floraison et de récolte.

Cependant, l'absence d'effet positif des MFC sur les insectes pourrait aussi être expliquée par les pratiques agricoles utilisées sur ces cultures, notamment le lavandin pour notre exemple, que ce soit du point de vue des produits chimiques et/ou de la lutte mécanique contre les mauvaises herbes entre les rangées (destruction des nids au sol). Enfin, les fleurs de lavandin pourraient ne pas être si rentables pour les insectes. En effet, la morphologie des fleurs tubulaires rend l'accès difficile pour certains types d'insectes. De plus, le lavandin (hybride stérile de la lavande), bien que connu depuis longtemps pour fournir du nectar, ne produit pas de pollen (Barbier 1963). Étonnamment et malgré le peu d'avantages qui semblent être apportés par la proximité des MFC aux insectes, nous avons trouvé une meilleure quantité d'anéthole dans les fruits proches des MFC que d'autres habitats. Cela signifie que, même si le fenouil est capable d'attirer une grande diversité d'insectes, la production du fenouil pourrait reposer sur quelques espèces de pollinisateurs efficaces (Herrera 1987; Fumero-Cabán and Meléndez-Ackerman 2007; King et al. 2013; Maruyama et al. 2018 ; Encadré n°1). Cela reste à explorer car nos résultats n'ont montré aucune influence positive du MFC sur la fréquence de visites des abeilles domestiques ou sauvages, ni sur aucun autre groupe d'insectes (diptères totaux, syrphidae, coléoptères...). Cela pourrait également signifier que le lien entre les insectes, le fenouil et la production du fenouil est complexe et dépendante du contexte. Par exemple, dans nos champs, la synchronicité entre la floraison du fenouil et celle de la lavande n'est pas parfaite. Comme dans Osterman et al. (2021), l'effet de la proximité de la lavande sur les fleurs-visiteurs du fenouil pourrait donc varier en fonction du nombre de fleurs de lavande en fleurs

Communauté d'insectes visiteurs du fenouil et son influence sur sa production

En cohérence avec le chapitre 2, nous avons à nouveau montré que le fenouil était une espèce généraliste. Différentes techniques de capture entraînent une description différente de la communauté d'insectes étudiée, et certaines espèces ne semblent être capturées que via l'une ou l'autre des méthodes de capture, que nous jugeons donc complémentaires (voir partie II- 1) (a) de la discussion générale). Dans le chapitre 2, nous n'avons pas observé d'effet de l'abondance en insectes sur la quantité d'huile essentielle produite (Schurr et al. 2021). Cela semble se confirmer dans ce chapitre puisque la fréquence de visites des insectes n'a, à nouveau, pas d'influence sur la production de fruits ni sur la quantité

d'anéthole. Néanmoins, nous avons montré une influence positive de la richesse des familles d'insectes sur la quantité d'huile essentielle produite (Schurr et al. 2021) alors que, dans ce chapitre, cette diversité semble à l'inverse impacter négativement la production de fruits et la quantité d'anéthole. Cette variation pourrait s'expliquer par l'échelle de la mesure du rendement. En effet, la mesure de l'huile essentielle dans l'article précédent a été faite au niveau des cultures sans prêter attention à l'influence locale des habitats voisins qui peuvent interagir avec l'effet de la diversité des insectes via certaines caractéristiques abiotiques (ombre des haies, vent au niveau des céréales...). Aussi, cela pourrait signifier que la diversité des insectes est importante pour améliorer la quantité de la production, mais peut-être pas pour en améliorer la qualité de la production en termes de rendement en anéthole.

Nous avons montré que les hyménoptères, surtout les abeilles domestiques (*Apis mellifera*), étaient les visiteurs principaux du fenouil. La dominance de l'abeille domestique n'est pas une surprise au vu de l'intense apiculture dans le sud de la France et particulièrement sur le plateau de Valensole pour la production de miel de lavande. Nous avons trouvé un effet positif de la fréquence de visites des abeilles sur la quantité d'anéthole, qui est pourrait être dû aux abeilles domestiques. En effet, cette espèce est connue pour être un bon pollinisateur essentiel à la reproduction de nombreuses plantes (Morse 1991; Aebi et al. 2006; Rader et al. 2009; Geslin et al. 2017a). La position des ruches proche du lavandin (pour la production du lucratif miel de lavande) pourrait alors expliquer l'influence positive du voisinage des MFC sur la production de fruits et la quantité d'anéthole (Rader et al. 2009; Gaines-Day and Gratton 2016), même si l'on n'a pas montré de lien entre la fréquence de visites ou la diversité des abeilles et la proximité des MFC. De plus, l'effet des abeilles domestiques n'est pas lié à la reproduction du fenouil ici (c'est-à-dire à la production de fruits) mais à la quantité d'anéthole. Il se pourrait que l'anéthole soit produit en plus grande quantité comme réponse défensive à la surexploitation des fleurs par les abeilles, d'autant que l'anéthole semble être répulsif pour certains insectes, bien que cela reste à vérifier (Alkan and Ertürk 2020; Wang et al. 2021). En effet, l'influence négative des survisitations des fleurs par les insectes pourrait diminuer la quantité et la qualité des fruits (Sáez et al. 2014). Nous pouvons aussi faire l'hypothèse que lorsque le fenouil est trop visité, les fleurs puisent beaucoup d'énergie pour produire du nectar (Cariso, Schurr et al 2022, soumis), alors, ce qui pourrait réduire la disponibilité en composés nécessaires pour produire des molécules sur l'ensemble de ses voies métaboliques de sorte que les voies les plus simples et les moins coûteuses soient privilégiées, comme celles impliquant l'anéthole, augmentant ainsi les quantités produites.

Néanmoins, il faut garder à l'esprit que conserver uniquement l'abeille domestique ne suffit pas à stabiliser et maintenir les écosystèmes sur la durée. En effet, il existe un danger de confier l'ensemble du service de pollinisation à une seule espèce dans un contexte de crise de pollinisation avec les risques que cela comporterait si les populations de cette espèce déclinaient ou si la demande pour le service de pollinisation augmentait plus rapidement que le nombre de colonies d'abeilles domestiques ou que les populations d'insectes floricoles sauvages disponibles (Aizen and Harder 2009; Schulp et al. 2014; Reilly et al. 2020; Osterman et al. 2021a). De plus, la dominance des abeilles mellifères pourrait avoir des impacts négatifs sur la diversité des abeilles sauvages (Rollin and Garibaldi 2019; Weekers et al. 2022). Or, nous avons également montré l'importance de la diversité des abeilles dans la quantité d'anéthole.

Finalement, cette étude a montré que le bénéfice de certains habitats varie en fonction du groupe d'insecte considéré. De nombreux concepts interviennent en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires et de nidification (dilution, complémentarité, etc.). Nous n'avons pas trouvé d'influence positive de la proximité des cultures à floraison massive sur la fréquence de visites des insectes et des abeilles ni sur leur diversité, alors que cet habitat adjacent a conduit à une plus forte quantité d'anéthole. Nous avons confirmé que les SNH sont bénéfiques pour la diversité des insectes. Étonnamment, nous avons montré une influence positive de la proximité des céréales sur la diversité des abeilles. La production de fruits n'a pas été influencée par les abeilles mais nous avons montré que la complémentarité entre la fréquence de visites des abeilles mellifères et la diversité des abeilles est importante pour la production en quantité d'anéthole. D'autres facteurs semblent intervenir dans le rendement du fenouil et la structuration de la communauté plantes-insectes, et le lien avec la production agricole est un système complexe avec de nombreux facteurs locaux qui pourraient intervenir. Dans tous les cas et comme déjà largement documenté dans la littérature, ces résultats plaident en faveur du maintien d'un paysage diversifié en milieux agricoles.

Les apports pour les différents acteurs

Scientifique fondamental	Société PRF	Agriculteurs
Déterminer les insectes susceptibles de polliniser le fenouil	Respecter la démarche RSE prônant une acquisition des matières premières des produits la plus respectueuse de l'environnement possible	Connaître les insectes à préserver pour la pollinisation
Connaître les cultures favorables aux insectes du fenouil (apport de ressources floricoles ou de sites de nidification)	Et Communiquer en interne et en externe sur les valeurs de la société relatives au respect de la biodiversité et de l'environnement à toutes les étapes de la création des produits	Aider les producteurs dans le meilleur choix concernant : <ul style="list-style-type: none"> • La localisation des parcelles : maintenir l'hétérogénéité des habitats, • La gestion (itinéraires techniques, gestion des haies) pour le maintien de la biodiversité d'insectes Permettre la meilleure gestion raisonnée possible.
Conseiller les acteurs agricoles afin de freiner la disparition des insectes garants de notre alimentation		
CONCILIATION DES PRATIQUES AGRICOLES ET DE LA GESTION DES PARCELLES AVEC LE RESPECT DE LA BIODIVERSITÉ		

What makes a good neighbor? Importance of adjacent habitats on flower-visitors and yield of fennel.

Cette expérimentation, ses résultats et leur discussion sont détaillés dans l'article qui suit. Cet article est en préparation pour être soumis dans *Basic and Applied Ecology*.

What makes a good neighbor? Importance of adjacent habitats on flower-visitors and yield of fennel.

Schurr, L., Masotti, V., Affre, L., Gachet, S. & Geslin, B.

ABSTRACT

Agricultural landscapes are suffering more and more pressures on insect abundance and diversity. The loss of floral resources is considered as one of the multiple causes of insect decline. Some habitats such as semi-natural habitats (SNH) or mass-flowering crops (MFC), are considered beneficial to insects given the amount of resources they provide while other habitats such as wheat fields are not. Therefore, a neighboring habitat of a given crop could or not be attractive to flower visitors and compete or inversely promote insect spillover depending on its type. Hence, understanding the relative importance of local adjacent habitats for insect communities is fundamental because it can influence agricultural crop productions.

This study aimed to determine, in an agricultural landscape, how the type of adjacent habitat could influence the flower visitors of fennel and its yield in terms of anethole, a secondary plant compound of economic interest. At a local scale, we explored (1) the influence of the adjacent habitat (cereals, MFC or SNH) on insect and bee visitation rate, insect family richness and bee species richness, and (2) the link between visitation rate, richness of insects and bees, and the yield of fennel in term of fruit production and amount of anethole.

We showed that Hymenoptera, especially honey bees, were the main visitors of fennel crops. The adjacent habitat did not influence the visitation rate of insects but did influence its richness. We found a higher insect family richness foraging on fennel at the vicinity of SNH compared to MFC and cereals. Surprisingly, we did not find any influence of the vicinity of mass-flowering crops on insect and bee visitation rates nor on their richness. On the other hand, we found a higher bee species richness foraging on fennel adjacent to cereals compared to fennel adjacent to SNH and MFC. We did not show any link of the total insect visitation rate on the number of produced fruits nor on the

amount of anethole, but a positive association between the number of honey bee visits and the amount of anethole produced. We found that insect family richness was negatively linked to both fruit production and amount of anethole, but a positive association of bee species richness on the amount of anethole in fennel fruits. Given our results, we asked whether the production of fennel could be dependent on a few legitimate pollinating species. We discussed these results with regards to landscape complementary and supplementary processes, conditioning the shifts of specific species according to their resource needs.

KEY WORDS

Fennel – mass-flowering crops – semi-natural habitat – flower-visitors – crop yield – anethole

INTRODUCTION

Insects are essentials for the pollination of many crops and therefore for seed and fruit production (Bartomeus et al. 2014, 2022; Klein et al. 2007). However, agricultural landscapes are suffering more and more pressures affecting biodiversity in general, including insect abundance and diversity (Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019; Wagner 2020). Among all the pressures affecting insects, the decrease of floral resources has been highlighted to be pivotal in their decline (Potts et al. 2010; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Wagner 2020). Lack of resources can directly affect the survival and the reproduction of insects, but also indirectly lead to intra- or inter-specific competition for floral resources access (Herbertsson et al. 2016; Torné-Noguera et al. 2016; Ropars et al. 2019; Angelella et al. 2021). For example, large mono-cultures like wheat offer few or no resources for flower visiting insects (Thom et al. 2017; Mendoza-García et al. 2018). Being opposite, in agricultural landscapes, semi-natural areas such as hedgerows and flowering strip margins (Ricketts et al. 2008; Bailey et al. 2014; Geslin et al. 2016; Holland et al. 2017; Schurr et al. 2021) and mass flowering crops (Holzschuh et al. 2013; Diekötter et al. 2014; Riedinger et al. 2015) have been shown to provide floral resources to insects. This latter especially provides an important peak of floral resources for a

short period of time attracting many pollinators (Kovacs-Hostyanszki et al. 2013; Stanley & Stout, 2014). Therefore, for a particular crop, the vicinity of a habitat, depending on its type could either deter, attract, or dilute insects from visiting the crop (Kovács-hostyánszki et al. 2013). Indeed, insect could for example spillover from semi-natural habitat into neighboring crops (Haenke et al. 2009; 2014), and inversely the contiguity to a mass-flowering crops could dilute the abundance of flower-visitor pollinators available (Holzschuh et al. 2011; 2016; Montero-Castano et al. 2016). For example, Grab et al. (2017) showed for two co-blooming crops (apples and strawberries) that the effect of mass flowering apples on strawberry's attractiveness to pollinators was stage dependent. During the peak of apple bloom, the abundance of insects on strawberry was lower in landscapes presenting high cover of apple orchards whereas the opposite was true at the end of the flowering period of apple trees. In the same way, Osterman et al. (2021) found that honey bees could be drawn away from apple trees once the neighboring oilseed rape crops flourish.

The importance of the adjacent habitats for the pollination of a focal crop could therefore be major in agricultural landscapes that most of the times constitutes mosaic of heterogeneous habitats (Du Clos et al. 2020; Hendrickx et al. 2007; Kennedy et al. 2013a; Schurr et al. 2021a; Senapathi et al. 2017; Steckel et al. 2014). Here, we studied the impact of the adjacent habitat on the insect communities visiting fennel (*Foeniculum vulgare* Mill., 1768) and on its yield (number of fruits, anethole production). Fennel is a mass flowering and pollinator-dependent crop suffering a drop of 86% of its yield in the absence of pollinators (Schurr et al. 2022, under review). Fennel crops are cultivated to produce anise spirit retrieved from anethole secondary compound extracted from the fennel fruits. In the south of France, where this study takes place, the cultivation of fennel has increased lately from two ha in 2008 to 87 ha in 2021 with a forecasted cultivated area of 200 ha in 2023. In this context, it appears important to understand what drives the insect communities visiting fennel crops.

In this study, we explored the effect of three adjacent habitats, semi-naturals (SNH), mass-flowering crops (MFC) and non-entomophilous crops on total insect a) visitation rate, and b) family

richness, on bee c) visitation rate, and d) species richness, and e) the link between insect communities and fennel fruit production and in anethole yield. We also checked for the direct influence of adjacent habitats on the number of fruits produced and on anethole yield. Given the importance of SNH in the family richness captured along the fennel fields in a previous study (Schurr et al. 2021), we hypothesized that the vicinity to SNH will both increase insect visitation and fennel fruit production and yield.

MATERIAL AND METHODS

Study area and plant species

Aromatic fennel crops were located in southern France (“Plateau de Valensole”, Alpes-de-Haute-Provence; Supp. Mat. 1.). Fennel is a mass flowering crop presenting many small yellow flowers organized in umbellets forming large umbels (350 billion of flowers per hectare). Each fertilized fennel flower can produce a fruit containing up to two seeds. The variety used is called “Jupiter” and is developed by the Pernod-Ricard France® company.

Eight fennel fields were selected in the area studied based on their adjacent habitats. We decided to work on three types of adjacent habitat in regard to their cultivated area and representativeness: cereals (as non-entomophilous crops), lavender (as mass-flowering crops, MFC) and semi-natural shrub habitat (SNH). Lavender (*Lavandula x intermedia*, Lamiaceae) is the most important crop in the studied area and constitutes a major economic stake of the region. We selected our lavender crops to be sufficiently developed and flowered (avoiding the youngest crops in the first couple years of flowering). Lavender in our area produced more than 35 billion of flowers per ha. Cereals were the second main crops in the area and correspond to wheat (*Triticum sp.*) or barley fields (*Hordeum vulgare*). The semi-natural habitats (SNH) were wide mixed hedgerows (over three meters), groves of trees or shrubs, or abandoned patches of truffle oaks.

Experimental field design

Among the eight selected fields (Supp. Mat. 1.), four neighbored the three types of adjacent habitats (cereals, lavender, SNH). Two fields had two of the three adjacent habitats (cereals and SNH), and two were only adjacent to lavender. For each fennel crop, we selected a plot to be sampled of 0.36m² in the middle of the field and at least 2 meters inside the field (Fig.1).

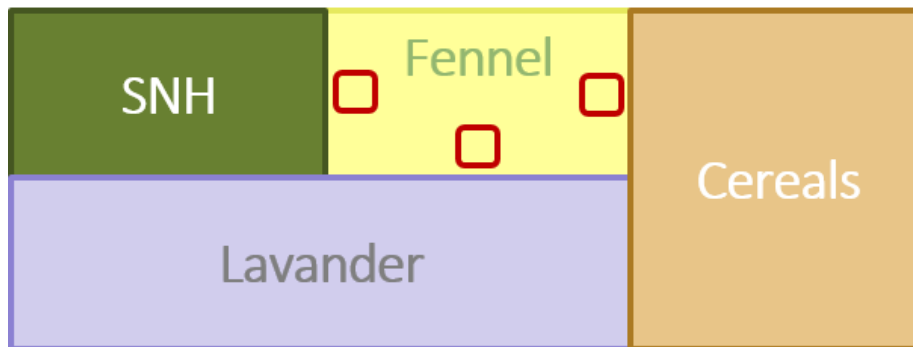


Fig.1. Example of sampled plots locations in a fennel crop according to the type of adjacent habitat. Red squares are sample plots of 0.36m².

Each sampled plot of 0.36 m² was discreetly materialized at two opposite angles with colored tape (Supp. Mat. 2.). In total, we sampled 18 plots, six plots immediately adjacent to lavender, six adjacent to cereals, and six adjacent to SNH. Each plot was sampled twice a week (except for one week in July when the weather only allowed us a single sampling) for six weeks (from June to July 2020) corresponding to a total of 66 samples for each adjacent habitat t (N=198 all plots confounded).

Insect community and visitation rate

Twice a week, we counted the number of visits on each 0.36 m² square plot during five minutes. We counted each interaction between insects and flowers (tongue contact or head plunging into the flower). Insects have been classified by order and some orders have been subdivided into easily recognizable morphological groups as follows: “*Hymenoptera*” (including “*honey bees*”, and “*wild bees*”), “*Diptera*” (including “*syrphidae*”), “*Coleoptera*” and “*others*”.

A five-minutes bout of captures followed the five-minutes visitation rate counts and each insect interacting with a flower of the plot was captured. Each insect was then identified to the lowest

possible taxonomic level and at least to the family level. Wild bees were sent to specialists to be determined to the species level (David Genoud and Matthieu Aubert).

In this paper, we used ‘bees’ to designate all bees (wild and honey bees) and mentioned ‘wild’ or ‘honey’ when we wanted to designate only one or the other.

Fruit production

At the end of the flowering season, and a day before crop harvest by the producers, all the fennel umbels in the observed plots were harvested. Fruits were then dried at ambient temperature before being separated from the umbels to be counted per plot using an automatic seed counter (Pfeuffer® CONTADOR).

Extraction and quantification of anethole

The amount of anethole (as fruit quality) retrieved from the fruits of the studied plots were obtained from the dried fruits. Prior to extraction, all fruits were stored in a sealed container, in a dry cool place. Extraction was made with 0.1g of fruits placed in 1 ml of cyclohexane in an ultrasound bath, for 5 minutes, at room temperature. The fruit extracts were then analyzed using a gas chromatograph (GC, 6890N, Agilent Technologies®) coupled to a mass spectrometer detector (MSD 5973, Agilent Technologies ®) following the method described in Schurr et al. (2021).

Statistical analysis

The influence of the type of adjacent habitat on (a) the fruit production and amount of anethole, b) the fennel insect visitation rate and family richness, and (c) bee visitation rate and species richness, were assessed using Kruskal-Wallis test to deal with non-normal data and the small amount of replicate. Then, a pairwise comparison using the “kruskalmc()” function (i.e., multiple comparison test between adjacent habitat types, after Kruskal–Wallis test) was performed (package “pgirmess”; R version 4.0.2 (2020-06-22); R Core Team, 2020).

The influence of (1) insect visitation rate and family richness, and (2) bee visitation rate and species richness on the fruit production and amount of anethole, were assessed using a fit linear mixed-effect model including a random effect for the fennel field identity to deal with pseudo replication (lmer with the “lmerTest” package; R version 4.0.2 (2020-06-22); R Core Team, 2020). The significance of the comparison between the three types of habitats were done using a post-hoc Tukey test (“glht” function; R version 4.0.2 (2020-06-22); R Core Team, 2020).

RESULTS

Fennel visitor insect community

We observed 21,134 interactions between insects and fennel flowers. Hymenoptera were responsible for 86% of interactions (including 79% from honey bees and 4% from wild bees). Coleoptera were responsible for 7% of interactions, Diptera for 6% of interactions (including 2% from Syrphidae), and the other insects were responsible for less than 0.5% of total interactions.

Regarding captures, 1,426 fennel visitor insects of which more than 63% are honey bees were trapped. Hymenopterans represented 74.0% of captures (more than 86% were honey bees), the Coleoptera represented 15.1%, 7.7% were Dipteran, and altogether the Hemiptera, the Lepidoptera and the Neuroptera represented less than 4% of captures. We collected insects from 43 insect families with net samplings: 15 Hymenoptera families, 11 Diptera families, 10 Coleoptera families, four Hemiptera families, one Lepidoptera and one Neuroptera families (plus one undetermined family, supplementary material 3). We sampled 40 bee species (supplementary material 3) belonging to five families (Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae). After the honeybee (*Apis mellifera*, Apidae, 911 specimens caught), the main genus in abundance was the *Lasioglossum* (38-40 specimens caught) from Halictidae family followed by *Hylaeus* (20 specimens caught) from Colletidae then the *Andrena* from Andrenidae (14 specimens caught; Supp. Mat. 2.). Among them, the more diverse genus was *Lasioglossum* (13 species) followed by *Andrena* (10 species) and *Hylaeus* (7 species; Supp. Mat. 2.).

Influence of the adjacent habitat on insect visitation rate and richness

The type of adjacent habitat did not influence the visitation rate of all insects confounded ($\chi^2 = 0.054$, $p\text{-value} > 0.05$) and no effect were found regarding each morphological group taken separately (Hymenoptera: $\chi^2 = 0.265$, $p\text{-value} > 0.05$, including bees: $\chi^2 = 0.115$, $p\text{-value} > 0.05$; Diptera: $\chi^2 = 0.115$, $p\text{-value} > 0.05$, including Syrphidae: $\chi^2 = 2.109$, $p\text{-value} > 0.05$; and Coleoptera: $\chi^2 = 3.200$, $p\text{-value} > 0.05$). However, on the one hand, the insect family richness visiting fennel was significantly higher at the vicinity of SNH compared to fennel fields adjacent to lavender or cereals ($\chi^2 = 18.111$; $p\text{-value} < 0.001$; Fig. 2).

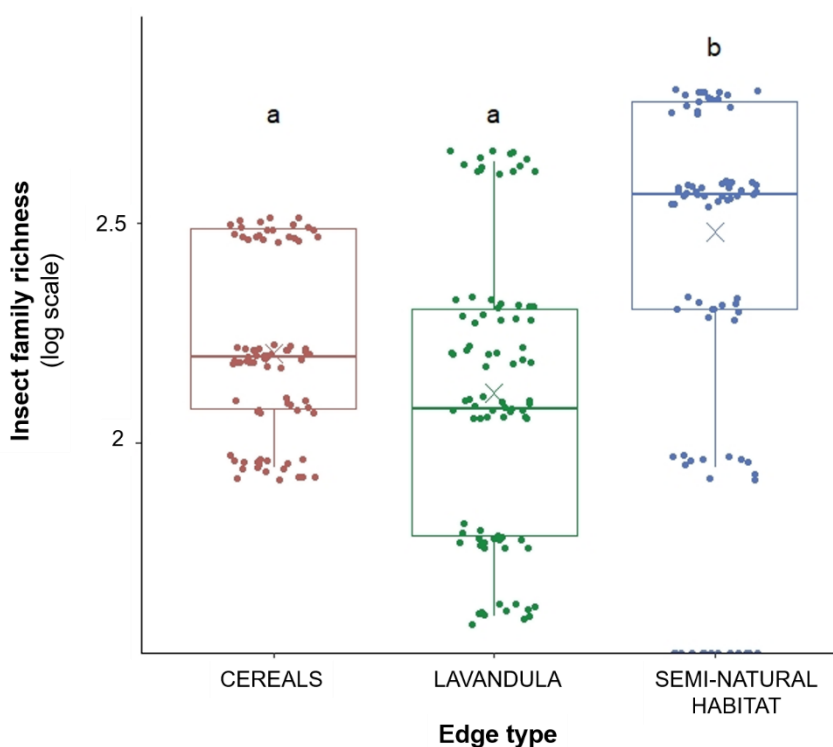


Fig.2. Insect family richness according to the type of adjacent habitat (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat; Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 18.111$; $p\text{-value} < 0.001$).

On the other hand, the bee species richness visiting fennel was more important at the vicinity of the cereals field compared to fennel fields adjacent to lavender or semi-natural habitats ($\chi^2 = 24.786$; $p\text{-value} < 0.001$; Fig. 3).

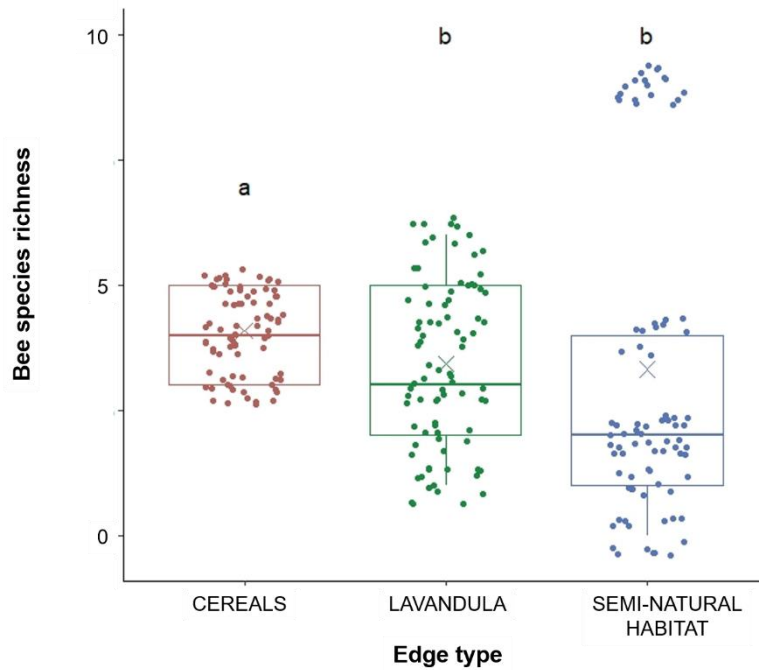


Fig.3. Bee species richness according to the type of adjacent habitat (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat; Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 24.786$; p -value < 0.001).

Influence of the adjacent habitat on fennel production

The number of fennel fruits was significantly higher in the field adjacent to MFC compared to cereals and SNH, and in the vicinity of cereals compared to SNH ($\chi^2 = 44.83$; p -value < 0.001 ; Fig. 4).

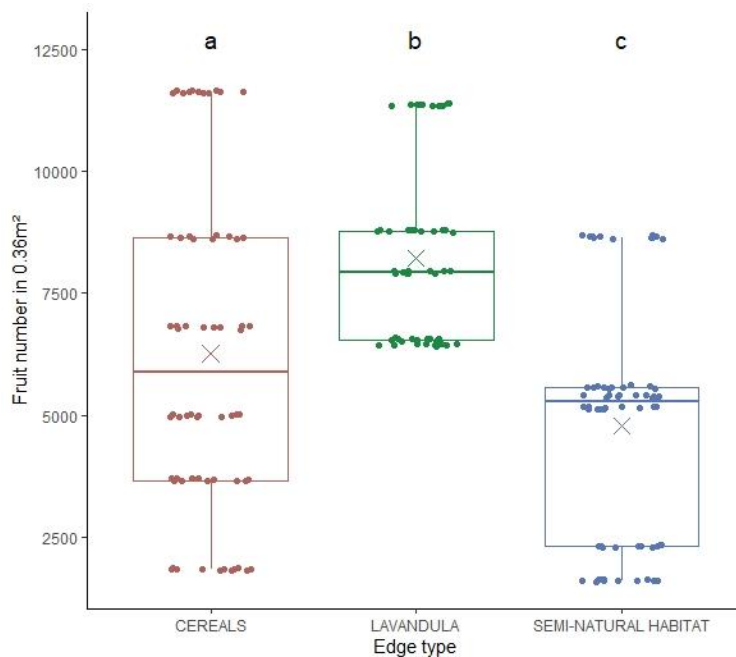


Fig. 4. Fennel fruit production (in the 0.36 m² observation plot) according to the different types of adjacent to fennel habitats (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat; Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 44.83$; p -value < 0.001).

The amount of anethole was also higher in fennel fields adjacent to MFC compared to cereals and SNH ($\chi^2 = 17.491$; p -value < 0.001 ; Fig. 5).

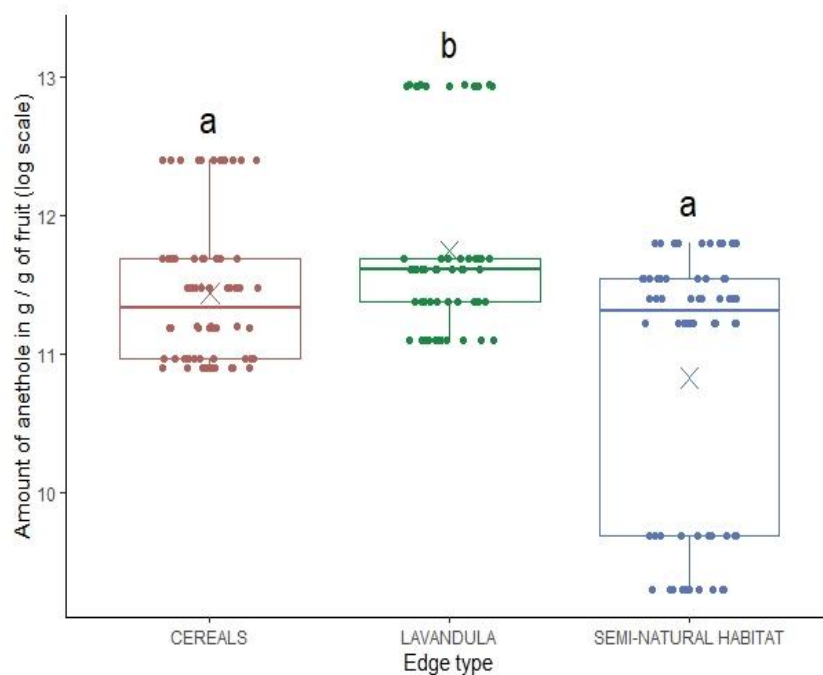


Fig. 5. Amount of anethole (log scale, g / g of fruit) according to the different types of adjacent to fennel habitats (cereals, massive flowering lavender crop or semi-natural habitat; Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 17.491$; p -value < 0.001).

Influence of insect community on the fennel production

We did not show any influence of the visitation rate of all insects ($E = -0.3977$, p -value > 0.05) nor bees ($E = 1.399$, p -value > 0.05) on the fennel fruit production nor on the amount of anethole ($E = 0.12760$, p -value > 0.05). Nevertheless, we found a positive effect of the visitation rate of bees ($E = 177.688$, p -value = 0.023) on the amount of anethole, this was particularly true for honey bees ($E = 196.832$, p -value = 0.015; Fig. 6.) given that the visitation rate of wild bees taken alone was not significant: $E = -529.102$, p -value > 0.05).

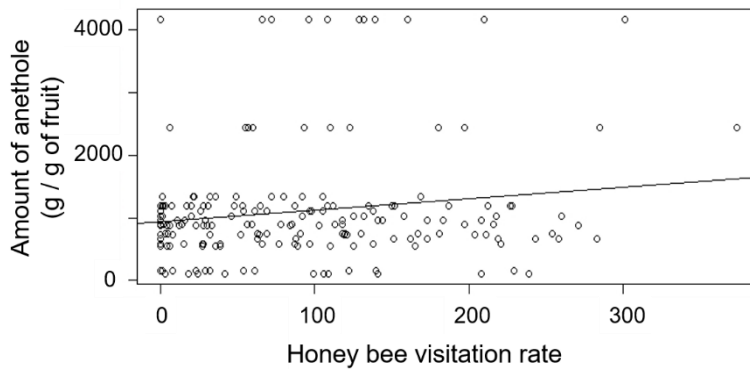


Fig. 6. Amount of anethole in fennel fruit (g / g of fruit) according to the bee visitation rate (fit linear mixed-effect model including a random effect for the identity of the experimental crops: $E = 177.688$, $p\text{-value} = 0.023$).

We found a significant negative influence of the insect family richness on fruit production ($E = -271.240$, $p\text{-value} = 0.0002$; Fig.7a) and amount of anethole ($E = -1,2642.350$, $p\text{-value} = 4.290e-07$; Fig.7b). The bee species richness did not influence the fruit production ($E = 153.740$, $p\text{-value} > 0.05$) but did positively influence the amount of anethole ($E = 23,920.560$, $p\text{-value} = 1.510e-08$; Fig.7c).

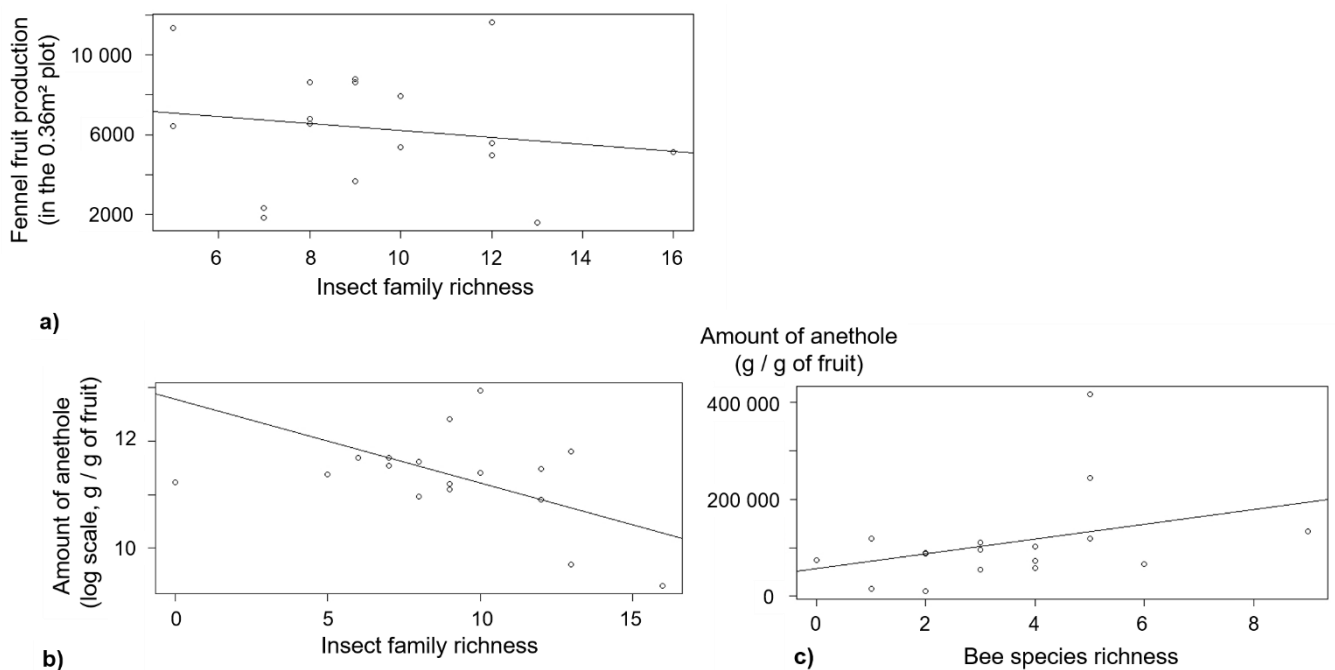


Fig.7. Insect family richness influence on a) the fennel fruit number (in the 0.36 m² observation plot) and b) the amount of anethole (logarithm scale, g / g of fruit; fit linear mixed-effect model including a random effect for the identity of the experimental crops: respectively a) $E = -271.240$, $p\text{-value} = 0.0002$ and b) $E = -1,2642.350$, $p\text{-value} = 4.290e-07$). c) Bee species richness on the amount of anethole (g / g of fruit; fit linear mixed-effect model including a random effect for the identity of the experimental crops: $E = 23,920.560$, $p\text{-value} = 1.510e-08$).

DISCUSSION

Our study showed that Hymenoptera, especially honey bees, were the main visitors of fennel crops. We found that the type of the fennel adjacent habitat did not have any influence on the visitation rate of insects nor the bees. Neighboring habitat types had a different effect according to the type of insect (insects *vs.* bees) and the level of determination (family *vs.* species). Indeed, adjacent semi-natural habitat (SNH) led to higher insect family richness compared to mass flowering crop (MFC) and cereals, but the bee species richness, by contrast, was improved by the vicinity of cereals. While we did not show any influence of the insect visitation rate on fennel fruit production nor on the amount of anethole, we did find a positive influence of the bee visitation rate on the amount of anethole. The effect of the insect and bee diversity on fennel production differs again according to the insect group and the level of determination as we found a negative effect of the insect family richness on the fennel fruit production and the amount of anethole but a positive effect of wild bee species richness.

Influence of the adjacent habitat

MFC, SNH, and cereals have their own spatio-temporal pattern in terms of resources availability to pollinators. In agricultural landscapes, the benefit of SNH vicinity for insects visiting crops has long been established (Ricketts et al. 2008; Garibaldi et al. 2011b; Geslin et al. 2016; Raderschall et al. 2021) as this habitat provides both food (wild flowers) and nests (dead wood, ground, hollow rod and wood, etc...) resources. This habitat is often considered as a source habitat *i.e.* a relatively rich patches from which emigrants disperse to fewer rich patches called sinks (Beduschi et al. 2018; Dunning et al. 1992). This proximity between SNH and fennel could allow many insects to achieve one or several parts of their life cycle following the landscape complementation or supplementation concept, according to which, in a diversified landscape, a species could requires several non-substitutable (complementation) or substitutable (supplementation) resources in its life cycle, driving so the movement of the species between different habitat patches (Dunning et al. 1992; Van Geert et al. 2010; Hass et al. 2018b). Shifts between habitats

to track resources have already been shown for wild bees, especially in dynamic environments, with species-dependent patterns (Mandelik et al. 2017). The positive influence of adjacent cereals patches on bee species richness in fennel crops was, at first glance, unexpected. Indeed, floral resources availability influence insect abundance and diversity (Roulston and Goodell 2011), and since cereals do not provide a lot of resources to flying insects (non-entomophilous plant species), they are often considered as negative habitats for insects (Thom et al. 2017; Mendoza-García et al. 2018). The few available flowering resources in these crops were due to the presence of some wild plants commonly found in cereal fields of the Mediterranean basin (*Daucus carota*, *Papaver rhoeas*, ...). Also, cereals' crops may have provided bare ground for the ground nesting bees and be favorable to their diversity in adjacent MFC, in which they can find abundant food resources (Carvalho et al. 2010; Morandin and Winston, 2005). Indeed, both abundant nesting and food resources are important for bee diversity (Martins et al. 2018). Moreover, as MFC can dilute the density of pollinators in the environment (Holzschuh et al. 2016), cereals vicinity could be beneficial to fennel attraction for bees increasing their diversity. Finally, we can also hypothesize that the honey bees were more present in lavender crops (due to hives locations) resulting in competition with wild insects in lavender and deterring insects to forage in this crops and therefore few were able to spillover from lavender to fennel. But this remains to be stated while separating flowering to unflowering period of lavender.

In any case, we did not find that the lavandin MFC should be the most beneficial adjacent habitat for insects nor for bees visiting fennel. A lot of studies showed a positive influence of MFCs on insects (Diekötter et al. 2014; Holzschuh et al. 2013; Jauker et al. 2012; Riedinger et al. 2015; Westphal et al. 2003) but other Holzschuh and collaborators (2016) had shown a negative effect of MFC due to the dilution of insects driven by the pulse of resources provided and the limited number of insects locally present. But the dilution of insect density is not the only potential explanation. Shifts of insects between *patches* should not only be seen from a spatial point of view, but the temporal component is also important. Indeed, the date of flowering of the crops and their harvest is to be considered since it has already been shown that early mass-flowering crops can mitigate pollinator

dilution (Riedinger et al. 2014; Grab et al. 2017). It appears important then to integrate these dates in our future analyzes. Another explanation could also be that the agricultural practices used on these crops with chemical products and mechanical inter-row weed control (destruction of ground nests), could negatively influence insects within lavender crops but this appears unlikely given our results on wheat. Finally, lavender flowers might also not be so profitable for insects. Indeed, the tubular flower morphology of the lavender makes it difficult to access for certain short-tongue insects. Moreover, lavender is long known to provide mostly nectar but no pollen (Barbier, 1963). Surprisingly and despite the little benefits that seem to be brought by the proximity of MFCs to insects, we found a higher amount of anethole in fennel fruits close to MFCs than other habitats. It means that, even if fennel can attract a great diversity of insects, we questioned about which species visitors are really efficient for the pollination (Herrera 1987; Fumero-Caban 2007; King et al. 2013; Maruyama et al. 2018). This remains to be explored as our results did not show any positive influence of MFC on honey bee visitation rate nor on wild bee visitation rate. It could also mean that the link between insects, fennel and production is complex, and context dependent. For example, in our fields the synchronicity between fennel and lavender blooming is not perfect. As in Osterman et al. (2021), the effect of the vicinity of lavender on flower-visitors of fennel could therefore vary following the number of lavender flowers in bloom

Fennel visitor insect community and its influence on fennel production

In adequacy with our previous work (Schurr et al. 2021), we confirmed here that the fennel is a generalist plant species. It is interesting to note that among these 43 families, only 23 were similar to those captured along fennel crop using the pan-trap method (Schurr et al. 2021) meaning that a lot of insects can be contacted only with a specific method. Among the 40 species of bees, only 15 had been previously caught with the pan-trap method. This raises a methodological concern: numerous studies choose to use the pan-trap method because it is known to be simple to set up, low field time consuming, maximizing the sample size and minimizing the observer bias, and allowing to catch

small or kleptoparasite insects (Westphal et al. 2008; Joshi et al. 2015; Portman et al. 2020). However, this method is also time consuming following the harvest of insects, leads to an underestimation of the big size insects (due to escapes), and its efficiency is dependent on the surrounding flower abundance (Westphal et al. 2008; Joshi et al. 2015; Portman et al. 2020). The net method may counter these drawbacks but presents other disadvantages (observatory bias according to observer experience, focus on the most visible insects and flowers, field time consuming, need workforce, ...). For these reasons, and in the light of our results, we reiterate that both methods are complementary and needed to assess the insect community of a plant species, especially with MFC with important floral displays.

We showed that a high visitation rate of all insects including bees did not impact fennel fruit production. This is consistent with previous studies which showed no influence of insect abundance on fennel essential oil yield (Schurr et al. 2021b). Moreover, we did show in the previous paper that insect family richness was positively linked to the essential oil quantity. Here, however, we did find the opposite association of insect family richness foraging on fennel with the yield in terms of fruit production and amount of anethole. This variation could be explained by the scale of the yield measurement. Indeed, the essential oil measure in the previous paper was made at the crop level without taking attention to the local influence of neighboring habitats which may interact with the effect of insect diversity via abiotic features (shadow from hedgerow, wind from cereals, ...). Indeed, the proximity of hedgerows could have a negative effect on crop yield due to the shade of the trees or because the hedges preserve humidity and connectivity between habitats which may favor pathogens (in Tschardt et al. 2012; in Raatz et al. 2019). Finally, it could mean that insect diversity is important to improve the quantity of the production (that is interesting to fennel producers as they sell the essential oil), but maybe not the quality of the production.

Hymenoptera were the most abundant insect family visiting fennel flowers, with more than 80% of visits and captures realized by one species, the honeybee *Apis mellifera*. As the presence and abundance of honeybees is entirely due to beekeeping activity their prevalence was not a surprise as we know that the Plateau de Valensole is the place of intense beekeeping caused by the lucrative trade

of lavender honey. We found a positive effect of the bee visitation rate on the amount of anethole produced mostly due to honey bee visits. This managed species is known to be a good pollinator essential to the reproduction of many plants (Morse, 1991; Aebi et al. 2006; Rader et al. 2009; Geslin et al. 2017) thanks to their sociality characterized by a great number of individuals per colony and communication about food resource location leading to an efficient foraging. In the past few years, its importance for the production of world crops has been debated in the literature (e.g., Garibaldi et al. 2013) and many authors have emphasized on the importance of maintaining diverse population of wild insects as main pollinators of crops (e.g., Garibaldi et al. 2011; Nicholson and Ricketts, 2019; Osterman et al. 2021) - one of the main reasons being the low per-visit efficiency of *Apis mellifera* to pollinate flowers (Page et al. 2021). In addition, hive position could explain the positive influence of the MFCs vicinity on the fruit production and amount of anethole by being placed essentially near to lavender crops (Rader et al. 2009; Gaines-Day et Gratton 2016). The effect of the honey bees are not linked to the fennel reproduction here (*i.e.* fruit production) but to the amount of anethole. We could hypothesize that anethole is produced in greater quantities as a defensive response to the overexploitation of flowers by bees. Indeed, negative influence of over-visitations of flowers by insects could decrease the fruit quantity and quality (Saez et al. 2014; 2016). We can also hypothesize that when the fennel is visited too much, the flowers draw a lot of energy to produce nectar (Cariso, Schurr et al. 2022, submitted), then, it no longer has enough compounds to carry out the whole of its metabolic pathways and the simplest and least expensive pathways are favored, such as those involving anethole, thus increasing the quantities produced.

Nevertheless, we have to keep in mind that conserving only honey bees is not perennial to maintain ecosystem functioning. Indeed, it exists a danger of betting all the pollination service on a single species in a context of pollination crisis with the risks of shortage of honey bee colonies due to the strong demand for pollination service (Aizen et al. 2009; Schulp et al. 2014; Reilly et al. 2020; Osterman et al. 2021). Moreover, honey bee dominance could have negative impacts on bee diversity (Rollin et Garibaldi 2019; Weekers et al. 2022). Even if our result had shown the positive influence

of honey bee visitation rate on fennel yield in term of anethole concentration, we also have shown the importance of bee richness. Both honey bee abundance and bee diversity can be important for croplands (Rogers et al. 2014) and some authors had shown that the fruit production could be better with the presence of both honey and wild bees due to their complementary in term of traits and behavior (Brittain et al. 2013a; Greenleaf and Kremen, 2006; Vaissière, 2015; Frund et al. 2013b; Blitzer et al. 2016; Gagic et al. 2015; Schurr et al. 2021b; Winfree et al. 2018; Woodcock et al. 2019).

CONCLUSION

This study showed that the beneficial effects of neighboring habitats is dependent on the considered insect group. We did not find a positive influence of the vicinity of mass-flowering crops on insect and bee visitation rate nor diversity whereas this adjacent habitat led to better anethole quantity. We confirmed that SNH are beneficial to insect diversity. Surprisingly, we showed a positive influence of cereals vicinity on bee diversity. Fruit production was not influenced by bees, but we showed that both honey bees visitation rate and bee species richness is important for the anethole quantity production. In all cases and as already widely documented in literature (Hendrickx et al. 2007; Fahrig et al. 2011; Steckel et al. 2014; Schurr et al. 2021b), these results are an argument in favor of maintaining a diversified landscape in croplands.

