



**HAL**  
open science

# Compréhension du rôle des pollinisateurs dans les paysages agricoles dans différents contextes de gestion

Claire Gay

► **To cite this version:**

Claire Gay. Compréhension du rôle des pollinisateurs dans les paysages agricoles dans différents contextes de gestion. Sciences de l'environnement. La Rochelle Université, 2023. Français. NNT : . tel-04286430v1

**HAL Id: tel-04286430**

**<https://hal.science/tel-04286430v1>**

Submitted on 15 Nov 2023 (v1), last revised 14 Feb 2024 (v2)

**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.

**Laboratoire** : Centre d'Études Biologiques de Chizé

**THÈSE**

présentée par :

**Claire GAY**

soutenue le 20 octobre 2023  
pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

**Discipline** : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

**Compréhension du rôle des pollinisateurs dans les paysages agricoles  
dans différents contextes de gestion**

**JURY :**

Alice MICHELOT-ANTALIK  
Emmanuelle PORCHER  
Colin FONTAINE  
Annie OUIN  
Sabrina GABA  
Vincent BRETAGNOLLE

Maître de conférences, Université de Lorraine, Rapportrice  
Professeure, CESCO - MNHN, Rapportrice  
Chargé de recherche, CESCO - MNHN, Examinateur  
Professeure, INP Toulouse, Examinatrice  
Directrice de recherche, CEBC, Co-directrice de thèse  
Directeur de recherche, CEBC, Co-directeur de thèse

Si j'avais les voiles brodés du ciel,  
Ouvrés de lumière d'or et d'argent,  
Les voiles bleus et pâles et sombres  
De la nuit, de la lumière, de la pénombre,  
J'étendrais ces voiles sous vos pas.  
Mais moi, qui suis pauvre et n'ai que mes rêves,  
J'ai étendu mes rêves sous vos pas.  
Marchez doucement car vous marchez sur mes rêves.

« *He wishes for the cloths of heaven* », W. B. Yeats

Extrait de « *The Wind among the reeds* », Le Vent dans les roseaux, 1899.  
Traduit de l'anglais (Irlande) par Jean Briat dans « *La Rose et autres poèmes* », 1998.

# {Avant-propos}

Le manuscrit présenté ici est le fruit d'un travail s'étalant du 02 novembre 2020 jusqu'à sa date de rendu, le 25 août 2023. Les différents chapitres qui le constituent sont principalement issus de collaborations entre membres du Centre d'Études Biologiques de Chizé (UMR7372 du CNRS, USC1339 de l'INRAE, La Rochelle Université) et de la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité. Cette thèse est rattachée à l'Ecole Doctorale 618 Euclide de La Rochelle Université, et financée par le projet de la Commission Européenne H2020 SHOWCASE (convention de subvention N°862480). Ce projet SHOWCASE est coordonné par l'Université de Wageningen (Pays-Bas) et s'étend du 1<sup>er</sup> novembre 2020 au 31 octobre 2025, avec une allocation de fonds de huit millions d'euros de la part de l'Union Européenne. Il regroupe 15 pays participants pour 21 structures impliquées, dont la seule en France est le CNRS.

Toutes les données utilisées dans ce manuscrit sont la propriété de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, pilotée par l'équipe de recherche Résilience, elle-même dirigée par Sabrina Gaba.

Le présent manuscrit s'organise en chapitres rédigés en anglais et sous forme d'articles scientifiques. Les indications susceptibles d'aider le lecteur dans sa compréhension du manuscrit (glossaire, liste des abréviations, table des matières) sont exposées en amont de l'introduction. L'introduction vise à rappeler les enjeux de l'agriculture d'aujourd'hui, dont le maintien des services écosystémiques. Un focus est fait sur le service écosystémique de pollinisation, porté par tout un ensemble de pollinisateurs dont beaucoup sont mal ou peu connus (*ce qui a inspiré le premier chapitre du manuscrit*). Ainsi, les grandes catégories d'insectes pollinisateurs des milieux agricoles sont par la suite décrites, puis la problématique de compétition pour la ressource florale entre ces insectes est détaillée (*ce qui a inspiré le deuxième chapitre du manuscrit*). Enfin, l'état de l'art sur la manière dont ces insectes pollinisateurs interagissent avec cette ressource dans un agroécosystème est présenté (*ce qui a inspiré le troisième chapitre du manuscrit*). S'ensuit le cœur de manuscrit traitant de nos travaux de recherche et en lien avec les thèmes abordés dans l'ordre de l'introduction. Le tout est clos par une discussion sur l'apport de cette thèse aux connaissances scientifiques actuelles, et sa mise en perspective dans un contexte général. L'avant-dernière partie du manuscrit rassemble la bibliographie utilisée, et la dernière fait place aux différentes annexes (annexes des chapitres, activités annexes à la thèse).