Declaration of competing interest

The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

Funding

This research was co-funded by Pernod-Ricard France® and the "Association Nationale de Recherche et Technologies" (ANRT®).

Acknowledgments

We would like to thank Pernod-Ricard France (PRF®) and ANRT® for funding this thesis, as well as S. Kaufmann, PRF environment manager, supervisor within the company and Hervé Neuville, PRF responsible for food raw materials production. Data used in this study were partly produced through the technical facilities of the "Service commun d'écologie chimique et métabolomique" and authors are grateful to C. Lecareux (IMBE, Marseille), for her assistance. Bee species identifications were made by D. Genoud and M. Aubert, thank you to them for their precious help. Thanks also to M. Delobbeau, M. Brugger, L. Ropars, F. Flacher, and G. Nève, for their help in the field and in the lab.

References

- Aebi A, Vaissière BE, VanEngelsdorp D, et al (2006) Back to the future: *Apis* versus non-*Apis* pollination. *Trend sin Ecol Evol* 27:142–143. doi: 10.1016/j.tree.2011.11.017
- Aizen MA, Harder LD (2009) The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Curr Biol* 19:915–918. doi: 10.1016/j.cub.2009.03.071
- Angelella GM, Mccullough CT, Rourke MEO (2021) Honey bee hives decrease wild bee abundance, species richness, and fruit count on farms regardless of wildflower strips. *Sci Rep* 11:1–12. doi: 10.1038/s41598-021-81967-1
- Bailey S, Requier F, Nusillard B, et al (2014) Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecol Evol* 4:370–380. doi: 10.1002/ece3.924
- Barbier E (1963) Les Lavandes et l'apiculture dans le sud-est de la France. *Les Ann l'Abeille* 6:85–159
- Bartomeus I, Potts SG, Steffan-Dewenter I, et al (2014) Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ* 2:e328. doi: 10.7717/peerj.328
- Beduschi T, Kormann UG, Tscharnkte T, Scherber C (2018) Spatial community turnover of pollinators is relaxed by semi-natural habitats, but not by mass-flowering crops in agricultural landscapes. *Biol Conserv* 221:59–66. doi: 10.1016/j.biocon.2018.01.016

Blitzer EJ, Gibbs J, Park MG, Danforth BN (2016) Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agric Ecosyst Environ* 221:1–7. doi: 10.1016/j.agee.2016.01.004

Brittain C, Williams N, Kremen C, Klein AM (2013) Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proc R Soc B Biol Sci* 280:1–7. doi: 10.1098/rspb.2012.2767

Carvalho LG, Seymour CL, Veldtman R, Nicolson SW (2010) Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *J Appl Ecol* 47:810–820. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x

Chaudhary OP (2006) Diversity, foraging behaviour of floral visitors and pollination ecology of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *J Spices Aromat Crop* 15:34–41

Diekötter T, Peter F, Jauker B, et al (2014) Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems. *GCB Bioenergy* 6:219–226. doi: 10.1111/gcbb.12080

Du Clos B, Drummond FA, Loftin CS (2020) Non-crop habitat use by wild bees (Hymenoptera: Apoidea) in a mixed-use agricultural landscape. *Environ Entomol* 49:502–515. doi: 10.1093/ee/nvaa001

Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR, Ecology I (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *oikos* 65:169–175

Fahrig L, Baudry J, Brotons L, et al (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x

Frund J, Dormann CF, Holzschuh A, Tschardt T (2013) Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94:2042–2054. doi: 10.1890/12-1620.1

Fumero-Cabán JJ, Meléndez-Ackerman EJ (2007) Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *Am J Bot* 94:419–424. doi: 10.3732/ajb.94.3.419

Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, et al (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc R Soc B Biol Sci* 282:20142620. doi: 10.1098/rspb.2014.2620

Gaines-Day HR, Gratton C (2016) Crop yield is correlated with honey bee hive density but not in high-woodland landscapes. *Agric Ecosyst Environ* 218:53–57. doi: 10.1016/j.agee.2015.11.001

Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Kremen C, et al (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol Lett* 14:1062–1072. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x

Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* (80) 340:1608–1611. doi: 10.1126/science.1230200

Geslin B, Aizen MA, Garcia N, et al (2017) The impact of honey bee colony quality on crop yield and farmers' profit in apples and pears. *Agric Ecosyst Environ* 248:153–161. doi: 10.1016/j.agee.2017.07.035

Geslin B, Oddie M, Folschweiller M, et al (2016) Spatiotemporal changes in flying insect abundance and their functional diversity as a function of distance to natural habitats in a mass flowering crop. *Agric Ecosyst Environ* 229:21–29. doi: 10.1016/j.agee.2016.05.010

Grab H, Blitzer EJ, Danforth B, et al (2017) Temporally dependent pollinator competition and facilitation with mass flowering crops affects yield in co-blooming crops. *Sci Rep* 7:1–9. doi: 10.1038/srep45296

Greenleaf SS, Kremen C (2006) Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proc Natl Acad Sci* 103:13890–13895. doi: 10.1073/pnas.0600929103

Haenke S, Kovács-Hostyánszki A, Fründ J, et al (2014) Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. *J Appl Ecol* 51:505–513. doi: 10.1111/1365-2664.12221

Haenke S, Scheid B, Schaefer M, et al (2009) Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *J Appl Ecol* 46:1106–1114. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01685.x

Hass AL, Kormann UG, Tschardt T, et al (2018) Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:. doi: 10.1098/rspb.2017.2242

Hendrickx F, Maelfait JP, Van Wingerden W, et al (2007) How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *J Appl Ecol* 44:340–351. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x

Herbertsson L, Lindström SAM, Rundlöf M, et al (2016) Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic Appl Ecol* 17:609–616. doi: 10.1016/j.baae.2016.05.001

Herrera CM (1987) Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79–90

Holland JM, Douma JC, Crowley L, et al (2017) Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron Sustain Dev* (37). doi: 10.1007/s13593-017-0434-x

Holzschuh A, Dainese M, González-Varo JP, et al (2016) Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecol Lett* 19:1228–1236. doi: 10.1111/ele.12657

Holzschuh A, Dormann CF, Tschardt T, Steffan-Dewenter I (2013) Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia* 172:477–484

Holzschuh A, Dormann CF, Tschardt T, Steffan-Dewenter I (2011) Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proc R Soc B Biol Sci* 278:3444–3451. doi: 10.1098/rspb.2011.0268

Jauker F, Peter F, Wolters V, Diekötter T (2012) Early reproductive benefits of mass-flowering crops to the solitary bee *Osmia rufa* outbalance post-flowering disadvantages. *Basic Appl Ecol* 13:268–276. doi: 10.1016/j.baae.2012.03.010

Joshi NK, Leslie T, Rajotte EG, et al (2015) Comparative trapping efficiency to characterize bee abundance, diversity, and community composition in apple orchards. *Ann Entomol Soc Am* 108:785–799. doi: 10.1093/aesa/sav057

Kennedy CM, Lonsdorf E, Neel MC, et al (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol Lett* 16:584–599. doi: 10.1016/j.joca.2015.07.015

King C, Ballantyne G, Willmer PG (2013) Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol Evol* 4:811–818. doi: 10.1111/2041-210X.12074

Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, et al (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc R Soc B Biol Sci* 274:303–313. doi: 10.1098/rspb.2006.3721

Kovács-Hostyánszki A, Haenke S, Batáry P, et al (2013) Contrasting effects of mass-flowering crops on bee pollination of hedge plants at different spatial and temporal scales. *Ecol Appl* 23:1938–1946

Kumar M, Rai CP (2020) Pollinator diversity and foraging behaviour of insect visitors on fennel (*Foeniculum vulgare* L.) bloom. *J Entomol Zool Stud* 8:2545–2548

Mandelik Y, Winfree R, Neeson T, et al (2017) Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes Published by: Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/41722872> Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. 22:1535–1546

Martins KT, Albert CH, Lechowicz MJ, Gonzalez A (2018) Complementary crops and landscape features sustain wild bee communities. *Ecol Appl* 28:1093–1105. doi: 10.1002/eap.1713

Maruyama PK, Nunes CEP, Vizontin-Bugoni J, et al (2018) Are native bees and *Apis mellifera* equally efficient pollinators of the rupestrian grassland daisy *Aspilia jolyana* (Asteraceae)? *Acta Bot Brasilica* 32:386–391. doi: 10.1590/0102-33062018abb0143

Mendoza-García M, Blanco-Moreno JM, Chamorro L, et al (2018) Patterns of flower visitor abundance and fruit set in a highly intensified cereal cropping system in a Mediterranean landscape. *Agric Ecosyst Environ* 254:255–263. doi: 10.1016/j.agee.2017.12.001

Montero-Castaño A, Ortiz-Sánchez FJ, Vilà M (2016) Mass flowering crops in a patchy agricultural landscape can reduce bee abundance in adjacent shrublands. *Agric Ecosyst Environ* 223:22–30. doi: 10.1016/j.agee.2016.02.019

Morandin LA, Winston ML (2005) Wild Bee Abundance and Seed Production in Conventional, Organic, and Genetically Modified Canola. *Ecol Appl* 15:871–881

Morse RA (1991) Honeybees Forever. *Trends Ecol Evol* 6:

Nicholson CC, Ricketts TH (2019) Wild pollinators improve production, uniformity, and timing of blueberry crops. *Agric Ecosyst Environ* 272:29–37. doi: 10.1016/j.agee.2018.10.018

Osterman J, Aizen MA, Biesmeijer JC, et al (2021a) Global trends in the number and diversity of managed pollinator species. *Agric Ecosyst Environ* 322:107653. doi: 10.1016/j.agee.2021.107653

Osterman J, Theodorou P, Radzevičiūtė R, et al (2021b) Apple pollination is ensured by wild bees when honey bees are drawn away from orchards by a mass co-flowering crop, oilseed rape. *Agric Ecosyst Environ* 315:. doi: 10.1016/j.agee.2021.107383

Page ML, Nicholson CC, Brennan RM, et al (2021) A meta-analysis of single visit pollination effectiveness comparing to honey bee and other floral visitors. *Am J Bot* 1–12. doi: 10.1002/ajb2.1764

Portman ZM, Bruninga-Socular B, Cariveau DP (2020) The state of bee monitoring in the United States: a call to refocus away from bowl traps and towards more effective methods. *Ann Entomol Soc Am* 113:337–342. doi: 10.1093/aesa/saaa010

Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, et al (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol* 25:345–353. doi: 10.1016/j.tree.2010.01.007

Raatz L, Bacchi N, Pirhofer K, et al (2019) How much do we really lose?— Yield losses in the proximity of natural landscape elements in agricultural landscapes. *Ecol Evol* 9:7838–7848. doi: 10.1002/ece3.5370

Rader R, Howlett BG, Cunningham SA, et al (2009) Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *J Appl Ecol* 46:1080–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x

Raderschall CA, Bommarco R, Lindström SAM, Lundin O (2021) Landscape crop diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators, pollination benefit and yield. *Agric Ecosyst Environ* 306:. doi: 10.1016/j.agee.2020.107189

Reilly JR, Artz DR, Biddinger D, et al (2020) Crop production in the USA is frequently limited by a lack of pollinators: pollination limitation in US crops. *Proc R Soc B Biol Sci* 287:2–9. doi: 10.1098/rspb.2020.0922

Ricketts TH, Regetz J, Steffan-Dewenter I, et al (2008) Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol Lett* 11:499–515. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x

Riedinger V, Mitesser O, Hovestadt T, Steffan Dewenter I (2015) Annual dynamics of wild bee densities: attractiveness and productivity effects of oilseed rape. *Ecology* 96:1351–1360

Riedinger V, Renner M, Rundlöf M, et al (2014) Early mass-flowering crops mitigate pollinator dilution in late-flowering crops. *Landsc Ecol* 29:425–435. doi: 10.1007/s10980-013-9973-y

Rogers SR, Tarpy DR, Burrack HJ (2014) Bee species diversity enhances productivity and stability in a perennial crop. *PLoS One* 9. doi: 10.1371/journal.pone.0097307

Rollin O, Garibaldi LA (2019) Impacts of honeybee density on crop yield: a meta-analysis. *J Appl Ecol* 56:1152–1163. doi: 10.1111/1365-2664.13355

Ropars L (2020) Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens : diversité, interactions et co-occurrence avec l'abeille domestique

Ropars L, Dajoz I, Fontaine C, et al (2019) Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. PLoS One 14:1–16. doi: 10.1371/journal.pone.0222316

Roulston TH, Goodell K (2011) The role of resources and risks in regulating wild bee populations. Annu Rev Entomol 56:293–312. doi: 10.1146/annurev-ento-120709-144802

Sáez A, Morales CL, Ramos LY, Aizen MA (2014) Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. J Appl Ecol 51:1603–1612. doi: 10.1111/1365-2664.12325

Salami M, Rahimmalek M, Ehtemam MH, Sabzalian MR (2016) Variation in bioactive compounds and anatomical characteristics of different fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) populations as affected by self-pollination. J Appl Bot Food Qual 48:38–48. doi: 10.5073/JABFQ.2016.089.005

Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KAG (2019) Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. Biol Conserv 232:8–27. doi: 10.1016/j.biocon.2019.01.020

Schulp CJE, Lautenbach S, Verburg PH (2014) Quantifying and mapping ecosystem services: demand and supply of pollination in the European Union. Ecol Indic 36:131–141. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.07.014

Schurr L, Geslin B, Affre L, et al (2021) Landscape and local drivers affecting the flower-visitors of fennel (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and implications for its yield. Insects 12:404. doi: <https://doi.org/10.3390/insects12050404>

Senapathi D, Goddard MA, Kunin WE, Baldock KCR (2017) Landscape impacts on pollinator communities in temperate systems: evidence and knowledge gaps. Funct Ecol 31:26–37. doi: 10.1111/1365-2435.12809

Stanley DA, Gunning D, Stout JC (2013) Pollinators and pollination of oilseed rape crops (*Brassica napus* L.) in Ireland: Ecological and economic incentives for pollinator conservation. J Insect Conserv 17:1181–1189. doi: 10.1007/s10841-013-9599-z

Steckel J, Westphal C, Peters MK, et al (2014) Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biol Conserv* 172:56–64. doi: 10.1016/j.biocon.2014.02.015

Thom MD, Eberle CA, Forcella F, et al (2018) Specialty oilseed crops provide an abundant source of pollen for pollinators and beneficial insects. *J Appl Entomol* 142:211–222. doi: 10.1111/jen.12401

Torné-Noguera A, Rodrigo A, Osorio S, Bosch J (2016) Collateral effects of beekeeping: impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl Ecol* 17:199–209. doi: 10.1016/j.baae.2015.11.004

Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, et al (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol Rev* 87:661–685. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x

Tur C, Sáez A, Traveset A, Aizen MA (2016) Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: Evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecol Lett* 19:576–586. doi: 10.1111/ele.12594

Vaissière BE (2015) Vers une guerre des abeilles ? *Espac. Nat.* 28

Van Geert A, Van Rossum F, Triest L (2010) Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *J Ecol* 98:178–187. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01600.x

Wagner DL (2020) Insect declines in the Anthropocene. *Annu Rev Entomol* 65:23.1-23.24

Weekers T, Marshall L, Leclercq N, et al (2022) Dominance of honey bees is negatively associated with wild bee diversity in commercial apple orchards regardless of management practices. *Agric Ecosyst Environ* 323:107697. doi: 10.1016/j.agee.2021.107697

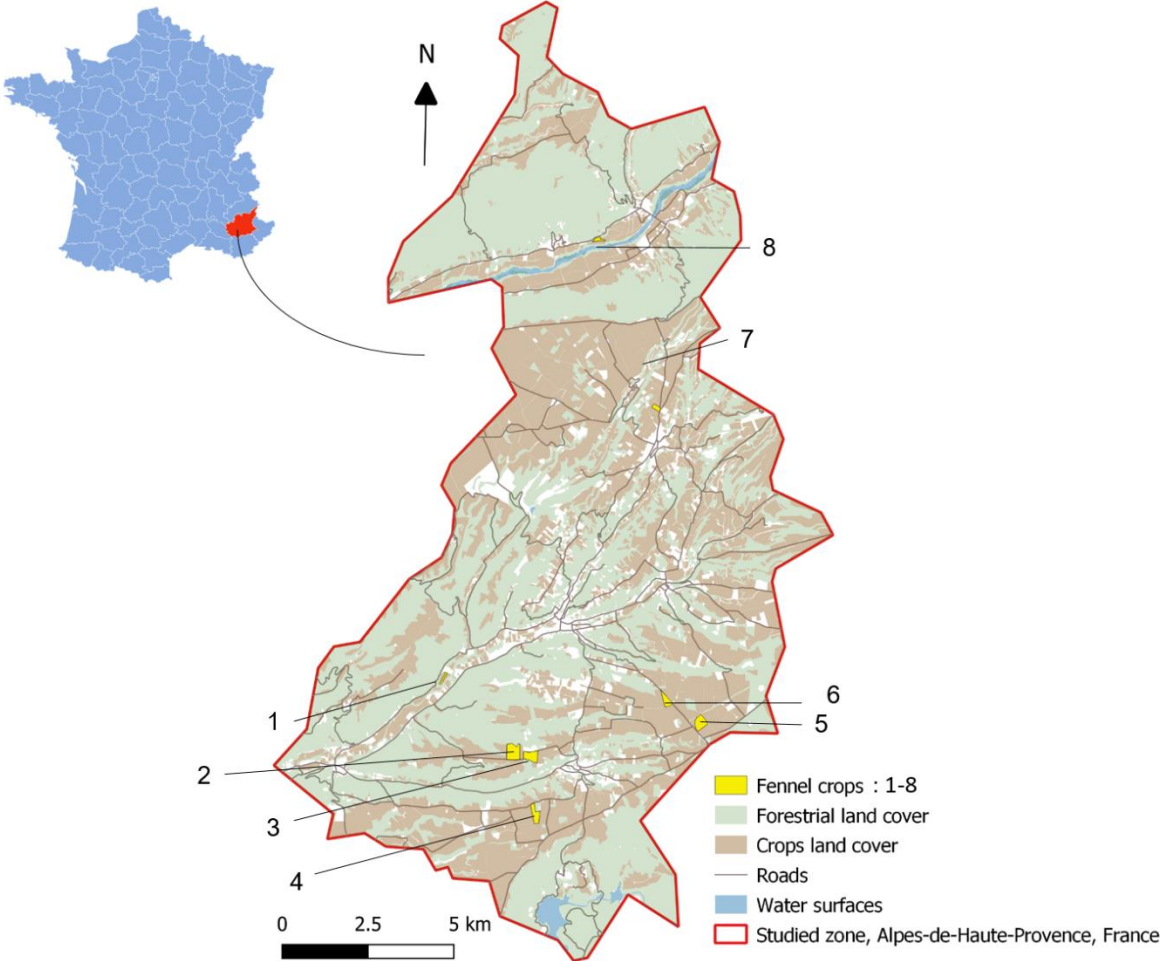
Westphal C, Bommarco R, Carré G, et al (2008) Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecol Monogr* 78:653–671

Westphal C, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol Lett* 6:961–965. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00523.x

Winfree R, Reilly JR, Bartomeus I, et al (2018) Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science* (80) 359:791–793. doi: 10.1126/science.aao2117

Woodcock BA, Garratt MPD, Powney GD, et al (2019) Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nat Commun* 10:1481. doi: 10.1038/s41467-019-09393-6

Supplementary material 1. Map of the experimental sites



Supplementary material 2. List of bee species with both net and pan-trap capture method

NET

Family	Species	N	N uncertain	Total Genus
Andrenidae	<i>Andrena aeneiventris</i>	2	-	14
	<i>Andrena colletiformis</i>	2	-	
	<i>Andrena fabrella</i>	2	-	
	<i>Andrena inpunctatus</i>	1	-	
	<i>Andrena minutula</i>	1	-	
	<i>Andrena nitidula</i>	1	-	
	<i>Andrena ovatula.s</i>	2	-	
	<i>Andrena variabilis</i>	1	-	
	<i>Andrena verticalis</i>	1	-	
	<i>Andrena wilkella</i>	1	-	
Apidae	<i>Apis mellifera</i>	911	-	911
	<i>Bombus hortorum</i>	1	-	1
	<i>Ceratina cyanea</i>	2	-	2
Colletidae	<i>Hylaeus angustatus</i>	1	-	20
	<i>Hylaeus cf. confusus</i>	1	-	
	<i>Hylaeus clypearis</i>	6	-	
	<i>Hylaeus dentigera sp.</i>	6	-	
	<i>Hylaeus cf. gibbus</i>	4	-	
Halictidae	<i>Halictus gr. simplex</i>	1	-	2
	<i>Halictus gruenwaldti</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum cf. marginellus</i>	1	-	38 (+2)
	<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum griseolum</i>	5	-	
	<i>Lasioglossum malachurum</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum mediterraneum</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum pauperatum</i>	14	-	
	<i>Lasioglossum pauxillum</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum politum</i>	7	2	
	<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	3	-	
	<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum subhirtum</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum transitorium</i>	1	-	
	<i>Lasioglossum truncaticolle</i>	1	-	
Megachilidae	<i>Nomiapis diversipes</i>	2	-	2
	<i>Heriades crenulatus</i>	1	-	2
	<i>Heriades sp.</i>	1	-	
	<i>Hoplitis brachypodon</i>	1	-	1
	<i>Osmia signata</i>	1	-	1
TOTAL				994 (+2)

PAN-TRAP

Family	Species	N	Total Genus	
Andrenidae	<i>Andrena cf. albofasciata</i>	2	36	
	<i>Andrena colletiformis</i>	2		
	<i>Andrena decipiens</i>	2		
	<i>Andrena flavipes</i>	27		
	<i>Andrena nigroaenea</i>	1		
	<i>Andrena subopaca</i>	1		
	<i>Andrena verticalis</i>	1		
	<i>Melitturga clavicornis</i>	1		1
	<i>Panurgus dentipes</i>	1		1
	Apidae	<i>Apis mellifera</i>		479
<i>Bombus gr. terrestris</i>		3	3	
<i>Ceratina chalcites</i>		1	3	
<i>Ceratina cucurbitina</i>		1		
<i>Ceratina dallatoreana</i>		1		
<i>Eucera nigrifacies</i>		4	4	
<i>Nomada sp.</i>	4	4		
Colletidae	<i>Colletes similis</i>	1	1	
	<i>Hylaeus dentigera sp.</i>	1	11	
	<i>Hylaeus cf. gibbus</i>	6		
	<i>Hylaeus pictus</i>	1		
	<i>Hylaeus sinuatus</i>	1		
<i>Hylaeus gr. variegatus</i>	1			
<i>Hylaeus sp.</i>	1			
Halictidae	<i>Halictus fulvipes</i>	3	26	
	<i>Halictus gr. simplex</i>	5		
	<i>Halictus griseolum</i>	1		
	<i>Halictus maculatus</i>	4		
	<i>Halictus patellatus</i>	1		
	<i>Halictus quadricinctus</i>	1		
	<i>Halictus scabiosae</i>	3		
	<i>Halictus smaragdulus</i>	6		
	<i>Halictus subauratus</i>	2		
	<i>Lasioglossum albocinctum</i>	4		
	<i>Lasioglossum bimaculatum</i>	1		
	<i>Lasioglossum crassepunctatum</i>	1		
	<i>Lasioglossum discus ss.sp discus</i>	2		
	<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	4		
	<i>Lasioglossum griseolum</i>	11		
	<i>Lasioglossum leucozonium</i>	16		
	<i>Lasioglossum lucidulum</i>	3		
	<i>Lasioglossum malachurum</i>	1	84	
	<i>Lasioglossum minutissimum</i>	13		
	<i>Lasioglossum pauperatum</i>	16		
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	1			
<i>Lasioglossum politum</i>	2			
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	2			
<i>Lasioglossum transitorium</i>	2			
<i>Lasioglossum villosulum</i>	4			
<i>Lasioglossum sp.</i>	1			
Megachilidae	<i>Chelostoma foveolatum</i>	1	1	
	<i>Hoplitis leucomelana</i>	1	1	
	<i>Megachile apicalis</i>	1	2	
	<i>Megachile perezii (incertain)</i>	1		
	<i>Osmia scutellaris</i>	2	3	
<i>Osmia spinulosa</i>	1			
TOTAL			660	

Chapitre 4

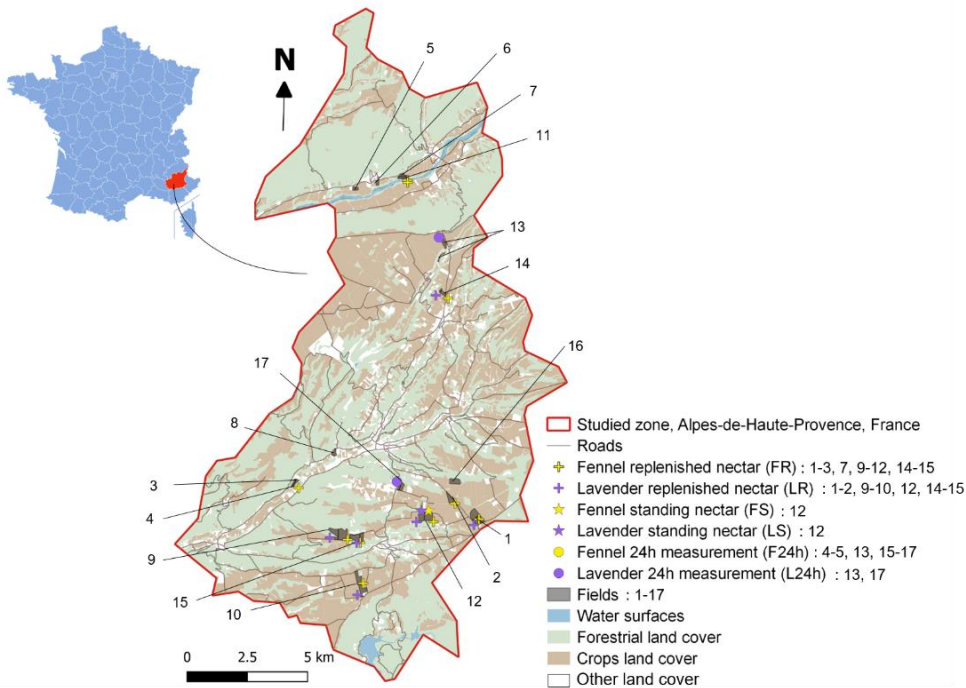
Quelle est la contribution du fenouil dans l'apport de ressources pour les insectes ?

Chapitre 4 : Quelle est la contribution du fenouil dans l'apport de ressources pour les insectes ?

Les sites d'études :

17 parcelles de fenouil et lavandin, Plateau de Valensole, Alpes-de-Haute-Provence (France) :

- 10 parcelles fenouil
 - 7 parcelles lavandin
- **Nectar reconstitué**
- 1 parcelle fenouil et 1 parcelle lavandin
- **Nectar directement disponible**
- 6 parcelles fenouil
 - 2 parcelles lavandin
- **Nectar produit après 24h**



Les questions

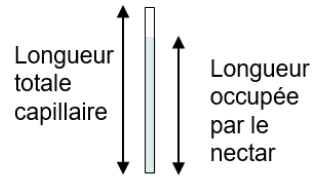
Quel est le potentiel de fenouil et de lavandin en tant que ressources alimentaires respectives pour les insectes ? Les interactions avec les insectes influencent-elles la dynamique nectarifère journalière de ces plantes ? La mesure de production de nectar après 24h est-elle adaptée pour définir la quantité journalière de nectar produite par une plante ?

Facteurs mesurés

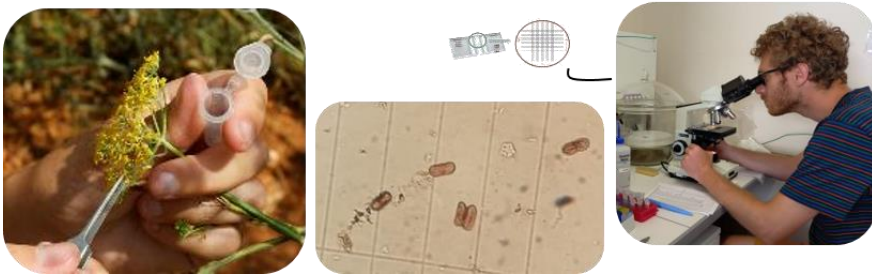


Prélèvement de nectar :

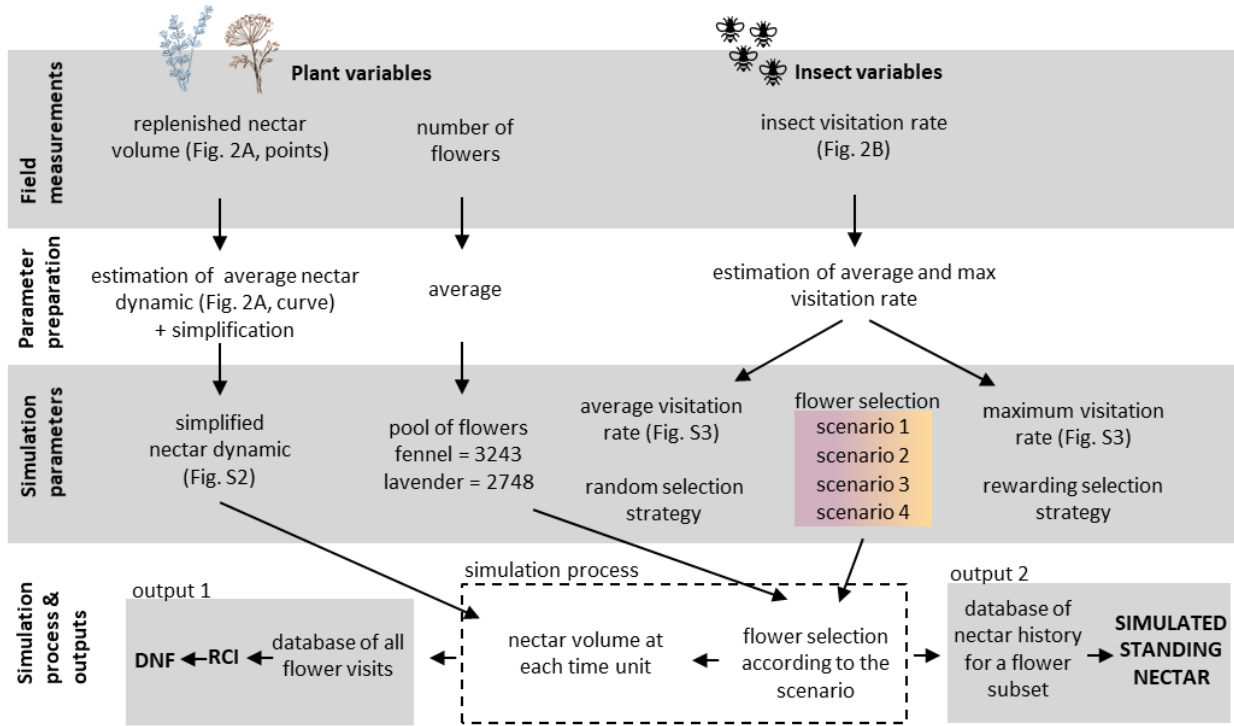
- Nectar directement disponible
- Nectar reconstitué lors de différentes périodes de temps
- Nectar produit après 24h



Prélèvement et quantification de pollen du fenouil



Paramétrage du modèle de simulations



Ce chapitre est le résultat d'un partenariat international avec Luca Carisio, doctorant bientôt diplômé en agroécologie, de l'Université de Turin, sous la direction de Marco Porporato. Ce partenariat prévoyait l'accueil de Luca Carisio à Aix-Marseille Université, au sein du laboratoire Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE) pendant quatre mois (de mai 2021 à août 2021), afin de co-mener la fin des expérimentations, les analyses des résultats et les réflexions en ce qui concerne les ressources florales fournies par le fenouil, constituant le corps de ce dernier chapitre. Cela a donné lieu à la présentation d'un poster scientifique au congrès conjoint de la British Ecological Society et de la Société Française d'Écologie "*Ecology Across Borders*", qui s'est déroulé à Liverpool en décembre 2021 (voir annexe 3), et à la rédaction d'un article scientifique soumis dans *Functional Ecology*.

Contexte et problématique

Dans le chapitre précédent, nous avons supposé que les ressources florales aient probablement joué un rôle dans les déplacements des insectes floricoles qui s'en nourrissent, et pouvaient influencer leur présence, leur abondance et leur diversité dans un milieu donné (Chapitre 3). La diversité et l'abondance des insectes est directement liée à la diversité, la qualité et la quantité des ressources floricoles dont ils se nourrissent (Roulston and Goodell 2011; Donkersley et al. 2014; Goulson et al. 2015). Ces ressources, aussi appelées récompenses florales, sont de deux types : le pollen riche en protéines, et le nectar riche en sucres permettant d'assurer des actions énergétiquement coûteuses comme le vol (Roulston and Goodell 2011). Sachant cela, il paraît indispensable de mieux comprendre comment les choix de déplacements et alimentaires des insectes sont pilotés par les disponibilités en ressources, afin de développer des stratégies de conservation adaptées pour les espèces et les habitats. Aujourd'hui, de trop nombreuses études se focalisent encore sur cette problématique à l'échelle de l'individu et bien que cette question soit souvent soulevée dans la littérature, on sait encore mal quels sont les habitats, semi-naturels ou cultivés, qui peuvent fournir le plus de ressources aux insectes à l'échelle du paysage (Aronne et al. 2012; Goulson et al. 2015; Baude et al. 2016; Quinlan et al. 2021). Certaines études au cours de la dernière décennie ont tenté d'apporter une réponse à cette question en estimant la quantité de nectar produite par différents habitats et sa variation interannuelle ou saisonnière (Baude et al. 2016; Hicks et al. 2016; Timberlake et al. 2019; Guezen and Forrest 2021). Comme les plantes sauvages sont connues pour apporter des ressources aux insectes floricoles, ce type d'études est plus répandue chez les espèces de plantes sauvages, au détriment des plantes cultivées pourtant potentiellement très riches en ressources florales (voir tout de même les études existantes sur la bourrache, *Borrago officinalis* :

Burquez et al. 1991 ; et le colza, *Brassica napus* : Chabert et al. 2018). Dans ces études, la mesure la plus répandue pour estimer la quantité de nectar produite par une espèce est la mesure du nectar produit par une fleur après 24h pendant lesquelles on les isole des insectes (par ensachage : voir Fig. IV.1.).



Fig. IV.1. Ombelle de fenouil (gauche) et épis de lavandin (droite) ensaché(e)s

En faisant cela, on considère alors que les fleurs ont une dynamique de production de nectar complètement linéaire avec un taux de production constant mais, avec du recul et au regard de la quantité d'éléments pouvant intervenir, cela semble très peu probable. En effet dans un premier temps, il était supposé qu'aucun mécanisme physiologique ou physique de la plante n'influencerait la vitesse de la production de nectar ou n'entraînait des phénomènes de réabsorption, pourtant connus chez certaines espèces végétales (Burquez et al. 1991; Pacini and Nepi 2007; Parachnowitsch et al. 2019). Dans un second temps, cela impliquerait aussi que la quantité et la fréquence des prélèvements de nectar par les insectes floricoles n'aient pas d'influence sur la production journalière en nectar de la fleur ; autrement dit, que les insectes prélèvent ou non le nectar de la fleur, elle aurait produit la même quantité de nectar à la fin de la journée. Or, des études ont déjà prouvé que les visites d'insectes influencent la quantité de nectar produite chez certaines plantes, même si le sens de cette influence diffère selon l'espèce considérée (Castellanos et al. 2002; Ordano and Ornelas 2004; Ornelas and Lara 2009; Stahl et al. 2012; Luo et al. 2014).

Une fois ceci intégré, une question qui me semble intéressante et fondamentale, et posée par Castellanos et collaborateurs en 2002, serait de déterminer la « quantité de nectar [qui] aurait pu être produite si les fleurs étaient vidées [régulièrement] à un rythme réaliste », c'est-à-dire un rythme similaire à celui des insectes. Répondre à cette question est fondamental pour définir combien d'insectes floricoles peuvent dépendre des ressources de nectar fournies par un habitat donné. C'est particulièrement pertinent dans des terres agricoles comme le plateau de Valensole en Provence, où une importante quantité de colonies d'*Apis mellifera* peut être volontairement installée près des champs, pour assurer ou maximiser le service de pollinisation, ou encore pour la production d'un miel spécifique comme c'est le cas sur nos sites. En effet, la fréquence de visites des fleurs par les insectes peut alors être très importante, et affecter la production quotidienne de nectar ainsi que le nectar directement disponible d'une fleur (Corbet et al. 2001; Herbertsson et al. 2016; Torné-Noguera et al. 2016; Geslin et al. 2017b; Sáez et al. 2017; Wignall et al. 2020). Cette surdensité d'insectes peut alors mener à des compétitions intra- ou inter- spécifiques pour l'accès aux ressources, exacerbées en cas de pénurie de ressources florales (Balfour et al. 2013; Herbertsson et al. 2016; Torné-Noguera et al. 2016; Ropars et al. 2019; Angelella et al. 2021). Pouvoir facilement estimer la quantité de ressources en pollen et en nectar d'un habitat pourrait alors nous aider à estimer la charge maximale ou la densité de ruches à accepter dans les zones agricoles, dans le but d'éviter la compétition potentielle pour l'exploitation des ressources florales entre les colonies d'abeilles domestiques, mais aussi avec les insectes sauvages (Herbertsson et al. 2016; Torné-Noguera et al. 2016; Timberlake et al. 2019; Angelella et al. 2021). Cela pourrait être un outil précieux pour les gestionnaires dans la conception des schémas de conservation précis pour les insectes sauvages en milieux agricoles. D'un point de vue agricole, avoir une meilleure connaissance de la quantité de ressources fournie par un milieu permettrait d'éviter les phénomènes de sur-visites, parfois négatives pour les cultures (Sáez et al. 2014).

Dans ce chapitre, nous évaluons donc le potentiel de deux cultures à floraison massive (MFC, le fenouil et le lavandin) en tant que ressources alimentaires disponibles pour les insectes, en mesurant la production de pollen et en décrivant la dynamique nectarifère de ces deux cultures. Nous examinons également, via des mesures du taux de visites des abeilles domestiques et des insectes sauvages, leurs préférences alimentaires respectives entre ces deux cultures. Enfin, nous développons un modèle de simulations stochastiques (= qui se produisent par l'effet du hasard) afin de déterminer le scénario de taux de visites d'insectes et de stratégie de sélection florale par les insectes le plus proche de la réalité pour expliquer la quantité de nectar directement disponible, mais

aussi la production journalière de nectar par le fenouil et la lavande. Nos hypothèses pour ces simulations sont que, chez les deux espèces, (1) la fréquence de visites et la stratégie de sélection florales des insectes vont influencer la quantité de nectar directement disponible mais aussi la production journalière de nectar (voir définitions ci-dessous), et (2) la production journalière de nectar estimée diffère de la mesure de quantité de nectar produite par une plante après 24h d'exclusion d'insectes, mesure qui est habituellement réalisée pour estimer le nectar produit par une fleur.

Pour répondre à ces questions, nous avons réalisé trois mesures de nectar sur le terrain à l'aide de micro-capillaires (Fig. IV. 2.) dans le fenouil et le lavandin (voir partie Annexe IV-1) :

1. Le nectar **mesuré** directement disponible
2. Le nectar reconstitué
3. Le nectar produit en 24h



Fig.IV.2. Prélèvement du nectar d'une fleur de fenouil à l'aide d'un microcapillaire 1 μ L

Pour obtenir la fréquence de visites des fleurs par les insectes (séparés en deux catégories : l'abeille domestique *Apis mellifera* et les insectes sauvages), nous avons compté le nombre total de visites pendant des périodes de cinq minutes au sein d'un quadrat d'observation faisant 60 cm de côté (= 0.36 m²) placé dans le champ. Une interaction entre un insecte et la fleur était comptabilisé comme une visite lorsqu'il y avait contact entre l'insecte et les parties reproductives de la fleur (un

simple atterrissage furtif et bref n'était donc pas comptabilisé). Le nombre de fleurs dans le quadrat a été systématiquement compté.

À partir des données moyennes de la dynamique nectarifère obtenues grâce aux mesures de terrain du nectar reconstitué, du comptage du nombre de fleurs et du taux de visites par les insectes, nous avons créé un modèle de simulations stochastiques dont le but était de simuler trois facteurs :

- (a) La *récompense en nectar collecté par jour par les insectes* (**RCI** = « Rewards Collected by Insects ») : elle correspond à l'estimation de la quantité de nectar qui est collectée par un insecte en une journée.
- (b) La *quantité de nectar journalière produite par une fleur* (**DNF** = « Daily Nectar produced by a Flower ») : elle correspond à l'estimation, faite à partir du RCI, de la somme des récompenses en nectar produites par une fleur et disponibles pour les insectes en une journée, additionnée du nectar résiduel restant dans la fleur à la fin de la simulation.
- (c) Le *nectar **estimé** directement disponible* : c'est l'estimation du volume de nectar disponible à un temps t dans une fleur ouverte pour un insecte floricole au cours de la journée. Le *nectar **estimé** directement disponible* a été comparé au *nectar **mesuré** directement disponible* acquis sur le terrain afin d'évaluer la fiabilité de la simulation et d'identifier le scénario produisant des tendances de *nectar **estimé** directement disponible* proches de la réalité.

Ces facteurs ont été simulés pour quatre scénarios différents au sein desquels varient la fréquence de visites des insectes (i) moyenne ou (ii) maximale), et la stratégie de sélection florale par les insectes : (iii) choix de la fleur au hasard ou (iv) choix orienté vers les fleurs « récompensantes », c'est à dire contenant du nectar.

Nous avons également calculé la production journalière de sucres par fleur (en grammes ; Baude et al. 2016; Flacher et al. 2020) en utilisant deux valeurs de nectar différentes afin de les comparer :

1. La moyenne de DNF entre les scénarios et la moyenne de la concentration en sucres des échantillons provenant du nectar reconstitué ;
2. La moyenne de la concentration en sucres des échantillons provenant du nectar produit en 24h.

La production de nectar journalière a ensuite été extrapolée dans les deux cas, à l'échelle du paysage ($\text{g. ha}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$), en multipliant la production de sucres avec la moyenne estimée du nombre de fleurs par hectare.

Enfin, nous avons également comptabilisé le nombre de grains de pollen médian contenu dans une fleur de fenouil, en récoltant des fleurs au stade de bouton quasi ouvert, auxquelles nous avons appliqué un traitement chimique destiné à détruire tout autre tissu végétal que le pollen, et à mettre en suspension les grains de pollen dans une solution de comptage. Les grains de pollen ont été ensuite comptabilisés sous microscope à l'aide d'une cellule de Malassez (Fig. IV.3.).

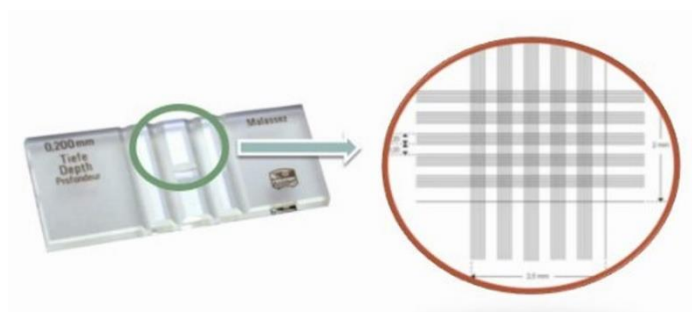


Fig. IV.3. Cellule de Malassez utilisée pour le comptage du pollen sous microscope optique

Discussion des résultats et conclusion

Le lavandin ne produit pas de pollen en quantité significative (Barbier 1963). Le fenouil fournit environ 1 200 grains de pollen par fleur et près de 430 milliards de grains de pollen par hectare¹⁰. À titre de comparaison, le Thym (*Thymus vulgaris*) et le Romarin (*Rosmarinus officinalis*), deux autres plantes mellifères méditerranéennes ayant un grand nombre de fleurs, produisent respectivement environ 1 000 et 3 000 grains de pollen par fleur (Ropars 2020). Cependant, concernant la quantité de sucres dans le nectar du lavandin et du fenouil, les deux cultures sont similaires (56% de sucres dans le fenouil, 53% dans le lavandin). Le volume de nectar reconstitué en 24h et sa concentration en sucres associée sont également similaires (fenouil : $0.061 \pm 0.042 \mu\text{l}$ / fleur, concentration de sucres : $66.09 \pm 13.33 \%$; lavandin : $0.062 \pm 0.036 \mu\text{l}$ / fleur, concentration de sucres : $67.48 \pm 6.75 \%$).

Nous avons montré, une fois encore, que le visiteur majoritaire des deux cultures était l'abeille domestique *Apis mellifera*, en plus grand nombre dans le lavandin que dans le fenouil. Nos données de terrains et de simulations ont également montré que, bien que le fenouil ait une

¹⁰ Le fenouil possède environ 1200 grains de pollen par fleur (médiane). Selon notre estimation du nombre de fleurs à l'hectare dans le chapitre 1 ($357\,402\,796 \pm 10\,185\,981$ fleurs), on estime donc le nombre de grains de pollen à l'hectare à environ 32 881 057.

dynamique de production de nectar moins performante que le lavandin (estimation de 0.092 μL de nectar par fleur de fenouil produit par jour, contre 0.247 μL par fleur de lavandin), ainsi qu'une quantité de nectar mesurée directement disponible quasiment nulle, la fréquence de visites des fleurs par les insectes était cependant plus élevée pour le fenouil que pour le lavandin. Nous expliquons ce résultat par une accessibilité de la fleur de fenouil facilitée pour une plus grande gamme d'insectes, en raison de sa morphologie ouverte (les fleurs ouvertes sont disposées sur des ombelles aplaties et donc accessibles, par opposition aux fleurs tubulaires disposées en épis du lavandin). Nous l'expliquons également par la détection facilitée des ressources avec la morphologie ouverte des fleurs de fenouil et par leur production de pollen.

Néanmoins, ces résultats sont donnés à l'échelle de la fleur (donc de l'insecte qui butine). À plus large échelle (celle de la fourniture de ressources d'un habitat pour l'ensemble de la communauté d'insectes), on estime, via les valeurs de DNF de chaque plante, une plus grande quantité de nectar produite par jour pour le fenouil (de l'ordre de 30 000 μL / ha) par rapport au lavandin (de l'ordre de 9 000 μL / ha)¹¹ avec un taux de sucres équivalent.

Cependant, le niveau du taux de visites (moyen ou maximum), ainsi que la stratégie de sélection florale (choix au hasard ou choix de fleurs « récompensantes ») n'avaient pas le même impact sur le nectar **estimé** directement disponible selon la culture considérée. Il semblerait que le scénario le plus plausible pour le lavandin, c'est-à-dire, lorsque le nectar **estimé** directement disponible se rapproche du nectar **mesuré** directement disponible, implique un taux de visites moyen avec une stratégie de sélection au hasard. Pour le fenouil, un taux de visites maximum impliquant une sélectivité des insectes, quelle que soit la stratégie adoptée, est le scénario le plus plausible.

De plus, nous avons montré que le temps moyen entre deux visites consécutives d'une fleur est toujours inférieur au temps nécessaire à la fleur pour atteindre son pic maximal de nectar estimé. Ainsi, dans les scénarios où la fréquence de visites est maximale (ce qui est, au vu de la quantité importante d'insectes sur nos sites, probablement le cas), les fleurs sont toujours visitées avant la reconstitution optimale de nectar. Nous validons donc notre première hypothèse puisque nous avons montré que la dynamique journalière de production de nectar (DNF) n'était pas linéaire, mais bien influencée par les insectes via leurs interactions avec les fleurs, et ce pour les deux espèces de plantes

¹¹ La production journalière de nectar par le fenouil est estimée à 0.112 μL / fleur. Selon notre estimation du nombre de fleurs à l'hectare dans le chapitre 1 (357 402 796 \pm 10 185 981 fleurs), on estime donc cette production à 40 029 113 μL / ha. De même, nous estimons le nombre de fleurs de lavandin à 35 753 767 \pm 32 378 941 à l'hectare (Chapitre 3). La production journalière de nectar par le lavandin (0.283 μL / fleur) est donc estimée à 8 831 181 μL / ha.

même si l'influence était différente pour chaque espèces (taux de visites moyen entraînant la plus haute DNF chez le lavandin et taux de visites maximal entraînant la plus haute DNF chez le fenouil). D'ailleurs, en prenant en compte un taux de visites d'insectes maximal dans la production de nectar, la production journalière estimée de sucres à l'échelle de l'habitat était plus élevée chez la lavande avec 12 798 g. ha⁻² jour⁻¹ pour la lavande et 5 797 g. ha⁻² jour⁻¹ pour le fenouil, alors que l'estimation sur 24h était similaire pour les deux cultures (4 839 g. ha⁻² jour⁻¹ et 4 231 g. ha⁻² jour⁻¹ respectivement pour le fenouil et la lavande).

Enfin, nous validons également notre deuxième hypothèse puisque le volume journalier de nectar produit, estimé par les simulations, est toujours, et pour les deux cultures, largement supérieur à la mesure du nectar après 24h d'exclusion d'insectes. Cette mesure, très répandue dans la littérature pour évaluer la capacité de production de nectar d'une plante, pourrait donc être largement biaisée et sous-estimer la capacité réelle de production nectarifère journalière d'une plante et par extension d'un paysage dans son ensemble.

Notre étude est la première à développer un modèle de simulation pour prédire la production quotidienne de nectar chez deux plantes cultivées. Le modèle montre les effets complexes des interactions plantes/insectes sur la production journalière de nectar. Nous suggérons qu'une estimation fiable des ressources en nectar d'un habitat peut être obtenue en tenant compte de la dynamique du nectar et du taux de visites des insectes, alors que les estimations basées sur la mesure de la quantité de nectar produite en 24h peuvent être biaisées, en particulier lorsque les insectes floricoles sont abondants.

Les apports pour les différents acteurs

Scientifique fondamental	Société PRF	Agriculteurs
Caractériser l'écran floral des parcelles de fenouil et son attractivité	Respecter la démarche RSE prônant une acquisition des matières premières des produits la plus respectueuse possible de l'environnement	Montrer que les plantes cultivées fournissent des ressources aux insectes
Connaître le potentiel et la suffisance des ressources florales du fenouil pour les insectes gérés et non gérés*	Et Communiquer en interne et en externe sur les valeurs de la société relatives au respect de la biodiversité et de l'environnement à toutes les étapes de la création des produits	Motiver les agriculteurs à produire plus de fenouil pour un apport plus important en pollen
		Avoir une meilleure connaissance de la phénologie de la culture aidant à la prise de décision technique (date d'application d'intrant, de récolte...)
CONCILIER (VOIRE METTRE EN PLACE DES COLLABORATIONS ENTRE) TOUTES LES ACTIVITÉS DU PLATEAU DANS LE RESPECT DE LA CONSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ		

The interaction between nectar dynamics and insect visitation affects the accurate estimation of nectar resources

Cette expérimentation, ses résultats et leur discussion sont détaillés dans l'article qui suit. Cet article est en révisions dans *Functional Ecology*.

The interaction between nectar dynamics and insect visitation affects the accurate estimation of nectar resources

Luca Carisio*¹, Lucie Schurr*², Véronique Masotti², Marco Porporato¹, Gabriel Nève², Laurence Affre², Sophie Gachet² & Benoît Geslin²

¹Department of Agriculture, Forest and Food Sciences, University of Turin, Largo Paolo Braccini 2, 10095 Grugliasco (Turin), Italy.

²Aix Marseille Univ, Avignon Univ, CNRS, IRD, IMBE, Campus Étoile, Faculté des Sciences St-Jérôme, Case 421 Av Escadrille Normandie Niémen, CEDEX 20, 13397 Marseille, France

Corresponding author email:
luca.carisio@unito.it

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank J-P. Orts (IMBE, Marseille) from the "Service commun Dispositif expérimentaux", M. Brugger, M. Delobbeau, P. Mahé, L. Jeannerod, L. Ropars, M. Zakardjian, N. Raeth, and C. Goffart for their help in the field and D. Kireta for suggestions on the manuscript. This research was co-funded by Pernod-Ricard France® and the "Association Nationale de Recherche et Technologies" (ANRT®) and we would like to thank them for this funding, as well as S. Kaufmann, PRF environment manager, supervisor within the company and H. Neuville, PRF responsible for raw food materials production.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study, in the collection, analyses, or interpretation of data, in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

LC, LS, VM, LA and BG conceived the ideas and designed methodology. LC, LS, BG, VM and GN, collected the data. LC and LS analysed the data. LC, LS and BG led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The R code of the simulation models, field data and generated data are available in the OSF repository at the link: <https://doi.org/osf.io/ahgvu>

ABSTRACT

1. Nectar is a key resource for many insects. Despite its importance, the production of nectar by flowers has mainly been assessed with one sampling method, in which nectar is replenished over a 24 h period. However, detailed knowledge of nectar dynamics is limited, especially in cultivated plants. Nectar production can be driven by insect probing and visitation rate. This means that exploring the interaction between nectar dynamics and insect visits could be particularly important for estimating insect nectar resources.
2. We measured the nectar production dynamics of lavender (*Lavandula hybrida*) and fennel (*Foeniculum vulgare*) and evaluated the insect visitation rate of these crops. We developed a simulation model to identify how different scenarios of visitation rates (average and maximum) and insect strategies for flower selection (random selection or rewarding flower selection) may change the standing nectar and daily nectar production of the two crops. We then tested whether simulated estimates of daily nectar production differed from the commonly used 24 h nectar production measurements.

3. Lavender and fennel had equal nectar volume replenishment over 24 h, but lavender replenished its nectar quicker than fennel. Flower preferences of visiting insects and the standing nectar indicated high rates of fennel nectar exploitation, likely because fennel also provides pollen and its flowers are easy to probe. The simulation models suggested that nectar production is insect-driven, but the effects of insect selection and visitation differed between the two crops. Finally, we found that the measurement of daily nectar production produced by the simulation models was always greater than that of the nectar replenished within 24 h in flowers isolated from pollinators.
4. This study is the first to develop a simulation model to predict daily nectar production. The model demonstrated the complex effects of plant/insect interactions on nectar production. Reliable estimates of nectar resources may be achieved when nectar dynamics and visitation rates are considered. In contrast, estimates based on the measurement of nectar replenished over 24 h may be skewed, especially when flower-visiting insects are abundant.

Key words: mass-flowering crops, floral resources, pollen, flower traits, nectar rewards, insect foraging, plant–insect interactions

1 INTRODUCTION

Pollinator richness and abundance are directly linked to the diversity, quality, and quantity of plant resources, specifically pollen and nectar (Donkersley et al., 2014; Goulson et al., 2015; Roulston & Goodell, 2011). Therefore, it is vital to develop pollinator conservation strategies that use extensive knowledge of how pollinator floral choices are driven by floral resources, and specifically which natural and cultivated areas provide substantial food resources (Aronne et al., 2012; Baude et al., 2016; Quinlan et al., 2021). Several studies have addressed the complex issue of food resources by estimating the quantity of nectar produced in different environments, along with historical or seasonal variations (Baude et al., 2016; Guezen & Forrest, 2021; Hicks et al., 2016; Timberlake et al., 2019).

These estimates used nectar produced over 24 h by flowers that were isolated from flower-visiting insects by a mesh bag as a proxy for plant nectar production performance. This assumes that 1) the amount and frequency of nectar removal by flower-visiting insects should not affect the total nectar produced daily and 2) there are no physiological or physical mechanisms that might slow down or accelerate nectar production, or lead to nectar re-absorption. Hence, these two assumptions are only valid if flowers present a linear nectar production dynamic (defined in supplementary materials) at a constant rate. However, linear nectar dynamics are unlikely. Indeed, some plant flowers visited by foraging animals several times have been found to produce either more or less nectar than plants visited a single time (Biella et al., 2021; Castellanos et al., 2002; Luo et al., 2014; Ordano & Ornelas, 2004; Ornelas & Lara, 2009; Stahl et al., 2012; Ye et al., 2017). Moreover, some insect-pollinated plants have been found to fully replenish their nectar within a few hours before interrupting this replenishment (Castellanos et al., 2002; Luo et al., 2014). Other plant species have also displayed nectar reabsorption (Burquez & Corbet, 1991; Pacini & Nepi, 2007; Parachnowitsch et al., 2019). Despite the importance of nectar dynamics in estimating flower-visiting insect resources, studies have focused mostly on wild angiosperms, whereas, few examples exist for cultivated plants (e.g., *Brassica napus* and *Borrago officinalis*) (Burquez & Corbet, 1991; Chabert et al., 2018).

To acknowledge the effect of insect visitation on daily nectar production, Castellanos et al. (2002) asked, “How much nectar might have been produced if the flowers had been emptied at a realistic rate?”. Answering such a question is fundamental in determining the number of flower-visiting insects that can rely on nectar resources provided by a given environment. Specifically, this question is relevant in agricultural lands where the density of managed insects, such as *Apis mellifera*, may be extremely high; therefore, a high visitation rate may strongly affect daily nectar production and standing nectar stock (Corbet et al., 2001; Geslin, Aizen, et al., 2017; Sáez et al., 2017; Torné-Noguera et al., 2016; Wignall et al., 2020). Hives are often installed near crops, either for pollination services or to produce a specific type of honey. In some cases, the overabundance of *Apis mellifera* can lead to either intraspecific or interspecific exploitative competition owing to resource shortages

(Angelella et al., 2021; Balfour et al., 2013; Lindström et al., 2016; Ropars et al., 2019; Torné-Noguera et al., 2016). Thus, accurate estimation of the nectar production of crops and agricultural landscapes is crucial as it can a) help to estimate the maximal load of beehives in agricultural areas, b) design accurate conservation practices for wild insects, and c) avoid potential exploitative competition for flower resources between managed and wild insects (Angelella et al., 2021; Herbertsson et al., 2016; Lindström et al., 2016; Torné-Noguera et al., 2016).

In this study, we first assessed the potential food resources provided to flower-visiting insects of two mass-flowering crops, fennel (*Foeniculum vulgare*) and lavender (*Lavandula hybrida*), by estimating nectar dynamics and pollen production. We also evaluated the visitation rate of insects foraging on these crops and characterized their resource preferences. We then developed a stochastic simulation by means of the measured nectar dynamic and field insect visitation rate in order to understand how plausible scenarios of insect visitation rates and insect strategies for selecting flowers may change the standing nectar and daily nectar production of the two crops. We hypothesized that i) the standing nectar and daily nectar production would be insect-driven, and ii) simulation estimates of daily nectar production would differ from the commonly used 24 h nectar production measurement.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Study area

The experiment was carried out in the Mediterranean area of “Plateau de Valensole” (Alpes-de-Haute-Provence, South of France, Figure S1). The area is a mosaic of truffle oak groves, grain crops (durum and soft wheat or barley), and mass-flowering-crops (*Lavandula hybrida*, *Salvia sclarea*, *Foeniculum vulgare*, and *Helichrysum italicum*). These crops are cultivated for essential oils that are used in the pharmaceutical, cosmetic, and beverage industries. Among them, we studied lavender (*Lavandula hybrida*), which is important for both economic reasons (medicinal, cosmetic, and honey production) and tourism (Provence’s emblematic plant), and fennel (*Foeniculum vulgare*), which is

used to flavor aniseed drinks. *Lavandula hybrida*, also called lavandin, is a hybrid of *Lavandula angustifolia* and *Lavandula latifolia*. Like many hybrids, lavender is sterile, does not produce any pollen, and is known to be a good nectar producer (Dussaubat et al., 2021; Escriche et al., 2017). This species measures up to one meter high and produces numerous blue flowers organized in dense spikes. The flower morphology is tubular (7 mm long and 1-2 mm wide) with nectaries located deep at the bottom of the flower. The fennel variety used was ‘Jupiter’ (developed by Pernod-Ricard® company), for which the nectar and pollen production potential is currently unknown. This plant can grow to 2.5 m in height and forms numerous small, yellow flowers organized in large, flat inflorescences called umbels (Piccaglia & Marotti, 2001). Each flower contains five stamens. Fennel nectaries are located on the stigma surfaces and are easily accessible to flower-visiting insects. The flowering period of lavender in the Valensole area extends from mid-June to the end of July. Fennel crops have two blooms, therefore, the flowering period extends from mid-June to mid-September. Fennel and lavender have a bloom overlap between three and five weeks.

This area has an intense beekeeping industry, which means that honeybees (*Apis mellifera*) are the most abundant flower-visiting insects (Schurr, Geslin, et al., 2021). In the study area, fennel flowers are visited by a wide range of insects (Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, and Diptera) (Schurr, Geslin, et al., 2021) and the same was expected for lavender, as its flowers are known to be probed by various insects (Benachour, 2017; Herrera, 1990).

2.2 Field measurements of nectar and pollen

Nectar measurements were taken between the end of June and the end of July 2019, 2020, and 2021, when the fennel and lavender flowering periods overlapped. All 652 measurements were recorded in good weather conditions (sunny days and light wind) in 17 different fields (Table S1, Figure S1). We collected nectar produced by fennel and lavender using three methods: a) standing nectar volume, b) replenished nectar volume, and c) nectar volume replenished over 24 h.

a) Standing nectar is the volume of nectar available in randomly selected open flowers. This represents the reward that an insect can obtain by visiting a random flower at a given time (Corbet, 2003; Parachnowitsch et al., 2019). For each plant (Table S1), we measured the nectar volume from an average of 11 flowers (between 4 and 25) and then calculated the standing nectar as the average volume between the sampled flowers per plant. Standing nectar volume was recorded between 09:30 and 14:30 for lavender and between 09:15 and 16:45 for fennel. There was a minimum of 20 m between each sampled plant, which were at least 5 m from the border of the field.

b) The replenished nectar volume is the amount of nectar accumulated by the flower over a defined time span. For each plant (Table S1), we selected one inflorescence at the active flowering stage. Active inflorescences were those that had most flowers open without any browning, indicating flower senescence (Guitton et al., 2010). In addition, for lavender, we excluded inflorescences at the top or the lowest part of the plant. For fennel, we selected inflorescences in secondary branches at a standard height (approximately 1.6 ± 0.2 m from the ground) and with an average width of 10 cm. We considered active fennel umbels with completely yellow flowers, at least 50 % of flowers open, and only peripheral flowers withered (Schurr et al., 2021). After drainage, the inflorescence was enclosed in a mesh bag to prevent insect visits for five different time spans: 30, 60, 120, 210, and 360 min. Then, inflorescences were unbagged and the nectar volume of 10 randomly selected flowers was measured and the mean was calculated. To account for potential variation due to the time of the day, we distributed the treatments across the day, except for the 360 min treatment due to time constraints. Measures of the replenished nectar volume were used to estimate the average nectar dynamics per species.

c) The nectar volume replenished over 24 h (Table S1) was assessed similarly to the protocol adopted for replenished nectar volume, but inflorescences were not drained prior to bagging. This is the standard measurement method for nectar production (Baude et al., 2016; Hicks et al., 2016; Timberlake et al., 2019).

For all three methods, nectar volume was measured by extracting the nectar accumulated in flowers by means of microcapillaries of 0.5 μl or 1 μl (HIRSCHMANN®, minicaps). The sugar concentration was measured for the replenished nectar, and the nectar was replenished over 24 h using a refractometer (Bellingham Stanley) (g sucrose per 100 g solution and expressed as brix %).

The number of pollen grains was estimated for fennel only, as the lavender hybrid does not produce pollen (Barbier, 1963). We quantified the number of pollen grains produced in one fennel flower (protocol in the supplementary materials).

2.3 Visitation rate

The total visits by insects to flowers in a 5 min period were counted in a 0.36 m² plot. Plots were delimited by a quadrat measuring 0.6 x 0.6 m. This size was chosen after trial observations found it to be the most appropriate for viewing all flowers at once in the dense crops. A visit was recorded when an insect touched the reproductive parts of a flower to gather resources (i.e., foraging behavior; a simple landing was not counted as a visit). A single insect could visit multiple flowers in the same observation. The identification of each insect was recorded according to two categories (*Apis mellifera* vs. other insects). The number of flowers in the plot was also systematically estimated following the methods described by Schurr, Masotti, et al. (2021), excluding non-active inflorescences, as indicated for the replenished nectar measurements.

2.4 Simulation

2.4.1 Simulation model overview

We developed a stochastic simulation model of the nectar rewards collected by insects (RCI) across the day, of the daily nectar produced by a flower (DNF), and of simulated standing nectar. The aim of the simulation was to assess the effect of the flower selection performed by insects on RCI, DNF, and standing nectar. In the simulation, flower selection was defined by insect visitation rates and the

insects' capacity to select between rewarding and non-rewarding flowers. The simulation was developed using plant and insect variables extracted from field measurements following the steps highlighted in Figure 1.

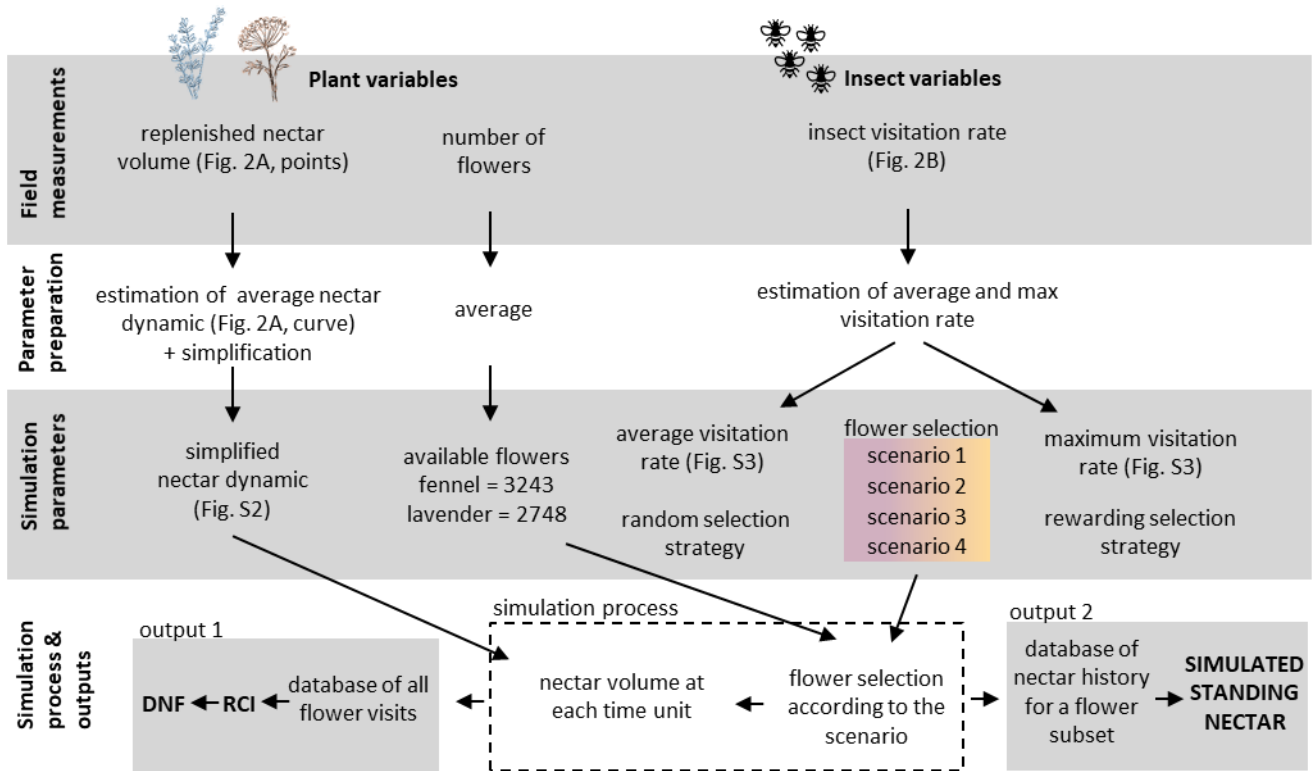


Figure. 1 Flowchart of the simulation of the daily nectar produced by a flower (DNF), the nectar rewards collected by insects (RCI) across the day and simulated standing nectar for fennel and lavender

2.4.2 Simulation parameters

To obtain the simulation parameters, preparation was carried out consisting of the estimation and simplification of the field measurements. The simulation parameters are as follows: 1) nectar dynamic, 2) available flowers, and 3) flower selection scenarios.

The nectar dynamic is the average kinetic curve of replenished nectar within a defined time span. The nectar dynamic curve was estimated using field-replenished nectar volume data (see statistical analysis for details). Because the nectar dynamics were unknown for the longer observations (see

Figure 2A and Discussion), nectar dynamics as a parameter were simplified by maintaining a constant nectar value when the estimation reached the peak (Figure S2). At the peak, the flowers were considered full, with neither more nectar production nor nectar re-absorption/evaporation. The simulation assumed that flowers repeat the same nectar dynamics after an insect visit, without changes in the nectar production rate due to the potential stimulation/depression effects linked to insect visits. The available flower parameters were estimated by calculating the average number of flowers present in the visitation rate observation plots (see visitation rate). The effect of different numbers of available flowers that could be selected by flower-visiting insects was not the focus of this study and it was therefore kept constant in all simulations.

The flower selection parameters were organized into four scenarios. Each scenario is a combination of two levels of visitation rate (average/maximum) and two levels of insect selection strategy (random/rewarding). Visitation rates were measured in the field (see visitation rate). The average visitation rate was estimated between 06:00 and 20:00, when flower-visiting insects were active (see the statistical analysis and Figure S3). We did not observe visitations earlier than 08:30 or later than 18:30. Therefore, for earlier and later estimates, we assigned the first and last actual estimates, respectively. The maximum visitation rate was also considered and set to be constant across all simulations, and equal to the maximum visitation rate value recorded for each plant species (Figure S3). Although a constant visitation rate is unlikely under field conditions, the maximum level allows the simulation of the highest insect nectar demands. Flower-visiting insects can also select between rewarding and not rewarding flowers, which can affect the timing and frequency of flower visits (Goulson et al., 2001; Knauer et al., 2021). In the simulation, insects that did not select between rewarding and non-rewarding flowers had a random selection strategy (random level), whereas insects with selection capability preferentially adopted a rewarding selection strategy (rewarding level). At the random level, all flowers had the same probability of being visited. At the reward level, flowers should be visited at longer and more regular periods, since insects should avoid flowers

without rewards. To simulate the latter condition at the reward level, the probability of a flower being visited by an insect was set to increase proportionally as the time since the last visit increased. Specifically, within the available flowers that insects can select, the flowers most recently visited have a probability of insect visits close to 0, whereas, the flowers visited the longest time ago have the maximum probability of being visited.

2.4.3 Simulation process and outputs

The simulation process reproduced plant/insect interactions in an area of 0.36 m². The simulation was modeled for 14 h, starting at 06:00, when flower-visiting insects generally begin their foraging activity, and ending at 20:00. We divided the 14 h of simulation into units of 5 min and assigned an identification to each available flower. Every five minutes the simulation process defined which of the available flowers was visited according to the scenario. Then, the simulation was extrapolated from the nectar dynamic parameter, the nectar volume of each flower at each time unit, according to the time elapsed since the last insect visit. To calculate nectar volume, it was assumed that the insects collected all available nectar at each visit. This assumption was validated in the field prior to data collection, as we had tested using a microcap immediately after visits (10 observations per crop), that visiting insects collected all nectar. The process of calculating the nectar volume every five minutes allowed quantification of the nectar volume that had been collected by insects at each visit, producing the simulation output of the RCI. Using the RCI data, we determined DNF as the sum of the rewards supplied to flower-visiting insects throughout the day. The complete flower history, which is the measure of nectar volume across time considering insect visits (see the example in Figure S4), was recorded for a random subset of 50 flowers per simulation. From the flower histories, the simulation calculated the simulated standing nectar as the average volume of nectar contained by flowers over time. The simulated standing nectar was visually compared with the field standing nectar to evaluate the simulation reliability and to identify which insect selection scenario produced standing nectar trends closest to the true values. The simulation was repeated 10 times per plant for each scenario (2

plants \times 4 scenarios \times 10 simulations), producing 80 simulations in total. All simulation data were aggregated to assess the differences in RCI, DNF, simulated standing nectar, and time between consecutive visits between scenarios. The parameters used for the simulation could be influenced by different seasonal or climatic factors, however, this was not accounted for as it was beyond the scope of this study. The simulations were carried out with R 4.0.2 (see Carisio, 2021 for the simulation code). The average RCI and standing nectar for the simulation scenario were plotted using the `geom_smooth` function of `ggplot2` (Wickham, 2011).

2.4.4 Nectar resources at landscape level

For each crop, we calculated the daily sugar production per flower (g) using the formula described by Baude et al. (2016), first using the average DNF between scenarios and the average sugar concentration recorded from replenished nectar measurements, and then using the 24h replenished nectar volume and its average sugar concentration. We then estimated the daily nectar production at the landscape level ($\text{g ha}^{-2} \text{ day}^{-1}$) by multiplying sugar production by the average estimated number of flowers per hectare. These calculations allow the comparison of nectar production at the landscape level assessed by means of nectar dynamic and insect-flower interaction data, with the nectar dynamic assessed through the measurement of nectar replenished over 24 h.

2.5 Statistical analysis

We used generalized additive mixed models (GAMM) to test the effect of time and plant species on replenished nectar volume and sugar concentration (Wood, 2017). The time since nectar draining was continuous and modelled with cubic spline smoothing. The estimate of the GAMM for replenished nectar volume corresponds to species nectar dynamics. A GAMM model was also implemented to estimate the average visitation rate across the day using plant species, number of flowers, and time of day as fixed factors. The latter two variables were modelled using cubic spline smoothers. The

average predictions of GAMMs for replenished nectar and visitation rates were used to implement the simulation parameters. The effects of plant species on the volume of nectar replenished over 24 h and on its sugar concentration were analyzed using two generalized mixed models (GLMMs). Both models had plant species as a fixed factor, but the first adopted a gamma distribution and logarithmic link function, while the second adopted a binomial distribution. To test the differences in the visitation rates and proportion of honeybees compared to other flower-visiting insects between the two crops, we developed a GLMM model with a Poisson error distribution for the first variable and a binomial error distribution for the second variable. In these two models, plant species were used as a fixed factor and field as a random factor. All significant differences in GLMM models between groups were validated using Tukey's post-hoc tests. The normal distribution of residuals in each test was routinely checked. All analyses were carried out with R 4.0.2 (R Core Team, 2000), using the packages lme4, emmeans, car for GLMM models, and the mgcv package for GAMM modelling (Bates et al., 2015; Lenth et al., 2018; Wood & Wood, 2015).

3 RESULTS

3.1 Field experiment results

Fennel and lavender flowers showed non-linear nectar dynamics that were affected by species and time (GAMM, $P < 0.001$ for plant species and time, $R\text{-sq (adj)} = 62\%$) (Figure 2A). Two hours after draining, the lavender flowers had, on average, a greater replenished nectar volume than fennel flowers (Figure 2A). The sugar concentration of replenished nectar in 6 h was not correlated with the time for either fennel or lavender (non-predictive GAMM, $R\text{-sq (adj)} = 6\%$). Sugar concentration was on average $56.25 \pm 7.45\%$ for fennel ($n = 48$) and $53.39 \pm 14.01\%$ for lavender ($n = 56$) (mean \pm SD). The replenished nectar volume and corresponding sugar concentration over 24 h were not different between the two crops (non-predictive GLMM) (volume per flower: $0.061 \pm 0.042\ \mu\text{l}$ and $0.062 \pm 0.036\ \mu\text{l}$; concentration per flower: $66.09 \pm 13.33\%$ and $67.48 \pm 6.75\%$, respectively, for

fennel and lavender) (mean \pm SD) (Figure 2B). The median fennel pollen count was 1,200 pollen grains per flower. The visitation rate was significantly higher for fennel than for lavender (GLMM, Tukey's test, $P < 0.001$) (Figure 2C), and the daily visitation pattern changed between fields, with one or two peaks in the day (Figure S5). For both crops, the most abundant flower-visiting insect was the honeybee; this was especially pronounced for lavender (GLMM, Tukey's test, $P < 0.003$) (Figure 2D). The proportion of honeybees to other insects was 0.86 ± 0.30 for lavender and 0.62 ± 0.36 for fennel (mean \pm SD).

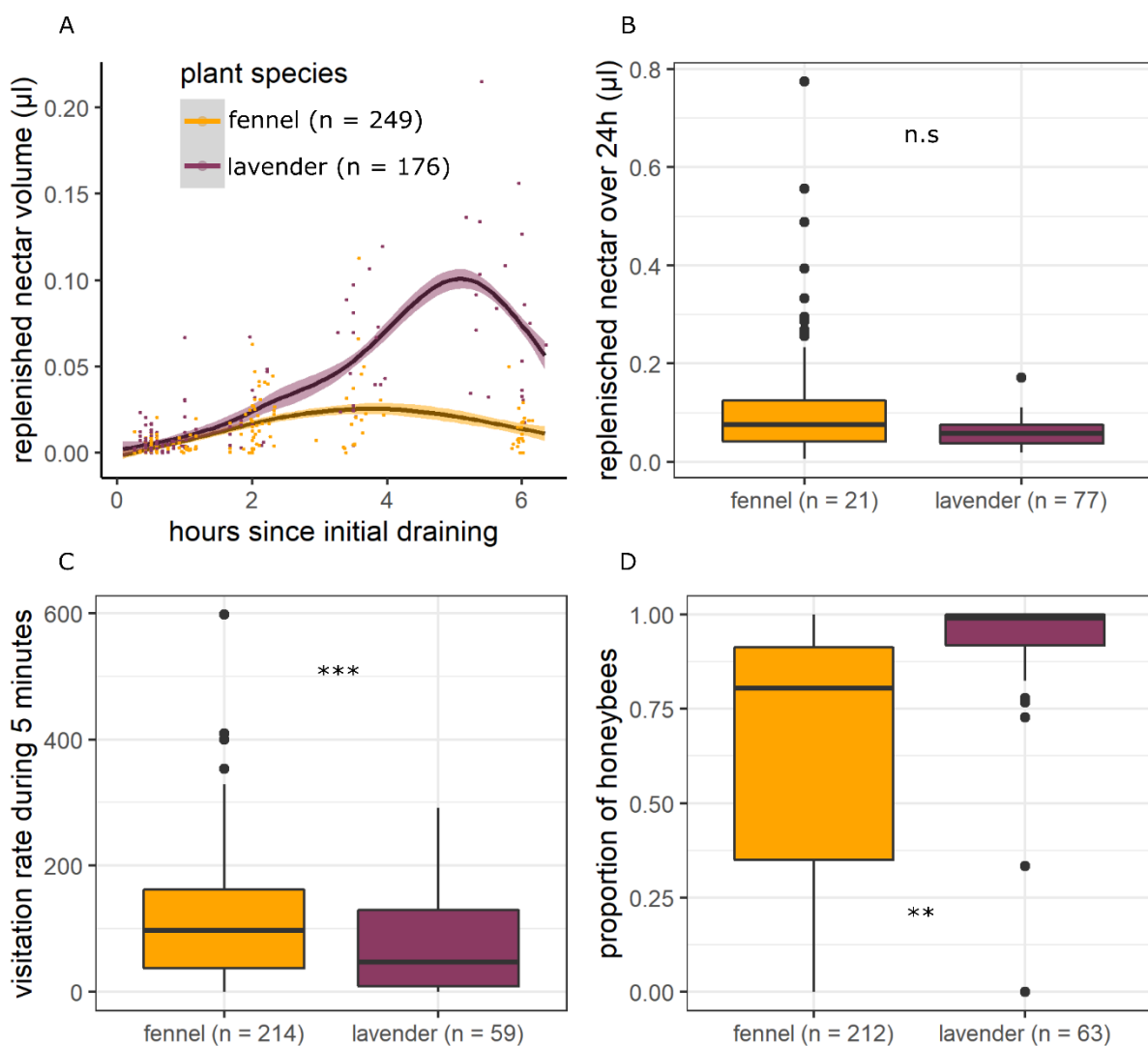


Figure 2. Nectar replenishing potential of fennel and lavender, and the results regarding flower-visiting insects. (A) Nectar dynamic over the six hours post flower draining; solid lines are the GAM model estimates, shaded areas are confidence intervals, points are the replenished nectar measurements; (B) Replenished nectar over

24 hours. (C) Insect visitation rate; (D) Proportion of honeybees (*Apis mellifera*) of the insects visiting every five minutes. Orange and purple points, smooth lines and boxplot refer to fennel and lavender, respectively. The asterisks indicate significant differences according to Tukey test following a GLMM (n.s. = no significant difference, ** = $P < 0.005$, *** = $P < 0.0001$)

Fennel flowers were always empty throughout the day except in the morning (standing nectar: $0.001 \pm 0.007 \mu\text{l}$, $n = 81$) (mean \pm SD) (Figure 3A). Lavender flowers provided a standing nectar, which fluctuated somewhat (mean = $0.06 \pm 0.05 \mu\text{l}$, $n = 48$) without any particular pattern throughout the day (Figure 3A).

3.2 Simulation results

The average standing nectar predicted by the simulation differed between the species and scenarios (Figure 3B and 3C). The scenario with the average visitation rate and random insect selection was the most similar to the field average standing nectar of lavender (Figure 3B). For fennel, the high visitation rate scenario was most similar to the average field standing (Figure 3C). Simulation scenarios differed in average RCI for both plant species, although the RCI appeared to be mostly affected by visitation rate intensity rather than insect selection (Figure 3B and 3C).

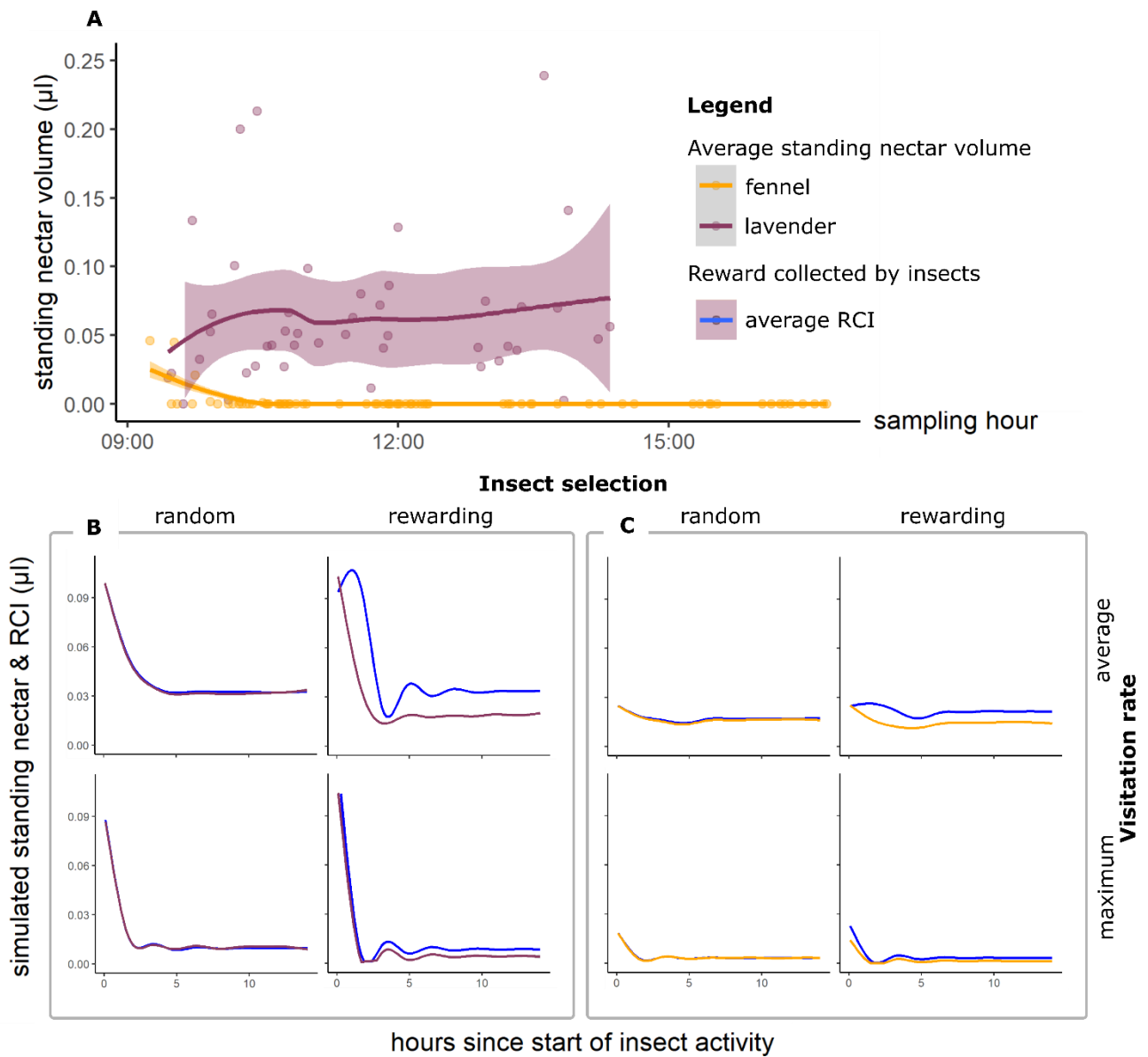


Figure 3. (A) Standing nectar measured in the field for lavender and fennel between 09:00 and 16:45. (B and C) Simulated standing nectar and RCI at each visit estimated using four different flower selection simulation scenarios (insect visitation rate average/maximum X insect selection of flower random/rewarding) for lavender (B) and for fennel (C), since the start of the simulation (at 06:00). Solid lines are the estimates for standing nectar (orange for fennel and purple for lavender) or the estimates for the average reward collected by flower-visiting insects (blue line), shaded areas are confidence intervals and dots are field measurements of standing nectar.

The DNF varied between scenarios, with lavender having the highest DNF in the average visitation rate and rewarding selection scenario ($0.260 \pm 0.003 \mu\text{l}$) and the lowest in the maximum visitation

rate and rewarding selection scenario ($0.233 \pm 0.006 \mu\text{l}$) (Figure 4A). Fennel DNF was highest in the maximum visitation rate and rewarding selection scenario ($0.111 \pm 0.004 \mu\text{l}$) and lowest in the average visitation rate and random selection scenario ($0.073 \pm 0.025 \mu\text{l}$) (mean \pm SD) (Figure 4B). In all the scenarios and for both species, the average DNFs were higher than the average nectar production over 24 h. Both for fennel and for lavender, the average time between two consecutive flower visits was always shorter than the time needed for the flower to reach the peak of replenished nectar (highest average time span between visits 3.12 ± 1.82 h and 2.33 ± 1.22 h respectively for fennel and lavender) (Figure 4C and Figure 4D). In the maximum visitation rate scenario, flowers were always visited before the nectar peak was replenished. The estimated daily sugar production at the landscape level by our simulation was $5797 \text{ g ha}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for fennel and $12798 \text{ g ha}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for lavender, while the estimation over 24 h of measurement was $4839 \text{ g ha}^{-2} \text{ day}^{-1}$ and $4231 \text{ g ha}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for fennel and lavender, respectively.

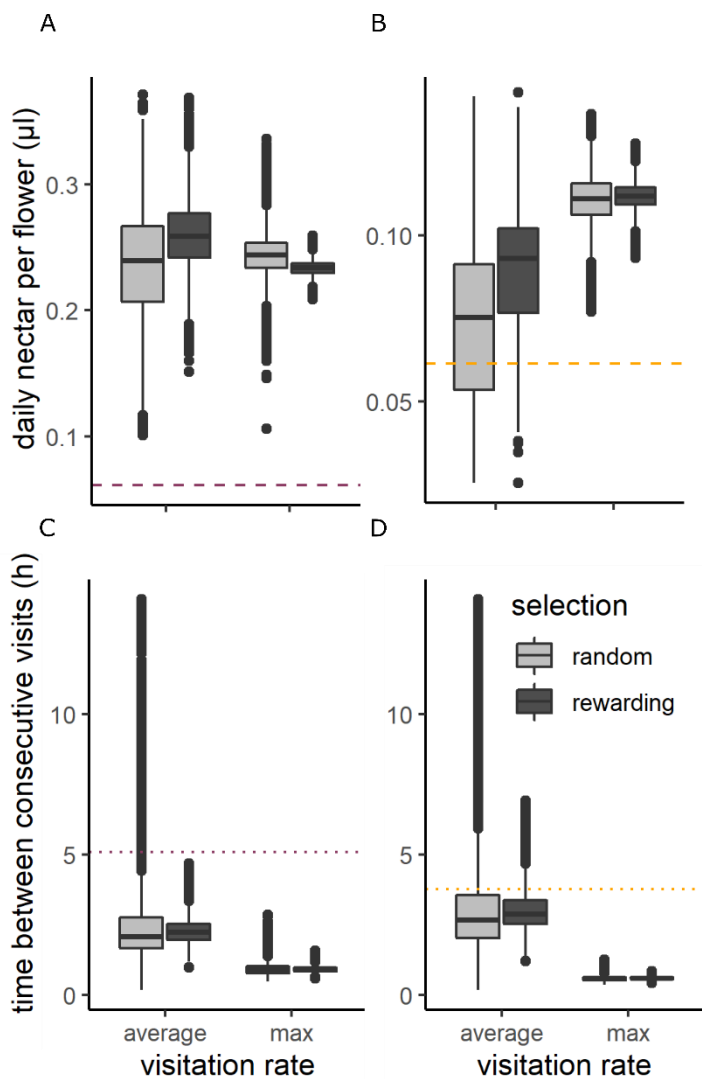


Figure 4. Daily nectar volume for each flower (DNF) estimated according to different simulation scenarios (insect visitation rate average/maximum X insect selection of flower random/rewarding) for lavender (A) and for fennel (B). Dashed lines indicate the average nectar volume replenished by flowers isolated from insects for 24 h. Prediction of the time between two consecutive visits at the same flower according to the simulation scenario for lavender (C) and for fennel (D). Dotted lines indicate the time required for flowers to reach nectar dynamic peak.

4 DISCUSSION

Our study analyzed a) the nectar production potential of two important mass-flowering crops, fennel (*Foeniculum vulgare*) and lavender (*Lavandula hybrida*), b) the preferences of flower-visiting insects for these crops, and c) the potential effect of insect-plant interactions on nectar production. Using field data, we

developed a simulation model that estimated the daily nectar production of the two crops, accounting for the effects of insect visitation rates and insect capacity to select between rewarding and non-rewarding flowers. Our field results, together with the simulation model, indicate that although fennel had lower nectar production performance than lavender and close to null standing nectar in the field, flower-visiting insects exploited fennel flowers at a higher rate. This is likely because the fennel flowers also provided pollen and because the open structure of the flowers can be probed by a wider spectrum of insects. As hypothesized, our study showed that when nectar production dynamics are non-linear, the daily nectar production of a flower can be insect-driven and can change through interactions with flower-visiting insects. Interestingly, our simulation indicated that the effects of different insect visitation rates on nectar production were inconsistent between the two crops. The daily nectar volume estimated by our simulation was always higher than that of the nectar replenished over 24 h. This led us to conclude that in a mass-flowering crop context, estimating nectar resources by means of the nectar replenished over 24 h may be skewed and lead to underestimation of nectar production. Therefore, the future attempts to estimate the amount of nectar provided by a landscape should consider insect interactions with flowers.

Food resources produced by lavender and fennel for flower visitors

We found that lavender flowers produced nectar quickly. The lavender nectar dynamics showed that the replenished nectar peaked at 5 h and within 3.75 h they exceeded the average replenished nectar of flowers isolated for 24 h. This result suggests that lavender flowers may reabsorb nectar when it is not exploited for long periods. Signs of nectar reabsorption have previously been found in *Lavandula pubescens* (Nuru et al., 2015), but not for *Lavandula hybrida*, so this remains to be confirmed through dedicated analyses. As hypothesized for other plants, a re-absorption mechanism might reduce the energy costs to attract the pollinators needed to ensure seed set (Burquez & Corbet, 1991; Nepi & Stpiczyńska, 2008; Pacini & Nepi, 2007). Regarding fennel, the estimated nectar dynamics peaked before 4 h, but the peak was lower than the nectar replenished in flowers isolated for 24 h. This difference suggests that fennel flowers replenished at a slow rate and that nectar dynamics are likely to peak after a longer time than was considered in this study. Nectar replenishment data were

remarkably dispersed over long periods in both species, which may have led to an imprecise estimate of nectar dynamic peaks. Dispersed nectar data seem to be the ‘rule’ in studies evaluating nectar dynamics, as they are greatly affected by individual flower and plant variation (Castellanos et al., 2002; Luo et al., 2014; Nicolson & Nepi, 2005), as well as by exogenous factors (Chabert et al., 2018). For example, *Carum carvi* (Apiaceae) plants of the same variety grown under the same controlled conditions showed fourfold difference in the replenished nectar between anthesis and fertilization (Langenberger & Davis, 2002). Therefore, the nectar dynamics of lavender and fennel should be considered as rough estimates of the average replenished nectar that may greatly change. Despite this limitation, we believe that at the landscape level, the nectar dynamic estimate is more accurate in assessing pollinator food resources than the measure of nectar replenished over 24 h. Indeed, the two crops showed no significant differences in the volume and sugar concentration of the nectar replenished over 24 h, thus they would appear equally valuable as pollinator food resources. However, if we compare the nectar dynamics of the two species over six hours, lavender was more productive than fennel, leading to the conclusion that lavender may be a more important nectar resource for flower-visiting insects, especially in areas where flowers are visited frequently.

Standing nectar and flower-visiting insect preferences

We found that the rate of insect flower visitation was higher in fennel than lavender. Honeybees were the dominant flower visitors for both crops, although the dominance was less pronounced in fennel. This was likely because of the numerous managed honeybee colonies placed in the study area for honey production. When measured in an area where flowers were exploited by a similar flower-visiting insect community, the standing nectar was constant and high for lavender, whereas for fennel, the standing nectar was close to zero from the first hour onwards. These results suggest that the nectar produced by fennel is immediately consumed by insects. At the same time, flower visitors seemed to neglect lavender flowers, despite their larger nectar rewards.

Focusing on the dominant flower-visiting insect, the honeybee, the exploitation of fennel flowers seems to contrast with the finding that honeybees preferentially choose flowers with a high nectar reward (Balfour et al., 2015; Duffield et al., 1993). In contrast, fennel flowers may also be visited for pollen reward. Indeed, several studies have found that the abundance or quality of pollen rewards is a major driver of honeybee flower choice (Aronne et al., 2012; Quinlan et al., 2021). In addition, according to optimal foraging theory, flower-visiting insects should adopt a foraging strategy that maximizes energy intake (Stephens & Krebs, 1987). The latter can be assessed as the difference between the energy provided by the floral food resource (nectar and pollen) and the sum of energy costs due to flower choice and flower probing (Balfour et al., 2015). We speculate that fennel may have a lower foraging cost because (1) the open structure of flowers and inflorescences allows flower-visiting insects to rapidly quantify and collect the offered nectar resources, and movements between flowers require less energy expenditure. In contrast, in lavender, quantification cues are prevented, and flower handling is more complicated because of the narrow flower morphology and dense spikes. The diversity of pollinators reported in fennel suggests that fennel flower traits do not constrain insect visits (Schurr, Geslin, et al., 2021; Smith-Ramírez et al., 2005; Thompson, 2001). In contrast, lavender has shown a tighter spectrum of flower-visiting insects in this and previous studies (Balfour et al., 2013; Benachour, 2017; Herrera, 1990). For both plants, the flower-visiting insects exploited multiple flowers within the same inflorescence. There are on average 381 flowers per fennel umbel, which is much higher than the 19 flowers per lavender spike (Schurr, Masotti, et al., 2021). Therefore, a single foraging flight may allow flower-visiting insects to exploit a greater number of flowers in fennel than in lavender plants.