# Remerciements

---

Merci aux rapportrices et examinateurs.trices de cette thèse  
– Alice Michelot-Antalik, Emmanuelle Porcher, Annie Ouin, Colin Fontaine –  
d’avoir accepté d’évaluer ce manuscrit.

---

En premier lieu, je tiens à remercier mon comité de thèse, François Massol et Elisa Thébaud, pour leur écoute, leur disponibilité et tous leurs conseils. Un grand merci à Charly Bost, Paco Bustamante et Charline Parenteau pour votre grand soutien également.

Merci à tous les relecteurs.trices du présent manuscrit pour la pertinence de leurs remarques et leurs encouragements : bien entendu François Massol et Elisa Thébaud, mais aussi Maxime Ragué et Adrien Berquer.

Parce qu’une thèse n’est pas que la rédaction d’un manuscrit, je remercie bien sûr l’ensemble du Centre d’Etudes Biologiques de Chizé pour ces trois années au sein du laboratoire : direction, administration, restauration, technique, informatique, personnel d’entretien. Merci Sabrina Gaba et Vincent Bretagnolle pour cette offre de thèse et les financements du projet H2020 SHOWCASE (convention N°862480), ainsi que le coautorat des articles. Et parce que le but d’une thèse est aussi d’apprendre, merci au CNRS et à l’école doctorale Euclide pour les formations que j’ai pu suivre.

Sans collègues on n’est pas grand-chose, alors merci à l’équipe de recherche Résilience pour son accueil et son accompagnement. Ainsi, je remercie l’intégralité de ses membres qui se démènent pour la faire vivre et faire vivre son projet. Un merci particulier à Karine Monceau. Et je ne peux aussi que dire un grand merci à mes camarades de bureau Résilience : Estelle, Chloé, Thomas, Alicia.

Merci à tous les compagnons de galère, doctorants Résilience ou non : Agathe, Anaïs, Elva, Laura, Léa, Pauline, TSB, Yves... et tous les autres que j’ai pu croiser et à qui je souhaite une excellente fin de thèse. Je ne pourrais pas oublier de citer Adrien, Ludovic et Maxime, pour leur soutien indéfectible et leur bonne humeur tout au long de mon stage et de ma thèse : vous m’avez beaucoup manqué la dernière année.

Merci à toutes les générations de CDD saisonniers qui se sont succédées pendant ces trois ans, le CEBC est beaucoup plus vivant quand vous êtes là. Merci à leur mentor, l’indétrônable Jean-Luc. Merci Audrey, merci Julie. Un merci tout particulier à la génération 2021 : Bernadette, Claire, Elodie, Lucas, Thomas. Sans oublier les Alexis, M.

ou S., merci pour les longues conversations sur les questions existentielles. Et merci aux CDD éternels Samuel et Simon, c'est bien de garder des points de repères.

Merci aux stagiaires avec qui tout a commencé. Vous m'avez beaucoup manqué. Promis j'ai gardé tous les post-it, et surtout les souvenirs. Merci aussi à tous mes amis de Licence qui m'accompagnent depuis le début.

Parce que tout ça est improbable, merci à Thierry Baumann, acteur apparaissant - entre autres - sur le packaging des plaques de chocolat d'un célèbre chocolatier. Merci à lui de ne pas m'avoir catégorisée comme folle quand je lui ai dit que je collectionnais les petites étiquettes détachables de l'arrière de l'emballage. Au moins je sais combien de tablettes de chocolat j'ai englouti pendant cette thèse...

Enfin merci à ma famille, sans vous je n'aurais jamais tenu jusque-là. Merci papa pour les framboises et les fraises, merci maman pour les allers-retours à Chizé, merci mamie pour les tartes aux prunes, sans quoi je serais morte de faim. Sans oublier merci Nico et merci papy, tonton et tatie. Merci à tous d'avoir fait en sorte que je puisse finir cette thèse.