Simulation model results

To our knowledge, this study constitutes the first attempt to estimate the daily nectar production, standing nectar, and average reward collected by flower-visiting insects across a daily period, considering the effects of non-linear nectar dynamics, insect visitation rates, and insect selection

strategy. The simulation produced standing nectar trends similar to those observed from the field data, suggesting that the model can provide reliable estimates. The average and maximum visitation rate scenarios were consistent with the lavender and fennel observed in standing nectar. This result supports the hypothesis that fennel nectar was overexploited by flower-visiting insects (especially honeybees) and is in accordance with previous findings of low-standing nectar due to high insect exploitation (Corbet et al., 2001; Geslin, Gauzens, et al., 2017; Sáez et al., 2017; Torné-Noguera et al., 2016; Wignall et al., 2020).

As expected, our simulation showed that daily nectar production varied among the scenarios, and identical scenarios produced either increasing or decreasing production in the two investigated crops. Therefore, a generalizable effect of insects on daily nectar production among plants is missing. The lack of a general pattern is due to the complexity of interactions between plants and flower-visiting insects that are not ‘a priori’ predictable. Previous studies have found that insect visits have numerous effects on nectar production (Castellanos et al., 2002; Luo et al., 2014; Ordano & Ornelas, 2004; Ornelas & Lara, 2009; Ye et al., 2017). Nevertheless, we found a consistent pattern of a higher daily nectar volume than has been previously found for replenished in flowers isolated from insects for 24 h. Indeed, the estimated daily sugar production at the landscape level by our simulation was always greater than the estimation produced by the 24 h measurement. The explanation for this difference is that in an environment such as the one in our study, flower-visiting insects probed more often than the time required for the flower to fully replenish, and consequently, the rate of nectar replenishment will be higher on average. This explanation is consistent with previous studies showing that flowers can replenish nectar fully within a few hours, rather than requiring a whole day (Castellanos et al., 2002; Luo et al., 2014). Moreover, our results highlight that previous studies may have underestimated the total amount of nectar resources through the use of the 24 h replenished nectar proxy (Baude et al., 2016; Hicks et al., 2016; Timberlake et al., 2019), which could lead to incorrect conclusions that plants produce equivalent total nectar supplies. This underestimation may be particularly prominent in environments where honeybees are intensely managed meaning that

visitation rates to mass-flowering crops are particularly high. We suggest that a better understanding of nectar resources at the landscape level might be achieved by estimating nectar production over different time spans and by defining the density and visitation frequency of insects.

REFERENCES

- Angelella, G. M., McCullough, C. T., & O'Rourke, M. E. (2021). Honey bee hives decrease wild bee abundance, species richness, and fruit count on farms regardless of wildflower strips. *Scientific Reports*, *11*(1), 3202. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81967-1>
- Aronne, G., Giovanetti, M., Guarracino, M. R., & de Micco, V. (2012). Foraging rules of flower selection applied by colonies of *Apis mellifera*: Ranking and associations of floral sources. *Functional Ecology*, *26*(5), 1186–1196. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02017.x>
- Balfour, N. J., Gandy, S., & Ratnieks, F. L. W. (2015). Exploitative competition alters bee foraging and flower choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(10), 1731–1738. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1985-y>
- Balfour, N. J., Garbuzov, M., & Ratnieks, F. L. W. (2013). Longer tongues and swifter handling: Why do more bumble bees (*Bombus spp.*) than honey bees (*Apis mellifera*) forage on lavender (*Lavandula spp.*)? *Ecological Entomology*, *38*(4), 323–329. <https://doi.org/10.1111/een.12019>
- Barbier, E. (1963). Les lavandes et l'apiculture dans le Sud-Est de la France. *Annales de l'Abeille*, *6*(2), 85–159
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(i01), 1–48

- Baude, M., Kunin, W. E., Boatman, N. D., Conyers, S., Davies, N., Gillespie, M. A. K., ... Memmott, J. (2016). Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature*, 530(7588), 85–88. <https://doi.org/10.1038/nature16532>
- Benachour, K. (2017). Insect visitors of lavender (*Lavandula officinalis* L.): comparison of quantitative and qualitative interactions of the plant with its main pollinators. *African Entomology*, 25(2), 435–444. <https://doi.org/10.4001/003.025.0435>
- Biella, P., Akter, A., Muñoz-Pajares, A. J., Federici, G., Galimberti, A., Jersáková, J., ... Mangili, L. (2021). Investigating pollination strategies in disturbed habitats: The case of the narrow-endemic toadflax *Linaria tonzigii* (Plantaginaceae) on mountain screes. *Plant Ecology*, 222(4), 511–523. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01123-7>
- Burquez, A., & Corbet, S. A. (1991). Do flowers reabsorb nectar? *Functional Ecology*, 5(3), 369–379
- Carisio, L. (2021). Data and code for the manuscript: ‘the interaction of nectar dynamic and insect visitation affects the estimation of nectar resources’. *OSF*. Retrieved from <https://doi.org/10.17605/OSF.IO/AHGVU>
- Castellanos, M. C., Wilson, P., & Thomson, J. D. (2002). Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 89(1), 111–118. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.1.111>
- Chabert, S., Lemoine, T., Raimond Cagnato, M., Morison, N., & Vaissière, B. E. (2018). Flower age expressed in thermal time: is nectar secretion synchronous with pistil receptivity in oilseed rape (*Brassica napus* L.)? *Environmental and Experimental Botany*, 155(November), 628–640. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.004>
- Corbet, S. A. (2003). Nectar sugar content: Estimating crop and secretion rate in the field.

Apidologie, 34, 1–10. <https://doi.org/10.1051/apido>

Corbet, S. A., Bee, J., Dasmahapatra, K., Gale, S., Gorringer, E., La Ferla, B., ... Vorontsova, M. (2001). Native or exotic? Double or single? Evaluating plants for pollinator-friendly Gardens. *Annals of Botany*, 87(2), 219–232. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1322>

Donkersley, P., Rhodes, G., Pickup, R. W., Jones, K. C., & Wilson, K. (2014). Honeybee nutrition is linked to landscape composition. *Ecology and Evolution*, 4(21), 4195–4206. <https://doi.org/10.1002/ece3.1293>

Duffield, G. E., Gibson, R. C., Gilhooly, P. M., Hesse, A. J., Inkley, C. R., Gilbert, F. S., & Barnard, C. J. (1993). Choice of flowers by foraging honey bees (*Apis mellifera*): Possible morphological cues. *Ecological Entomology*, 18(3), 191–197. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01089.x>

Dussaubat, C., Maisonnasse, A., Belzunces, L. P., Brunet, J. L., & Kretzschmar, A. (2021). Preliminary report of honeybee physiological changes pre- and post-hybrid lavender season in high and low weight gain colonies. *Apidologie*, 52(2), 463–472. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00835-5>

Escriche, I., Sobrino-Gregorio, L., Conchado, A., & Juan-Borrás, M. (2017). Volatile profile in the accurate labelling of monofloral honey. The case of lavender and thyme honey. *Food Chemistry*, 226, 61–68. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.01.051>

Geslin, B., Aizen, M. A., Garcia, N., Pereira, A.-J., Vaissière, B. E., & Garibaldi, L. A. (2017). The impact of honey bee colony quality on crop yield and farmers' profit in apples and pears. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 248(July), 153–161. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.07.035>

Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., ... Vereecken, N. J.

(2017). Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. *Advances in Ecological Research*, 57, 147–199.

<https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>

Goulson, D., Chapman, J. W., & Hughes, W. O. H. (2001). Discrimination of unrewarding flowers by bees; direct detection of rewards and use of repellent scent marks. *Journal of Insect Behavior*, 14(5), 669–678. <https://doi.org/10.1023/A:1012231419067>

Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined Stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229), 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>

Guezen, J. M., & Forrest, J. R. K. (2021). Seasonality of floral resources in relation to bee activity in agroecosystems. *Ecology and Evolution*, 11(7), 3130–3147.

<https://doi.org/10.1002/ece3.7260>

Guitton, Y., Nicolè, F., Moja, S., Benabdelkader, T., Valot, N., Legrand, S., ... Legendre, L. (2010). Lavender inflorescence: A model to study regulation of terpenes synthesis. *Plant Signaling and Behavior*, 5(6), 749–751. <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11704>

Herbertsson, L., Lindström, S. A. M., Rundlöf, M., Bommarco, R., & Smith, H. G. (2016). Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic and Applied Ecology*, 17(7), 609–616.

<https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.05.001>

Herrera, C. M. (1990). Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos*, 58(3), 277–288. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/3545218>

Hicks, D. M., Ouvrard, P., Baldock, K. C. R., Baude, M., Goddard, M. A., Kunin, W. E., ...

- Stone, G. N. (2016). Food for pollinators: Quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows. *PLOS ONE*, *11*(6), e0158117.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158117>
- Knauer, A. C., Kokko, H., & Schiestl, F. P. (2021). Pollinator behaviour and resource limitation maintain honest floral signaling. *Functional Ecology*, *35*(11), 2536–2549.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13905>
- Langenberger, M. W., & Davis, A. R. (2002). Temporal changes in floral nectar production, reabsorption, and composition associated with dichogamy in annual caraway (*Carum carvi*; Apiaceae). *American Journal of Botany*, *89*(10), 1588–1598.
<https://doi.org/10.3732/ajb.89.10.1588>
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P., & Herve, M. (2018). emmeans: Estimated marginal means, Aka least- squares means. R package version 144 <https://CRANR- ProjLibrado>. Retrieved from <https://doi.org/10.1080/00031305.1980.10483031>. License
- Lindström, S. A. M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R., & Smith, H. G. (2016). Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proceedings. Biological Sciences*, *283*(1843), 1–8.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1641>
- Luo, E. Y., Ogilvie, J. E., & Thomson, J. D. (2014). Stimulation of flower nectar replenishment by removal: a survey of eleven animal-pollinated plant species. *Journal of Pollination Ecology*, *12*(7), 52–62. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2014\)2](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2014)2)
- Nepi, M., & Stpiczyńska, M. (2008). The complexity of nectar: secretion and resorption dynamically regulate nectar features. *Naturwissenschaften*, *95*(3), 177–184.
<https://doi.org/10.1007/s00114-007-0307-2>

- Nicolson, S. W., & Nepi, M. (2005). Dilute nectar in dry atmospheres: nectar secretion patterns in *Aloe castanea* (Asphodelaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 166(2), 227–233. <https://doi.org/10.1086/427616>
- Nuru, A., Al-Ghamdi, A. A., Tena, Y. T., Shenkut, A. G., Ansari, M. J., et al. (2015) Floral Phenology, Nectar Secretion Dynamics, and Honey Production Potential, of Two Lavender Species (*Lavandula Dentata*, and *L. Pubescens*) in Southwestern Saudi Arabia. In *Journal of Apicultural Science*, 59(2), 135–144. <https://doi.org/10.1515/jas-2015-0028>
- Ordano, M., & Ornelas, J. F. (2004). Generous-like flowers: nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. *Oecologia*, 140(3), 495–505. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1597-0>
- Ornelas, J. F., & Lara, C. (2009). Nectar replenishment and pollen receipt interact in their effects on seed production of *Penstemon roseus*. *Oecologia*, 160(4), 675–685. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1337-6>
- Pacini, E., & Nepi, M. (2007). Nectar production and presentation. In nectaries and nectar (pp. 167–214). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5937-7_4
- Parachnowitsch, A. L., Manson, J. S., & Sletvold, N. (2019). Evolutionary ecology of nectar. *Annals of Botany*, 123(2), 247–261. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy132>
- Piccaglia, R., & Marotti, M. (2001). Characterization of some Italian types of wild fennel (*Foeniculum vulgare* mill.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49(1), 239–244. <https://doi.org/10.1021/jf000636+>
- Quinlan, G., Milbrath, M., Otto, C., Smart, A., Iwanowicz, D., Cornman, R. S., & Isaacs, R. (2021). Honey bee foraged pollen reveals temporal changes in pollen protein content and changes in forager choice for abundant versus high protein flowers. *Agriculture*,

Ecosystems and Environment, 322(August). <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107645>,
[107645](https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107645)

R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Ropars, L., Dajoz, I., Fontaine, C., Muratet, A., & Geslin, B. (2019). Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PLOS ONE*, 14(9), e0222316. <https://doi.org/10.1101/667725>

Roulston, T. H., & Goodell, K. (2011). The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology*, 56, 293–312.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>

Sáez, A., Morales, C. L., Garibaldi, L. A., & Aizen, M. A. (2017). Invasive bumble bees reduce nectar availability for honey bees by robbing raspberry flower buds. *Basic and Applied Ecology*, 19, 26–35. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.01.001>

Schurr, L., Geslin, B., Affre, L., Gachet, S., Delobbeau, M., Brugger, M., ... Masotti, V. (2021). Landscape and local drivers affecting flying insects along fennel crops (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and implications for its yield. *Insects*, 12(5), 1–16.
<https://doi.org/10.3390/insects12050404>

Schurr, L., Masotti, V., Geslin, B., Gachet, S., Mahe, P., Jeannerod, L., & Affre, L. (2021). Is fennel crop dependent on insect pollination? *SSRN Electronic Journal*.
<https://doi.org/10.2139/ssrn.3953077>

Smith-Ramírez, C., Martínez, P., Nuñez, M., González, C., & Armesto, J. J. (2005). Diversity, flower visitation frequency and generalism of pollinators in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 147(4), 399–416.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2005.00388.x>

Stahl, J. M., Nepi, M., Galetto, L., Guimarães, E., & Machado, S. R. (2012). Functional aspects of floral nectar secretion of *Ananas ananassoides*, an ornithophilous bromeliad from the Brazilian savanna. *Annals of Botany*, *109*(7), 1243–1252.

<https://doi.org/10.1093/aob/mcs053>

Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1987). Foraging theory. *Princeton University Press*, Princeton, NJ. <https://doi.org/10.1515/9780691206790>

Thompson, J. D. (2001). How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia*, *126*(3), 386–394.

<https://doi.org/10.1007/s004420000531>

Timberlake, T. P., Vaughan, I. P., & Memmott, J. (2019). Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, *56*(7), 1585–1596. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13403>

Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., & Bosch, J. (2016). Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic and Applied Ecology*, *17*(3), 199–209. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.11.004>

Wickham, H. (2011). ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, *3*(2), 180–185

Wignall, V. R., Campbell Harry, I., Davies, N. L., Kenny, S. D., McMinn, J. K., & Ratnieks, F. L. W. (2020). Seasonal variation in exploitative competition between honeybees and bumblebees. *Oecologia*, *192*(2), 351–361. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04576-w>

Wood, S. N. (2017). Generalized additive models: An introduction with R. CRC Press

Wood, S., & Wood, M. S. (2015). Package ‘mgcv.’ *R package Version, 1, 29*

Ye, Z. M., Jin, X. F., Wang, Q. F., Yang, C. F., & Inouye, D. W. (2017). Nectar replenishment maintains the neutral effects of nectar robbing on female reproductive success of *Salvia przewalskii* (Lamiaceae), a plant pollinated and robbed by bumble bees. *Annals of Botany*, 119(6), 1053–1059. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw285>

SUPPLEMENTARY MATERIALS

TERMS AND DEFINITIONS

Replenished nectar volume: nectar volume accumulated by one flower within a given time period. During this period flowers are isolated from insects to prevent nectar removal. Unit measure in this study is μl . Replenished nectar volume measures are the dots on Fig 2A.

Nectar dynamic (or nectar kinetic): the estimate of average nectar replenished by one flower in a defined period calculated using the measures of replenished nectar volume. In the present study, nectar dynamic has been calculated by replenished nectar volume data separately for each species (GAM model). Unit measure is μl . Nectar dynamics are the two curves in Fig 2A.

Nectar volume replenished in 24h: nectar volume cumulated by one flower in a 24h of isolation from pollinators. The nectar volume is the most usual measurement in studies assessing nectar production potential of different plants. Unit measure in the present study is μl .

Standing nectar: The standing nectar is the volume of nectar available in randomly selected open flowers. This measure represents the reward that a flower-visiting insect could obtain by visiting a random flower at a given time. Since there is a high among flowers variation, each measurement is the average between numerous flowers (4-25 flowers) measured at the same time (one minute to

collect all the nectar from multiple flowers). Unit measure in the present study is μL . Standing nectar measures are the points in Fig 3A.

Average standing nectar: is the average standing nectar across the time calculated using standing nectar measures. It was calculated separately for each species. Average Standing nectar measures are the curves in Fig 3A.

Visitation rate: total number of flowers visited within a plot by flower-visiting insects in a five minute period.

Nectar reward collected by insect (RCI): is the nectar reward in volume collected by insect in a single flower visit. Flower-visiting insects could select between rewarding vs. not rewarding. In this case RCI is higher than the standing nectar measured in the field. When insects are not capable of selecting flowers according to the reward, and they select them randomly, RCI and standing nectar are similar. The average RCI across the day calculated by the simulation are the blue line in Fig2B & 2C.

Daily Nectar production by a Flower (DNF): is the total volume produced by a flower and is calculated as the sum of rewards collected by insects.

PROTOCOL FOR POLLEN MEASUREMENTS

In summer 2020, five flower buds ready to open were harvested on three umbels per plant, on three plants, in two fennel fields (N = 90 flowers). We let flowers dry in open air in 2 mL Eppendorf tubes, one flower per tube. We then extracted the pollen grains following Suehs *et al.* 2006, directly from the whole flower (i.e. from the five stamens). To destroy plant tissues (except pollen grains), we put 225 μL of sulphuric acid in each tube and let it degrade for one night. We then added 375 μL of Triton solution (a mix of 2 mL of Triton x100 and 100 mL of distilled water) before crushing flower in it with glass rods (subsequently rinsed with 750 μL of Triton water to not lose any pollen grain). Samples were then centrifuged during five minutes at 2000 rpm and 20 °C. The centrifugation was

set to stop slowly to be sure that pollen grains stay in the bottom of the tube. The supernatant was then sucked and removed, and the pollen grains were re-suspended with 1.5 mL 96% Ethanol. Samples were centrifuged again, then the maximum volume of supernatant were removed, and pollen were finally left to dry under a hood. Then, 20 to 30 μ L of counting solution (20 mL of glycerol + 30 g of saccharose + 80 mL of distilled water for 100 mL of counting solution) was added in each sample. Tubes were then placed in an ultrasonic bath for five to ten minutes to dislocate the pile of pollen grains and facilitate the count. The solution was put in a Malassez counting cell for counting pollen grains. To have the total number of grains contained in the tube, i.e. produced in one flower, we multiplied the number of pollen grains found on the slide by the volume of counting solution added.

References

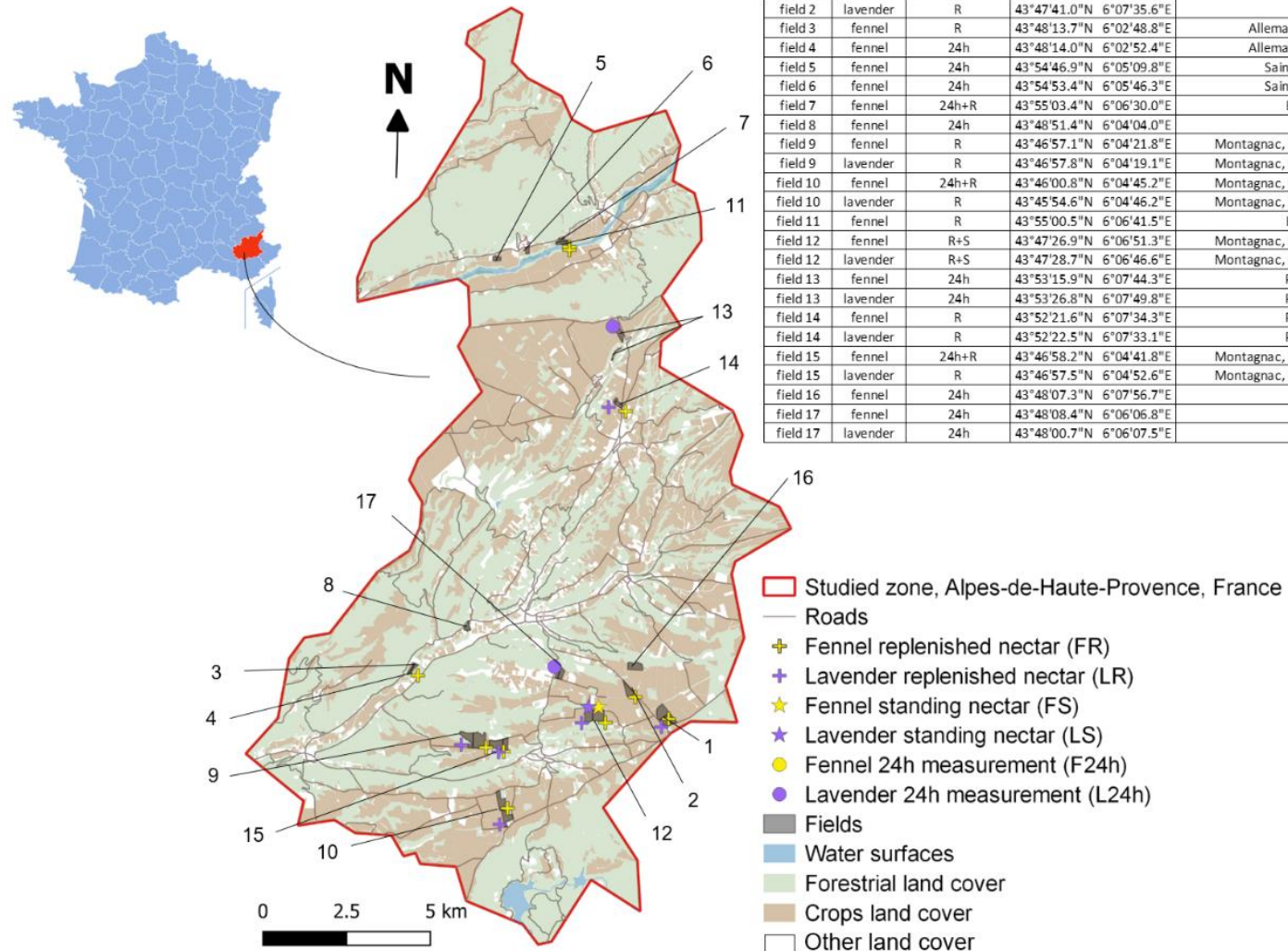
Suehs, C. M., Charpentier, S., Affre, L., & Médail, F. (2006). The evolutionary potential of invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa: Are pollen-mediated gene flow potential and hybrid vigor levels connected? *Evolutionary Ecology*, 20(5), 447–463. doi: 10.1007/s10682-006-0013-0

TABLES

Tab. S1 – Number of observations per each nectar measurement method divided by field.

field	Standing		Replenished		24h	
	fennel	lavender	fennel	lavender	fennel	lavender
field 1			18	18		
field 2			18	18		
field 3			15			
field 4					12	
field 5					13	
field 6						
field 7			19			
field 8						
field 9			21	21		
field 10			18	15		
field 11			38			
field 12	81	48	57	64		
field 13					12	11
field 14			21	19		
field 15			24	21	16	
field 16					12	
field 17					12	10

FIGURES



Field	Crops	Sample method	GPS coordinates	Location in Alpes-de-Haute-Provence, France	Elevation (m)
field 1	fennel	24h+R	43°47'23.5"N 6°08'22.1"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	654
field 1	lavender	R	43°47'20.5"N 6°08'28.0"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	654
field 2	fennel	24h+R	43°47'43.4"N 6°07'43.4"E	Riez	650
field 2	lavender	R	43°47'41.0"N 6°07'35.6"E	Riez	650
field 3	fennel	R	43°48'13.7"N 6°02'48.8"E	Allemagne-en-Provence	466
field 4	fennel	24h	43°48'14.0"N 6°02'52.4"E	Allemagne-en-Provence	465
field 5	fennel	24h	43°54'46.9"N 6°05'09.8"E	Saint-Julien d'Asse	450
field 6	fennel	24h	43°54'53.4"N 6°05'46.3"E	Saint-Julien d'Asse	454
field 7	fennel	24h+R	43°55'03.4"N 6°06'30.0"E	Bras d'Asse	462
field 8	fennel	24h	43°48'51.4"N 6°04'04.0"E	Riez	496
field 9	fennel	R	43°46'57.1"N 6°04'21.8"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	604
field 9	lavender	R	43°46'57.8"N 6°04'19.1"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	604
field 10	fennel	24h+R	43°46'00.8"N 6°04'45.2"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	605
field 10	lavender	R	43°45'54.6"N 6°04'46.2"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	605
field 11	fennel	R	43°55'00.5"N 6°06'41.5"E	Bras d'Asse	460
field 12	fennel	R+S	43°47'26.9"N 6°06'51.3"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	640
field 12	lavender	R+S	43°47'28.7"N 6°06'46.6"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	640
field 13	fennel	24h	43°53'15.9"N 6°07'44.3"E	Puimoisson	726
field 13	lavender	24h	43°53'26.8"N 6°07'49.8"E	Puimoisson	726
field 14	fennel	R	43°52'21.6"N 6°07'34.3"E	Puimoisson	704
field 14	lavender	R	43°52'22.5"N 6°07'33.1"E	Puimoisson	704
field 15	fennel	24h+R	43°46'58.2"N 6°04'41.8"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	611
field 15	lavender	R	43°46'57.5"N 6°04'52.6"E	Montagnac, Montagnac-Montpezat	611
field 16	fennel	24h	43°48'07.3"N 6°07'56.7"E	Riez	657
field 17	fennel	24h	43°48'08.4"N 6°06'06.8"E	Riez	636
field 17	lavender	24h	43°48'00.7"N 6°06'07.5"E	Riez	636

Fig. S1 Map of the study area

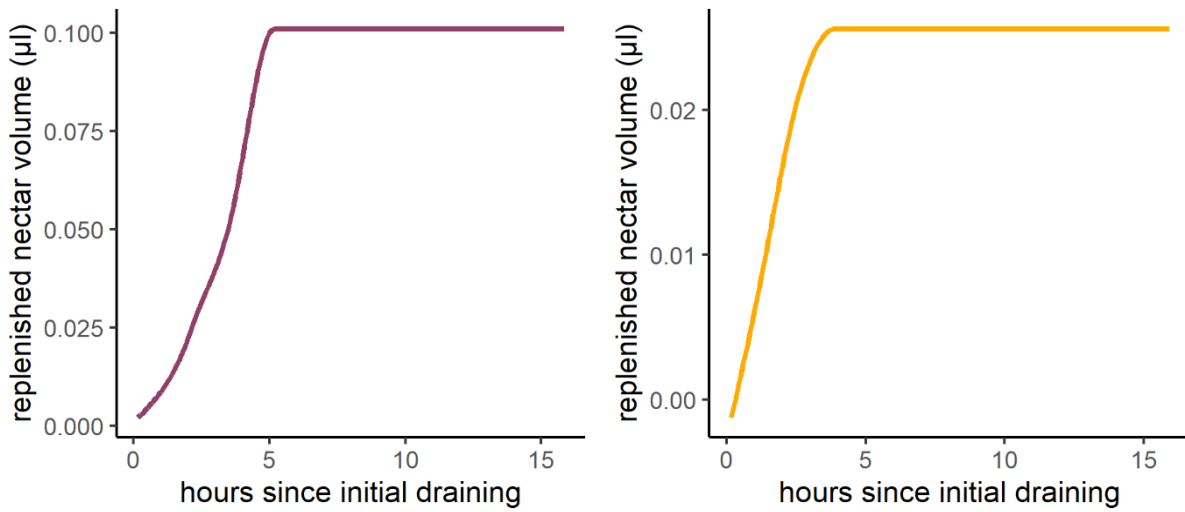


Fig. S2 Simplified nectar dynamic used as simulation parameter for lavender (purple) and fennel (orange)

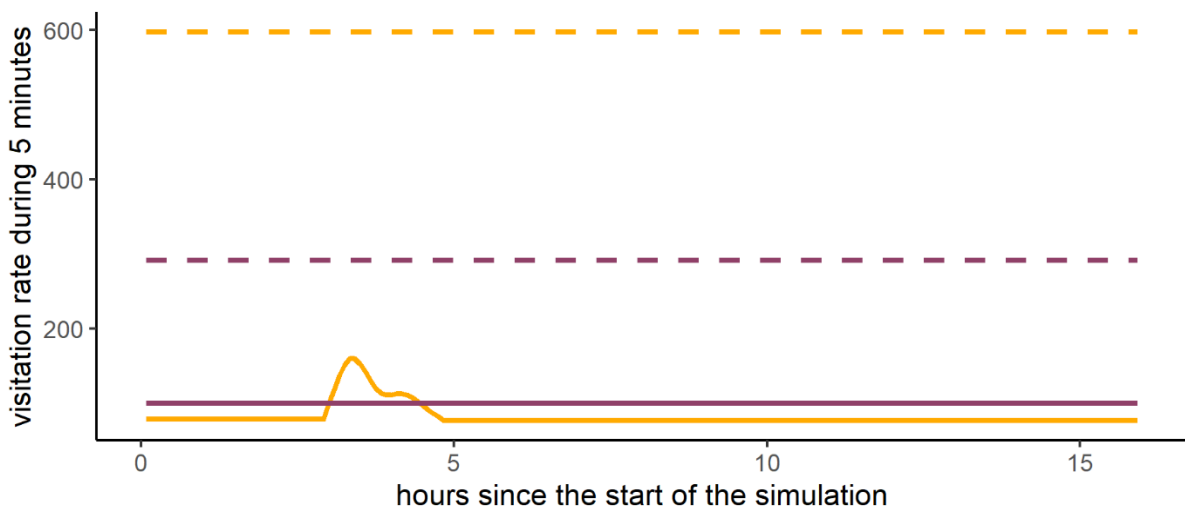


Fig. S3 Visitation rate parameters across the time for lavender (purple) and fennel (orange). Solid lines are average visitation rate parameters, dashed lines are maximum visitation rate parameters.

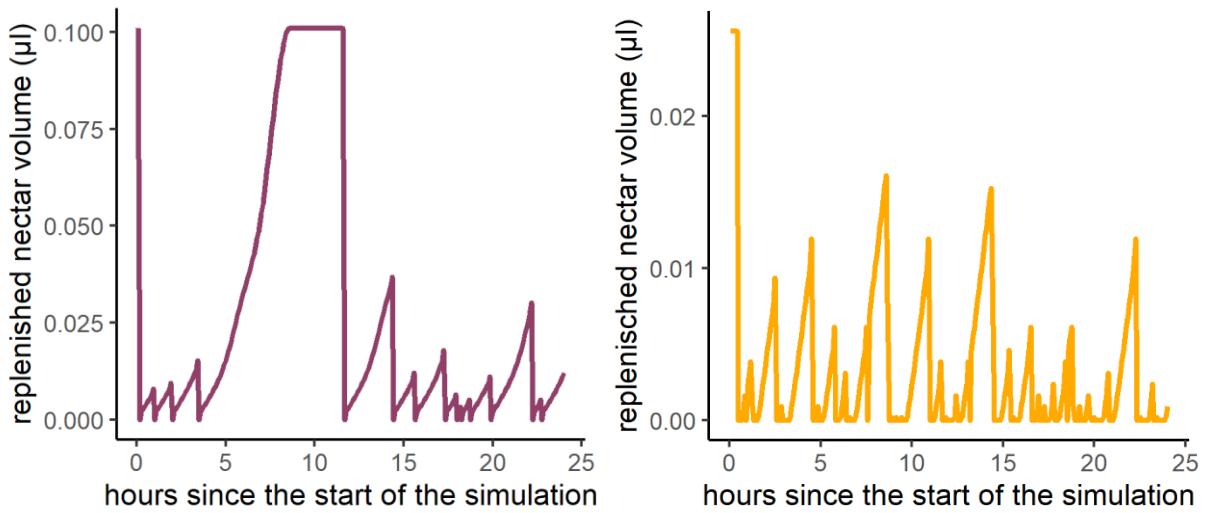


Fig. S4 Single flower visitation history examples for lavender in average and random scenario (purple) and for fennel in maximum random scenario.

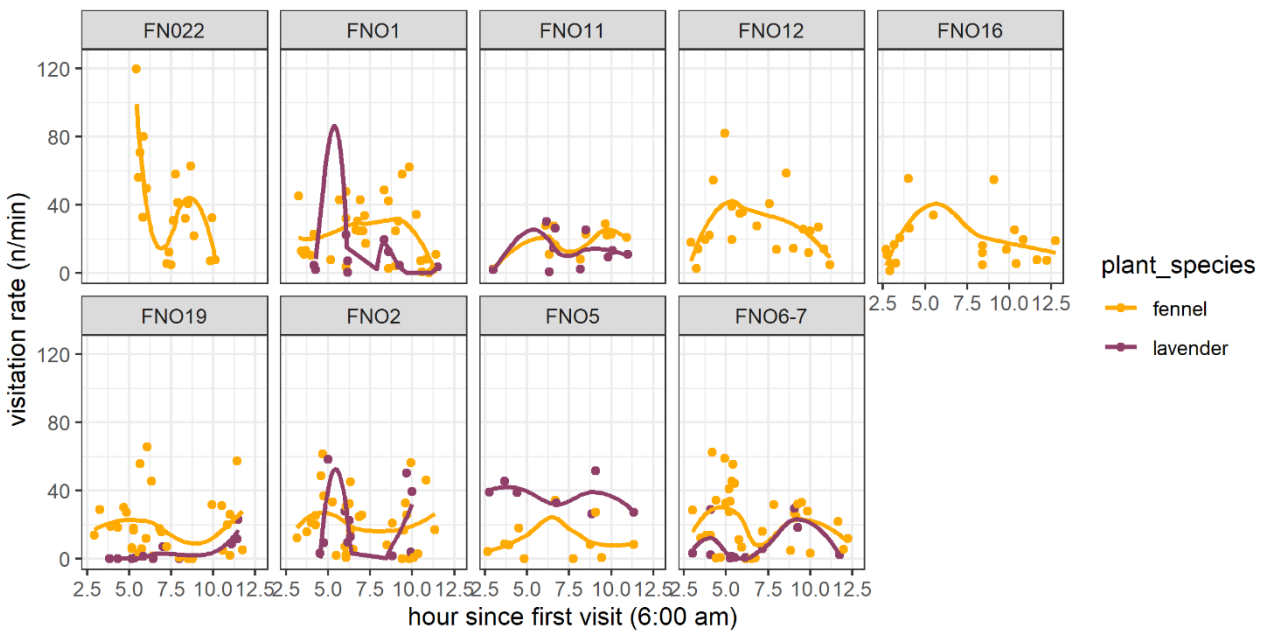
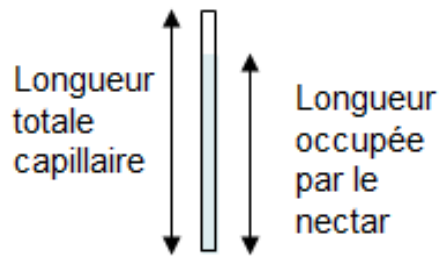


Fig. S5 Visitation rate observations per each field across hours since flower-visiting insects start to forage. An average visitation rate per plant species was added through the geom_smooth function of ggplot2.

Annexes

Annexe IV-1 : Le prélèvement du nectar

Les prélèvements de nectar sont réalisés à l'aide de micro-capillaires (1 μ L, Manicaps, Hirsman[®]) dans lesquels le nectar monte par capillarité. La contenance du capillaire étant connue, il suffit ensuite de mesurer la longueur du capillaire occupée par le nectar prélevé pour en mesurer le volume (Fig. A-IV-2.).



Certains prélèvements ont nécessité l'exclusion préalable des insectes, pendant des durées variables, grâce à des petits sacs permettant d'isoler les fleurs. Dans le chapitre 4, nous avons mesuré trois types de volumes de nectar :

1. Le *nectar mesuré directement disponible* : c'est le volume de nectar disponible dans une fleur ouverte sélectionnée au hasard sur le terrain, et cela correspond de fait à la récompense disponible à un temps t pour un insecte visitant la fleur.
2. Le *nectar reconstitué* : c'est le volume de nectar accumulé par une fleur pendant un temps donné. Pour cela, toutes les fleurs d'une inflorescence sont d'abord vidées de tout leur nectar, puis l'inflorescence est ensachée pour éviter tout prélèvement de nectar par les insectes pendant une durée variable (30, 60, 120, 210 et 360 minutes). À l'issue de ce temps d'ensachement, l'inflorescence est libérée et le nectar est prélevé sur dix fleurs choisies au hasard. Nous avons utilisé ces mesures pour estimer la dynamique moyenne de production de nectar pour chaque espèce.
3. Le *nectar produit en 24h* : c'est le volume de nectar prélevé après 24h d'exclusion des insectes via ensachage, sans avoir vidé les fleurs avant d'ensacher. C'est la méthode standard la plus utilisée pour mesurer la production journalière de nectar par une fleur (Baude et al. 2016; Hicks et al. 2016; Timberlake et al. 2019)



Fig. A-IV-1. Prélèvement de nectar

Annexe IV-2 Mesurer le taux de sucres

Le taux de sucre a été quantifié selon la méthode de Baude et al. (2016). La mesure a été réalisée sur le terrain avec un réfractomètre portable (© Bellingham & Stanley, Eclipse low volumes, 0-50% et 50-80%, U.K.) sur lequel nous avons soufflé une goutte de nectar pour obtenir le pourcentage de sucres. Cet appareil étant étalonné pour fonctionner à 20°C, et les températures sur site avoisinant souvent les 35-40°C, une correction de la valeur lue sur l'appareil en fonction de la température (mesurée) a été réalisée grâce à une table des correspondances fournie par le fabricant.

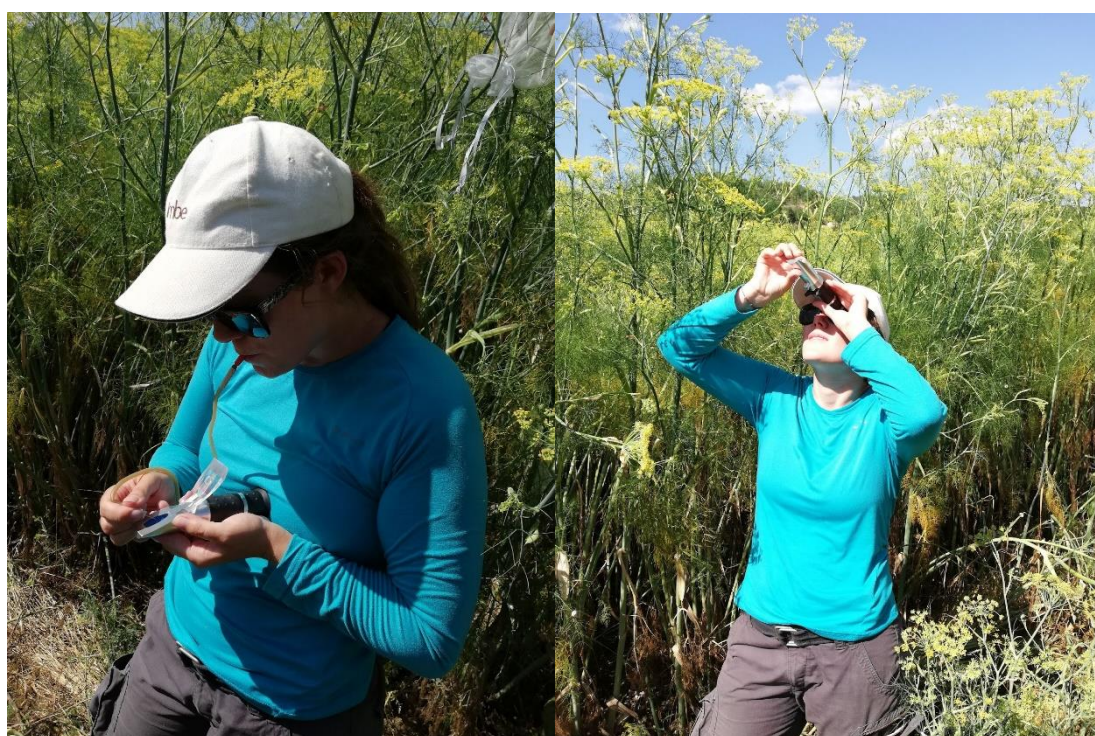


Fig. A-IV-2. Mesure du taux de sucres

Annexe IV-3 Comptage du pollen

Pour compter le nombre de grains de pollen par fleur de fenouil (il n'a pas été compté pour le lavandin car, rappelons-le, c'est un hybride stérile ne produisant donc pas de pollen en quantité significative), cinq boutons floraux prêts à s'ouvrir sur trois ombelles par pied, sur trois pieds, dans deux champs de fenouil (N = 90 fleurs). Les boutons floraux ont été laissés à l'air libre pour sécher puis placés dans des tubes Eppendorf de 2 mL (une fleur par tube). Nous avons ensuite extrait les grains de pollen en suivant le protocole de Suehs et al. (2006), directement à partir de la fleur entière qui contient cinq étamines. Pour détruire les tissus végétaux (hors grains de pollen), nous avons ajouté 225 μ L d'acide sulfurique dans chaque tube et laissé la dégradation se faire durant une nuit. Nous avons ensuite ajouté 375 μ L de solution de Triton (détergent de synthèse ; on mélange 2 mL de Triton x100 et 100 mL d'eau distillée) avant d'y écraser la fleur avec des tiges en verre (ensuite rincées avec 750 μ L d'eau de Triton pour ne perdre aucun grain de pollen). Les échantillons ont ensuite été centrifugés pendant cinq minutes à 2000 rpm et 20°C. La centrifugation a été réglée pour s'arrêter lentement, pour s'assurer que les grains de pollen restent au fond des tubes. Le surnageant a ensuite été aspiré et retiré, et les grains de pollen ont été remis en suspension avec 1,5 ml d'éthanol à 96 %. Les échantillons ont été à nouveau centrifugés, puis le volume maximum de surnageant a été retiré, et le pollen a finalement été laissé à sécher sous une hotte. Ensuite, 20 à 30 μ L de solution de comptage (20 mL de glycérol + 30 g de saccharose + 80 mL d'eau distillée pour 100 mL de solution de comptage) ont été ajoutés dans chaque échantillon. Les tubes ont ensuite été placés dans un bain à ultrasons pendant cinq à dix minutes pour disloquer le tas de grains de pollen, le remettre en suspension et faciliter le dénombrement. La solution a été mise sur une lame de verre de comptage (appelée cellule de Malassez) afin de compter les grains de pollen sous microscope. Pour avoir le nombre total de grains contenus dans le tube, c'est-à-dire fournis par une fleur, le nombre de grains de pollen trouvés sur la lame a été multiplié par le volume de solution de comptage ajouté.

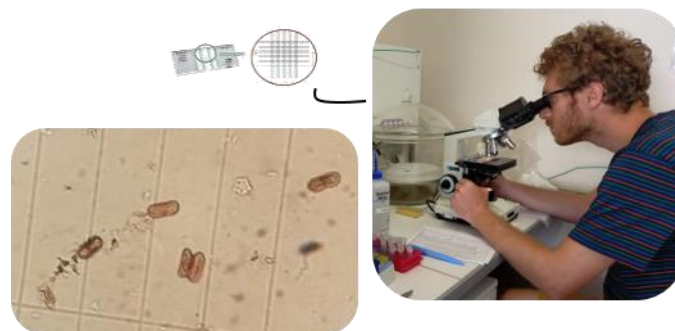


Fig. A-IV-3. Comptage des grains de pollens sous microscope

DISCUSSION GÉNÉRALE

Les grandes entreprises ont souvent des activités qui impactent l'environnement avec, en tête, une empreinte carbone souvent élevée, de nombreux déchets générés, une consommation d'eau importante, et l'émission de polluants. Néanmoins, il existe une législation environnementale qui impose des règles aux entreprises pour limiter leurs impacts (loi PACTE, objectifs de développement durable de l'ONU, Loi sur la transition énergétique pour la croissance verte, Norme ISO 26000, etc.). Cela a permis la mise en place par les entreprises d'une démarche de responsabilité sociétale des entreprises (RSE ; voir Encadré n°2, introduction générale). C'est dans le cadre de cette démarche que ces travaux de thèse ont été réalisés. Ces quatre chapitres avaient pour objectif de déterminer le potentiel des cultures de fenouil en tant que ressources florales pour les insectes, d'identifier les possibles facteurs paysagers et locaux affectant l'abondance et la diversité des insectes dans les milieux agricoles, et de caractériser l'effet de ces insectes sur la production de fruits, d'huile essentielle et d'anéthole de cette plante. Nous avons montré que :

1- L'hétérogénéité du paysage et la proximité avec le milieu semi-naturel arbustif influencent positivement la diversité d'insectes le long des parcelles de fenouil ;

2- La culture du fenouil, espèce végétale généraliste, fournit des ressources florales (nectar / pollen) à une grande diversité d'insectes (comparativement au lavandin) ;

3- La dynamique nectarifère du fenouil est dépendante des visites des insectes ;

4- Le fenouil dépend à 86% de la pollinisation entomogame pour la production de ses fruits ;

5- La diversité des insectes visitant le fenouil influence positivement la quantité d'huile essentielle qu'il produit mais négativement la production de fruits et la quantité d'anéthole ;

6- La diversité des espèces d'abeilles et la fréquence de visites de l'abeille domestique influencent positivement la quantité d'anéthole dans les fruits.

C'est, à notre connaissance, la seule étude ayant montré l'importance des cultures de fenouil dans la fourniture de ressources florales pour divers insectes et leurs effets bénéfiques réciproques sur la production d'huile essentielle, de fruits et/ou la quantité d'anéthole. En termes de gestion pour soutenir durablement la production des cultures et la diversité des insectes, nous proposons (1) de maintenir une configuration d'habitats diversifiés à l'échelle du paysage, (2) de préserver les milieux semi-naturels arbustifs, (3) de diversifier l'habitat adjacent aux parcelles de fenouil, et (4) de conserver la gestion **raisonnée*** du fenouil. Nos résultats ont permis, d'une part, de rendre compte de l'importance de préserver

les insectes floricoles pour maintenir durablement la production du fenouil (bénéfice pour le producteur), culture-clé pour la production d'anéthole (bénéfice pour la société Pernod Ricard France). D'autre part, nos résultats ont montré l'importance de la culture de fenouil pour la structuration et la préservation des communautés d'insectes floricoles. Quantifier les bénéfices réciproques apportés par la pollinisation de la culture de fenouil par les insectes, tant pour le producteur que pour Pernod-Ricard France et la biodiversité, est un bon exemple de conciliation entre les mondes socio-économiques et dans le but de maintien de la biodiversité et de la fonctionnalité des agroécosystèmes.

I- La diversité des habitats, aspect fondamental du maintien de la biodiversité des insectes en milieux agricoles

Les besoins spécifiques en ressources de nombreux insectes les poussent à se déplacer entre les différents *patches* d'habitats au sein d'un milieu. La composition et la configuration du paysage peuvent en affecter les populations. Par exemple, la proximité à des habitats diversifiés ou la présence de **corridors*** reliant des parcelles d'un habitat donné dans un paysage peut augmenter considérablement la dispersion entre les parcelles, ce qui peut à son tour augmenter la persistance des populations d'insectes.

I- 1) Les habitats semi-naturels arbustifs, un habitat clé pour les communautés d'insectes

Nous avons montré que la proximité d'un milieu semi-naturel arbustif était bénéfique à la diversité des insectes floricoles le long des parcelles de fenouil (Chapitre 2). Ce résultat a été confirmé pour la diversité des insectes visiteurs de cette culture (Chapitre 3).

Lorsque l'on se focalise sur l'effet de la composition des paysages sur les communautés d'insectes, les habitats semi-naturels (SNH) sont souvent étudiés. Les SNH peuvent être de différents types, mais nous avons choisi, pour ces travaux de thèse, de nous focaliser sur les habitats arbustifs de type haies ou bosquets (correspondant à des boisements plurispécifiques ou des anciennes truffières laissées à l'abandon). Si ces habitats peuvent parfois constituer des barrières pour certaines espèces, ils sont le plus souvent considérés comme des **corridors écologiques*** (notamment en milieu urbanisé) et des **habitats source** de biodiversité pour les espèces, notamment les espèces forestières comme par exemple les carabes (Burel and Baudry 1999; Kennedy et al. 2013; Klaus et al. 2015; Holland et al. 2017; Beduschi et al. 2018; Montgomery et al. 2020; Raderschall et al. 2021). La hauteur, la largeur, la composition, la quantité et la qualité des bois ou des feuilles des haies peuvent influencer l'abondance, la survie et la reproduction des plantes au sol et de certains insectes (Graham et al. 2018). En fournissant des sols meubles, du bois mort, des tiges creuses, ainsi qu'une forte diversité d'espèces végétales, les SNH proposent des ressources

de nidification et alimentaires ainsi que des sites d'hivernage pour une grande diversité d'insectes floricoles et d'*auxiliaires sensu stricto** (Morandin and Kremen 2013; Bailey et al. 2014; Geslin et al. 2016; Mallinger et al. 2016; Montgomery et al. 2020; Schurr et al. 2021). Au-delà du bénéfice pour le service de pollinisation et de lutte biologique, les haies pourraient également améliorer le fonctionnement des sols (Holden et al. 2019; Montgomery et al. 2020) et être bénéfiques pour la séquestration du CO₂ (Montgomery et al. 2020; Van Den Berge et al. 2021; Biffi et al. 2022). Nous verrons plus loin en quoi cet habitat est un habitat clé dans le maintien de l'hétérogénéité paysagère (partie II- 2)) de cette discussion générale).

I- 2) Les cultures à floraison massive et les insectes floricoles

La richesse d'insectes totaux ou d'abeilles dans le fenouil (culture à floraison massive, MFC) n'est pas favorisée par la proximité du lavandin (autre MFC ; Chapitre 3).

Nous avons déjà évoqué le débat sur les bénéfices des MFC pour les insectes par leur capacité à leur fournir de grandes quantités de ressources, mais si les MFC attirent les insectes de manière transitoire sans augmenter la croissance de leur population, des **phénomènes de dilution** de la densité des insectes dans le paysage se produisent alors avec des conséquences sur le service de pollinisation (Tscharrntke et al. 2012; Holzschuh et al. 2016 ; voir partie V- 1) (a) v- de l'introduction générale). Puisqu'ils fleurissent, au moins en partie, simultanément, les lavandins auraient pu influencer l'efficacité du service de pollinisation sur le fenouil (Hass et al. 2018) soit en diminuant la pollinisation via la compétition pour les pollinisateurs entre les deux cultures (**concept de voisinage et de dilution**), soit en la facilitant via l'attraction et le déplacement des pollinisateurs (**concept de voisinage et de concentration**). En effet, la structuration de la communauté d'insectes floricoles (taille des populations, diversité) dans un paysage peut être fortement dépendante de la quantité et du type de ressources disponibles. Sur nos sites, les cultures de lavandin sont fortement majoritaires et leurs fleurs pourraient être attractives pour de nombreux insectes. Cependant, les fleurs tubulaires du lavandin ne permettent pas un accès facilité à tous les types d'insectes et elles ne produisent pas de pollen en quantités significatives. Ainsi, ces insectes, attirés par le lavandin, pourraient ensuite se tourner préférentiellement vers une fleur plus généraliste fournissant en abondance à la fois du nectar et du pollen, comme celle du fenouil (**concept de complément / supplémentation**). De même, si les habitats semi-naturels voisins sont de moins bonne qualité en termes de ressources, la densité des insectes peut décliner dans les SNH et augmenter dans les MFC (**concept de concentration**) par le fait que les insectes se déplacent depuis les SNH, **source d'individus**, jusqu'aux MFC (Holzschuh et al. 2016).

Nous avons montré que même si le lavandin a une dynamique nectarifère plus rapide que le fenouil, ce dernier est visité plus fréquemment (Chapitre 4). Le fenouil a également une quantité de nectar disponible par fleur à un temps t proche de zéro, contrairement au lavandin (Chapitre 4).

Ainsi, la forte fréquence de visites sur le fenouil pourrait entraîner une surexploitation du nectar, à l'origine de la faible quantité de nectar disponible par fleur. Cela pourrait entraîner des déplacements dans le lavandin ou dans les SNH **voisins** pour se **supplémenter** en ressources. En effet, si les SNH qui sont à proximité présentent une forte diversité florale, des déplacements d'insectes floricoles peuvent se faire dans l'autre sens, depuis les MFC vers les SNH (Blitzer et al. 2012; Rand et al. 2012; Holzschuh et al. 2016), notamment si les espèces ont des besoins spécifiques (espèces spécialistes). Cela semble donc dépendant de la dynamique des populations, des guildes de pollinisateurs considérées ou des différents contextes paysagers (Westphal et al. 2009; Diekötter et al. 2010; Tschardt et al. 2012; Riedinger et al. 2015; Holzschuh et al. 2016; Osterman et al. 2021a), et une couverture accrue des MFC pourrait modifier la répartition des insectes floricoles dans le paysage agricole.

Nous avons montré que la proximité des MFC de lavandin avait une influence positive sur la quantité d'anéthole de la culture de fenouil (Chapitre 3).

Une étude menée sur l'effet du colza sur la production de pommes (deux MFC) a montré que la fréquence de visites de certains insectes floricoles était modifiée avec une **dilution** des abeilles domestiques dû à la forte attractivité du colza. Ceci a eu pour conséquence de réduire la présence d'*Apis mellifera* sur les pommiers, diminuant ainsi la pression de compétition des abeilles domestiques sur les abeilles sauvages et augmentant les visites des abeilles sauvages (Osterman et al. 2021b ; voir aussi l'exemple de l'effet de la floraison des pommiers sur le poids des fruits du fraisier, Grab et al. 2017). Ainsi, même si un **phénomène de dilution** de certaines espèces d'insectes floricoles s'observe, une compensation par d'autres espèces peut avoir lieu, et le service de pollinisation peut ainsi rester stable (Osterman et al. 2021b). Une telle compensation peut être envisagée entre le fenouil et le lavandin. On peut se demander aussi si le fenouil pourrait avoir la même influence positive sur les rendements en huile essentielle de lavandin, ce qui serait un argument en faveur de l'augmentation des surfaces de fenouil sur le plateau de Valensole de par l'intérêt économique tiré par les producteurs de la culture de lavandin.

[I- 3\) Les cultures non-entomophiles, habitats sans intérêt ?](#)

Nous avons montré que la proximité des cultures céréalières avec les parcelles de fenouil influençait positivement leur richesse spécifique d'abeilles (Chapitre 3).

Les cultures céréalières sont souvent vues comme non attractives pour les insectes floricoles puisqu'elles produisent des fleurs non-entomophiles (Mendoza-García et al. 2018; Thom et al. 2018). Étant donné que les cultures céréalières recouvrent plus de la moitié des surfaces cultivées en France (Néron 2018), il est intéressant de déterminer leur bénéfice sur les communautés d'insectes et leur implication dans les rendements en général (leur propre rendement et celui des cultures voisines). Il peut exister plusieurs explications à leur bénéfice à être à proximité des MFC de fenouil pour la diversité des abeilles. La première, c'est que les abeilles n'étant pas attirées par les céréales, le **phénomène de dilution** des insectes floricoles n'est donc pas observé (Holzschuh et al. 2016). Ainsi, les abeilles présentes à proximité des deux types de cultures se trouveraient préférentiellement dans la MFC par attractivité de son écran floral (Westphal et al. 2003; Haenke et al. 2009, 2014; Jauker et al. 2012; Holzschuh et al. 2013; Diekötter et al. 2014; Riedinger et al. 2015 ; **concept de concentration et de voisinage**). De plus, les cultures céréalières peuvent également fournir un autre type de ressource : des sites de nidification, car elles présentent une grande quantité de sol nu (par exemple pour les nombreuses espèces d'abeilles nichant dans le sol). Leur proximité avec les MFC, dans lesquelles ces insectes peuvent trouver leurs ressources alimentaires, pourrait être alors favorable à leur diversité (Morandin and Winston 2005; Carvalheiro et al. 2010 ; **concept de complémentation**). La seconde se trouve au niveau des adventices. En effet, ces plantes peuvent parfois être abondantes dans les cultures céréalières (Roschewitz et al. 2005) ou apporter une certaine diversification des ressources, et fournir des ressources pour de nombreux organismes (Bretagnolle and Gaba 2015). Il a été montré que leur abondance était bénéfique pour les abeilles sauvages en tant qu'alternative locale lorsqu'elles étaient exclues des MFC suite à la compétition avec les abeilles domestiques (Artz et al. 2011; Lindström et al. 2016; Angelella et al. 2021), ou simplement en contribuant à la continuité des ressources florales disponibles (Ragué 2021). Ainsi, les pollinisateurs peuvent, selon les **concepts de voisinage et de supplémentation**, se disperser depuis ces adventices vers les MFC lors de la floraison de ces dernières, puis revenir aux adventices après la récolte de la MFC. La continuité des ressources florales est alors assurée pour la communauté d'insectes floricoles et bénéfique pour les rendements. Enfin, en augmentant la diversité végétale, les adventices pourraient supporter d'autres services écosystémiques en réduisant les invasions biologiques, les agents pathogènes et l'hyperparasitisme (Schreiber 1990), et accroître la multifonctionnalité des milieux agricoles (Gaba and Bretagnolle 2020; Barbercheck and Wallace 2021 ; Fig. 12.).

II - Vers une conciliation entre activités anthropiques et maintien de la biodiversité en milieux agricoles

II- 1) Le service de pollinisation amélioré par la diversité des insectes

II- 1) (a) La difficulté d'échantillonnage des insectes floricoles

Nous avons montré que différentes techniques de capture entraînent une description différente de la communauté d'insectes étudiée : parmi les 43 familles capturées avec la méthode au filet (Chapitre 3), 23 avaient été préalablement trouvées avec la méthode des coupelles colorées ou pan-trap (parmi les 38 familles d'insectes précédemment trouvées le long des bordures de fenouil ; Chapitre 2, Schurr et al. 2021 ; Fig. 13.). Plusieurs familles n'ont été trouvées qu'avec un seul type de méthode de capture : 15 familles via les coupelles colorées et 20 avec la méthode au filet. Nous avons trouvé les cinq mêmes familles d'abeilles dans les deux méthodes (Fig. 13.), mais seulement 15 espèces d'abeilles similaires ont été capturées à la fois avec le filet et la méthode du pan-trap (Chapitre 3).

Il existe différentes méthodes de capture pour évaluer la diversité et l'abondance des insectes floricoles, et chacune a ses points forts et ses inconvénients. L'efficacité de ces méthodes pour l'échantillonnage des espèces d'abeilles dans les paysages agricoles va dépendre du type de culture et de la composition de la communauté des insectes floricoles (Hutchinson et al. 2021).

1- La méthode de capture passive grâce à des coupelles colorées est la plus commune (Westphal et al. 2008). Cette méthode consiste à disposer dans le milieu à échantillonner des pièges colorés attractifs sous la forme de coupelles remplies d'eau savonneuse (le savon permet de réduire la tension de surface de l'eau, entraînant la noyade des insectes qui coulent dans le fond de la coupelle). Elle ne nécessite pas d'expérience de captures de la part de l'expérimentateur, est peu coûteuse et peu consommatrice de temps sur le terrain, pour une quantité de spécimens attrapés assez importante (Westphal et al. 2008), mais nécessite donc inévitablement un temps d'identification en laboratoire beaucoup plus conséquent. Aussi, elle peut entraîner des biais de capture vers les petits insectes, sous-estimant ainsi les plus gros spécimens moins sensibles à la réduction de tension de surface et qui peuvent donc s'enfuir. Enfin, l'efficacité d'attractivité des coupelles va dépendre de la composition florale environnante : plus l'abondance de fleurs est importante, plus l'efficacité des coupelles colorées est faible (Westphal et al. 2008; Joshi et al. 2015; Portman et al. 2020). Malgré tout, elle a été jugée comme la méthode la plus efficace dans tous les types de milieux (Westphal et al. 2008).

2- La méthode de capture active via les filets à papillons est la plus utilisée (Westphal et al. 2008). Elle présente l'avantage de pouvoir identifier la plante butinée, mais elle est souvent consommatrice de temps et nécessite une bonne expérience de capture de la part de l'expérimentateur pour ne pas avoir un biais vers les fleurs les plus abondantes et les insectes les plus gros, donc les plus visibles (Westphal et al. 2008). Cette méthode ne prend pas ou peu en compte les espèces **cleptoparasites*** (abeilles coucous), car ces espèces ne récoltent pas de pollen, et patrouillent souvent au ras du sol à la recherche des nids des espèces qu'elles parasitent.

Ainsi, nous concluons que les deux méthodes sont complémentaires et nécessaires pour caractériser la communauté d'insectes d'une espèce végétale ou la communauté d'un milieu particulier (ici agricole), c'est le cas pour les MFC qui attirent de nombreux insectes.

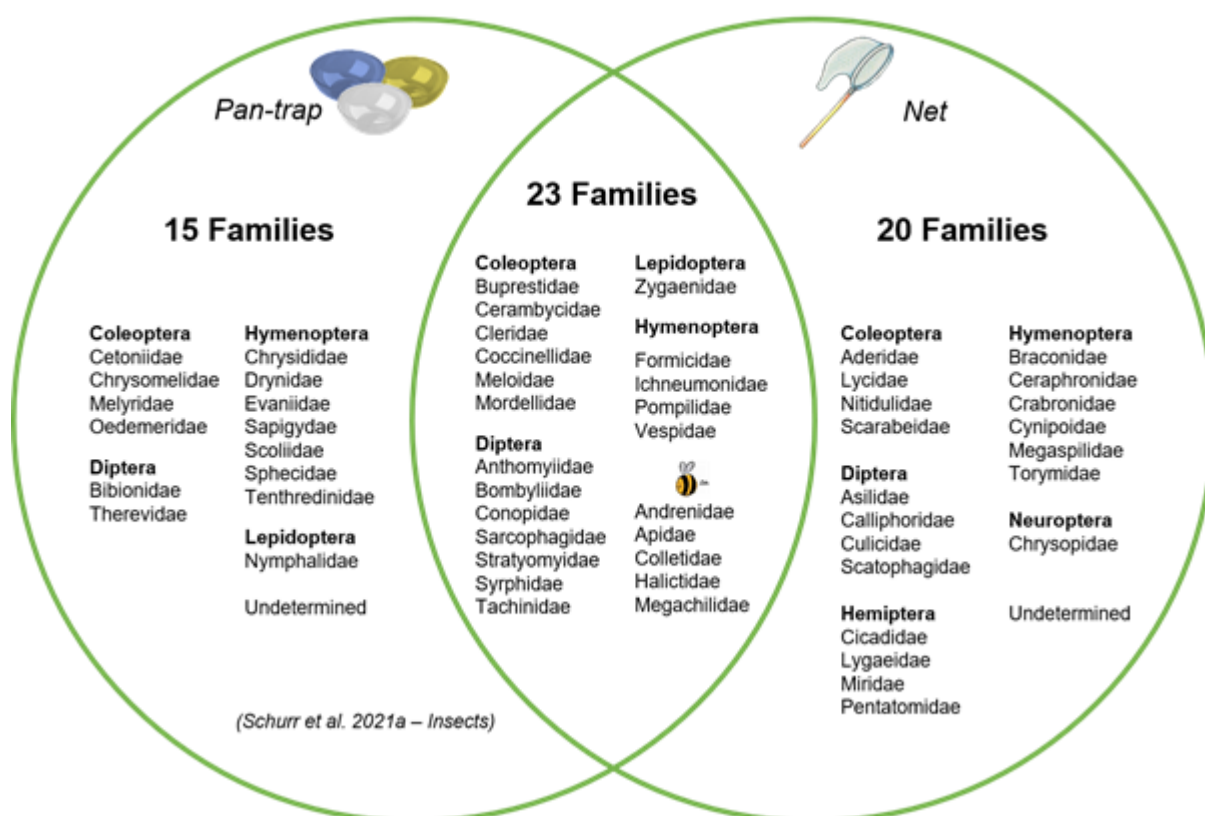


Fig. 13. Richesse des familles d'insectes le long des cultures de fenouil et insectes visiteurs du fenouil avec deux méthodes de capture (*pan-trap* à gauche, filet à droite).

II- 1) (b) La diversité des insectes augmente-t-elle les rendements ?

La pollinisation par les insectes est indispensable pour la reproduction du fenouil et cette espèce végétale dépend à 86% des insectes floricoles pour la formation de ses fruits (Chapitre 1). Dans le Chapitre 2, nous avons montré que la diversité, mais pas l'abondance, des insectes est positivement associée à la quantité d'huile essentielle de fenouil produite.

L'absence de lien avec l'abondance, mais l'association positive de la diversité, nous amènent à nous questionner sur l'efficacité de tous les insectes pour la pollinisation du fenouil, et suggère la possibilité de présence de pollinisateurs « légitimes » ou d'une possible complémentarité fonctionnelle entre plusieurs espèces de pollinisateurs (Encadré n°1). Dans un premier temps, les insectes doivent visiter la fleur « au bon moment », c'est-à-dire dans la période de réceptivité du stigma. Or, des études préliminaires, que nous détaillons dans la partie III- Limites et perspectives de cette discussion, suggèrent que cette période est très courte chez le fenouil. Ainsi, une grande diversité d'insectes, et donc des périodes de vols variés, pourraient contrer cette courte durée de fonctionnalité. Dans un second temps, des études suggèrent que certaines espèces pourraient être efficaces pour la pollinisation (Primack and Silander 1975; Sahli and Conner 2007; Winfree et al. 2015, 2018b; Ollerton 2017). Les caractéristiques morphologiques et comportementales des insectes peuvent conduire à des succès de reproduction (et des rendements) différents pour les plantes (Hoehn et al. 2008; Koski et al. 2018; Eeraerts et al. 2020; Kamo et al. 2022). En effet, même si une espèce est moins efficace dans le transport et le dépôt de pollen, son activité de fourragement et le nombre de visites qu'elle effectue peut compenser son manque d'efficacité (Koski et al. 2018; Kamo et al. 2022). Cependant, l'activité des pollinisateurs peut être insuffisante et/ou inadaptée (Wilson and Thomson 1991; Gomez et al. 2010) et mener à des diminutions du succès de pollinisation. En effet il existe, par exemple, des comportements de vol de nectar permettant aux insectes d'accéder aux récompenses florales sans toucher le pollen, supposés négatifs pour la pollinisation (González-browne et al. 2016; Sáez et al. 2017; mais voir Mackin et al. 2021; Rojas-Nossa et al. 2021), ou de vol de pollen épuisant le pool global de gamètes mâles disponibles pour féconder les ovules (Hargreaves et al. 2009). Aussi, certaines parties de la fleur (comme le style) peuvent être endommagées lorsque les visites sont trop fréquentes, et ainsi réduire la production de fruits (Sáez et al. 2014). Il existe également des cas où les visiteurs épuisent trop rapidement l'ensemble des ressources (Parker et al. 2016). Lorsque la réception de pollen compatible est insuffisante, on parle de limitation de pollen (Wilson and Thomson 1991; Gomez et al. 2010).

Nous avons montré que les pollinisateurs consommaient le nectar du fenouil plus vite que ce qu'il est capable de produire et que les visites d'insectes influençaient la dynamique nectarifère du fenouil (Chapitre 4). Nous avons également montré que la diversité des familles d'insectes impactait négativement la production de fruits et surtout la quantité d'anéthole des fruits (Chapitre 3). Cependant, la diversité d'abeilles et la fréquence de visites de l'abeille domestique influencent positivement la quantité d'anéthole (Chapitre 3).

Pour le fenouil, la qualité de la production correspond à la quantité d'anéthole produite dans les fruits. Ainsi plus il y a de visites d'abeilles plus il y a d'anéthole mais pas forcément plus de fruits. Donc les abeilles ne semblent pas influencer la reproduction du fenouil mais sa composition chimique (même s'il a été montré que ce sont les fruits qui contiennent la plus grande part d'anéthole ; Salami et al. 2016). Certaines études ont montré, pour d'autres cultures, que le trop grand nombre de visites diminuait la production ou la qualité des fruits en endommageant les fleurs (Sáez et al. 2014). On peut supposer que lorsque le fenouil est trop visité, les fleurs puisent beaucoup d'énergie pour produire du nectar comme nous l'avons montré dans le chapitre 4, alors, il n'a plus assez de composés pour réaliser l'ensemble de ses voies métaboliques, et on peut supposer que les voies les plus simples et les moins coûteuses sont alors privilégiées, comme celles impliquant l'anéthole. Ceci a pour conséquences une augmentation des quantités d'anéthole produites. De plus, puisque certains composés volatils des plantes sont utiles pour la répulsion des ravageurs ou l'attraction des pollinisateurs, ils peuvent être fortement liés aux cycles d'activité des insectes (Figueiredo et al. 2008). Or, des études montrent que l'anéthole pourrait être toxique pour certains insectes, notamment des ravageurs (Alkan and Ertürk 2020; Wang et al. 2021), sans toutefois expliciter les mécanismes enzymatiques pilotant sa synthèse. La surexploitation des fleurs par les abeilles pourrait alors entraîner une réponse défensive résultant en l'augmentation de l'anéthole. De plus, une étude a montré un effet négatif de la pollinisation entomogame du fenouil sur la quantité d'anéthole, en émettant l'hypothèse que cette pollinisation entraînait une baisse de la différenciation des cellules du parenchyme en canaux de sécrétion (Salami et al. 2016), probablement dû à une plus grande co-suppression des gènes codants pour la production d'huile essentielle (Mendoza-Poudereux et al. 2014). Ainsi, même si la qualité de la production est augmentée, une trop grande densité d'abeilles pourrait, à terme, être négative pour la biodiversité et finalement affecter la production d'anéthole. Il est donc important de surveiller la densité de colonies d'abeilles à proximité du fenouil.

II- 1) (c) L'apport de l'apiculture pour le service de pollinisation : un complément mais pas la solution

Les visites sur le fenouil étaient réalisées à plus de 80% par l'abeille domestique (Chapitres 3 et 4) et nous avons montré leur influence positive sur la quantité d'anéthole (Chapitre 3). Cependant, la production de fruits et la quantité d'huile essentielle produite ne semblent pas être influencées par l'abondance et la fréquence de visites des abeilles domestiques (Chapitres 2 et 3). La quantité d'huile essentielle et d'anéthole sont respectivement positivement influencée par la diversité d'insectes totaux et d'abeilles (Chapitres 2 et 3).

L'intérêt pour le producteur serait plutôt dans un premier temps de favoriser la diversité d'insectes pour augmenter la quantité d'huile essentielle produite, qui est leur produit de vente. Cependant dans un second temps, il pourrait également vouloir améliorer la qualité de sa production en optimisant la quantité d'anéthole, ce qui lui permettrait de réévaluer le prix de vente de sa production, et serait également bénéfique à la société Pernod Ricard qui est intéressée par l'anéthole. Cela pourrait nous amener à mettre en avant le bénéfice de la forte activité apicole sur le plateau de Valensole pour la production d'anéthole. Néanmoins, si l'impact est positif sur la qualité de la production du fenouil, la quantité ne semble pas être dépendante des abeilles domestiques. D'une manière générale, le rôle et l'importance des abeilles domestiques dans la pollinisation des cultures est très débattu ces dernières années, car la plupart des cultures dépendent plus des pollinisateurs sauvages que des abeilles domestiques (Garibaldi et al. 2013). Aussi, l'abondance des abeilles domestiques peut impacter négativement la fréquence de visites et la diversité des abeilles sauvages en entraînant de la compétition (Henry and Rodet 2018; Wojcik et al. 2018; Ropars et al. 2019; Ropars 2020; Angelella et al. 2021; Weekers et al. 2022), notamment en milieux agricoles.

Enfin, nos résultats suggèrent un effet complémentaire à la fois de la diversité d'insectes, et surtout des abeilles, et de la quantité de visites réalisées par l'abeille domestique pour garantir à la fois la quantité et la qualité de la production du fenouil.

Cette complémentarité entre abeilles domestiques et sauvages a déjà été montrée (Greenleaf and Kremen 2006a; Brittain et al. 2013; Vaissière 2015)s. En effet, **la complémentarité de divers traits d'espèces** pourrait améliorer les services écosystémiques (ici, la pollinisation ; (Frund et al. 2013; Gagic et al. 2015; Blitzer et al. 2016; Woodcock et al. 2019; Schurr et al. 2021). De plus, faire reposer l'entièreté du service de pollinisation sur une seule espèce pourrait avoir des conséquences négatives sur les rendements en cas de diminution des populations de cette espèce ou d'augmentation plus rapide de la demande de service de pollinisation par rapport au nombre de colonies d'abeilles domestiques ou aux populations d'insectes floricoles sauvages disponibles (Aizen and Harder 2009; Schulp et al. 2014; Reilly et al. 2020; Osterman et al. 2021a).

[II- 2\) Gestion paysagère et des cultures pour la préservation des communautés d'insectes floricoles](#)

II- 2) (a) Importance de maintenir une mosaïque d'habitats diversifiés

Nous avons montré une influence positive de la proximité des SNH sur la diversité d'insectes le long des parcelles de fenouil (Chapitres 2 et 3).

Cela fait plus de 15 ans que l'importance de la proximité au milieu semi-naturel est étudiée et que l'effet négatif de l'isolement des habitats est démontrée sur les communautés d'insectes, le service de pollinisation et la qualité des rendements (e.g. Ricketts et al. 2008; Garibaldi et al. 2011; Bailey et al. 2014; Geslin et al. 2016). Notre étude, bien qu'étant réalisée sur une culture encore peu étudiée, montre à nouveau ces résultats. Les SNH arbustifs, en plus de servir de sites de nidification ou d'hivernage à de nombreuses espèces d'insectes (voir partie I- 2) (a) de cette discussion générale) permettraient d'améliorer la connectivité du paysage (Bailey et al. 2014; Rutschmann et al. 2022). Cela permettrait en effet d'augmenter la **complémentarité** des *patches* dans le paysage notamment avec les MFC. En effet, les SNH possèdent une plus grande diversité d'espèces florales mais une moins grande abondance qui pourrait être **complémenté** par la présence des MFC si les deux habitats sont **voisins** (Haenke et al. 2009, 2014; Mallinger et al. 2016; Hass et al. 2018 ; voir partie I- 2) (b) de cette discussion générale). De nombreux insectes floricoles comme les abeilles (à l'exception de ceux qui ne font pas de nid comme les syrphes) sont des '*central place forager*' c'est-à-dire qu'ils fourragent à proximité de leur nid (Greenleaf et al. 2007; Wright et al. 2015). Ainsi, ces paysages seraient alors plus susceptibles d'assurer une continuité dans la disponibilité des ressources florales et des sites de nidifications, ainsi qu'une plus grande diversité d'habitats disponibles permettant de répondre aux diverses exigences spécifiques des espèces (Morandin and Kremen 2013; Bailey et al. 2014; Geslin et al. 2016; Mallinger et al. 2016; Montgomery et al. 2020; Schurr et al. 2021). Cet effet de **complémentarité** entre les SNH et les MFC a été montré pour de nombreuses cultures : colza, pommier, radis, etc. (Bailey 2014; Hass et al. 2018). Ainsi, la préservation, ou la plantation de haies plurispécifiques à proximité des cultures permettrait d'en améliorer le rendement.

Nos résultats ont montré une relation positive entre la diversité des insectes et la quantité de production du fenouil, et une influence positive de l'activité des abeilles et sa concentration en anéthole (Chapitres 1, 2 et 3). Nous avons montré que l'hétérogénéité du paysage était bénéfique pour la diversité d'insectes (Chapitre 2) et que différents types d'habitats voisins influençaient différemment les insectes avec des variations entre insectes totaux et abeilles (Chapitre 3).

Nous avons montré que SNH, céréales et MFC semblent avoir tous trois un intérêt pour la communauté d'insectes et/ou pour la production du fenouil. Aussi, une parcelle de fenouil possédant dans son voisinage immédiat les trois types d'habitats pourrait avoir une production améliorée par rapport à une parcelle entourée d'un seul type

d'habitat (par exemple, uniquement du lavandin). Les préférences en matière d'habitat sont déterminées par les périodes de **fouurragement*** des espèces, les insectes printaniers étant plus susceptibles de se trouver dans les habitats à floraison précoce (vergers, boisements), tandis que les insectes d'été sont plus susceptibles de se trouver dans des habitats qui fournissent des fleurs plus tard dans l'année (prairies, MFC ; Mallinger et al. 2016). De plus, l'hétérogénéité à l'échelle du paysage a aussi été liée à la diversité des adventices à l'intérieur des parcelles agricoles, augmentant la quantité de ressources disponibles pour les insectes (Alignier et al. 2020). En plus des ressources alimentaires, les préférences d'habitat de certaines espèces, notamment les abeilles, sont déterminées par les comportements de nidification. L'hétérogénéité du paysage peut ainsi être à la fois bénéfique pour les espèces généralistes (capable de trouver et suivre les ressources florales à travers le paysage durant toute la saison), et spécialistes associées à des types d'habitats contenant leurs besoins spécifiques en ressources dont la probabilité de disponibilité est augmentée par cette hétérogénéité (Mallinger et al. 2016). Ainsi, et en concordance avec nos résultats, une plus grande hétérogénéité du paysage pourrait influencer positivement la diversité des insectes (Hendrickx et al. 2007; Steckel et al. 2014; Senapathi et al. 2017; Du Clos et al. 2020 ; Chapitre 2). En effet des paysages diversifiés combinés à différents patrons organisationnels de ces habitats permettent d'augmenter la contiguïté disponible (c'est-à-dire la longueur des linéaires entre habitats) permettant des déplacements facilités des insectes entre les *patches* (Fahrig et al. 2011). Par conséquent, la mosaïque d'habitats diversifiés que constituent les milieux agricoles peuvent permettre un accès par les insectes à des ressources diversifiées et nombreuses. La complexité d'un paysage peut donc être bénéfique pour les organismes en facilitant l'accès aux ressources selon **les principes d'habitats puits/source, de voisinage, de complémentation et/ou de supplémentation** (Dunning et al. 1992; Tscharrntke et al. 2012).

II- 2) (b) Importance de favoriser la culture en raisonnée : l'exemple du fenouil

Nous n'avons pas trouvé d'effet de la taille des parcelles de fenouil sur l'abondance ou la richesse d'insectes floricoles le long des parcelles de fenouil (Chapitre 2).

La taille des parcelles est un élément fondamental pour les agriculteurs. En effet, les grandes parcelles permettent à la fois d'augmenter la surface cultivée, et donc les rendements mais aussi de diminuer les coûts de production en diminuant le temps de travail, et les dépenses en carburants par l'utilisation de plus grosses machines acquises grâce à des subventions favorisant les grosses exploitations (Clough et al. 2020). Néanmoins, cette augmentation de la taille des parcelles diminue l'hétérogénéité du paysage et la diversité des habitats ce qui a un impact sur la biodiversité (Hendrickx et al. 2007; Holzschuh et al. 2010; Rundlöf et al. 2014; Steckel et al. 2014; Fahrig et al. 2015; Senapathi et al. 2017; Hass et al. 2018). De plus, elles peuvent conduire à une diminution de la longueur du linéaire entre les *patches* d'habitat impactant le déplacement des insectes floricoles (Hass et al. 2018). Enfin, les grandes parcelles ont

tendance à favoriser l'abeille domestique (Isaac et al. 2011) alors que les petites parcelles sont bénéfiques pour les abeilles sauvages (Artz et al. 2011). Si on ajoute à cela que les petites parcelles peuvent présenter plus d'adventices (Tschardt et al. 2012; Henckel et al. 2015), bénéfiques aussi pour les abeilles sauvages et que la diversité des abeilles augmente les rendements en anéthole du fenouil, favoriser de petites parcelles de fenouil serait concrètement intéressant pour en améliorer le rendement. Il a en effet été montré qu'une diminution de la taille des parcelles était bénéfique pour la diversité trophique (Sirami et al. 2019).

Dans notre cas, la majorité des parcelles de fenouil étaient déjà de petite taille (variant entre un et dix hectares environ), ce qui peut expliquer que la taille des parcelles de fenouil n'influencait pas la communauté d'insectes floricoles le long des parcelles de fenouil. Il a été montré que l'effet positif des grandes parcelles sur les coûts de production était négligeable au-delà de deux hectares permettant ainsi de proposer une réduction des parcelles jusqu'à cette taille (Rodríguez and Wiegand 2009). Deguines et al. (2014) ont montré qu'en France, il existait un *trade-off* entre l'intensification agricole, et le service de pollinisation pour le rendement des cultures très dépendantes des insectes pollinisateurs (ce qui est notre cas). Ainsi, il semblerait que le rendement ne pourrait plus augmenter sans la prise en compte des pollinisateurs, qui sont justement eux même dépendant des SNH pour accomplir leur cycle de vie. Aussi, augmenter la taille des parcelles de manière déraisonnable ne saurait être conseillé dans notre cas. Cependant, nos résultats semblent montrer qu'augmenter cette taille jusqu'à dix hectares n'impactera pas la communauté d'insectes floricoles, ce qui reste relativement petit au regard de la taille des parcelles agricoles à travers le monde.

La quantité d'insecticides appliqués sur le fenouil n'influencait pas l'abondance et la richesse des insectes le long des parcelles (Chapitre 2).

Les fongicides, herbicides, et insecticides sont des outils de gestion très importants dans les milieux agricoles puisqu'en facilitant le contrôle des pathogènes, des adventices et des ravageurs, ils permettent de diminuer les pertes de rendements associées (Cooper and Dobson 2007; Damalas 2009; Popp et al. 2013). Néanmoins, l'utilisation des produits phytosanitaires est souvent sujet de conflit entre producteurs, grand public et décideurs (Sgolastra et al. 2020). En effet, il existe des risques liés à leur utilisation (résistance des ravageurs, contamination environnementale, santé humaine (Carvalho 2017; Bruggen et al. 2018; Guedes et al. 2019; Silva et al. 2019; Taquet et al. 2019; Grau et al. 2022)). Parce qu'ils peuvent toucher des organismes non ciblés, ils sont souvent problématiques pour la biodiversité, particulièrement les insecticides, en impactant l'abondance, la richesse, la survie, le développement, ou le comportement

des insectes floricoles (Desneux et al. 2007; Brittain and Potts 2011; Henry et al. 2012; Woodcock et al. 2016, 2017; Tsvetkov et al. 2017; Lämsä et al. 2018; Mancini et al. 2020), surtout lorsqu'ils sont appliqués de manière systématique (Popp et al. 2013). Cela entraîne un conflit entre la volonté de diminuer la perte de rendement, et la volonté d'accroître ces rendements via le service de pollinisation ou le contrôle biologique.

En ce qui concerne la quantité d'insecticides, il est important de rappeler que nous n'avons pas effectué de mesures directes sur le champ (dans le sol, dans les tissus de la fleur, ou dans le nectar ou le pollen), mais que nous avons utilisé les données de quantité fournies par les producteurs. Nous n'avons pas non plus un protocole centré sur la mesure des pesticides dans le sens où nous n'avons pas pu mettre en place un gradient de quantité sur les parcelles. De même, la quantification de l'abondance et de la diversité en insectes floricoles pour étudier le lien insecticides/insectes n'a pas non plus été réalisée directement dans la parcelle de fenouil mais via des captures indirectes le long des parcelles, c'est-à-dire, entre deux patchs d'habitats. Ainsi, les spécimens contactés pouvaient être influencés par d'autres parcelles et le lien avec nos parcelles de fenouil n'est que suggéré ici. Si l'on ajoute à cela que notre mesure de l'impact de la quantité d'insecticides appliquée sur les parcelles de fenouil s'est faite à court terme nous avons pu ainsi passer à côté de potentiels effets sublétaux résultant d'une exposition à long terme (Desneux et al. 2007; Brittain and Potts 2011) particulièrement pour les néonicotinoïdes (Henry et al. 2012; Woodcock et al. 2016, 2017). De plus, nous n'avons ciblé aucun type d'insectes alors que les espèces et même les individus au sein d'une même espèce peuvent réagir différemment à l'exposition aux pesticides (Arena and Sgolastra 2014; Poquet et al. 2016; Robinson et al. 2017). Enfin, il est largement connu qu'un effet synergique, additif ou multiplicatif, d'un insecticide avec d'autres insecticides (et potentiellement d'autres biocides) a souvent lieu (Gill et al. 2012; Johnson et al. 2013; Cedergreen 2014). D'ailleurs, cette synergie peut également se faire avec d'autres facteurs comme par exemple des facteurs paysagers, des maladies ou parasites, le climat, le manque de ressources alimentaires, etc... (Kennedy et al. 2013; Simon-delso et al. 2014; Sánchez-bayo et al. 2016; Greenop et al. 2020). D'autres études plus précises sur l'action combinée des pesticides et d'autres facteurs, à différentes échelles spatiales et temporelles pourraient être intéressante afin d'en préciser l'impact sur les insectes dans le fenouil, bien que cela soit bien connu pour les autres cultures (Mancini et al. 2020). L'absence d'effet des pesticides sur le fenouil pourrait néanmoins simplement être dû au fait qu'une valeur seuil d'intensification critique aurait déjà été atteinte il y a plusieurs années, et que la communauté d'insectes présente actuellement n'est qu'un vestige de la biodiversité qui existait autrefois, constituée d'espèces généraliste et/ou tolérantes à un certain niveau

d'intensification agricole. Néanmoins, le fenouil sur le Plateau de Valensole est cultivé selon un cahier des charges de pratiques dites « raisonnées* ». Aussi la quantité, et les critères d'application actuels des insecticides (utilisation non systématique, quantité limitée, et périodes d'application réglementées), peuvent, à l'inverse, constituer une pression inférieure au seuil qui affecte les communautés d'insectes floricoles. Certains intrants chimiques comme les fertilisants, peuvent également agir positivement de manière synergique avec le service de pollinisation sur le rendement des cultures (Garratt et al. 2018). Concrètement pour le fenouil, nous suggérons donc de maintenir le cahier des charges actuel, c'est-à-dire ne faire « usage des produits phytosanitaires que lorsque cela est nécessaire et justifié, en fractionnant de manière adaptée les traitements, de façon à minimiser les quantités de produits phytosanitaires utilisées [...] utiliser au maximum les moyens de luttés alternatives (bineuse et herse étrille pour le désherbage mécanique, piégeage pour déterminer le niveau d'infestation de certains parasites avant traitement et rotation des cultures avec un délai de 3 à 4 ans en inter-cultures), appliquer les traitements le matin, ou en fin de journée pour [...] le respect des insectes pollinisateurs ». Ce conseil s'applique d'ailleurs que l'on ait déjà atteint historiquement la valeur seuil impactant les communautés d'insectes sur le fenouil, ou pas, dans le but de préserver dans tous les cas la biodiversité actuelle tout en s'assurant une bonne production.

III - Limites et perspectives

Trois grandes limites ont émergé de ces travaux de thèse.

Premièrement, certains de nos résultats suggèrent que tous les insectes présents le long des parcelles, et visiteurs du fenouil, pourraient ne pas participer équitablement à la pollinisation du fenouil. Par ailleurs, il serait intéressant d'identifier la part relative des différents insectes dans la reproduction du fenouil et de préciser l'efficacité spécifique des insectes sur la quantité et la qualité de la production de cette culture. Des premières expérimentations ont été tentées au cours de cette thèse pour préciser le rôle de certains morphogroupes d'insectes sur sa reproduction. Nous avons dans un premier temps attendu une visite d'insectes sur une ombelle, noté l'identité de l'insecte (par morphogroupe), exclu les autres visiteurs à l'aide d'une tapette, compté le nombre de visites jusqu'à l'envol du visiteur, puis ensaché la fleur pour éviter toute autre visite. Cependant nous ne pouvions pas prévoir l'identité du visiteur ce qui a eu comme conséquence que certains morphogroupe d'insectes étaient surreprésentés dans les réplicats. Obtenir suffisamment de répétitions pour chaque morphogroupe, était finalement inenvisageable au regard du temps que cela aurait nécessité sur le terrain et comparativement au calendrier déjà prévu. De plus, cette expérimentation a donné lieu la plupart du temps à des échecs de reproduction (pas de fruits formés) laissant penser qu'une seule ou très peu de visites par une seule espèce ne permet pas une

pollinisation efficace du fenouil (Hayter and Cresswell 2006). Ceci est probablement dû au fait que le fenouil est une espèce protandre avec un décalage de maturité des fleurs au sein d'une ombelle, les fleurs en périphéries de l'ombelle étant plus précoces que les centrales. Aussi, nous suspectons que la durée de réceptivité du stigma soit courte. Des recherches sur la dynamique de fonctionnalité des fleurs de fenouil seraient intéressantes pour affiner notre protocole et réduire le temps passé sur le terrain. Nous avons ensuite cherché à améliorer cette expérimentation en définissant au préalable le morphogroupe d'insectes étant autorisés à butiner sur une ombelle (abeille domestique, hyménoptère hors abeille domestique, autre insecte et le témoin sans sélection). À nouveau, les visites des insectes non désirés étaient évitées à l'aide d'une tapette. Nous avons également augmenté le temps de butinage (30 min) et le nombre de répétitions à une fois par demi-journée pendant 2 jours (afin de maximiser le nombre de visites et la probabilité d'être dans la période fonctionnelle des fleurs). Cette expérimentation, très coûteuse en temps, était encore déséquilibrée dans le nombre de visites selon le type d'insectes, avec notamment une faible fréquence de visites des abeilles domestiques pourtant habituellement très présentes. Le peu de visites de l'abeille domestique était probablement dû à la période tardive (fin août) de l'expérimentation, c'est-à-dire lorsque de nombreuses ruches ont déjà transhumé. Néanmoins, cette question de la part relative des différents insectes dans la reproduction du fenouil reste centrale et nous suggérons que d'autres études devraient être menées afin de la mesurer. Dans la littérature, le comptage du pollen transporté par une espèce, et/ou le dépôt de pollen suite à une seule visite est souvent utilisé pour cela (Ne'eman et al. 2006; Koski et al. 2018; Eeraerts et al. 2020; Kamo et al. 2022). La première expérimentation préliminaire aura au moins servi à montrer qu'une seule ou quelques visites n'était pas suffisant pour entraîner une fructification adéquate ni pour conclure sur le taux de fructification en fonction de l'identité du pollinisateur. Cependant, si l'on réalise des mesures directes de la pollinisation comme la quantité et la qualité de pollen déposé, et la croissance du tube pollinique, ce type d'expérimentations reste envisageable avec la nécessité, tout de même, de cibler les types d'insectes considérés pour que le temps sur le terrain ne soit pas trop important. Comme, ayant testé tous les groupes d'insectes pour leurs effets sur le rendement, sans avoir d'effet significatif à l'exception des abeilles qui ont un effet sur la qualité du rendement en fenouil, nous suggérons de cibler ce groupe et de combiner les mesures directes de pollinisation avec des captures afin d'identifier précisément les espèces importantes et centrales dans la pollinisation. Aussi, comme certaines espèces peuvent être plus efficaces dans le transport et le dépôt de pollen mais réaliser moins de visites, il est également nécessaire de combiner les mesures directes de pollinisation et l'activité des pollinisateurs (Ne'eman et al. 2010; Pisanty et al. 2016; Koski et al. 2018; Sihag 2018; Kamo et al. 2022), même si la fréquence ou la durée des visites, ou le comportement de

fourragement ont été montré comme des proxy inadaptés (King et al. 2013). Dans tous les cas, nous suggérons de vérifier le succès de la pollinisation au moins jusqu'à la formation des fruits, voire la capacité de germination des graines (Sihag 2018).

Deuxièmement, l'aspect temporel, l'un des principes moteurs d'organisation de communauté et fondement dans les principes de l'écologie du paysage a été peu abordé ici. En effet, nous avons parlé du fait que les ressources étaient le moteur des déplacements des individus entre les différents *patches* d'habitats au sein d'un paysage (voir partie I- de cette discussion). Parmi elles, les ressources florales sont particulièrement importantes dans la structuration des communautés d'insectes floricoles en milieux agricoles. Or, ces ressources ont une dynamique temporelle suivant la phénologie des espèces sauvages (adventices des cultures ou espèces des milieux semi-naturels) et les dates de semis et de récoltes des espèces cultivées comme les cultures à floraison massive (MFC). Dans un premier temps, nous avons cherché à savoir si un type de parcelles adjacentes était bénéfique aux insectes floricoles en comparant les SNH, les cultures non-entomophiles (céréales) et les MFC (lavandin). Cependant, les résultats trouvés, bien qu'intéressants d'un point de vue préliminaire pour orienter de futures analyses, pourraient être biaisés par le fait que nous avons pris en compte l'effet de la parcelle voisine pour l'ensemble de la période de floraison du fenouil, incluant donc les périodes où la parcelle voisine pouvait être récoltée (cas des céréales récoltées fin juin et du lavandin récolté début juillet). Ne pas prendre en compte la date de récolte dans nos analyses du chapitre 3 est la limite majeure de nos résultats. Cela a d'ailleurs mené à des difficultés d'interprétations en ce qui concerne l'effet d'une bordure (lavandin) sur la quantité d'anéthole en fenouil, mais pas sur la diversité d'abeilles, qui pourtant influence la quantité d'anéthole. Heureusement, la date de récolte des parcelles adjacentes durant nos travaux ayant été relevée, nous espérons affiner nos analyses dans les prochaines semaines, ce qui n'a pour le moment pas pu être réalisé par manque de temps. Nous avons également mesuré la fréquence de visites des insectes, ainsi que des captures sur les parcelles voisines du fenouil, au même moment que ces mêmes mesures dans le fenouil. Aussi, les futures analyses inclurons ces paramètres ce qui nous permettra (1) de caractériser les préférences de butinage des insectes en comparant à un temps t la composition et la fréquence de visites de la communauté d'insectes dans le fenouil et dans sa parcelle adjacente, (2) de vérifier l'effet des différents types de parcelles adjacentes sur la communauté d'insectes floricoles en prenant en compte l'effet de la floraison, mesurant la quantité de visites des insectes avant et après récolte ou selon les espèces végétales présentes en SNH (espèces que nous avons également déterminé), et (3) déterminer le lien entre préférences de butinage, fréquence de visites des insectes et rendement en fenouil. Dans un second temps, il serait également très intéressant de

vérifier l'effet interannuel des différentes cultures, des éléments paysagers et locaux, des pratiques agricoles ou d'évènements météorologiques. En effet, les évènements météorologiques peuvent augmenter la stochasticité environnementale et la composition des communautés d'insectes floricoles. Ainsi, ces tendances climatiques sont en partie responsables de la variabilité des rendements (Osborne and Wheeler 2013; Iizumi and Ramankutty 2016) et impactent les services écosystémiques (Shoyama and Yamagata 2014; Martinez-Harms et al. 2017). Des études ont également montré qu'il pouvait exister un délai de réponse de l'assemblage des espèces aux conditions environnementales passées (Alignier and Aviron 2017; Beyer et al. 2021). Ainsi, pour aller plus loin nous suggérons de mesurer l'effet des couvertures de MFC et de SNH d'une année sur l'autre, l'application antérieure d'intrant chimique ou la prise en compte d'évènements météorologiques passés (gel, pluviométrie, ...).

Troisièmement, ces travaux ont été réalisés dans des exploitations non expérimentales, et les parcelles de fenouil avaient donc des caractéristiques micro-environnementales et des gestions différentes. La gestion des parcelles étant « raisonnée », les pratiques agricoles (irrigation, utilisation d'intrants chimiques, etc...) étaient variables entre les parcelles et d'une année sur l'autre, et non prévisibles (pas de possibilité de prévoir le protocole basé sur ces pratiques). Ainsi ces facteurs ont été mesurés comme des co-variables (plateau / vallon ; date et quantité d'irrigation, de fertilisant, d'herbicides, et d'insecticides), nous ne pouvons exclure la possibilité d'effets de facteurs confondants non mesurés. Nous avons par exemple exclu les insectes ravageurs ou **auxiliaires*** (*sensu stricto*) ou la faune du sol. Nous n'avons pas non plus réalisé de mesures sur le sol alors que l'on sait que la chimie et la structure du sol peuvent avoir un effet important sur la reproduction et le rendement des cultures (Tamburini et al. 2019; Sun and Shi 2020). Pour aller plus loin, nous suggérons donc de s'intéresser également aux éléments paysagers et locaux qui influencent les auxiliaires (*sensu stricto*) ainsi que d'effectuer à minima des mesures des facteurs du sol pouvant impacter les rendements (fertilité du sol, disponibilités en nutriments, en phosphore, en azote, etc...). En effet, les propriétés du sol et les ravageurs des cultures peuvent affecter les rendements en impactant la reproduction des plantes (Tamburini et al. 2019).

IV- La parcelle idéale

Améliorer la sécurité alimentaire, atténuer la perte de la biodiversité et la dégradation de l'environnement dues à l'agriculture, et conserver les fonctions écosystémiques dans les paysages agricoles sont les défis majeurs et interdépendants de notre époque. Les écosystèmes fournissent une multitude de services écosystémiques de manière simultanée liées à la multifonctionnalité des paysages (Bennett 2017; Fischer et al. 2017; Garbach et al. 2017). Mes travaux de thèse ont mis en évidence l'importance de

l'hétérogénéité à différentes échelles pour la fonctionnalité des milieux agricoles. Cette hétérogénéité est néanmoins encore trop peu intégrée dans les schémas de gestion car elle est complexe à identifier et à appliquer (Bennett et al. 2015). En effet, de nombreuses études se focalisent uniquement sur la production alimentaire des cultures ou l'impact de l'activité agricole sur la biodiversité en négligeant cette multifonctionnalité (Wittman et al. 2017; Frei et al. 2020; Montoya et al. 2020). Production agricole et conservation de la biodiversité sont de plus souvent jugées antagonistes, néanmoins, si l'on cherche à améliorer le milieu d'un point de vue 'bien-être humain' dans son ensemble, ces deux éléments sont du même côté et doivent être appréhendés ensembles puisque les deux ont un impact positif pour l'humain (Bennett 2017). À l'heure où l'agriculture conventionnelle a montré ses limites (Deguines et al. 2014; Gaba et al. 2016; Catarino et al. 2019c), il devient urgent de trouver un modèle agricole durable qui n'impacte pas la biodiversité et les services écosystémiques associés afin de s'assurer la sécurité alimentaire. L'agriculture biologique s'est beaucoup développée ces dernières années et a fait ses preuves (Mitchell et al. 2007; Henckel et al. 2015; Nazarko et al. 2020), mais n'ajoute pas toujours une plus-value suffisante en terme de production pour en compenser les coûts de mise en œuvre (Seufert and Ramankutty 2017; Wibowo et al. 2019). Pour le fenouil, les tests de culture biologique s'avèrent pour l'instant complexes et peu productifs. En ce sens, d'autres formes d'agroécologie pourraient être envisagées pour améliorer la qualité de l'habitat des pollinisateurs et lutter contre la perte de biodiversité dans les milieux agricoles intensifs tout en favorisant les rendements comme réintroduire des milieux semi-naturels par exemple. Il a été montré que l'augmentation de la multifonctionnalité des milieux agricoles était positivement associée à la diversité biologique et agricole, ainsi qu'à la productivité des cultures et à la résilience du milieu (Biggs et al. 2012; Khumairoh et al. 2012; Gaudin et al. 2013; Peterson et al. 2018). Il en résulte que la gestion des milieux agricoles doit préserver une large gamme de fonctions écosystémiques pour être efficace et durable. Dans ce but, il est nécessaire de faire intervenir différentes parties prenantes comme les agriculteurs, les industriels et les scientifiques, chacun ayant des buts précis qu'il faut faire converger vers le but d'optimiser la production agricole tout en préservant la biodiversité (Leventon et al. 2018; Turkelboom et al. 2018; Turkelboom et al. 2018; Montoya et al. 2020). De plus, les paysages sont dynamiques au cours du temps et prendre en compte cette dynamique est fondamentale pour répondre aux objectifs multiples des producteurs et des décideurs et tout en préservant la biodiversité (Berger-Tal et al. 2016; Wittman et al. 2017; Renwick et al. 2020).

La culture de fenouil est un exemple de la conciliation de trois objectifs distincts : garantir l'approvisionnement en anéthole une grande entreprise (Pernod Ricard France) tout en minimisant son

impact environnemental, maximiser la production des producteurs de fenouil, et préserver la biodiversité. Ces travaux de thèse ont montré que l'ensemble des objectifs des parties prenantes étaient étroitement liés. En effet, nous avons montré que (1) le fenouil était une plante généraliste, fournisseuse de ressources florales et attractives pour les insectes, (2) la diversité d'insectes influençait positivement la quantité de la production (fruits et quantité d'huile essentielle), (3) la diversité d'abeilles en améliorait sa qualité (quantité d'anéthole) - notons aussi que nous avons montré l'influence positive de la quantité de visites réalisées par l'abeille domestique sur la quantité d'anéthole, ajoutant une collaboration positive avec un 4^{ème} acteur : les apiculteurs - mettant en évidence une relation "gagnant-gagnant" de la culture de fenouil.

Enfin, même si par nature, dessiner un paysage idéal est forcément dépendant de la fonction ou du groupe biologique que l'on étudie (Montoya et al 2020), cette thèse nous permet de faire l'ébauche de la parcelle de fenouil idéale pour l'ensemble des parties prenantes : faisant moins de dix hectares, caractérisée par une hétérogénéité paysagère (diversité d'habitats) et locale (diversité d'habitats adjacents), comportant au moins une haie à proximité, et quelques colonies d'abeilles domestiques (Fig. 14.).



Fig. 14. La parcelle idéale de fenouil (dessin imaginé par Lucie Schurr et dessiné par Emma Valadas)

RÉFÉRENCES

- Abak K, Sari N, Paksoy M, et al (1995) Efficiency of bumble bees on the yield and quality of eggplant and tomato grown in unheated glasshouses. *Acta Hortic.* 268–274
- Aebi A, Vaissière BE, VanEngelsdorp D, et al (2006) Back to the future: *Apis* versus non-*Apis* pollination. *Trend sin Ecol Evol* 27:142–143. doi: 10.1016/j.tree.2011.11.017
- Aizen MA, Harder LD (2007) Expanding the limits of pollen-limitation concept: effect of pollen quantity and quality. *Ecology* 88:271–281
- Aizen MA, Harder LD (2009) The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for Pollination. *Curr Biol* 19:915–918. doi: 10.1016/j.cub.2009.03.071
- Alignier A, Aviron S (2017) Time-lagged response of carabid species richness and composition to past management practices and landscape context of semi-natural field margins. *J Environ Manage* 204:282–290. doi: 10.1016/j.jenvman.2017.08.054
- Alignier A, Solé-Senan XO, Robleño I, et al (2020) Configurational crop heterogeneity increases within-field plant diversity. *J Appl Ecol* 57:654–663. doi: 10.1111/1365-2664.13585
- Alkan M, Ertürk S (2020) Insecticidal efficacy and repellency of *trans*-anethole against four stored-product. *Insect Pests. J Agric Sci* 26:64–70. doi: 10.15832/ankutbd.445671
- Angelella GM, Mccullough CT, Rourke MEO (2021) Honey bee hives decrease wild bee abundance, species richness, and fruit count on farms regardless of wildflower strips. *Sci Rep* 11:1–12. doi: 10.1038/s41598-021-81967-1
- Arena M, Sgolastra F (2014) A meta-analysis comparing the sensitivity of bees to pesticides. *Ecotoxicology* 23:324–334. doi: 10.1007/s10646-014-1190-1
- Armsworth PR, Chan KMA, Daily GC, et al (2007) Ecosystem-service science and the way forward for conservation. *Conserv Biol* 21:1383–1384. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00821.x
- Aronne G, Giovanetti M, Guarracino MR, de Micco V (2012) Foraging rules of flower selection applied by colonies of *Apis mellifera*: ranking and associations of floral sources. *Funct Ecol* 26:1186–1196. doi: 10.1111/j.1365-2435.2012.02017.x
- Artz DR, Hsu CL, Nault BA (2011) Influence of honey bee, *Apis mellifera*, hives and field size on foraging activity of native bee species in pumpkin fields. *Environ Entomol* 40:1144–1158. doi: 10.1603/EN10218
- Badgajar SB, Patel V V., Bandivdekar AH (2014) *Foeniculum vulgare* Mill: a review of its botany, phytochemistry, pharmacology, contemporary application, and toxicology. *Biomed Res Int.* doi: 10.1155/2014/842674
- Bailey S (2014) Quelle est la contribution des lisières forestières à la structuration des assemblages d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles ?
- Bailey S, Requier F, Nusillard B, et al (2014) Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecol Evol* 4:370–380. doi: 10.1002/ece3.924
- Baldock KC (2020) Opportunities and threats for pollinator conservation in global towns and cities. *Curr Opin Insect Sci* 38:63–71. doi: 10.1016/j.cois.2020.01.006

- Balfour NJ, Garbuzov M, Ratnieks FLW (2013) Longer tongues and swifter handling: why do more bumble bees (*Bombus spp.*) than honey bees (*Apis mellifera*) forage on lavender (*Lavandula spp.*)? *Ecol Entomol* 38:323–329. doi: 10.1111/een.12019
- Ball-Damerow JE, M’Gonigle LK, Resh VH (2014) Changes in occurrence, richness, and biological traits of dragonflies and damselflies (Odonata) in California and Nevada over the past century. *Biodivers Conserv* 23:2107–2126. doi: 10.1007/s10531-014-0707-5
- Barbercheck ME, Wallace J (2021) Weed-insect Interactions in annual cropping systems. *Ann Entomol Soc Am* 114:276–291. doi: 10.1093/aesa/saab002
- Barbier E (1963) Les Lavandes et l’apiculture dans le sud-est de la France. *Les Annales de l’Abeille* 6:85–159
- Barrett SCH (1988) The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. In: Lovett Doust J, Lovett Doust L (eds) *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*, Oxford Uni. Oxford, pp 98–124
- Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, et al (2011) Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:20645–20649. doi: 10.1073/pnas.1115559108
- Baude M, Kunin WE, Boatman ND, et al (2016) Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature* 530:85–88. doi: 10.1038/nature16532
- Becher MA, Grimm V, Thorbek P, et al (2014) BEEHAVE: A systems model of honeybee colony dynamics and foraging to explore multifactorial causes of colony failure. *J Appl Ecol* 51:470–482. doi: 10.1111/1365-2664.12222
- Beduschi T, Kormann UG, Tschardt T, Scherber C (2018) Spatial community turnover of pollinators is relaxed by semi-natural habitats, but not by mass-flowering crops in agricultural landscapes. *Biol Conserv* 221:59–66. doi: 10.1016/j.biocon.2018.01.016
- Beekman M, Ratnieks FLW (2000) Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Funct Ecol* 14:490–496. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00443.x
- Benjamin FE, Reilly JR, Winfree R (2014) Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J Appl Ecol* 51:440–449. doi: 10.1111/1365-2664.12198
- Bennett EM, Cramer W, Begossi A, et al (2015) Linking biodiversity, ecosystem services, and human well-being: three challenges for designing research for sustainability. *Curr Opin Environ Sustain* 14:76–85. doi: 10.1016/j.cosust.2015.03.007
- Bennett EM (2017) Changing the agriculture and environment conversation. *Nat Ecol Evol* 1:1–2. doi: 10.1038/s41559-016-0018
- Bennett A, Lovell S (2019) Landscape and local site variables differentially influence pollinators and pollination services in urban agricultural sites. *PLoS One* 14:1–21
- Berger-Tal O, Blumstein DT, Carroll S, et al (2016) A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. *Conserv Biol* 30:744–753. doi: 10.1111/cobi.12654
- Bernstein C, Kacelnik A, Krebs JR (1991) Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II-The influence of travel costs and structure of the environment. *J Anim Ecol* 60:205–225
- Bertin RI, Newman CM (1993) Dichogamy in angiosperms. *Bot Rev* 59:112–152

- Beyer N, Gabriel D, Westphal C (2021) Contrasting effects of past and present mass-flowering crop cultivation on bee pollinators shaping yield components in oilseed rape. *Agric Ecosyst Environ* 319:107537. doi: 10.1016/j.agee.2021.107537
- Bharti V, Ahlawat DS, Sharma SK, et al (2015) Diversity, abundance and pollination efficiency of insect pollinators of fennel (*Foeniculum vulgare* Miller) and effect of abiotic factors on insect pollinator activity. *J Appl Nat Sci* 7:786–793. doi: 10.31018/jans.v7i2.684
- Biddinger DJ, Robertson JL, Mullin C, et al (2013) Comparative toxicities and synergism of apple orchard pesticides to *Apis mellifera* (L.) and *Osmia cornifrons* (Radoszkowski). *PLoS One* 8:1–6. doi: 10.1371/journal.pone.0072587
- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, et al (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* (80) 313:351–355. doi: 10.1126/science.1127863
- Biffi S, Chapman PJ, Grayson RP, Ziv G (2022) Soil carbon sequestration potential of planting hedgerows in agricultural landscapes. *J Environ Manage* 307:114484. doi: 10.1016/j.jenvman.2022.114484
- Biggs R, Schlüter M, Biggs D, et al (2012) Toward principles for enhancing the resilience of ecosystem services. *Annu Rev Environ Resour* 37:421–448. doi: 10.1146/annurev-environ-051211-123836
- Blitzer EJ, Dormann CF, Holzschuh A, et al (2012) Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosyst Environ* 146:34–43. doi: 10.1016/j.agee.2011.09.005
- Blitzer EJ, Gibbs J, Park MG, Danforth BN (2016) Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agric Ecosyst Environ* 221:1–7. doi: 10.1016/j.agee.2016.01.004
- Blüthgen N, Klein AM (2011) Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic Appl Ecol* 12:282–291. doi: 10.1016/j.baae.2010.11.001
- Bourgeois B, Gaba S, Plumejeaud C, Bretagnolle V (2020) Weed diversity is driven by complex interplay between multi-scale dispersal and local filtering: multi-scale drivers of weed diversity. *Proc R Soc B Biol Sci* 287:. doi: 10.1098/rspb.2020.1118rspb20201118
- Breed MD, Cook C, Krasnec MO (2012) Cleptobiosis in social insects. *Psyche A J Entomol* 1–7. doi: 10.1155/2012/484765
- Breeze TD, Vaissière BE, Bommarco R, et al (2014) Agricultural policies exacerbate honeybee pollination service supply-demand mismatches across Europe. *PLoS One* (9). doi: 10.1080/00378941.1952.10836481
- Breeze TD, Gallai N, Garibaldi LA, Li XS (2016) Economic measures of pollination services: shortcomings and future directions. *Trends Ecol Evol* 1–13. doi: 10.1016/j.tree.2016.09.002
- Bretagnolle V, Gaba S (2015) Weeds for bees? A review. *Agron Sustain Dev* 35:891–909. doi: 10.1007/s13593-015-0302-5
- Brittain CA, Vighi M, Bommarco R, et al (2010) Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic Appl Ecol* 11:106–115. doi: 10.1016/j.baae.2009.11.007
- Brittain C, Potts SG (2011) The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic Appl Ecol* 12:321–331. doi: 10.1016/j.baae.2010.12.004

- Brittain C, Williams N, Kremen C, Klein AM (2013) Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proc R Soc B Biol Sci* 280:1–7. doi: 10.1098/rspb.2012.2767
- Brittain C, Kremen C, Garber A, Klein AM (2014) Pollination and plant resources change the nutritional quality of almonds for human health. *PLoS One* 9:e90082. doi: 10.1371/journal.pone.0090082
- Brooks DR, Bajer JE, Clark SJ, et al (2012) Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. *J Appl Ecol* 49:1009–1019. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02194.x
- Brown PW, Schulte LA (2011) Agricultural landscape change (1937-2002) in three townships in Iowa, USA. *Landsc Urban Plan* 100:202–212. doi: 10.1016/j.landurbplan.2010.12.007
- Bruggen V, C AH, M M, et al (2018) Environmental and health effects of the herbicide glyphosate. *Sci Total Environ* 617:255–268. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.10.309
- Buchmann SL, Nabhan GP (1996) *The forgotten pollinators*, Island Pre. Washington
- Burel F, Baudry J (1999) *Écologie du paysage. Concepts, méthodes, et applications*, TEC & DOC. Paris
- Burquez AA, Corbet SA, Burquez A, Corbett SA (1991) Do Flowers Reabsorb Nectar? *British Ecol Soc* 5:369–379.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J Appl Ecol* 48:1079–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Campbell JW, Stanley-stahr C, Bammer M, et al (2019) Contribution of bees and other pollinators to watermelon (*Citrullus lanatus* Thunb.) pollination. *J Apic Res* 0:1–7. doi: 10.1080/00218839.2019.1614271
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, et al (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443:989–992
- Cardoso MC, Gonçalves RB (2018) Reduction by half: the impact on bees of 34 years of urbanization. *Urban Ecosyst* 21:943–949. doi: 10.1007/s11252-018-0773-7
- Carvalho LG, Seymour CL, Veldtman R, Nicolson SW (2010) Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *J Appl Ecol* 47:810–820. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x
- Carvalho FP (2017) Pesticides, environment, and food safety. *Food energy Secur* 6:48–60. doi: 10.1002/fes3.108
- Castellanos MC, Wilson P, Thomson JD (2002) Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *Am J Bot* 89:111–118. doi: 10.3732/ajb.89.1.111
- Caswell H, Cohen JE (1991) Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition, and heterogeneity. In: Kolasa J, Pickett STA (eds) *Ecological heterogeneity*, Springer. New York, pp 97–122
- Catarino R, Bretagnolle V, Perrot T, et al (2019a) Bee pollination outperforms pesticides for oilseed crop production and profitability. *Proc R Soc B* 286:20191550
- Catarino R, Bretagnolle V, Perrot T, et al (2019b) A Nature-based solution in practice: Ecological and economic modelling shows pollinators outperform agrochemicals in oilseed crop production. *bioRxiv* 1–24. doi: 10.1101/628123
- Catarino R, Bretagnolle V, Perrot T, et al (2019c) Bee pollination outperforms pesticides for oilseed crop production and profitability. *Proc R Soc B* 286:20191550

- Cedergreen N (2014) Quantifying synergy: a systematic review of mixture toxicity studies within environmental toxicology. *PLoS One* 9:e96580. doi: 10.1371/journal.pone.0096580
- Chabert S, Lemoine T, Raimond Cagnato M, et al (2018) Flower age expressed in thermal time: is nectar secretion synchronous with pistil receptivity in oilseed rape (*Brassica napus* L.)? *Environ Exp Bot* 155:628–640. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.08.004
- Chambo ED, Camargo SC, Garcia RC, et al (2018) Benefits of entomophile pollination in crops of *Brassica napus* and aspects of plant floral biology. In: *Brassica Germplasm - Characterization, Breeding and Utilization*
- Chatellier V, Delame N (2004) Les exploitations agricoles européennes et françaises. 79–93
- Chaudhary OP (2006) Diversity, foraging behaviour of floral visitors and pollination ecology of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *J Spices Aromat Crop* 15:34–41
- Chen IC, Hill JK, Shiu HJ, et al (2011) Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of climate warming. *Glob Ecol Biogeogr* 20:34–45. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00594.x
- Chriki A, Combes D, Marrakchi M (1984) Étude de la compétition pollinique chez le sulla (*Hedysarum coronarium* L., Légumineuse-Papilionacée). *Agronomie* 4:155–159. doi: 10.1051/agro:19840206
- Clough Y, Kirchweger S, Kantelhardt J (2020) Field sizes and the future of farmland biodiversity in European landscapes. *Conserv Lett* 13:1–12. doi: 10.1111/conl.12752
- Colas B, Thomas C, Hanski I, et al (2004) Adaptive responses to landscape disturbances: empirical evidence. *Evol Ecol*
- Cole LJ, Brocklehurst S, Robertson D, et al (2017) Exploring the interactions between resource availability and the utilisation of semi-natural habitats by insect pollinators in an intensive agricultural landscape. *Agric Ecosyst Environ* 246:157–167. doi: 10.1016/j.agee.2017.05.007
- Colwell RK, Brehm G, Cardelus CL, et al (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* (80) 322:258–261. doi: 10.1126/science.1162547
- Cooper J, Dobson H (2007) The benefits of pesticides to mankind and the environment. *Crop Prot* 26:1337–1348. doi: 10.1016/j.cropro.2007.03.022
- Corbet SA, Bee J, Dasmahapatra K, et al (2001) Native or exotic. Double or single? Evaluating plants for pollinator-friendly gardens. *Ann Bot* 87:219–232. doi: 10.1006/anbo.2000.1322
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, et al (1998) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Ecol Econ* 25:3–15. doi: 10.1016/s0921-8009(98)00020-2
- Coviella CE, Trumble JT (1999) Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant Interactions. *Conserv Biol* 13:700–712
- Culley TM, Weller SG, Sakai AK, et al (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol Evol* 17:491. doi: 10.1016/s0169-5347(02)02600-9
- Cunningham SA, Fournier A, Neave MJ, Le Feuvre D (2016) Improving spatial arrangement of honeybee colonies to avoid pollination shortfall and depressed fruit set. *J Appl Ecol* 53:350–359. doi: 10.1111/1365-2664.12573

- Damalas CA (2009) Understanding benefits and risks of pesticide use. *Sci Res Essay* 4:945–949
- Danforth BN (2007) Bees. *Curr Biol* 17:156–161
- Darwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London
- Dasmann RF (1968) *A different kind of country*, The Macmil.
- de Figueroa JMT, López-Rodríguez MJ, Lorenz A, et al (2010) Vulnerable taxa of European Plecoptera (Insecta) in the context of climate change. *Biodivers Conserv* 19:1269–1277. doi: 10.1007/s10531-009-9753-9
- Deguines N, Jono C, Baude M, et al (2014) *Frontiers in Ecol Environ - Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop.pdf*. *Front Ecol Environ* 12:212–217
- Dellicour S, Kastally C, Varela S, et al (2017) Ecological niche modelling and coalescent simulations to explore the recent geographical range history of five widespread bumblebee species in Europe. *J Biogeogr* 44:39–50. doi: 10.1111/jbi.12748
- Desaegher J, Sheeren D, Ouin A (2021) Optimising spatial distribution of mass-flowering patches at the landscape scale to increase crop pollination. *J Appl Ecol* 0–1. doi: 10.1111/1365-2664.13949
- Desneux N, Decourtye A, Delpuech J (2007) The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu Rev Entomol*. doi: 10.1146/annurev.ento.52.110405.091440
- Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, et al (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:6668–6672. doi: 10.1073/pnas.0709472105
- Díaz S, Lavorel S, De Bello F, et al (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:20684–20689. doi: 10.1073/pnas.0704716104
- Diekötter T, Kadoya T, Peter F, et al (2010) Oilseed rape crops distort plant – pollinator interactions. *J Appl Ecol* 47:209–214. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01759.x
- Diekötter T, Peter F, Jauker B, et al (2014) Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems. *GCB Bioenergy* 6:219–226. doi: 10.1111/gcbb.12080
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, et al (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* (80) 345:401–406
- Dohzono I, Yokoyama J (2010) Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: a review with special emphasis on plant reproduction. *Appl Entomol Zool* 45:37–47. doi: 10.1303/aez.2010.37
- Donkersley P, Rhodes G, Pickup RW, et al (2014) Honeybee nutrition is linked to landscape composition. *Ecol Evol* 4:4195–4206. doi: 10.1002/ece3.1293
- Du Clos B, Drummond FA, Loftin CS (2020) Noncrop habitat use by wild bees (Hymenoptera: Apoidea) in a mixed-use agricultural landscape. *Environ Entomol* 49:502–515. doi: 10.1093/ee/nvaa001
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR, Ecology I (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–175
- Eeraerts M, Vanderhaegen R, Smagghe G, Meeus I (2020) Pollination efficiency and foraging behaviour of honey bees and non-*Apis* bees to sweet cherry. *Agric For Entomol* 22:75–82. doi: 10.1111/afe.12363

- Egan JF, Bohnenblust E, Goslee S, et al (2014) Herbicide drift can affect plant and arthropod communities. *Agric Ecosyst Environ* 185:77–87. doi: 10.1016/j.agee.2013.12.017
- Egli L, Meyer C, Scherber C, et al (2018) Winners and losers of national and global efforts to reconcile agricultural intensification and biodiversity conservation. *Glob Chang Biol* 24:2212–2228. doi: 10.1111/gcb.14076
- Eliash N, Mikheyev A (2020) *Varroa* mite evolution: a neglected aspect of worldwide bee collapses? *Curr Opin Insect Sci* 39:21–26. doi: 10.1016/j.cois.2019.11.004
- Ellis AM, Myers SS, Ricketts TH (2015) Do pollinators contribute to nutritional health? *PLoS One* 10:1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0114805
- Ernault A, Vialatte A, Butet A, et al (2013) Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agric Ecosyst Environ* 166:15–27. doi: 10.1016/j.agee.2012.07.004
- Evans JD, Yanping JC (2021) Colony Collapse Disorder and honey bee health. In: John Wiley & Sons I (eds) *Honey bee medicine for the veterinary practitioner*. John Wiley & Sons, Inc, pp 229–234
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/132419
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, et al (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- Fahrig L, Girard J, Duro D, et al (2015) Farmlands with smaller crop fields have higher within- field biodiversity. *Agric Ecosyst Environ* 200:219–234. doi: 10.1016/j.agee.2014.11.018
- Figueiredo AC, Barroso JG, Pedro LG, Scheffer JJC (2008) Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. *Flavour Fragr J* 23:213–226. doi: 10.1002/ffj.1875 John
- Fischer J, Meacham M, Queiroz C (2017) A plea for multifunctional landscapes. *Front Ecol Environ* 15:59. doi: 10.1002/fee.1464
- Flacher F, Raynaud X, Hansart A, et al (2020) Below-ground competition alters attractiveness of an insect-pollinated plant to pollinators. *AoB Plants* 12:1–10. doi: 10.1093/AOBPLA/PLAA022
- Fletcher RJ, Burrell NS, Reichert BE, et al (2016) Divergent perspectives on landscape connectivity reveal consistent effects from genes to communities. *Curr Landsc Ecol Reports* 1:67–79. doi: 10.1007/s40823-016-0009-6
- Fletcher RJ, Didham RK, Banks-Leite C, et al (2018) Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol Conserv* 226:9–15. doi: 10.1016/j.biocon.2018.07.022
- Forman RTT, Godron M (1986) *Landscape Ecology*, John Wiley. New York
- Forup ML, Henson KSE, Craze PG, Memmott J (2008) The restoration of ecological interactions: plant – pollinator networks on ancient and restored heathlands. *J Appl Ecol* 45:742–752. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01390.x
- Fox R (2013) The decline of moths in Great Britain: a review of possible causes. *Insect Conserv Divers* 6:5–19. doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00186.x

- Frei B, Queiroz C, Chaplin-Kramer B, et al (2020) A brighter future: complementary goals of diversity and multifunctionality to build resilient agricultural landscapes. *Glob Food Sec* 26:100407. doi: 10.1016/j.gfs.2020.100407
- Frund J, Dormann CF, Holzschuh A, Tscharrntke T (2013) Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94:2042–2054. doi: 10.1890/12-1620.1
- Fumero-Cabán JJ, Meléndez-Ackerman EJ (2007) Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *Am J Bot* 94:419–424. doi: 10.3732/ajb.94.3.419
- Furrer RD, Pasinelli G (2016) Empirical evidence for source – sink populations: a review on occurrence, assessments and implications. *Biol Rev* 91:782–795. doi: 10.1111/brv.12195
- Gaba S, Gabriel E, Chadœuf J, et al (2016) Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species. *Nat Publ Gr* 1–10. doi: 10.1038/srep30112
- Gaba S, Bretagnolle V (2020) Designing multifunctional and resilient agricultural landscapes: lessons from long-term monitoring of biodiversity and land use. In: C. Hurford, P. Wilson & JS (eds) *The changing status of arable habitats in Europe*. Springer International Publishing, pp 203–224.
- Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, et al (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc R Soc B Biol Sci* 282:20142620. doi: 10.1098/rspb.2014.2620
- Gaines-Day HR, Gratton C (2016) Crop yield is correlated with honey bee hive density but not in high-woodland landscapes. *Agric Ecosyst Environ* 218:53–57. doi: 10.1016/j.agee.2015.11.001
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol Econ* 68:810–821. doi: 10.1016/j.ecolecon.2008.06.014
- Garbach K, Milder JC, DeClerck FAJ, et al (2017) Examining multi-functionality for crop yield and ecosystem services in five systems of agroecological intensification. *Int J Agric Sustain* 15:11–28. doi: 10.1080/14735903.2016.1174810
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Kremen C, et al (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol Lett* 14:1062–1072. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* (80-) 340:1608–1611. doi: 10.1126/science.1230200
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Leonhardt SD, et al (2014) From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front Ecol Environ* 12:439–447. doi: 10.1890/130330
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Vaissière BE, et al (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* (80-) 351:388–391. doi: 10.1111/j.1365-4362.1976.tb00684.x
- Garratt MPD, Bishop J, Degani E, et al (2018) Insect pollination as an agronomic input: strategies for oilseed rape production. *J Appl Ecol* 55:2834–2842. doi: 10.1111/1365-2664.13153
- Gaudin ACM, Westra S, Loucks CES, et al (2013) Improving resilience of northern field crop systems using inter-seeded red clover: a review. *Agronomy* 3:148–180. doi: 10.3390/agronomy3010148

- Geeraert L, Aerts R, Berecha G, et al (2020) Effects of landscape composition on bee communities and coffee pollination in *Coffea arabica* production forests in southwestern Ethiopia. *Agric Ecosyst Environ* 288:106706 Contents. doi: 10.1016/j.agee.2019.106706
- Gérard M, Vanderplanck M, Wood T, Michez D (2020) Global warming and plant – pollinator mismatches. *Emerg Top life Sci* 4:77–86
- Geslin B, Oddie M, Folschweiller M, et al (2016) Spatiotemporal changes in flying insect abundance and their functional diversity as a function of distance to natural habitats in a mass flowering crop. *Agric, Ecosyst Environ* 229:21–29. doi: 10.1016/j.agee.2016.05.010
- Geslin B, Aizen MA, Garcia N, et al (2017a) The impact of honey bee colony quality on crop yield and farmers' profit in apples and pears. *Agric Ecosyst Environ* 248:153–161. doi: 10.1016/j.agee.2017.07.035
- Geslin B, Gauzens B, Baude M, et al (2017b) Massively Introduced Managed Species and their consequences for plant–pollinator interactions
- Geslin B, Gachet S, Deschamps-cottin M, et al (2020) Bee hotels - A habitat for exotic bees. *Acta Oecologica*
- Gill RJ, Ramos-rodriguez O, Raine NE (2012) Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* 491:105–108. doi: 10.1038/nature11585.Combined
- Ginnobili S, Blanco D (2017) Wallace's and Darwin's natural selection theories. *Synthese*. 196:991–1017. doi: 10.1007/s11229-017-1491-z
- Glenny W, Cavigli I, Daughenbaugh KF, et al (2017) Honey bee (*Apis mellifera*) colony health and pathogen composition in migratory beekeeping operations involved in California almond pollination. *PLoS One* 12:1–24. doi: 10.1371/journal.pone.0182814
- Godet L (2017) Notion en débat : biodiversité. In: mai. <http://geoconfluences.ens-lyon.fr/informations-scientifiques/a-la-une/notion-a-la-une/notion-biodiversite>
- Godfray HCJ, Blacquière T, Field LM, et al (2014) A restatement of the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. *Proc R Soc B Biol Sci* (281). doi: 10.1098/rspb.2014.0558
- Goldblatt P, Manning J, Bernhardt P (1997) Evidence of bird pollination in Iridaceae of southern Africa. *Adansonia* 21:25–40
- Gomez JM, Abdelaziz M, Lorite J, et al (2010) Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. *J Ecol* 98:1243–1252. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01691.x
- González-browne C, Murúa MM, Navarro L, Medel R (2016) Does plant origin influence the fitness impact of flower damage? A meta-analysis. *PLoS One* 11:1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0146437
- Goulson D, Lye GC, Darvill B, Hymenoptera KW (2008) The decline and conservation of bumblebees. *Annu Rev Entomol* 53:191–208
- Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* (80) 347:1–16. doi: 10.1126/science.1255957
- Grab H, Blitzer EJ, Danforth B, et al (2017) Temporally dependent pollinator competition and facilitation with mass flowering crops affects yield in co-blooming crops. *Sci Rep* 7:1–9. doi: 10.1038/srep45296

- Graham L, Gaulton R, Gerard F, Staley JT (2018) The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes. *Biol Conserv* 220:122–131. doi: 10.1016/j.biocon.2018.02.017
- Grau D, Grau N, Gascuel Q, et al (2022) Quantifiable urine glyphosate levels detected in 99% of the French population, with higher values in men, in younger people, and in farmers. *Environ Sci Pollut Res*. doi: 10.1007/s11356-021-18110-0
- Graystock P, Yates K, Evison SEF, et al (2013) The Trojan hives: pollinator pathogens, imported and distributed in bumblebee colonies. *J Appl Ecol* 50:1207–1215. doi: 10.1111/1365-2664.12134
- Greenleaf SS, Kremen C (2006a) Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proc Natl Acad Sci* 103:13890–13895. doi: 10.1073/pnas.0600929103
- Greenleaf SS, Kremen C (2006b) Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biol Conserv* 133:81–87. doi: 10.1016/j.biocon.2006.05.025
- Greenleaf SS, Williams NM, Winfree R, Kremen C (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153:589–596. doi: 10.1007/s00442-007-0752-9
- Greenop A, Mica-hawkyard N, Walkington S, et al (2020) Equivocal evidence for colony level stress Effects on bumble bee pollination services. *Insects* 11:1–17
- Groeneveld JH, Tschardt T, Moser G, Clough Y (2010) Experimental evidence for stronger cacao yield limitation by pollination than by plant resources. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 12:183–191. doi: 10.1016/j.ppees.2010.02.005
- Grubisic M, van Grunsven RHA, Kyba C, et al (2018) Insect declines and agroecosystems: does light pollution matter? *Ann Appl Biol* 173:180–189
- Guedes RNC, Roditakis E, Campos MR, et al (2019) Insecticide resistance in the tomato pinworm *Tuta absoluta*: patterns, spread, mechanisms, management and outlook. *J Pest Sci* (2004). doi: 10.1007/s10340-019-01086-9
- Guezen JM, Forrest JRK (2021) Seasonality of floral resources in relation to bee activity in agroecosystems. *Ecol Evol* 11:3130–3147. doi: 10.1002/ece3.7260
- Haeckel E (1866) *Generelle morphologie der organismen. allgemeine grundzüge der organischen formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte descendenz-theorie*, Berlin.
- Haenke S, Scheid B, Schaefer M, et al (2009) Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *J Appl Ecol* 46:1106–1114. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01685.x
- Haenke S, Kovács-Hostyánszki A, Fründ J, et al (2014) Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. *J Appl Ecol* 51:505–513. doi: 10.1111/1365-2664.12221
- Hahn M, Schotthöfer A, Schmitz J, et al (2015) The effects of agrochemicals on Lepidoptera, with a focus on moths, and their pollination service in field margin habitats. *Agric, Ecosyst and Environ* 207:153–162. doi: 10.1016/j.agee.2015.04.002
- Hanley ME, Franco M, Dean CE, et al (2011) Increased bumblebee abundance along the margins of a mass flowering crop: evidence for pollinator spill-over. *Oikos* 120:1618–1624. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19233.x

- Hanski I, Gilpin M (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Metapopulation Dyn Empir Theor Investig* 42:3–16
- Hanski I (1999) *Metapopulation*. Ecology, Oxford Uni. Oxford University Press, New York
- Hargreaves AL, Harder LD, Johnson SD, et al (2009) Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biol Rev* 84:259–276. doi: 10.1111/j.1469-185X.2008.00074.x
- Hass AL, Kormann UG, Tschardt T, et al (2018) Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:20172242. doi: 10.1098/rspb.2017.2242
- Hayter KE, Cresswell JE (2006) The influence of pollinator abundance on the dynamics and efficiency of pollination in agricultural *Brassica napus*: implications for landscape-scale gene dispersal. *J Appl Ecol* 43:1196–1202. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01219.x
- Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, et al (2009) How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol Lett* 12:184–195. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x
- Henckel L, Börger L, Meiss H, et al (2015) Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proc R Soc B* 282:20150002
- Hendrickx F, Maelfait JP, Van Wingerden W, et al (2007) How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *J Appl Ecol* 44:340–351. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x
- Henry M, Béguin M, Requier F, et al (2012) A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees
- Henry M, Rodet G (2018) Supplementary information controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas
- Herbertsson L, Lindström SAM, Rundlöf M, et al (2016) Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic Appl Ecol* 17:609–616. doi: 10.1016/j.baae.2016.05.001
- Herrera CM (1987) Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79–90
- Herrera CM (2020) Gradual replacement of wild bees by honeybees in flowers of the Mediterranean Basin over the last 50 years. *Proc R Soc B* 287:20192657
- Hicks DM, Ouvrard P, Baldock KCR, et al (2016) Food for Pollinators: quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows. 1–37. doi: 10.1371/journal.pone.0158117
- Hipólito J, Boscolo D, Felipe B (2018) Landscape and crop management strategies to conserve pollination services and increase yields in tropical coffee farms. *Agric Ecosyst Environ* 256:218–225. doi: 10.1016/j.agee.2017.09.038
- Hoehn P, Tschardt T, Tylianakis JM, Steffen-Dewenter I (2008) Functional group diversity of bee pollinators increase crop yield. *Proc R Soc B* 275:2283–2291
- Holden J, Grayson RP, Berdeni D, et al (2019) The role of hedgerows in soil functioning within agricultural landscapes. *Agric, Ecosyst Environ* 273.

- Holland JM, Douma JC, Crowley L, et al (2017) Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron Sustain Dev* 37. doi: 10.1007/s13593-017-0434-x
- Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (2010) How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *J Anim Ecol* 79:491–500. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x
- Holzschuh A, Dormann CF, Tscharntke T, Steffan-Dewenter I (2011) Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proc R Soc B Biol Sci* 278:3444–3451. doi: 10.1098/rspb.2011.0268
- Holzschuh A, Dormann CF, Tscharntke T, Steffan-Dewenter I (2013) Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia* 172:477–484
- Holzschuh A, Dainese M, González-Varo JP, et al (2016) Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecol Lett* 19:1228–1236. doi: 10.1111/ele.12657
- Hooftman DAP, Bullock JM (2012) Mapping to inform conservation: a case study of changes in semi-natural habitats and their connectivity over 70 years. *Biol Conserv* 145:30–38. doi: 10.1016/j.biocon.2011.09.015
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, et al (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol Monogr* 75:3–35. doi: 10.1890/04-0922
- Howlett BG, Evans LJ, Pattemore DE, Nelson WR (2017) Stigmatic pollen delivery by flies and bees: methods comparing multiple species within a pollinator community. *Basic Appl Ecol* 19:19–25. doi: 10.1016/j.baae.2016.12.002
- Hung K-LJ, Kingston JMK, Albrecht M, et al (2017) The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proc R Soc B* 285:20172140
- Hunter MD (2001) Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect ± plant interactions. *Agric For Entomol* 3:153–159
- Hutchinson LA, Oliver TH, Breeze TD, et al (2021) Inventorying and monitoring crop pollinating bees: evaluating the effectiveness of common sampling methods. *Insect Conserv Divers* 1–13. doi: 10.1111/icad.12557
- Iizumi T, Ramankutty N (2016) Changes in yield variability of major crops for 1981 – 2010 explained by climate change. *Environ Res Lett* 11:
- Inouye DW, Larson BMH, Szymank A, Kevan PG (2015) Flies and flowers III: Ecology of foraging and pollination. *J Pollinat Ecol* 16:115–133
- IPBES (2016) The assessment report of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services on pollinators, pollination and food production. S.G. Potts, V. L. Imperatriz-Fonseca, and H. T. Ngo (eds). 552pp.
- Isaac NJB, Girardello M, Brereton TM, Roy DB (2011) Butterfly abundance in a warming climate: patterns in space and time are not congruent. *J Insect Conserv* 15:233–240. doi: 10.1007/s10841-010-9340-0
- Jacobson MM, Tucker EM, Mathiasson ME, Rehan SM (2018) Decline of bumble bees in northeastern North America, with special focus on *Bombus terricola*. *Biol Conserv* 217:437–445. doi: 10.1016/j.biocon.2017.11.026

- Jauker F, Wolters V (2008) Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia* 156:819–823. doi: 10.1007/s00442-008-1034-x
- Jauker F, Diekötter T, Schwarzbach F, Wolters V (2009) Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landsc Ecol* 24:547–555. doi: 10.1007/s10980-009-9331-2
- Jauker F, Peter F, Wolters V, Diekötter T (2012) Early reproductive benefits of mass-flowering crops to the solitary bee *Osmia rufa* outbalance post-flowering disadvantages. *Basic Appl Ecol* 13:268–276. doi: 10.1016/j.baae.2012.03.010
- Johnson R (2010) Honey Bee Colony Collapse Disorder.
- Johnson RM, Dahlgren L, Siegfried BD, Ellis MD (2013) Acaricide, fungicide and drug Interactions in honey bees (*Apis mellifera*). *PLoS One* (8). doi: 10.1371/journal.pone.0054092
- Johnson RM, Ellis MD, Mullin CA, Frazier M (2010) Pesticides and honey bee toxicity – USA. *Apidologie* 41:312–331
- Jordan A, Patch HM, Grozinger CM, Khanna V (2021) Economic dependence and vulnerability of united states agricultural sector on insect-mediated Pollination Service. *Environ Sci Technol* 55:2243–2253. doi: 10.1021/acs.est.0c04786
- Joshi NK, Leslie T, Rajotte EG, et al (2015) Comparative trapping efficiency to characterize bee abundance, diversity, and community composition in apple orchards. *Ann Entomol Soc Am* 108:785–799. doi: 10.1093/aesa/sav057
- Kamo T, Nikkeshi A, Tawaratsumida T, et al (2022) Pollination efficiency of bumblebee, honeybee, and hawkmoth in kabocha squash, *Cucurbita maxima*, production in Kagoshima. *Appl Entomol Zool*. doi: 10.1007/s13355-021-00766-2
- Kawecki TJ (1988) Ecological and evolutionary consequences of source-sink population dynamics. In: *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*, Elsevier. pp 387–414
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu Rev Ecol Syst* 29:83–112. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83
- Kearns CA (2001) North american dipteran pollinators: assessing their value and conservation status. *Conserv Ecol* (5).
- Kendall D, Wilson D, Guttridge C, Anderson H (1971) Testing *Eristalis* as a pollinator of covered crops. *Long Asht Res Stn Reports* 1971:120–121
- Kennedy CM, Lonsdorf E, Neel MC, et al (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol Lett* 16:584–599. doi: 10.1016/j.joca.2015.07.015
- Khalifa SAM, Elshafiey EH, Shetaia AA, et al (2021) Overview of bee pollination and its economic value for crop production. *Insects* 12:1–23
- Khumairoh U, Groot JCJ, Lantinga EA (2012) Complex agro-ecosystems for food security in a changing climate. *Ecol Evol* 2:1696–1704. doi: 10.1002/ece3.271
- King C, Ballantyne G, Willmer PG (2013) Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol Evol* 4:811–818. doi: 10.1111/2041-210X.12074

- Klatt BK, Holzschuh A, Westphal C, et al (2014) Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proc R Soc B Biol Sci* 281. doi: 10.1098/rspb.2013.2440
- Klaus F, Bass J, Marholt L, et al (2015) Hedgerows have a barrier effect and channel pollinator movement in the agricultural landscape. *J Landsc Ecol Republic* 8:22–31. doi: 10.1515/jlecol-2015-0001
- Kleijn D, Berendse F, Smit R, Gilissen N (2001) Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413:723–725
- Kleijn D, Kohler F, Báldi A, et al (2009) On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:903–909. doi: 10.1098/rspb.2008.1509
- Kleijn D, Winfree R, Bartomeus I, et al (2015) Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nat Commun* (6). doi: 10.1038/ncomms8414
- Kleijn D, Bommarco R, Fijen TPM, et al (2019) Ecological intensification: bridging the gap between science and practice. *Trends Ecol Evol* 34:154–166. doi: 10.1016/j.tree.2018.11.002
- Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, et al (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc R Soc B Biol Sci* 274:303–313. doi: 10.1098/rspb.2006.3721
- Knight TM, Steets JA, Vamosi JC, et al (2005) Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:467–497. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102403.115320
- Knop E, Zoller L, Ryser R, et al (2017) Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature*. doi: 10.1038/nature23288
- Koski MH, Ison JL, Padilla A, et al (2018) Linking pollinator efficiency to patterns of pollen limitation: small bees exploit the plant-pollinator mutualism. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:. doi: 10.1098/rspb.2018.0635
- Kovács-Hostyánszki A, Haenke S, Batáry P, et al (2013) Contrasting effects of mass-flowering crops on bee pollination of hedge plants at different spatial and temporal scales. *Ecol Appl* 23:1938–1946
- Kremen C, Williams NM, Thorp RW (2002) Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *PNAS* 99:1485–1496
- Kremen C, Williams NM, Aizen MA, et al (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol Lett* 10:299–314. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x
- Kremen C, Miles A (2012) Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: benefits, externalities, and trade-offs. *Ecol Soc* (17). doi: 10.5751/ES-05035-170440
- Kumar M, Rai CP (2020) Pollinator diversity and foraging behaviour of insect visitors on fennel (*Foeniculum vulgare* L.) bloom. *J Entomol Zool Stud* 8:2545–2548
- Kuussaari M, Heliölä J, Pöyry J, Saarinen K (2007) Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe. *J Insect Conserv* 11:351–366. doi: 10.1007/s10841-006-9052-7
- Lämsä J, Kuusela E, Tuomi J, et al (2018) Low dose of neonicotinoid insecticide reduces foraging motivation of bumblebees. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:. doi: 10.1098/rspb.2018.0506

- Langevelde F Van, Braamburg-annegarn M, Huigens ME, et al (2018) Declines in moth populations stress the need for conserving dark nights. *Glob Chang Biol* 24:925–932. doi: 10.1111/gcb.14008
- Lanner J, Gstöttenmayer F, Curto M, et al (2021) Evidence for multiple introductions of an invasive wild bee species currently under rapid range expansion in Europe. *BMC Ecol Evol* 21:1–15. doi: 10.1186/s12862-020-01729-x
- Larson BMH, Kevan PG, Inouye DW (2001) Flies and flowers: Taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *Can Entomol* 133:439–465. doi: 10.4039/Ent133439-4
- Laurino D, Lioy S, Carisio L, et al (2020) *Vespa velutina*: An alien driver of honey bee colony losses. *Diversity* 12. doi: 10.3390/D12010005
- Lautenbach S, Seppelt R, Liebscher J, Dormann CF (2012) Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS One* (7). doi: 10.1371/journal.pone.0035954
- Laverty TM, Plowright RC (1985) Competition between hummingbirds and bumble bees for nectar in flowers of *Impatiens biflora*. *Oecologia* 66:25–32. doi: 10.1007/BF00378548
- Le Féon V, Schermann-Legionnet A, Delettre Y, et al (2010) Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: a large scale study in four European countries. *Agric Ecosyst Environ* 137:143–150. doi: 10.1016/j.agee.2010.01.015
- Le Féon V, Aubert M, Genoud D, et al (2018) Range expansion of the Asian native giant resin bee *Megachile sculpturalis* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) in France. *Ecol Evol* 8:1534–1542. doi: 10.1002/ece3.3758
- Le Féon V, Genoud D, Geslin B (2021) Actualisation des connaissances sur l’abeille *Megachile sculpturalis* SMITH, 1853 en France et en Europe (Hymenoptera : Megachilidae). *Osmia* 9:25–36. doi: 10.47446/osmia9.4
- Lecoq HM (1862) De la fécondation indirecte dans les végétaux. *Bull la Soc Bot Fr* 9:211–217. doi: 10.1080/00378941.1862.10829702
- Leventon J, Schaal T, Velten S, et al (2018) Landscape-scale biodiversity governance scenarios for reshaping spaces of governance. *Environ Policy Gov* 29:170–184
- Li K-Q, Ren Z-X, Li Q (2021) Diversity of flower visiting beetles at higher elevations on the yulong snow mountain (Yunnan, China). *Diversity* 13:1–17
- Liivamägi A (2014) Variation in the habitat requirements of pollinating insects in semi-natural meadows.
- Lindström SAM, Herbertsson L, Rundlöf M, et al (2016) Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proc R Soc B Biol Sci* 283:1–8. doi: 10.1098/rspb.2016.1641
- Lister BC, Garcia A (2018) Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:E10397–E10406. doi: 10.1073/pnas.1722477115
- Lopezaraiza-Mikel ME, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J (2007) The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: An experimental approach. *Ecol Lett* 10:539–550. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01055.x
- Luo EY, Ogilvie JE, Thomson JD (2014) Stimulation of flower nectar replenishment by removal: a survey of eleven animal-pollinated plant species. *J Pollinat Ecol* 12:52–62. doi: 10.26786/1920-7603(2014)2

- Macchi L, Decarre J, Gojman AP, et al (2020) Trade-offs between biodiversity and agriculture are moving targets in dynamic landscapes. *J Appl Ecol* 57:2054–2063. doi: 10.1111/1365-2664.13699
- MacIvor JS, Roberto AN, Sodhi DS, et al (2017) Honey bees are the dominant diurnal pollinator of native milkweed in a large urban park. *Ecol Evol* 7:8456–8462. doi: 10.1002/ece3.3394
- Mackin CR, Goulson D, Castellanos MC (2021) Novel nectar robbing negatively affects reproduction in *Digitalis purpurea*. *Ecol Evol* 13455–13463. doi: 10.1002/ece3.8068
- Mallinger RE, Gibbs J, Gratton C (2016) Diverse landscapes have a higher abundance and species richness of spring wild bees by providing complementary floral resources over bees' foraging periods. *Landsc Ecol* 31:1523–1535. doi: 10.1007/s10980-015-0332-z
- Mancini F, Woodcock BA, Redhead J, et al (2020) Detecting landscape scale consequences of insecticide use on invertebrate communities. *Adv Ecol Res* 63:93–126. doi: 10.1016/bs.aecr.2020.07.001
- Marshall E, Brown V, Boatman N, et al (2003) The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Res* 44:77–89
- Martinez-Harms MJ, Bryan BA, Figueroa E, et al (2017) Scenarios for land use and ecosystem services under global change. *Ecosyst Serv* 25:56–68. doi: 10.1016/j.ecoser.2017.03.021
- Martins KT, Albert CH, Lechowicz MJ, Gonzalez A (2018) Complementary crops and landscape features sustain wild bee communities. *Ecol Appl* 28:1093–1105. doi: 10.1002/eap.1713
- Maruyama PK, Nunes CEP, Vizentin-Bugoni J, et al (2018) Are native bees and *Apis mellifera* equally efficient pollinators of the rupestrian grassland daisy *Aspilia jolyana* (Asteraceae)? *Acta Bot Brasilica* 32:386–391. doi: 10.1590/0102-33062018abb0143
- Masotti V, Juteau F, Bessière JM, Viano J (2003) Seasonal and phenological variations of the essential oil from the narrow endemic species *Artemisia molinieri* and its biological activities. *J Agric Food Chem* 51:7115–7121
- Mattila N, Kaitala V, Komonen A, et al (2006) Ecological determinants of distribution decline and risk of extinction in moths. *Conserv Biol* 20:1161–1168. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00404.x
- Mayer C, Adler LS, Armbruster WS, et al (2011) Pollination ecology in the 21st Century: key questions for future research. *J Pollinat Ecol* 3:8–23
- McGregor (1976) Insect pollination of cultivated crop plants, US Departm.
- McKinney ML (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 52:883–890. doi: 10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2
- MEA (2005) Rapport de synthèse de l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire. In: *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Washington, p 160.
- Meena NK, Singh B, Kant K, et al (2015) Role of insect pollinators in pollination of seed spices - A review. *Int J Seed Spices* 5:1–17
- Meena NK, Lal G, Meena RD, et al (2016) Diversity of floral visitors and foraging behaviour and abundance of major pollinators on fennel under semi-arid condition of Rajasthan. *Int J Trop Agric* 34:1891–1898

- Meeus I, Brown MJF, De Graaf DC, Smagghe G (2011) Effects of invasive parasites on bumble bee declines. *Conserv Biol* 25:662–671. doi: 10.1111/j.1523-1739.2011.01707.x
- Memmott J, Waser NM (2002) Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proc R Soc B Biol Sci* 269:2395–2399. doi: 10.1098/rspb.2002.2174
- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price M V. (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecol Lett* 10:710–717. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x
- Mendoza-García M, Blanco-Moreno JM, Chamorro L, et al (2018) Patterns of flower visitor abundance and fruit set in a highly intensified cereal cropping system in a Mediterranean landscape. *Agric, Ecosyst Environ* 254:255–263. doi: 10.1016/j.agee.2017.12.001
- Mendoza-Poudereux I, Muñoz-Bertomeu J, Navarro A, et al (2014) Enhanced levels of S-linalool by metabolic engineering of the terpenoid pathway in spike lavender leaves. *Metab Eng* 23:136–144. doi: 10.1016/j.ymben.2014.03.003
- Michener CD (2000) *The Bees of the World*. Baltimore and London
- Mitchell AE, Hong Y-J, Koh E, et al (2007) Ten-year comparison of the influence of organic and conventional crop management practices on the content of flavonoids in tomatoes. *Agric food Chem* 55:6154–6159
- Monceau K, Bonnard O, Thiéry D (2014) *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *J Pest Sci* (2004) 87:1–16. doi: 10.1007/s10340-013-0537-3
- Monceau K, Thiéry D (2017) *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: an 8-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Sci* 24:663–674. doi: 10.1111/1744-7917.12331
- Montero-Castaño A, Ortiz-Sánchez FJ, Vilà M (2016) Mass flowering crops in a patchy agricultural landscape can reduce bee abundance in adjacent shrublands. *Agric Ecosyst Environ* 223:22–30. doi: 10.1016/j.agee.2016.02.019
- Montgomery I, Caruso T, Reid N (2020) Hedgerows as ecosystems: service delivery, management, and restoration. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 51:81–102. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-012120-100346
- Montoya D, Gaba S, Mazancourt C De, et al (2020) Europe PMC Funders Group Reconciling biodiversity conservation, food production and farmers' demand in agricultural landscapes. *Ecol Model*. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2019.108889.Reconciling
- Moquet L, Laurent E, Bacchetta R (2018) Conservation of hoverflies (Diptera, Syrphidae) requires complementary resources at the landscape and local scales. *Insect Conserv Divers* 72–87. doi: 10.1111/icad.12245
- Morandin LA, Winston ML (2005) Wild Bee Abundance and Seed Production in Conventional, Organic, and Genetically Modified Canola. *Ecol Appl* 15:871–881
- Morandin LA, Kremen C (2013) Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecol Appl* 23:829–839. doi: 10.1890/12-1051.1
- Morse RA (1991) Honeybees Forever. *Trends Ecol Evol* (6).
- Mullin CA, Frazier M, Frazier JL, et al (2010) High levels of miticides and agrochemicals in North American apiaries: implications for honey bee health. *PLoS One* (5). doi: 10.1371/journal.pone.0009754

- Naveh Z, Lieberman AS (1985) Landscape Ecology: theory and application.
- Nazarko M, Lobanov V, Romanets I (2020) Advantages of growing and storing of organic apples. *Adv Soc Sci Humanities Res* 393:124–129
- Nazem V, Sabzalian MR, Saeidi G, Rahimmalek M (2019) Essential oil yield and composition and secondary metabolites in self- and open-pollinated populations of mint (*Mentha spp.*). *Ind Crops Prod* 130:332–340. doi: 10.1016/j.indcrop.2018.12.018
- Ne'eman G, Shavit O, Shaltiel L, Shmida A (2006) Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination. *J Insect Behav* 19:383–401. doi: 10.1007/s10905-006-9030-7
- Ne'eman G, Jürgens A, Newstrom-Lloyd L, et al (2010) A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biol Rev* 85:435–451. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00108.x
- Ne'eman G, Shavit O, Shaltiel L, Shmida A (2006) Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination. *J Insect Behav* 19:383–401. doi: 10.1007/s10905-006-9030-7
- Németh É, Bernàth J, Petheő F (1999) Study on flowering dynamic and fertilization properties of caraway and fennel. *Acta Horti* 502:77–83
- Neokosmidis L, Tscheulin T, Devalez J, Petanidou T (2018) Landscape spatial configuration is a key driver of wild bee demographics. *Insect Sci* 25:172–182. doi: 10.1111/1744-7917.12383
- Néron F (2018) *Petit précis d'agriculture. De la politique à la culture (3ème édition)*, Edition Fr
- Nogué S, Long PR, Eycott AE, et al (2016) Pollination service delivery for European crops: challenges and opportunities. *Ecol Econ* 128:1–7. doi: 10.1016/j.ecolecon.2016.03.023
- Nooten S. S. and Rehan S. M. (2022) Effects of land use type and seasonal climate on ground nesting wild bees. *Agricultural and Forest Entomology*, 2022;1–8, DOI: 10.1111/afe.12486
- NRC (2007) *Status of pollinators in North America.*, National A. Washington, DC
- Öckinger E, Smith HG (2007) Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *J Appl Ecol* 44:50–59. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01250.x
- Olesen JM, Valido A (2003) Lizards as pollinators and seed dispersers: An island phenomenon. *Trends Ecol Evol* 18:177–181. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00004-1
- Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P (2008) Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89:1573–1582. doi: 10.1890/07-0451.1
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Ollerton J, Erenler H, Edwards M, Crockett R (2014) Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science* (80) 346:1360–1362. doi: 10.1126/science.1257259
- Ollerton J (2017) Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annu Rev Ecol Syst* 48:353–376
- Ordano M, Ornelas JF (2004) Generous-like flowers: nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. *Oecologia* 140:495–505. doi: 10.1007/s00442-004-1597-0

- Orford KA, Vaughan IP, Memmott J (2015) The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proc R Soc B* 282:
- Ornelas JF, Lara C (2009) Nectar replenishment and pollen receipt interact in their effects on seed production of *Penstemon roseus*. *Oecologia* 160:675–685. doi: 10.1007/s00442-009-1337-6
- Ortiz AMD, Outhwaite CL, Dalin C, Newbold T (2020) A review of the interactions between biodiversity, agriculture, climate change, and international trade: research and policy priorities. *One Earth* 4:88–101. doi: 10.1016/j.oneear.2020.12.008
- Osborne TM, Wheeler TR (2013) Evidence for a climate signal in trends of global crop yield variability over the past 50 years. *Environ Res Lett* 8:9. doi: 10.1088/1748-9326/8/2/024001
- Osterman J, Aizen MA, Biesmeijer JC, et al (2021a) Global trends in the number and diversity of managed pollinator species. *Agric Ecosyst Environ* 322:107653. doi: 10.1016/j.agee.2021.107653
- Osterman J, Theodorou P, Radzevičiūtė R, et al (2021b) Apple pollination is ensured by wild bees when honey bees are drawn away from orchards by a mass co-flowering crop, oilseed rape. *Agric Ecosyst Environ* (315). doi: 10.1016/j.agee.2021.107383
- Owens ACS, Lewis SM (2018) The impact of artificial light at night on nocturnal insects: a review and synthesis. *Ecol Evol* 11337–11358. doi: 10.1002/ece3.4557
- Pacini E, Nepi M (2007) Nectar production and presentation. In: nectaries and nectar. pp 167–215
- Page ML, Nicholson CC, Brennan RM, et al (2021) A meta-analysis of single visit pollination effectiveness comparing to honey bee and other floral visitors. *Am J Bot* 1–12. doi: 10.1002/ajb2.1764
- Parachnowitsch AL, Manson JS, Sletvold N (2019) Evolutionary ecology of nectar. *Ann Bot* 123:247–261. doi: 10.1093/aob/mcy132
- Parker AJ, Williams NM, Thomson JD (2016) Specialist pollinators deplete pollen in the spring ephemeral wildflower *Claytonia virginica*. *Ecol Evol* 6:5169–5177. doi: 10.1002/ece3.2252
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, et al (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579–583. doi: 10.1038/21181
- Parvinen K (2004) Adaptive responses to landscape disturbances: theory. In: Ferrière R, Dieckmann U, Couvet D (eds) *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University Press, pp 265–283
- Perrot T, Gaba S, Roncoroni M, et al (2019) Experimental quantification of insect pollination on sunflower yield, reconciling plant and field scale estimates. *Basic Appl Ecol* 34:75–84. doi: 10.1016/j.baae.2018.09.005
- Peterson CA, Eviner VT, Gaudin ACM (2018) Ways forward for resilience research in agroecosystems. *Agric Syst* 162:19–27. doi: 10.1016/j.agry.2018.01.011
- Phillips BB, Shaw RF, Holland MJ, et al (2018) Drought reduces floral resources for pollinators. *Glob Chang Biol* 24:3226–3235. doi: 10.1111/gcb.14130
- Phoenix GK, Emmett BA, Britton AJ, et al (2012) Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. *Glob Chang Biol* 18:1197–1215. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02590.x

- Pickett STA, White PS (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics., Academic p. London
- Pilling ED, Jepson PC (1993) Synergism between EBI fungicides and a pyrethroid insecticide in the honeybee (*Apis mellifera*). *Pestic Sci* 39:293–297
- Pisanty G, Afik O, Wajnberg E, Mandelik Y (2016) Watermelon pollinators exhibit complementarity in both visitation rate and single-visit pollination efficiency. *J Appl Ecol* 53:360–370. doi: 10.1111/1365-2664.12574
- Popp J, Pet K, Nagy J (2013) Pesticide productivity and food security. A review. *Agron Sustain Dev* 33:243–255. doi: 10.1007/s13593-012-0105-x
- Poquet Y, Vidau C, Alaux C (2016) Modulation of pesticide response in honeybees. *Apido* 47:412–426. doi: 10.1007/s13592-016-0429-7
- Portman ZM, Bruninga-Socular B, Cariveau DP (2020) The state of bee monitoring in the United States: a call to refocus away from bowl traps and towards more effective methods. *Ann Entomol Soc Am* 113:337–342. doi: 10.1093/aesa/saaa010
- Potts SG, Roberts SPM, Dean R, et al (2010) Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *J Apic Res* 49:15–22. doi: 10.3896/IBRA.1.49.1.02
- Potts SG, Imperatriz-Fonseca V, Ngo HT, et al (2016) Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540:220–229. doi: 10.1038/nature20588
- Powney GD, Carvell C, Edwards M, et al (2019) Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nat Commun* 10:1–6. doi: 10.1038/s41467-019-08974-9
- Primack RB, Silander JA (1975) Measuring the relative importance of different pollinators to plants. *Nature* 255:143–144
- Proesmans W, Bonte D, Smagghe G, et al (2019) Small forest patches as pollinator habitat: oases in an agricultural desert? *Landsc Ecol* 34:487–501. doi: 10.1007/s10980-019-00782-2
- Quinlan G, Milbrath M, Otto C, et al (2021) Honey bee foraged pollen reveals temporal changes in pollen protein content and changes in forager choice for abundant versus high protein flowers. *Agric Ecosyst Environ* 322:107645. doi: 10.1016/j.agee.2021.107645
- Racey PA, Swift SM (1985) Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging Behaviour. *J Anim Ecol* 54:205. doi: 10.2307/4631
- Rader R, Bartomeus I, Garibaldi LA, et al (2016) Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc Natl Acad Sci* 113:146–151. doi: 10.1073/pnas.1517092112
- Rader R, Howlett BG, Cunningham SA, et al (2009) Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *J Appl Ecol* 46:1080–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x
- Rader R, Howlett BG, Cunningham SA, et al (2012) Spatial and temporal variation in pollinator effectiveness: Do unmanaged insects provide consistent pollination services to mass flowering crops? *J Appl Ecol* 49:126–134. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02066.x

- Raderschall CA, Bommarco R, Lindström SAM, Lundin O (2021) Landscape crop diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators, pollination benefit and yield. *Agric Ecosyst Environ* 306:. doi: 10.1016/j.agee.2020.107189
- Radmacher S, Strohm E (2010) Factors affecting offspring body size in the solitary bee *Osmia bicornis* (Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie* 41:169–177. doi: 10.1051/apido/2009064
- Ragué M (2021) Dynamiques spatiale et temporelle des paysages agricoles : conséquences sur les interactions plantes-pollinisateurs et la pollinisation
- Rand TA, Veen FJF Van, Tschardt T (2012) Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecograp* 35:97–104. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.07016.x
- Ratnieks FLW, Carreck NL (2010) Clarity on honey bee collapse? *Science* (80) 327:152–153. doi: 10.1126/science.1185563
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (1999) *Biologie végétale*, De Boeck U. Worth Publishers, New York
- Raven PH, Wagner DL (2021) Agricultural intensification and climate change are rapidly decreasing insect biodiversity. *PNA* 118:1–6. doi: 10.1073/pnas.2002548117
- Reilly JR, Artz DR, Biddinger D, et al (2020) Crop production in the USA is frequently limited by a lack of pollinators: pollination limitation in US crops. *Proc R Soc B Biol Sci* 287:2–9. doi: 10.1098/rspb.2020.0922
- Remnant EJ, Shi M, Buchmann G, et al (2017) A diverse range of novel RNA viruses in geographically distinct honey bee populations. *J Virol* 91:1–19
- Renwick AR, Chauvenet ALM, Possingham HP, et al (2020) Taking a landscape approach to conservation goals: designing multi-objective landscapes. *bioRxiv*. doi: 10.1101/2020.01.21.914721
- Requier F, Odoux JF, Tamic T, et al (2015) Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecol Appl* 25:881–890. doi: 10.1890/14-1011.1
- Ricciardelli D'Albore GC (1986) Les insectes pollinisateurs de quelques ombellifères d'intérêt agricole et condimentaire (*Angelica Archangelica* L., *Carum Carvi* L., *Petroselinum crispum* A.W. Hill, *Apium Graveolens* L., *Pimpinella anisum* L., *Daucus carota* L., *Foeniculum Vulgare* Miller). *Apidologie* 17:107–124. doi: 10.1051/apido:19860204
- Ricketts TH, Regetz J, Steffan-Dewenter I, et al (2008) Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol Lett* 11:499–515. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x
- Riedinger V, Renner M, Rundlöf M, et al (2014) Early mass-flowering crops mitigate pollinator dilution in late-flowering crops. *Landsc Ecol* 29:425–435. doi: 10.1007/s10980-013-9973-y
- Riedinger V, Mitesser O, Hovestadt T, Steffan Dewenter I (2015) Annual dynamics of wild bee densities: attractiveness and productivity effects of oilseed rape. *Ecology* 96:1351–1360
- Risser PG, Karr JR, Forman RTT (1984) *Landscape Ecology. Directions and Approaches*. *Nat Hist Surv Spec Publ* 2:1–18
- Robinson A, Hesketh H, Lahlive E, et al (2017) Comparing bee species responses to chemical mixtures: common response patterns? *PLoS One* 12:1–21. doi: 10.5061/dryad.676ng.Funding

- Rodríguez C, Wiegand K (2009) Evaluating the trade-off between machinery efficiency and loss of biodiversity-friendly habitats in arable landscapes: the role of field size. *Agric Ecosyst Environ* 129:361–366. doi: 10.1016/j.agee.2008.10.010
- Rojas-Nossa S V., Sanchez JM, Navarro L (2021) Nectar robbing and plant reproduction an interplay of positive and negative effects. *Oikos* 130:601–608. doi: 10.1111/oik.07556 Subject
- Rollin O, Bretagnolle V, Decourtye A, et al (2013) Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric Ecosyst Environ* 179:78–86. doi: 10.1016/j.agee.2013.07.007
- Rollin O, Garibaldi LA (2019) Impacts of honeybee density on crop yield: a meta-analysis. *J Appl Ecol* 56:1152–1163. doi: 10.1111/1365-2664.13355
- Ropars L, Dajoz I, Fontaine C, et al (2019) Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PLoS One* 14:1–16. doi: 10.1371/journal.pone.0222316
- Ropars L (2020) Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens : diversité , interactions et co-occurrence avec l'abeille domestique
- Roschewitz I, Gabriel D, Tschardt T, Thies C (2005) The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *J Appl Ecol* 42:873–882. doi: 10.1111/j.1365-2664.2005.01072.x
- Roubik DW (2002) The value of bees to the coffee harvest. *Nature* 417:708
- Roulston TH, Cane JH (2000) Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Syst Evol* 222:187–209. doi: 10.1007/BF00984102
- Roulston TH, Goodell K (2011) The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annu Rev Entomol* 56:293–312. doi: 10.1146/annurev-ento-120709-144802
- Rundlöf M, Persson AS, Smith HG, Bommarco R (2014) Late-season mass-flowering red clover increases bumble bee queen and male densities. *Biol Conserv* 172:138–145. doi: 10.1016/j.biocon.2014.02.027
- Rutschmann B, Kohl PL, Machado A, Steffan-Dewenter I (2022) Semi-natural habitats promote winter survival of wild-living honeybees in an agricultural landscape. *Biol Conserv* 266:109450. doi: 10.1016/j.biocon.2022.109450
- Ryan MR, Smith RG, Mortensen DA, et al (2009) Weed-crop competition relationships differ between organic and conventional cropping systems. *Weed Res* 49:572–580. doi: 10.1111/j.1365-3180.2009.00736.x
- Sáez A, Morales CL, Ramos LY, Aizen MA (2014) Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *J Appl Ecol* 51:1603–1612. doi: 10.1111/1365-2664.12325
- Sáez A, Morales CL, Garibaldi LA, Aizen MA (2017) Invasive bumble bees reduce nectar availability for honey bees by robbing raspberry flower buds. *Basic Appl Ecol* 19:26–35. doi: 10.1016/j.baae.2017.01.001
- Sahli HF, Conner JK (2007) Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *Am J Bot* 94:203–209. doi: 10.3732/ajb.94.2.203
- Sakurai A, Takahashi K (2017) Flowering phenology and reproduction of the *Solidago virgaurea* L. complex along an elevational gradient on Mt Norikura, central Japan. *Plant species* 32:270–278. doi: 10.1111/1442-1984.12153

- Salami M, Rahimmalek M, Ehtemam MH, Sabzalian MR (2016) Variation in bioactive compounds and anatomical characteristics of different fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) populations as affected by self-pollination. *J Appl Bot Food Qual* 48:38–48. doi: 10.5073/JABFQ.2016.089.005
- Sánchez-bayo F, Goulson D, Pennacchio F, et al (2016) Are bee diseases linked to pesticides? — A brief review. *Environ Int* 89–90:7–11. doi: 10.1016/j.envint.2016.01.009
- Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KAG (2019) Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biol Conserv* 232:8–27. doi: 10.1016/j.biocon.2019.01.020
- Saravy P, Marques MI, Schuchmann K (2021) Coleopteran pollinators of annonaceae in the Brazilian Cerrado — A Review. *Diversity* 13:1–20
- Sayers TDJ, Steinbauer MJ, Miller RE (2019) Visitor or vector? The extent of rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) pollination and floral interactions. *Arthropod Plant Interact*. doi: 10.1007/s11829-019-09698-9
- Scaven VL, Rafferty NE (2013) Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Curr Zool* 59:418–426. doi: 10.1093/czoolo/59.3.418
- Schoen DJ, Lloyd DG (1992) Self- and cross-fertilization in plants. III-Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization. *Int J Plant Sci* 153:381–393
- Schreiber KF (1990) The history of landscape ecology in Europe. In: Zonneveld IS, Forman RTT (eds) *Changing Landscapes: an ecological perspective*, Springer-V. New York, pp 21–33
- Schulp CJE, Lautenbach S, Verburg PH (2014) Quantifying and mapping ecosystem services: demand and supply of pollination in the European Union. *Ecol Indic* 36:131–141. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.07.014
- Schurr L, Geslin B, Affre L, et al (2021) Landscape and local drivers affecting the flower-visitors of fennel (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and implications for its yield. *Insects* 12:404. doi: <https://doi.org/10.3390/insects12050404>
- Sedivy C, Müller A, Dorn S (2011) Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Funct Ecol* 25:718–725. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x
- Seeley TD (2016) Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behav Ecol Sociobiology* 19:343–354
- Senapathi D, Goddard MA, Kunin WE, Baldock KCR (2017) Landscape impacts on pollinator communities in temperate systems: evidence and knowledge gaps. *Funct Ecol* 31:26–37. doi: 10.1111/1365-2435.12809
- Settele J, Bishop J, Potts SG (2016) Climate change impacts on pollination. *Nat Plants* (2). doi: 10.1038/NPLANTS.2016.92
- Seufert V, Ramankutty N, Foley JA (2012) Comparing the yields of organic and conventional agriculture. *Nature* 485:229–232. doi: 10.1038/nature11069
- Seufert V, Ramankutty N (2017) Many shades of gray — The context-dependent performance of organic agriculture. *Science Advances* 3 : e1602638.
- Sgolastra F, Medrzycki P, Bortolotti L, et al (2020) Bees and pesticide regulation: lessons from the neonicotinoid experience. *Biol Conserv* 241:108356. doi: 10.1016/j.biocon.2019.108356

- Shilpa P, Sowmya K, Srikanth C (2014) Pollinator diversity and foraging activity on fennel, *Foeniculum vulgare* Mill. and African marigold, *Tagetes minuta* L. *Pest Manag Hortic Ecosyst* 20:236–239
- Shoyama K, Yamagata Y (2014) Predicting land-use change for biodiversity conservation and climate-change mitigation and its effect on ecosystem services in a watershed in Japan. *Ecosyst Serv* 1–10. doi: 10.1016/j.ecoser.2014.02.004
- Shuler RE, Roulston TAIH, Farris GE (2005) Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. *F forage Crop* 790–795
- Sidemo-Holm W, Carrié R, Ekroos J, et al (2021) Reduced crop density increases floral resources to pollinators without affecting crop yield in organic and conventional fields. *J Appl Ecol* 58:1421–1430. doi: 10.1111/1365-2664.13887
- Sihag RC (2018) Some unresolved issues of measuring the efficiency of pollinators: experimentally testing and assessing the predictive power of different methods. *Int J Ecol* 2018:13
- Silva V, Mol HGJ, Zomer P, et al (2019) Science of the total environment pesticide residues in European agricultural soils – A hidden reality unfolded. *Sci Total Environ* 653:1532–1545. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.10.441
- Simon-delso N, Martin GS, Bruneau E, et al (2014) Honeybee colony disorder in crop areas: the role of pesticides and viruses. *PLoS One* 9:1–16. doi: 10.1371/journal.pone.0103073
- Singh P, Thakur M, Sharma KC, et al (2020) Larval feeding capacity and pollination efficiency of the aphidophagous syrphids, *Eupeodes frequens* (Matsmura) and *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera: Syrphidae) on the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae* L.) (Homoptera: Aphididae) on mustard crop. *Egypt J Biol Pest Control* 30:. doi: 10.1186/s41938-020-00300-6
- Sirami C, Gross N, Baillod AB, et al (2019) Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 116:16442–16447. doi: 10.1073/pnas.1906419116
- Skaldina O (2020) Insects associated with sweet fennel: beneficial visitors attracted by a generalist plant. *Arthropod Plant Interact* 14:399–407. doi: 10.1007/s11829-020-09752-x
- Smith MR, Singh GM, Mozaffarian D, Myers SS (2015) Effects of decreases of animal pollinators on human nutrition and global health: a modelling analysis. *Lancet* 386:1964–1972. doi: 10.1016/S0140-6736(15)61085-6
- Soroye P, Newbold T, Kerr J (2020) Climate change contributes to widespread declines among bumblebees across continents. *Science* (80-) 367:685–688. doi: 10.1126/science.aax8591
- Spangenberg JH, Settele J (2010) Precisely incorrect? Monetising the value of ecosystem services. *Ecol Complex* 7:327–337. doi: 10.1016/j.ecocom.2010.04.007
- Ssymank A, Kearns CA, Pape T, Thompson AC (2008) Pollinating Flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production *Biodiversity*, 9:1-2, 86-89
- Stahl JM, Nepi M, Galetto L, et al (2012) Functional aspects of floral nectar secretion of *Ananas ananassoides*, an ornithophilous bromeliad from the Brazilian savanna. *Ann Bot* 109:1243–1252. doi: 10.1093/aob/mcs053
- Stanley DA, Gunning D, Stout JC (2013) Pollinators and pollination of oilseed rape crops (*Brassica napus* L.) in Ireland: ecological and economic incentives for pollinator conservation. *J Insect Conserv* 17:1181–1189. doi: 10.1007/s10841-013-9599-z

- Steckel J, Westphal C, Peters MK, et al (2014) Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biol Conserv* 172:56–64. doi: 10.1016/j.biocon.2014.02.015
- Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (1999) Effect of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121:432–440. doi: 10.1007/s004420050949
- Steffan-Dewenter I, Münzenberg U, Büger C, et al (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421–1432
- Steffan-Dewenter I, Potts SG, Packer L, Ghazoul J (2005) Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends Ecol Evol* 20:651–652. doi: 10.1016/j.tree.2005.09.004
- Steffan-Dewenter I, Schiele S (2008) Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology* 89:1375–1387. doi: 10.1890/06-1323.1
- Stout JC, Morales CL (2009) Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40:388–409. doi: 10.1051/apido/2009023
- Streeter D, Hart-Davis C, Hardcastle A, et al (2009) *Guide Delachaux des fleurs de France et d’Europe*, Delachaux. HarperCollins, Paris
- Suehs CM, Charpentier S, Affre L, Médail F (2006) The evolutionary potential of invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa: are pollen-mediated gene flow potential and hybrid vigor levels connected? *Evol Ecol* 20:447–463. doi: 10.1007/s10682-006-0013-0
- Sun S, Shi Q (2020) Global Spatio - Temporal assessment of changes in multiple ecosystem services under four IPCC SRES land - use scenarios. *Earth’s Futur* (8). doi: 10.1029/2020EF001668
- Tamburini G, Bommarco R, Kleijn D, et al (2019) Pollination contribution to crop yield is often context-dependent: a review of experimental evidence. *Agric Ecosyst Environ* 280:16–23. doi: 10.1016/j.agee.2019.04.022
- Taquet A, Delatte H, Barrès B, et al (2019) Insecticide resistance and fitness cost in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) invasive and resident species in La Réunion Island. *Pest Manag* 76:1235–1244. doi: 10.1002/ps.5633
- Thien LB, Bernhardt P, Devall MS, et al (2009) Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade). *Am J Bot* 96:166–182. doi: 10.3732/ajb.0800016
- Thom MD, Eberle CA, Forcella F, et al (2018) Specialty oilseed crops provide an abundant source of pollen for pollinators and beneficial insects. *J Appl Entomol* 142:211–222. doi: 10.1111/jen.12401
- Thomas JA, Telfer MG, Roy DB, et al (2004) Comparative losses of british butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* (80) 303:1879–1881. doi: 10.1126/science.1095046
- Timberlake TP, Vaughan IP, Memmott J (2019) Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. *J Appl Ecol* 56:1585–1596. doi: 10.1111/1365-2664.13403
- Toni HC, Djossa BA, Anatole M, Ayenan T (2020) Tomato (*Solanum lycopersicum*) pollinators and their effect on fruit set and quality. *J Hortic Sci Biotechnol* 1–13. doi: 10.1080/14620316.2020.1773937
- Torne-Noguera A, Rodrigo A, Arnán X, et al (2014) Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size. *PLoS One* 9:1–10. doi: 10.1371/journal.pone.0097255

- Torné-Noguera A, Rodrigo A, Osorio S, Bosch J (2016) Collateral effects of beekeeping: impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl Ecol* 17:199–209. doi: 10.1016/j.baae.2015.11.004
- Traveset A, Sáez E (1997) Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia* 111:241–248. doi: 10.1007/PL00008816
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, et al (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management. *Ecol Lett* 8:857–874. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, et al (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol Rev* 87:661–685. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
- Tsvetkov N, Samson-Robert O, Sood K, et al (2017) Chronic exposure to neonicotinoids reduces honey bee health near corn crops. *Science* (80-) 356:1395–1397. doi: 10.1126/science.aam7470
- Turkelboom F, Leone M, Jacobs S, et al (2018) When we cannot have it all: ecosystem services trade-offs in the context of spatial planning. *Ecosyst Serv* 29:566–578. doi: 10.1016/j.ecoser.2017.10.011
- Turner MG (2005) Landscape ecology: what is the state of the science? *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:319–344. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614
- Vaissière BE (2015) Vers une guerre des abeilles ? *Espac. Nat.* 28
- Van Den Berge S, Vangansbeke P, Baeten L, et al (2021) Soil carbon of hedgerows and ‘ghost’ hedgerows. *Agrofor Syst* 6. doi: 10.1007/s10457-021-00634-6
- Van der Pijl L (1969) *Principles of Dispersal in Higher Plants.*
- Van Geert A, Van Rossum F, Triest L (2010) Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *J Ecol* 98:178–187. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01600.x
- Vanbergen AJ (2021) A cocktail of pressures imperils bees. *Nature* 596:351–352. doi: 10.1038/d41586-021-02079-4
- Vanbergen AJ, Garratt MP, Vanbergen AJ, et al (2013) Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Front Ecol Environ* 11:251–259. doi: 10.1890/120126
- Van Engelsdorp D, Evans JD, Saegerman C, et al (2009) Colony collapse disorder: a descriptive study. *PLoS One* (4). doi: 10.1371/journal.pone.0006481
- Wagner DL (2020) Insect declines in the Anthropocene. *Annu Rev Entomol* 65:23.1-23.24
- Wagner DL, Driesche RG Van (2010) Threats posed to rare or endangered Insects by invasions of nonnative species. *Annu Rev Entomol* 55:547–568. doi: 10.1146/annurev-ento-112408-085516
- Wallis De Vries MF, Swaay CAM Van (2017) A nitrogen index to track changes in butterfly species assemblages under nitrogen deposition. *Biol Conserv* 212:448–453. doi: 10.1016/j.biocon.2016.11.029
- Wang Z, Xie Y, Sabier M, et al (2021) Industrial crops & products *trans*-anethole is a potent toxic fumigant that partially inhibits rusty grain beetle (*Cryptolestes ferrugineus*) acetylcholinesterase activity. *Ind Crop Prod* 161:113207. doi: 10.1016/j.indcrop.2020.113207
- Wanger TC, Dennig F, Toledo-hernández M, Tscharntke T (2021) Cocoa pollination, biodiversity-friendly production, and the global market. *ArXiv* 1–23

- Wardhaugh CW (2015) How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod Plant Interact.* doi: 10.1007/s11829-015-9398-4
- Weaver SA, Mallinger RE (2022) A specialist bee and its host plants experience phenological shifts at different rates in response to climate change. *Ecology.*
- Weekers T, Marshall L, Leclercq N, et al (2022) Dominance of honey bees is negatively associated with wild bee diversity in commercial apple orchards regardless of management practices. *Agric Ecosyst Environ* 323:107697. doi: 10.1016/j.agee.2021.107697
- Weibull A, Bengtsson J, Nohlgren E (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: The Role of Farming System and Landscape Heterogeneity. *Ecography (Cop)* 23:743–750
- Westphal C, Steffan-Dewenter I, Tscharrntke T (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol Lett* 6:961–965. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00523.x
- Westphal C, Bommarco R, Carré G, et al (2008) Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecol Monogr* 78:653–671
- Westphal C, Steffan-Dewenter I, Tscharrntke T (2009) Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *J Appl Ecol* 46:187–193. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01580.x
- Wibowo R, Raihan A, Sunomo, Gunawan D (2019) Comparative analysis of technical efficiency between organic and non-organic rice farming in North Sumatera Indonesia. *Mater Sci Eng (648)*. doi: 10.1088/1757-899X/648/1/012038
- Wickramasinghe LP, Harris S, Jones G (2004) Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conserv Biol* 18:1283–1292
- Wiens JA (1992) What is landscape ecology, really? Editorial Comment. *Landsc Ecol* 7:149–150
- Wiens JA, Stenseth NC, Horne B Van, Ims RA (1993) Ecological Mechanisms and Landscape Ecology. *Oikos* 66:369–380
- Wietzke A, Westphal C, Gras P, et al (2018) Insect pollination as a key factor for strawberry physiology and marketable fruit quality. *Agric Ecosyst Environ* 258:197–204. doi: 10.1016/j.agee.2018.01.036
- Wignall VR, Campbell Harry I, Davies NL, et al (2020) Seasonal variation in exploitative competition between honeybees and bumblebees. *Oecologia* 192:351–361. doi: 10.1007/s00442-019-04576-w
- Williams PH, Osborne JL (2009) Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40:367–387. doi: 10.1051/apido/2009025
- Williams IH (2002) Insect pollination and crop production: a European perspective. In: Kevan P, Imperatriz FV (eds) *Pollinating bees - The conservation link between agriculture and nature*. pp 59–65
- Williams NM, Regetz J, Kremen C (2012) Landscape-scale resources promote colony growth but not reproductive performance of bumble bees. *Ecology* 93:1049–1058. doi: 10.1890/11-1006.1
- Wilson EO (1988) *Biodiversity*.
- Wilson P, Thomson JD (1991) Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology* 72:1503–1507

- Winfree R, Aguilar R, Vázquez DP, et al (2009) A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecol Lett* 10:2068–2076
- Winfree R, Fox JW, Williams NM, et al (2015) Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecol Lett* 18:626–635. doi: 10.1111/ele.12424
- Winfree R, Reilly JR, Bartomeus I, et al (2018) Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science* (80) 359:791–793. doi: 10.1126/science.aao2117
- Winton-Lezcano S, Chapman JL, Reiss MJ (1993) Ecology: principles and applications. *J Anim Ecol* 62:395. doi: 10.2307/5371
- Wittman H, Chappell MJ, Abson DJ, et al (2017) A social–ecological perspective on harmonizing food security and biodiversity conservation. *Reg Environ Chang* 17:1291–1301. doi: 10.1007/s10113-016-1045-9
- Wojcik VA, Morandin LA, Davies Adams L, Rourke KE (2018) Floral resource competition between honey bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation? *Environ Entomol* 1–12. doi: 10.1093/ee/nvy077
- Wood TJ, Goulson D (2017) The environmental risks of neonicotinoid pesticides: a review of the evidence post 2013. *Environ Sci Pollut Res* 24:17285–17325. doi: 10.1007/s11356-017-9240-x
- Woodcock BA, Edwards M, Redhead J, et al (2013) Crop flower visitation by honeybees, bumblebees and solitary bees: behavioural differences and diversity responses to landscape. *Agriculture, Ecosyst Environ* 171:1–8. doi: 10.1016/j.agee.2013.03.005
- Woodcock BA, Isaac NJB, Bullock JM, et al (2016) Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England. *Nat Commun* 7:1–8. doi: 10.1038/ncomms12459
- Woodcock BA, Bullock JM, Shore RF, et al (2017) Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science* (80-) 356:1393–1395. doi: 10.1126/science.aaa1190
- Woodcock BA, Garratt MPD, Powney GD, et al (2019) Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nat Commun* 10:1481. doi: 10.1038/s41467-019-09393-6
- Wright IVR, Roberts SPM, Collins BE (2015) Evidence of forage distance limitations for small bees (Hymenoptera: Apidae). *Eur J Entomol* 112:303–310. doi: 10.14411/eje.2015.028
- Yacine A, Bouras F (1997) Self- and cross-pollination effects on pollen tube growth and seed set in holm oak *Quercus ilex* L (Fagaceae). *Ann des Sci For* 54:447–462. doi: 10.1051/forest:19970503
- Zakardjian M, Geslin B, Mitran V, et al (2020) Effects of urbanization on plant-pollinator interactions in the tropics: an experimental approach using exotic plants. *Insects* 11:1–16. doi: 10.3390/insects11110773
- Zalasiewicz JAN, Williams M, Steffen W, Crutzen P (2010) The new world of the anthropocene. *Environ Sci Technol* 44:2228–2231. doi: 10.1021/es903118j
- Zattara EE, Aizen MA (2021) Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* 4:114–123. doi: 10.1016/j.oneear.2020.12.005
- Ziska LH, Pettis JS, Edwards J, et al (2016) Rising atmospheric CO₂ is reducing the protein concentration of a floral pollen source essential for North American bees. *Proc R Soc B* 283:2016.0414

Annexe 1 : Syrphidae rares ou nouveaux dans les Alpes de Haute Provence.

Cette article a été accepté dans la *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie*.

Syrphidae rares ou nouveaux dans les Alpes de Haute Provence.

Gabriel Nève, Lucie Schurr et Jean-Philippe Orts

*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie (IMBE,
Case 421, Aix-Marseille Univ CNRS IRD Avignon Univ, 13397 Marseille cedex 20, France.
Emails: gabriel.neve@imbe.fr, lucie.schurr@imbe.fr, jean-philippe.orts@imbe.fr*

Summary. - We report here data on 55 species of Syrphidae found in the department of Alpes-de-Haute-Provence, France, of which nine are reported here for the first time. A specimen of *Eristalinus aeneus* (Scopoli) with orange spots of tergite 2 is reported. Four rare saproxylic species were found: *Sphiximorpha garibaldii* Rondani, *Brachypalpoides lentus* (Meigen), *Caliprobola speciosa* (Rossi) et *Spilomyia saltuum* (Fabricius, 1794).

Résumé. - Nous donnons ici des données sur 55 espèces de Syrphidae trouvés dans le département des Alpes-de-Haute-Provence. Neuf espèces sont ici signalées pour la première fois dans ce département. Un spécimen de *Eristalinus aeneus* (Scopoli) avec des taches oranges sur le tergite 2 est présenté. La présence des saproxylophages rares *Sphiximorpha garibaldii* Rondani, *Brachypalpoides lentus* (Meigen), *Caliprobola speciosa* (Rossi) et *Spilomyia saltuum* (Fabricius, 1794) est remarquable.

Mots-clés. - Syrphidae, Alpes-de-Haute-Provence, saproxylophages.

Lors de campagnes d'échantillonnage entomologique en chênaie et dans des milieux de culture de lavandin et de fenouil, nous avons réalisé des captures de Syrphidae, parmi de nombreux autres insectes. L'identification spécifique des Syrphidae a révélé que certaines des espèces capturées n'ont pas encore été signalées du département des Alpes-de-Haute-Provence (d'après la cartographie de Speight et al. 2018 et les données de Speight et al. 2020), ou sont généralement rares ou en déclin. Nous donnons et discutons les données de ces espèces, et fournissons une liste complète des 55 espèces que nous avons rencontrées entre 2009 et 2020.

Les méthodes de capture furent diverses, avec un piège Malaise fonctionnant pendant un an en 2009-2010 en chênaie à Saint-Michel-l'Observatoire (Figure 1), et des captures sur coupelles colorées en milieu agricole sur le plateau de Valensole (Figures 2 et 3). En complément, des captures au filet ont été réalisées dans différents milieux.

Les identifications ont été réalisées à l'aide des clés habituelles (Speight & Sarthou, 2017, Bot & Van de Meutter 2019), complétée par la clé récente des mâles du genre *Merodon* (Speight & Langlois, 2020). Les

femelles des genres *Merodon* et *Paragus* n'ont pas été identifiées, car les critères pour celles-ci ne sont le plus souvent pas fiables.

Espèces nouvelles pour le département des Alpes de Haute Provence :

Cheilosia bergenstammi Becker, 1894

Prads-Haute-Bléone, en forêt, 44,2523° N 6,5203° E, 1450 m, 28.VI.2020 : 1 m# (figure 4).

Espèce de milieux ouverts en forêts, jusqu'à la limite supérieure des épicéas *Picea* (Speight, 2020). Cette espèce de régions plutôt froides et humides n'avait pas encore été signalées en région de Provence-Alpes-Côte-d'Azur. Le site de capture est un milieu supraméditerranéen en bordure du massif alpin.

Episyrphus balteatus (De Geer, 1776)

St Michel-l'Observatoire, chênaie, 43,9300 ° N 5,7189 ° E, 650 m : 29.X – 5.XI.2009, 2 f#.

Col de la Baisse, prairie alpine, 44,1771 ° N 6,4821° E, 1750 m : 27.VI.2020 : 1 f#.

Roumoules, champ de fenouil, 43,7993° N 6,1008° E, 636 m : 12-13.IX.2019, 1 f# (figure 5).

Montagnac-Montpezat, bordure de champ de fenouil, sur *Solanum nigrum*, 43,7662° N 6,0787° E, 605 m : 4.IX.2019 1 f# ; 12-13.IX.2019, 1 f#.

Allemagne-en-Provence, bordure de champ de fenouil, 43,8027 ° N 6,0458 ° E, 472 m : 19-20.VI.2019, 2 m#.

Puimoisson, bordure de champ de fenouil, 43,8883 N 6,1295 E, 705 m : 19-20.VI.2019, 1 m#.

La présence de cette espèce dans le département des Alpes-de-Haute-Provence était évidemment attendue, car cette espèce ubiquiste et migratrice se rencontre dans des milieux les plus divers depuis le niveau de la mer jusqu'aux hautes montagnes où ses migrations spectaculaires peuvent être observées. Au col du Bretolet (VS, Suisse), l'espèce *E. balteatus* comprend à elle seule 52 % des syrphes migrants observés (Aubert *et al.* 1976). Le manque de données publiées pour cette espèce est vraisemblablement dû au fait que cette espèce commune et facilement identifiable sur le terrain n'est en général pas capturée par les entomologistes en quête d'espèces plus spécialisées, ce qui laisse la connaissance précise de sa distribution spatiale avec des trous. D'après la carte de Speight *et al.* (2018), cette espèce serait absente de 18 départements, en plus des départements parisiens, ce qui semble peu vraisemblable.

Eristalinus sepulchralis (Linnaeus, 1758)

Montagnac-Montpezat, à proximité de champ de fenouil, 43,7841° N 6,0788° E, 25-26.VII.2019 : 1 f# ; 12-13.IX.2019 : 7 f# et 4 m# (figure 6).

Espèce dépendante de zones humides, souvent localement commune, et largement répandue en France, dans toutes les régions, y compris la Corse.

Ferdinandea aurea Rondani, 1844

St Michel-l'Observatoire, chênaie, 43,9300 ° N 5,7189 ° E, 650 m : 3-10.IX.2010, 1 f# (figure 7).

Cette espèce se distingue des autres *Ferdinandea* par une ligne noire entre l'épistome et la base des antennes, en passant par le callus facial (Ricarte *et al.* 2010). Espèce thermophile habitant les chênaies âgées

de diverses espèces (*Quercus robur*, *Q. pubescens*, *Q. pyrenaica*, *Q. ilex* et *Q. suber*). Cette espèce méditerranéenne est mentionnée en Europe, du Portugal à la Grèce et Chypre (Aracil et al. 2021b).

Pelecocera garrigae Lair & Nève, 2022

St Michel-l'Observatoire, chênaie, 43,9300 ° N 5,7189 ° E, 650 m : 19-26.V.2010 : 1 m# (figure 8)

Ce spécimen est resté non déterminé jusqu'à la révision générale du genre en France, où nous avons reconnu qu'il s'agissait d'une espèce nouvelle pour la science qui vient d'être décrite (Lair et al. 2022). Le piège malaise est situé en chênaie claire, à proximité d'habitats plus ouverts où thym et ciste sont abondants.

Pipiza festiva Meigen, 1822

St Michel-l'Observatoire, chênaie, 43,9300 ° N 5,7189 ° E, 650 m : 19-26.VI.2010: 1 f# (figure 9).

Pipiza festiva est une espèce forestière (Speight, 2020), qui passe souvent inaperçue lors de prospections au filet.

Ripponensia splendens (Meigen, 1822)

Puimoisson, sur Fenouil, 43,8728°N 6,1258°E, 704 m, 30.VI.2020 : 1 m# (figure 10).

Cette espèce discrète se trouve aux alentours des pièces d'eau et zones humides, généralement en petit nombre, ce qui fait qu'elle passe facilement inaperçue.

Sphaerophoria rueppelli Wiedemann, 1830

Roumoules, entre un champ de fenouil et un champ de lavandin, 43,7888° N 6,1407° E, 653 m : 27-28.V.2019 : 1 f# (figure 11).

Espèce fréquente en milieux agricoles dans le sud de l'Europe (Speight, 2020) ; sa présence n'est donc pas une surprise.

Sphiximorpha garibaldii Rondani, 1860

St Michel-l'Observatoire, chênaie, 43,9300 ° N 5,7189 ° E, 650 m : 19-26.V.2010 : 1 f# et 26.V-2.VI.2010 : 2 #f (figure 12).

Sphiximorpha garibaldii est une espèce saproxylophage dont la larve se développe dans les cavités pourrissantes de vieux chênes (*Quercus* sp.). Le site de capture se trouve à 200 m d'un groupe de chênes sénescents présentant des cavités. Ces trois exemplaires ont été examinés par van Steenis et al (2016) dans le cadre de leur révision du genre. Ils cartographient la donnée, mais sans donner les détails, ce qui fait que cette donnée a alors été reprise comme la seule mention du département des Alpes-de-Haute-Provence par Lair et al. (2021). La première donnée française de cette espèce ne date que de 2001 (Speight et al. 2006) et elle n'est répertoriée que de cinq départements français : Var, Ardèche, Indre, Alpes-de-Haute-Provence et Pyrénées-Orientales (Lair et al. 2021). Elle est considérée comme très rare et localisée dans l'ensemble de sa distribution européenne (Croatie, France, Grèce, Hongrie, Italie, Roumanie, Serbie, Espagne et Ukraine), et comme éteinte en Allemagne. L'étendue de sa distribution la donne comme « Least Concern » dans la classification de danger de l'IUCN (Aracil et al. 2021b).

Espèces rares et en déclin

Brachypalpoidea lentus (Meigen, 1822)

St Michel-l'Observatoire, chênaie, 43,9300 ° N 5,7189 ° E, 650 m : 19-26.V.2010 : 1 f# (figure 13).

Cette espèce dépend de vieilles forêts, en particulier de hêtres *Fagus*, d'épicéas *Picea* ou de chênes *Quercus* (Speight, 2020). Le piège malaise où elle a été trouvée se trouve à proximité d'un îlot de chênes sénescents dans la chênaie.

Caliprobola speciosa (Rossi, 1790)

Allemagne-en-Provence, à proximité de champs de fenouil, 43,8027 ° N 6,0458 ° E, 472 m, 25-26.VII.2019 : 1 f# (figure 14).

Cette espèce est classifiée comme en déclin général en Europe (Pennards et al, 2021) et en danger d'extinction en Espagne (Marcos-Garcia 2006). Elle se reproduit dans les arbres sénescents, en particulier plusieurs espèces de chênes (*Quercus pedunculata*, *Q. pubescens* et *Q. suber*) (Speight 2020).

Spilomyia saltuum (Fabricius, 1794)

Montagnac-Montpezat, bordure de champ de fenouil, 43,7662° N 6,0787° E, 605 m : 4-5.VII.2019 : 1 f# (figure 15).

Spilomyia saltuum est largement répandue en Europe mais rare et difficile à trouver. Cette espèce est en déclin documenté en Espagne et en Italie. La diminution des forêts anciennes est la principale cause de déclin de cette espèce (Pennards 2021).

Observation remarquable

Eristalinus aeneus (Scopoli, 1763)

St Michel-l'Observatoire, chênaie, 43,9300 ° N 5,7189 ° E, 650 m : 19-26.V.2010: 1 m# (figure 16).

Un exemplaire mâle présentant des taches oranges latérales sur le tergite 2.

Conclusions

Nos observations font augmenter le nombre d'espèces de Syrphidae connus dans les Alpes de Haute Provence de 223 à 232. Il est très vraisemblable que d'autres espèces devraient encore s'ajouter à cette liste, car le département des Alpes-de-Haute-Provence est très varié en types d'habitats, vu sa situation à l'interface entre le milieu méditerranéen et les Alpes.

Remerciements

Merci à Bruno Tissot qui a eu l'amabilité de vérifier quelques identifications délicates et à Jocelyn Claude, qui a déterminé les *Paragus*. Les travaux en champ de fenouil sont co-financés par l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie et par l'entreprise Pernod Ricard France via une bourse CIFFRE. Benoît Geslin, initiateur des travaux sur les pollinisateurs au Plateau de Valensole, a aussi participé aux relevés de terrain. Les accès aux différentes parcelles expérimentales ont été autorisés par les exploitants correspondants, qu'ils en soient remerciés.

Données supplémentaires

Les données brutes ont été déposées sur Zenodo et sont disponibles en ligne au lien <https://doi.org/10.5281/zenodo.XXXXXXXX>

Bibliographie

Aracil, A., Pérez, C., Rojo, S., Barkalov, A. & Speight, M. 2021a. *Sphiximorpha garibaldii*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2021: e.T149170644A152281839.

Aracil, A., Pérez, C. & Rojo, S. 2021b. *Ferdinandea aurea*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2021: e.T149170426A152281799

Aubert, J., Aubert, J.J., Goeldlin, P., 1976. Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 49, 115–142.

Bot, S., Van de Meutter, F., 2019. *Veldgids Zweefvliegen*. KNNV Uitgeverij, Zeist.

Lair, X., Parret, A., Garrin, M., Minssieux, E. (2021) Nouvelles observations et mise à jour de la liste des syrphes des Pyrénées-Orientales : plus de 370 espèces ! (Diptera, Syrphidae). *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie*, 30, 164–170.

Lair X., Ropars L., Skevington J.H., Kelso S., Geslin G., Minssieux E., Nève G. 2022. Revision of *Pelecocera* from France: Taxonomy, Ecology and Distribution (Diptera: Syrphidae). *Zootaxa*, IN PRESS.

Marcos-García, M A. (2006) *Caliprobola speciosa* (Rossi, 1790); *Mallota dusmeti* Andréu, 1926; *Meligramma cingulata* (Egger, 1860). In: Verdú, J.R. & Galante, E. (eds.) *Libro Rojo de los Invertebrados de España*, 173-176. Dirección General para le Biodiversidad, Ministerio e Medio Ambiente, Madrid.

Pennards, G.W.A. 2021. *Spilomyia saltuum*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2021: e.T149168570A149168574

Pennards, G.W.A., Popov, G. & Vujić, A. 2021. *Caliprobola speciosa*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2021: e.T149170015A149170026.

Ricarte, A., Nedeljković, Z., Quinto, J. and Marcos-García, M.-A. 2010. The genus *Ferdinandea* Rondani, 1844 (Diptera, Syrphidae) in the Iberian Peninsula: first records and new breeding sites. *Journal of the Entomological Research Society*, 12: 57-69.

Speight, M.C.D. (2020) Species accounts of European Syrphidae, 2020. *Syrph the Net*, the database of European Syrphidae (Diptera, vol. 104, 314 pp., *Syrph the Net* publications, Dublin.

Speight, M.C.D. & Langlois, D. (2020) Clés des mâles des espèces françaises de *Merodon*, 2020 (Diptera: Syrphidae). *Syrph the Net*, the database of European Syrphidae (Diptera, vol. 110, 60 pp., *Syrph the Net* publications, Dublin

Speight, M. C. D. et Sarthou, J.-P. (2017) StN keys for the identification of the European species of various genera of Syrphidae 2017/Clés StN pour la détermination des espèces Européennes de plusieurs genres des Syrphidae 2017. *Syrph the Net*, the database of European Syrphidae (Diptera, Vol. 99, 139 pp, *Syrph the Net* publications, Dublin.

Speight, M.C.D., Sarthou, J.P., Vanappelghem, C., Sarthou, V., 2018. Maps of the departmental distribution of syrphid species in France/Cartes de distribution départementale des syrphes de France (Diptera: Syrphidae). *Syrph the Net Publications* 100, 1–80.

Speight, M.C.D., Castella, E. & Sarthou, J.-P. (2020) StN 2020. In: *Syrph the Net on CD*, Issue 12. Speight, M.C.D., Castella, E., Sarthou, J.-P. & Vanappelghem, C. (Eds.) ISSN 1649-1917. *Syrph the Net Publications*, Dublin.

Van Steenis, J., Ricarte, A., Vujić, A., Birtele, D. & Speight, M. C. D. (2016) Revision of the West-Palaeartic species of the tribe Cerioidini (Diptera, Syrphidae). *Zootaxa*, 4196: 151 – 209.

Tableau 1. Liste des espèces rencontrées et leurs effectifs. Les femelles de *Cheilosia ranunculi* n'étant pas distinguables de celles de *Ch. albitarsis*, il n'a pas été possible d'assigner le seul spécimen capturé à l'une de ces deux espèces.

<i>Brachypalpoides lentus</i> (Meigen, 1822)	1
<i>Caliprobola speciosa</i> (Rossi, 1790)	1
<i>Cheilosia albitarsis</i> (Meigen, 1822)	1
<i>/Ch. ranunculi</i> Doczkal, 2000	
<i>Cheilosia alpestris</i> Becker, 1894	1
<i>Cheilosia bergenstammi</i> Becker, 1894	1
<i>Cheilosia impressa</i> Loew, 1840	6
<i>Cheilosia mutabilis</i> (Fallén, 1817)	2
<i>Cheilosia soror</i> (Zetterstedt, 1843)	1
<i>Chrysotoxum elegans</i> Loew, 1841	2
<i>Chrysotoxum fasciatum</i> (Muller, 1764)	1
<i>Chrysotoxum festivum</i> (Linnaeus, 1758)	1
<i>Chrysotoxum octomaculatum</i> Curtis, 1837	3
<i>Chrysotoxum verralli</i> Collin, 1940	1
<i>Dasysyrphus albostriatus</i> (Fallén, 1817)	1
<i>Epistrophe grossulariae</i> (Meigen, 1822)	1
<i>Episyrphus balteatus</i> (De Geer, 1776)	7
<i>Eristalinus aeneus</i> (Scopoli, 1763)	1
<i>Eristalinus sepulchralis</i> (Linnaeus, 1758)	12
<i>Eristalis arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	7
<i>Eristalis pertinax</i> (Scopoli, 1763)	1
<i>Eristalis similis</i> (Fallén, 1817)	6
<i>Eristalis tenax</i> (Linnaeus, 1758)	3
<i>Eupeodes corollae</i> (Fabricius, 1794)	24
<i>Eupeodes luniger</i> (Meigen, 1822)	4
<i>Ferdinandea aurea</i> Rondani, 1844	1
<i>Helophilus pendulus</i> (Linnaeus, 1758)	2
<i>Lapposyrphus lapponicus</i> (Zetterstedt, 1838)	3
<i>Melanostoma mellinum</i> (Linnaeus, 1758)	21
<i>Melanostoma scalare</i> (Fabricius, 1794)	1
<i>Meliscaeva auricollis</i> (Meigen, 1822)	2
<i>Merodon albifrons</i> (Meigen, 1822)	39
<i>Merodon avidus</i> (Rossi, 1790)	2
<i>Merodon moenium</i> (Wiedemann, 1822)	1

<i>Myathropa florea</i> (Linnaeus, 1758)	6
<i>Neoascia podagrica</i> (Fabricius, 1775)	1
<i>Paragus albifrons</i> (Fallén, 1817)	1
<i>Paragus haemorrhous</i> (Meigen, 1822)	1
<i>Paragus romanicus</i> Stanesco, 1992	1
<i>Pelecocera garrigae</i> Lair & Nève, 2022	1
<i>Pipiza festiva</i> (Meigen, 1822)	1
<i>Pipizella calabra</i> (Goeldlin, 1974)	2
<i>Platycheirus scutatus</i> (Meigen, 1822)	1
<i>Riponnensia splendens</i> (Meigen, 1822)	1
<i>Scaeva dignota</i> (Rondani, 1857)	5
<i>Sphaerophoria rueppelli</i> (Wiedemann, 1830)	1
<i>Sphaerophoria scripta</i> (Fallén, 1817)	37
<i>Sphiximorpha garibaldii</i> Rondani, 1860	3
<i>Spilomyia saltuum</i> (Fabricius, 1794)	1
<i>Syritta pipiens</i> (Linnaeus, 1758)	2
<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)	4
<i>Syrphus torvus</i> Osten-Sacken, 1875	1
<i>Syrphus vitripennis</i> Meigen, 1822	8
<i>Volucella bombylans</i> (Linnaeus, 1758)	2
<i>Volucella pelluscens</i> (Linnaeus, 1758)	1
<i>Volucella zonaria</i> (Poda, 1761)	4

Figures



Figure 1. Jean-Philippe Orts remplaçant la bouteille du piège Malaise, St-Michel-l'Observatoire, 24 septembre 2009.



Figure 2. Coupelles colorées pour la capture d'insectes pollinisateurs, ici dans un champ après la récolte du fenouil.



Figure 3. Milieu agricole à Bras d'Asse, sur le plateau de Valensole : champ de fenouil, culture céréalière, entourés de milieux forestiers, 29 juin 2020.



Figure 4. *Cheilosia bergenstammi*, Prads-Haute-Bléone, 28.VI.2020, m#.



Figure 5. *Episyrphus balteatus*, Roumoules, 12-13.IX.2019, f#.



Figure 6. *Eristalinus sepulchralis*, Montagnac-Montpezat, 12-13.IX.2019, m#.



Figure 7. *Ferdinanda aurea*, St Michel-l'Observatoire, 3-10.IX.2010, f#.



Figure 8. *Pelecocera garrigae*, St Michel-l'Observatoire, 19-26.V.2010, m#.



Figure 9. *Pipiza festiva*, St Michel-l'Observatoire, 19-26.VI.2010, f#.



Figure 10. *Ripponensia splendens*, Puimoisson, 30.VI.2020, m#. a : habitus, b : tête en vue frontale.



Figure 11. *Sphaerophoria rueppelli*, Roumoules, 27-28.V.201, f#.



Figure 12. *Sphiximorpha garibaldi*, St Michel-l'Observatoire, 26.V-2.VI.2010, #f.



Figure 13. *Brachypalpoidea lentus*, St Michel-l'Observatoire, 19-26.V.2010, f#.



Figure 14. *Caliprobola speciosa*, Allemagne-en-Provence, 25-26.VII.2019, f#.



Figure 15. *Spilomyia saltuum*, Montagnac-Montpezat, 4-5.VII.2019, f#.



Figure 16. *Eristalinus aeneus*, St Michel-l'Observatoire, 19-26.V.2010, m# présentant des taches oranges latérales sur le tergite 2.

Annexe 2 : Liste des espèces de syrphes et d'abeilles capturées, avec la méthode des coupelles colorée (*pan-trap*) ou du filet à papillon sur plot d'observation

Les spécimens capturés ont été préalablement identifiés au genre puis montrés à des spécialistes pour leur identification à l'espèce, D. Genoud et M. Aubert pour les abeilles, et G. Nève, X. Lair et Th. Lebard pour les syrphes et certaines familles de diptères.

Ordre	Famille	Genre	Espèce	Coupelle	Filet	Opportuniste	Déterminateur
Diptera	Asilidae	<i>Choerades</i>	<i>fuliginosa</i>	1	0	0	Dét. X. Lair 2021
Diptera	Asilidae	<i>Dioctria</i>	<i>hyalipennis</i>	1	0	0	Dét. X. Lair 2021
Diptera	Asilidae	<i>Lasiopogon</i>	<i>cinctus</i>	1	0	0	Dét. X. Lair 2021
Diptera	Asilidae	<i>Leptogaster</i>	<i>pumila</i>	2	0	0	Dét. X. Lair 2021
Diptera	Asilidae	<i>Machimus</i>	<i>cf caliginosus</i>	1	0	0	Dét. X. Lair 2021
Diptera	Asilidae	<i>Stenopogon</i>	<i>sabaudus</i>	7	0	0	Dét. X. Lair 2021
Diptera	Bombyliidae	<i>Cyllenia</i>	<i>sp.</i>	1	0	0	Dét. Th. Lebard 2021
Diptera	Conopidae	<i>Myopa</i>	<i>buccata</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Conopidae	<i>Sicus</i>	<i>ferrugineus</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Conopidae	<i>Thecophora</i>	<i>atra</i>	4	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Conopidae	<i>Thecophora</i>	<i>sp.</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Stratiomyidae	<i>Chloromyia</i>	<i>formosa</i>	1	0	0	Dét. Th. Lebard 2021
Diptera	Stratiomyidae	<i>Chloromyia</i>	<i>speciosa</i>	4	0	0	Dét. Th. Lebard 2021
Diptera	Stratiomyidae	<i>Hermetia</i>	<i>pellucens</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Stratiomyidae	<i>Lasiopa</i>	<i>tsacasi</i>	2	0	0	Dét. Th. Lebard 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Caliprobola</i>	<i>speciosa</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia</i>	<i>cf. pagana</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia</i>	<i>mutabilis</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia</i>	<i>sp.</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Epistrophe</i>	<i>grossulariae</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Episyrphus</i>	<i>balteatus</i>	5	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalinus</i>	<i>sepulchralis</i>	12	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>arbustorum</i>	3	2	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>similis</i>	4	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis</i>	<i>tenax</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Eumerus</i>	<i>consimilis</i>	2	0	0	Dét. G. Nève 2022
Diptera	Syrphidae	<i>Eupeodes</i>	<i>corollae</i>	33	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Eupeodes</i>	<i>luniger</i>	4	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Helophilus</i>	<i>pendulus</i>	2	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Melanostoma</i>	<i>mellinum</i>	8	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon</i>	<i>albifrons</i>	39	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon</i>	<i>avidus</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon</i>	<i>gr. avidus/moenium</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon</i>	<i>moenium</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon</i>	<i>sp.</i>	11	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Myathropa</i>	<i>florea</i>	4	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Paragus</i>	<i>sp.</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Scaeva</i>	<i>dignota</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria</i>	<i>rueppelli</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria</i>	<i>scripta</i>	25	3	0	Dét. G. Nève 2021

Diptera	Syrphidae	<i>Spilomyia</i>	<i>saltuum</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus</i>	<i>sp.</i>	1	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus</i>	<i>vitripennis</i>	7	0	0	Dét. G. Nève 2021
Diptera	Syrphidae	<i>Volucella</i>	<i>zonaria</i>	4	0	0	Dét. G. Nève 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>aeneiventris</i>	0	2	2	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>cf. albofasciata</i>	2	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>cinerea</i>	0	0	3	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>colletiformis</i>	2	2	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>decipiens</i>	2	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>fabrella</i>	0	2	2	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>flavipes</i>	27	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>impunctatus</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>minutula</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>nigroaenea</i>	1	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>nigroolivacea</i>	0	0	2	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>nitida</i>	0	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>nitidula</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>ovatula</i> s.s.	0	2	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>subopaca</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>variabilis</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>verticalis</i>	1	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena</i>	<i>wilkella</i>	0	2	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Melitturga</i>	<i>clavicornis</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Panurgus</i>	<i>dentipes</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Anthophoridae	<i>Anthophora</i>	<i>aestivalis</i>	1	0	1	Dét. M. Aubert 2021 / D. Genoud 2021
Hymenoptera	Anthophoridae	<i>Anthophora</i>	<i>robusta</i>	0	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Ammobatooides</i>	<i>scripta</i>	0	0	1	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus</i>	<i>gr. terrestris</i>	3	0	2	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus</i>	<i>hortorum</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus</i>	<i>runderatus</i>	0	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina</i>	<i>chalcites</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina</i>	<i>cucurbitina</i>	1	0	1	Dét. M. Aubert 2021 / D. Genoud 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina</i>	<i>cyanea</i>	0	2	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina</i>	<i>dallatoreana</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Eucera</i>	<i>clypeata</i>	0	1	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Eucera</i>	<i>nigrescens</i>	4	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Apidae	<i>Eucera</i>	<i>nigrifacies</i>	4	0	1	Dét. M. Aubert 2021

Hymenoptera	Apidae	Eucera	<i>taurica</i>	0	0	1	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Colletes</i>	<i>similis</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>angustatus</i>	0	1	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>cf. confusus</i>	0	1	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>cf. gibbus</i>	6	5	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>clypearis</i>	0	6	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>gr. variegatus</i>	1	0	1	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>lineolatus</i>	0	1	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>pictus</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>sinuatus</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i>	<i>sp.</i>	1	2	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus</i> ss.g. <i>Dentigera</i>	<i>sp.</i>	1	6	2	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>fulvipes</i>	3	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>gr. simplex</i>	5	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>gruenwaldti</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>maculatus</i>	4	0	2	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>patellatus</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>quadricinctus</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>scabiosae</i>	3	0	4	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>smaragdulus</i>	6	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus</i>	<i>subauratus</i>	2	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>albocinctum</i>	4	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>bimaculatum</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>cf. marginellus</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>crassepunctatum</i>	1	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>discus</i> ss.sp. <i>discus</i>	2	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>glabriusculum</i>	4	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>griseolum</i>	12	5	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>leucozonium</i>	17	0	4	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>lucidulum</i>	3	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>malachurum</i>	1	1	2	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>mediterraneum</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>minutissimum</i>	13	0	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>pauperatum</i>	16	14	3	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>pauillum</i>	1	1 (incertain)	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>politum</i>	2	6	3	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>punctatissimum</i>	2	3	0	Dét. D. Genoud 2021

Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>pygmaeum</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>sp.</i>	1	2	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>subhirtum</i>	0	1	5	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>transitorium</i> <i>ss.sp. planulum</i>	2	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>truncaticolle</i>	0	1	0	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum</i>	<i>villosulum</i>	4	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Nomiapis</i>	<i>diversipes</i>	0	2	0	Dét. M. Aubert 2021 / D. Genoud 2021
Hymenoptera	Halictidae	<i>Sphecodes</i>	<i>albilabris</i>	0	0	1	Dét. D. Genoud 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Chelostoma</i>	<i>florisomne</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Chelostoma</i>	<i>foveolatum</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Heriades</i>	<i>crenulatus</i>	0	1	1	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Hoplitis</i>	<i>anthocopoides</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Hoplitis</i>	<i>brachypogon</i>	0	1	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Hoplitis</i>	<i>leucomelana</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Hoplitis</i>	<i>perezi</i>	1 (incertain)	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Megachile</i>	<i>apicalis</i>	1	0	1	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Osmia</i>	<i>aurulenta</i>	0	0	1	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Osmia</i>	<i>ligurica</i>	0	0	1	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Osmia</i>	<i>scutellaris</i>	2	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Osmia</i>	<i>signata</i>	0	1	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Osmia</i>	<i>spinulosa</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021
Hymenoptera	Megachilidae	<i>Rhodanthidium</i>	<i>septemdentatum</i>	1	0	0	Dét. M. Aubert 2021

Annexe 3 : Daily nectar productions of fennel (*Foeniculum vulgare*) and lavender (*Lavandula hybrida*) are affected by nectar dynamics and pollinator visitations

Poster présenté au congrès « Ecology across Borders » de la BES-SFE à Liverpool en décembre 2021



Luca Carisio¹, Lucie Schurr², Benoît Geslin²

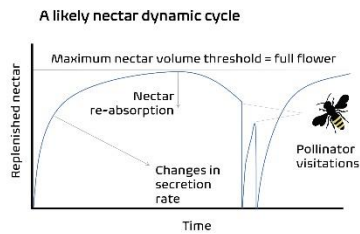
Background

Nectar is the main food resource for many insects and its quantification is important to plan pollinator's conservation.

Daily nectar production is generally estimated through the nectar replenished by flowers isolated from flower visitor insects for 24 h

Implicit assumption of 24h measure & their limits

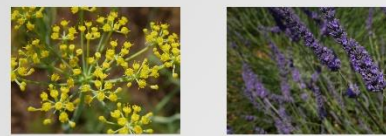
1. Nectar dynamic does not slow down or accelerate.
However, different plant species showed non-linear nectar dynamic
2. Nectar removals by pollinators do not affect daily production
However, visitors can re-start nectar dynamic cycle



Question

Is daily nectar production different from the measurement of nectar replenished in 24h?

Fennel and lavender as plant models



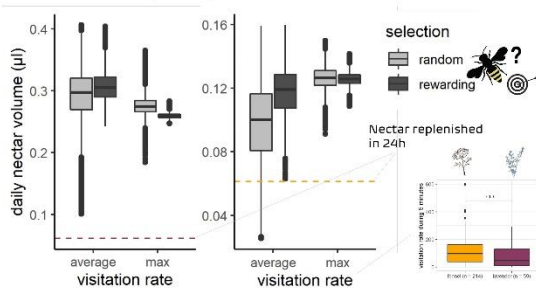
Using measured field data, we developed a simulation model to predict how different insect flower-visitation rates (average/maximum) and different visitor flower-selection strategies (random/rewarding) affect the daily nectar production of the two plants

Main results

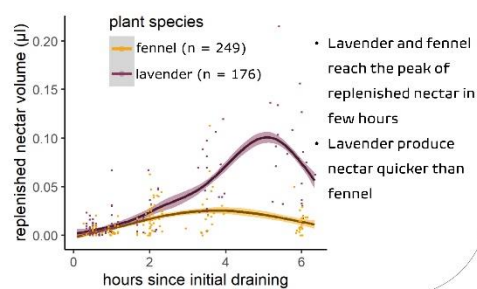
- Different visitation rates and different visitor flower-selection strategies defined different daily nectar productions
- Predicted daily nectar production was always higher than measured nectar replenished in 24h
- The effect of pollinator visitation is not consistent among the two plant species
- Despite lower nectar production, fennel was the most visited plant



Predicted daily nectar production



Nectar dynamic

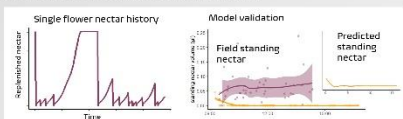


Methods

Field measurements of replenished nectar at different time (0.5, 1, 2, 6, 24 h) since flower draining, standing nectar, and pollinator visitation rate in 17 fields of "Plateau de Valensole" (southern France)



Stochastic simulation model that records flower history and calculate daily nectar production



Take away

1. Complex effects of plant/insect interactions on nectar production
2. Reliable estimates of nectar resources may be achieved through simulation models that consider nectar dynamic and visitation rate
3. Estimates based on the measurement of nectar replenished in 24h may be biased and underestimate the real nectar production.

Author information:

luca.carisio@unito.it

¹Department of Agriculture, Forest and Food Sciences, University of Turin, Largo Paolo Braccini 2, 10095 Grugliasco (Turin), Italy.

²Aix Marseille Univ, Univ Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Campus Ecole, Faculté des Sciences St-Jérôme, Case 421 Av. Escadrille Normandie-Niemen, CEDEX 20, 13397 Marseille, France

References:

Castellanos MC, Wilson P, Thomson JD. 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of Penstemon (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 89: 1111–1118.
Luo EY, Ogilvie JE, Thompson JD. 2014. Stimulation of flower nectar replenishment by removal: A survey of eleven animal-pollinated plant species. *Journal of Pollination Ecology* 12: 52–62.
Schurr L, Geslin B, Affre L, et al. 2021. Landscape and local drivers affecting flying insects along fennel crops (*Foeniculum vulgare*, apiaceae) and implications for its yield. *Insects* 12: 1–16.



SCAN ME

Annexe 4 : Implications dans la recherche et l'enseignement

Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. Schurr, L., Geslin, B., Affre, L., Gachet, S., Delobbeau, M., Brugger, M., Bourdon, S., Masotti, V. (2021). **Landscape and Local Drivers Affecting Flying Insects along Fennel Crops (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and Implications for Its Yield.** *Insects*, 2021, 12 (5), pp.404. 10.3390/insects12050404
2. Schurr, L., Masotti, V., Geslin, B., Gachet, S., Mahe, P., Jeannerod, L., Affre, L. **Is fennel crop dependent on insect pollination?** *Agriculture Ecosystems & Environment*. (major revisions)
3. Nève, G., Schurr, L., Orts, J-P. (2022). **Syrphidae rares ou nouveaux dans les Alpes de Haute Provence.** *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie*. (in print)
4. Carisio, L. and Schurr, L., Masotti V., Porporato, M., Gachet, S., Nève, G., Affre, L., Geslin, B. **The interaction of nectar dynamic and insect visitation affects the estimation of nectar resources.** *Functional Ecology*. (submitted February 2022)
5. Schurr, L., Masotti, V., Affre, L., Gachet, S., Geslin, B. (2022 ?). **What makes a good neighbor? Importance of adjacent habitat on flower-visitors and yield of fennel.** *Basic and Applied Ecology*. (in prep)

Participation aux conférences et écoles d'été au cours de la période de thèse :

1. [oral communication] Schurr, L., (2018) Lien entre pollinisateurs et huile essentielle de fenouil (*Foeniculum vulgare*) - Implication pour la production de graine et leur concentration en anéthole – *Journées techniques IMBE-Ricard, Marseille, juin 2018*
2. [oral communication] Schurr, L., (2019) Interaction entre fenouil (*Foeniculum vulgare*) et insectes floricoles sur le plateau de Valensole – *Journées techniques de l'ADAPI, Puyloubier, décembre 2019*
3. [oral communication] Schurr, L., Affre, L., Masotti, V., Geslin, B., Gachet, S., Kaufmann, S. (2019) Interactions between pollinator insects and fennel (*Foeniculum vulgare*) in the plateau de Valensole - *GDR Pollinéco - Montpellier, mars 2019*
4. [oral communication] Schurr, L., Affre, L., Masotti, V., Geslin, B., Gachet, S. (2020) Aromatic fennel – Flowering insect's interaction: Are insects essential for fruit initiation in fennel? - *GDR Pollinéco – à distance, octobre 2020*
5. [oral communication] Schurr, L. (2020) Quel impact du déclin des abeilles sur le pastis ?
Présentation de la thèse « Relation entre cultures de fenouil et insectes floricoles en milieux agricoles » - *Journée des doctorants IMBE, à distance, novembre 2020* ➔ **1er prix de la meilleure vidéo des doctorants IMBE**
6. [oral communication] Schurr, L. (2021) Interaction entre fenouil (*Foeniculum vulgare*) et insectes floricoles sur le plateau de Valensole - *Finale régionale Aix-Marseille Provence Méditerranée du concours « Ma thèse en 180 secondes », Aix en Provence, mars 2021*
7. [oral communication] Schurr, L., Masotti, V., Geslin, B., Gachet, S., Affre, L. (2021) Relation entre cultures de fenouil (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) et insectes floricoles en milieux agricoles - *28ème congrès des doctorants de l'École Doctorale 251, à distance, avril 2021*
8. [oral communication] Schurr, L., Geslin, B., Affre, L., Gachet, S., Delobbeau, M., Brugger M., Bourdon, S., Masotti, V. (2021) Le fenouil, l'anéthole et le pastis : comment la productivité peut-elle servir la conservation ? – *Congrès mondial de la Nature de l'IUCN – La recherche au service de la conservation de la nature : les jeunes chercheurs ont la parole – La connaissance de la diversité chimique et génétique, préambules à la conservation et à la valorisation des écosystèmes, Marseille, septembre 2021*

9. [oral communication] Schurr, L., Geslin, B., Affre, L., Gachet, S., Delobbeau, M, Brugger M., Bourdon, S., Masotti, V. (2021) Landscape and local drivers affecting flying insects along fennel crops (*Foeniculum vulgare*, Apiaceae) and implications for its yield - GDR Pollinéco - Toulouse, novembre 2021
10. [poster-video] Schurr, L., B. Geslin, L. Affre, S.Gachet, V. Masotti (2021) Relations entre la culture de fenouil et les insectes en milieu agricole – **Congrès mondial De La Nature de l’IUCN – poster vidéo dans le cadre de Biodiv’180, Marseille, septembre 2021**
11. [oral communication] Schurr, L., Masotti, V., Affre, L., Gachet, S., Geslin, B. (2021) Interactions between insects and fennel (*Foeniculum vulgare*) crops in agricultural landscapes – **BES-SFE joint meeting, décembre 2021, Liverpool UK**
12. [poster] Carisio, L. and Schurr, L., Masotti V., Gachet, S., Nève, G., Affre, L., XXX, Geslin, B. (2021). **Effect of nectar dynamic and pollinator visitation in the nectar production of fennel and lavender: a field study combined with a simulation model.** – **BES-SFE joint meeting, décembre 2021, Liverpool UK**

Liste des publications réalisées hors cadre du projet de thèse :

1. Geslin, B., Vereecken, N.J., Roberts, S., Murat Aytakin, A., Genoud, D., Aubert, M., Burdoon, RCF., Ruiz, C., Fisogni A., Flacher F., Grabowski, M., Jacquemin, F., Khvir, V., Kirkitadze, G., Klumpers, SGT., Levy, K., Malher, S., Markov, Z., Perrard, A, Roquer, L., Ropars, L., Schurr, L., Varnava, A., Michez, D. (2018) **Compte rendu des captures réalisées lors de la formation Européenne à la détermination des abeilles (COST Super-B Project) dans le Parc National des Calanque.** *OSMIA*, Observatoire des Abeilles, 2018, 7
2. Schurr, L., Affre, L., Flacher, F., Taton T., Le Mire Pecheux, L., Geslin, B. (2019) **Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae).** *Biodivers Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01729-4>
3. Ropars, L., Affre, L., Schurr, L., Flacher, F., Genoud, D., Mutillod, C., Geslin, B. (2020). **Land cover composition, local plant community composition and honeybee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot.** *Acta Oecologica*, Elsevier, 2020, 104, pp.103546. 10.1016/j.actao.2020.103546
4. Geslin, B., Gachet, S., Deschamps-Cottin, M., Flacher, F., Ignace, B., Knoploch, C., Meineri, E., Robles, C., Ropars, L., Schurr, L., Le Féon, V. (2020). **Bee hotels host a high abundance of exotic bees in an urban context.** *Acta Oecologica*, Elsevier, 2020, 105, pp.103556. 10.1016/j.actao.2020.103556
5. Ropars, L., Affre, L., Aubert, M., Fernandez, C., Flacher, F., Genoud, D., Guiter, F., Jaworski, C., Lair, X., Mutillod, C., Nève, G., Schurr, L., Geslin, B. (2020). **Pollinator Specific Richness and Their Interactions With Local Plant Species: 10 Years of Sampling in Mediterranean Habitats.** *Environmental Entomology*, Entomological Society of America, 2020, 49 (4), pp.947-955. 10.1093/ee/nvaa061
6. Badiane, A., Ropars, L., Flacher, F., Schurr, L., Zakardjan, M., Affre, L., Deschamps-Cottin, M., Gachet, S., Nève, G., Robles, C., et Geslin, B. (2022?). **Urbanisation impacts wild bees at the community, species, and individual level.** *Urban ecosystems.* (in prep)
7. Solere, J., Grima, L., Meunier, J-Y., Hébrard J-P., Schurr, L., Claude, J., Gachet, S., Nève G. (2022 ?). **Faune entomologique du site de la Feuillanne, Fos-sur-Mer (Bouches du Rhône).** *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence.* (in prep).

Participation aux conférences et écoles d'été hors cadre de la thèse :

1. [poster] Schurr, L., Affre, L., Flacher, F., Tatoni, T., Le Mire Pecheux, L., Geslin, B. (2018) Rôle des pollinisateurs dans la reproduction d'une plante menacée et protégée : le cas de l'Astragale de Marseille (*Astragalus tragacantha*, Fabaceae) dans le Parc National des Calanques - *9ème conférences internationales francophones d'entomologie - Montpellier, juillet 2018*
2. [poster] Geslin, B., Gachet, S., Deschamps-Cottin, M., Robles, C., Schurr, L., Ropars, L., Flacher F., Knoploch, C., Ignace, B., Le Féon, V. (2018) Bee hotels as a tool to monitor the expansion of the exotic bee *Megachile sculpturalis* - *SFécologies - Rennes, octobre 2018*
3. [poster] Schurr, L., Geslin, B., Flacher, F., Tatoni, T., Le Mire Pecheux, L., Affre, L. (2018) Insights on pollen flow and pollination activity for the conservation of a fragmented plant species (*Astragalus tragacantha*, Fabaceae) in the Calanques National Park (Marseille, France) - *SFécologies - Rennes, octobre 2018*
4. [oral communication] Schurr, L., Affre, L., Flacher, F., Tatoni, T., Le Mire Pecheux, L., Geslin, B. (2018) Pollinisateurs et reproduction de l'Astragale de Marseille - *Séminaire "Conservation de l'Astragale de Marseille, un projet à forte potentialités scientifiques et pédagogiques" - Endoume, décembre 2018*
5. [oral communication] Schurr, L., Affre, L., Flacher, F., Tatoni, T., Le Mire Pecheux, L., Geslin, B. (2019) Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae) - *GDR Pollinéco - Montpellier, mars 2019*

Vulgarisations scientifiques autour de la thèse

1. Schurr, L. (2019) Relation réciproque entre le fenouil et les insectes pollinisateurs du plateau de Valensole – Le Fenouil, une ressource pour les insectes pollinisateurs et importance des insectes pollinisateurs dans sa reproduction – *Conférences aux services communication et marketing Ricard, Marseille, janvier 2019*
2. Schurr, L. (2019) Interaction entre fenouil (*Foeniculum vulgare*) et insectes floricoles sur le plateau de Valensole- *Conférences aux services QSE et achat Ricard, Marseille, octobre 2019*
3. Schurr, L. (2020) Interaction entre fenouil (*Foeniculum vulgare*) et insectes floricoles sur le plateau de Valensole - *Matinée d'échanges autour de la culture de fenouil, Puimoisson, janvier 2020*
4. Schurr, L. (2020) Mener son doctorat en confinement - *Témoignage d'une confinée* (vidéo : https://tv.imbe.fr/portfolio_page/temoignage-dune-confinee-lucie-schurr/)
5. Schurr, L. (2021) Relation réciproque entre la culture de fenouil sur le plateau de Valensole et les insectes floricoles - *Matinée d'échanges autour de la culture de fenouil, Roumoules, juin 2021*
6. Schurr, L. (2022) Restitution de trois ans de thèse sur les interactions entre insectes floricoles et culture de fenouil en Provence – *Conférence pour Pernod Ricard France, 21 janvier 2022.*

Vulgarisations scientifiques hors cadre de la thèse

1. Schurr, L., (2019) La pollinisation de l'Astragale de Marseille – Cpublié (vidéo : https://tv.imbe.fr/portfolio_page/c-publie-lucie-schurr/)
2. Flacher, F., Ropars, L., Schurr, L. - Le pollen et les abeilles (2019) – 19^{ème} rencontre enseignants / chercheurs - Conférence à 3 voix, Technopôle environnemental de l'Arbois, février 2019
3. Geslin, B., Schurr, L. (2020) Le pollen et les abeilles – partie abeilles et agriculture le cas de Ricard et du fenouil – 20^{ème} rencontre enseignants / chercheurs - Conférence à 2 voix, Technopôle environnemental de l'Arbois, février 2020

Encadrement dans le cadre de la thèse

1. 2019 (en tant que doctorante 1^{ère} année) : 2 Master 1, Prisca Mahe et Léna Jeannerod « *Influence de la structure des paysages agricoles sur les communautés d'insectes floricoles en bordure de champ* » (projet tutoré commun) – Aix-Marseille Université
2. 2019 (en tant que doctorante 1^{ère}/2^{ème} année) : 1 Master 1, Sarah Bourdon « *Effet du contexte local sur l'abondance des pollinisateurs de la culture de fenouil (Foeniculum vulgare)* » – Aix-Marseille Université
3. 2020 (en tant que doctorante 2^{ème} année) : 1 Dernière année de Polytech, Marion Delobea « *Influence de la structure des paysages agricoles sur les communautés d'insectes floricoles en bordures de parcelles de fenouil (Foeniculum vulgare)* » – Aix-Marseille Université
4. 2020 (en tant que doctorante 2^{ème} année) : 1 Master 2, Magdalena Brugger « *Influence des variables environnementales locales sur les communautés d'insectes des parcelles de fenouil (Foeniculum vulgare)* » – Aix-Marseille Université

Encadrement hors cadre de la thèse

1. 2014 (en tant que stagiaire master 2) : 1 Master 1, Elsa Duval « *Répartition de la reproduction entre microgynes chez la fourmi facultativement polygyne Ectatommaruidum (Hymenoptera, Formicidae)* » – Université Paris XIII Villetaneuse
2. 2016 (en tant qu'ingénieure d'étude) : 1 Licence 3, Mickael Caceres « *Effet de l'urbanisation sur la structure des communautés d'insectes floricoles méditerranéens* » – Aix-Marseille Université
3. 2017 (en tant qu'ingénieure d'étude) : 1 Licence 3, Valentin Mitran « *Aide à la finalisation des relevés de terrain pour l'Étude des interactions entre l'abeille domestique Apis mellifera et les abeilles natives de Nouvelle-Calédonie* » – IRD Nouméa, Nouvelle-Calédonie
4. 2019 (en tant que doctorante 1^{ère} année) : 2 Licence 3, Nathan Raeth et Charlie Goffart « *Morphométrie des abeilles sauvages du Parc National des Calanques et de la ville de Marseille* » (co-encadrement) – Aix-Marseille Université
5. 2021 (en tant que doctorante 3^{ème} année) : 2 Licence 2, Léa Koch et Teddy Giorgi « *Stage d'observation et découverte de la recherche en entomologie* » (co-encadrement) – Aix-Marseille Université

Enseignements (vacations)

Composante	Enseignements	Précision	Type	Heures	Equiv Heures TD	Année	Lieu	Type
SCIENCES	(SPO1U17L) Monde vivant	Plantes – Insectes - Pollinisation (entomogamie)	TP	6	4	2019- 2020	Saint- Charles Marseille	Présentiel
SCIENCES	(SPO1U17T) Monde vivant	Plantes – Insectes - Pollinisation (entomogamie)	TP	6	4	2019- 2020	Luminy Marseille	Présentiel
SCIENCES	(SPO1U17C) Monde vivant	Plantes – Insectes - Pollinisation (entomogamie)	TP	30	20	2019- 2020	Saint- Charles Marseille	Présentiel
SCIENCES	(SMN2U10L) Pasteur : Chimie / SVT	Métabolisme oxydatif : 1- Mitochondries / Chloroplastes 2- Respiration cellulaire 3- Photosynthèse	TD	6	6	2020- 2021	Luminy Marseille	Hybride
			Total	48	34	2019- 2021		

Review d'article

1- Marie Charlotte Grange, François Munoz, Marco Moretti, Sylvain Varona-Y-Varona, Julien Renaud, Marie-Pascale Colace, Maya Gueguen & Laure Gallien (2021) Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions - timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter, Botany Letters, 168:3, 324-332, DOI: 10.1080/23818107.2021.1964596

RÉSUMÉ COURT

Interactions entre insectes floricoles et cultures de fenouil aromatique (*Foeniculum vulgare*) : influences des variables locales et paysagères et implications pour la production d'anéthole.

Le fenouil est une plante aromatique à floraison massive cultivée en Provence (France), caractérisé par la culture de lavandin, pour son huile essentielle (HE) contenant de l'anéthole d'intérêt économique pour la fabrication du pastis. La réalisation de pollinisations contrôlées (fleurs pollinisées par les insectes et fleurs non-accessibles aux insectes) a démontré une chute de la production de fruits de 86% en absence d'insectes floricoles. L'utilisation de pièges colorés et de captures au filet dans les parcelles de fenouil a révélé que la configuration du paysage et la proximité des parcelles de fenouil à des habitats semi-naturels (SNH) influencent positivement la richesse d'insectes floricoles, laquelle influence positivement la quantité d'HE mais négativement la quantité d'anéthole. Au niveau de la parcelle, la fréquence de visites des abeilles (surtout domestiques) et leur richesse spécifique affectent positivement la quantité d'anéthole. La dynamique de la production de nectar du lavandin et du fenouil a aussi été explorée grâce à un modèle de simulations afin d'identifier comment les comportements de butinage peuvent changer la production journalière de nectar. Nous avons montré que la production de nectar pour les deux plantes était influencée par les visites d'insectes, mais le nectar des fleurs de lavandin se reconstitue plus rapidement. Cependant, les visites étaient plus fréquentes sur le fenouil, probablement dû au caractère généraliste de la fleur et à sa fourniture en pollen. Enfin en termes de gestion, nous proposons de maintenir une configuration d'habitats diversifiés afin de préserver la diversité des insectes floricoles et la production du fenouil.

Mots-clés : Insectes floricoles - Abeilles - Pollinisation - Culture à floraison massive - Rendement – Paysages

SHORT ABSTRACT

Interaction between flower-visiting insects and aromatic fennel crops (*Foeniculum vulgare*): influence of local and landscape variables and implications for anethole production

Fennel is an aromatic mass-flowering crop cultivated in Provence (France), characterized by lavender crops, for its essential oil that contains anethole, a compound of food and economical interest for the elaboration of anise drinks. The realization of controlled pollinations (flowers pollinated by insects and flowers not accessible to insects) demonstrated a drop in fruit production of 86% in the absence of flying insects. The use of coloured pan-traps and net captures in fennel field revealed that the landscape configuration and the vicinity of fennel fields to semi-natural habitats (SNH) positively influence the richness of flying insects. This richness influences then positively the amount of essential oil but negatively the amount of anethole. At the field level, bee visitation rate (mainly driven by honey bees) and species richness positively influence the amount of anethole. The nectar production dynamic of lavender and fennel was also explored thanks to simulation model to identify how insect foraging behaviours could change the daily nectar production. We showed that nectar production for both species is insect visitation driven, but the nectar of lavender flowers is replenished more quickly. However, visits were more frequent on fennel, probably due to the general nature of the flower and its pollen supply. From a management point of view, we suggest maintaining complex landscape configurations of diversified habitats, to sustain both the crop production of fennel and insect biodiversity.

Keywords: Flower-visiting insects - Bees - Pollination - Mass-flowering crop - Yield - Landscapes