**Et merci à ma bonne étoile.**

# Glossaire

NB : La liste des termes définis ci-dessous, par ordre alphabétique, ne représente pas l'intégralité des termes écologiques et agronomiques employés dans cette thèse. Elle s'entend aux plus importants pour la compréhension globale du texte et/ou aux plus rarement connus par les lecteurs.

## **Adventice de culture**

Espèce végétale poussant spontanément sur les terres arables, dont les traits assurent la tolérance aux filtres écologiques (par ex. travail du sol, fertilisation).

Source : Bourgeois et al., 2019.

## **Agriculture biologique**

Système de gestion agricole et de production alimentaire qui permet à la fois la fourniture de denrées, la protection de l'environnement, le respect du bien-être animal ainsi que le développement rural, par l'intermédiaire de méthodes reposant sur le respect des équilibres biologiques et écologiques.

Source : INRAE (dossier de presse), 2021.

## **Agriculture conventionnelle**

Modèle agricole fondé sur la monoculture, la mécanisation, l'emploi massif d'énergie fossile et d'intrants chimiques, qui a pour désavantage de réduire le nombre d'espèces et de variétés cultivées et de simplifier les paysages agricoles.

Source : Malézieux et al., 2022.

## **Agriculture intensive**

Type d'agriculture productiviste cherchant à augmenter les rendements à l'hectare en augmentant les performances des animaux, des végétaux et des sols *via* la sélection variétale, la sélection génétique et la fertilisation des sols. On ne peut qualifier une agriculture d'intensive que par rapport à un facteur de production tel que le capital ou le travail, sinon il faut s'en retourner à son quasi-synonyme : le terme « agriculture conventionnelle ».

Source : Pervanchon & Blouet, 2002.

## Agroécologie

Interdiscipline visant à l'étude de l'écologie de l'intégralité du système alimentaire, incluant des dimensions écologiques, économiques et sociales.

Source : Francis et al., 2003.

## Agroécosystème (aussi appelé « Agrosystème »)

Ecosystème que l'humain modifie et contrôle par la pratique de l'agriculture, et qui se compose d'éléments abiotiques et biotiques qui interagissent entre eux et l'environnement d'un espace agricole.

Source : Neyton et al., 2022.

## Assurance écologique

Hypothèse selon laquelle la biodiversité fournit une assurance à l'écosystème contre les fluctuations environnementales, car différentes espèces réagissent différemment à ces fluctuations.

Source : Loreau et al., 2001.

## Biais taxonomique

Principe selon lequel certains taxons sont plus étudiés que d'autres dans la littérature scientifique, sans lien avéré avec leur abondance ou leur importance écologique.

Source : Mammola et al., 2020 ; Troudet et al., 2017.

**Colony Collapse Disorder** (plus usité que sa traduction : Syndrome d'effondrement des colonies)  
Phénomène de mortalité des ouvrières de l'espèce *Apis mellifera* initié au milieu des années 2000, et dont les causes sont incertaines (pesticides, parasitisme par *Varroa destructor*, etc.).

Source : vanEngelsdorp et al., 2009.

## Compétition inter-spécifique :

Utilisation d'une ressource commune entre plusieurs espèces alors que la ressource est en quantité insuffisante, ou bien nuisance entre ces espèces lors de l'accès à une ressource en quantité suffisante.

Source : Birch, 1957.

## Connecteur (traduit de l'anglais *connector*, voir par ex. Gadoum et al., 2022)

Au sein d'un réseau d'interaction, rôle d'une espèce qui consiste à lier différents modules entre eux et empêcher la fragmentation et l'isolement des modules (un module est un ensemble d'espèces interagissant fortement entre elles, et faiblement avec les espèces externes à ce module).

Source : Olesen et al., 2007.



### **Culture à floraison massive**

Culture, principalement oléagineuse, fournissant l'essentiel des ressources florales des insectes pollinisateurs lors de son pic de floraison, pendant une courte période de temps.

Source : Bretagnolle & Gaba, 2015.

### **Degré de spécialisation d'une espèce**

Au sein d'un réseau d'interaction, niveau de spécialisation d'une espèce caractérisé par le nombre de liens qu'elle établit avec différents partenaires d'interaction. Plus le nombre de liens est faible, plus la spécialisation de l'espèce est forte (lorsque l'inverse se produit, l'espèce est alors dite généraliste).

Source : Blüthgen et al., 2006.

### **Effet d'attraction des cultures**

Processus par lequel la floraison massive des cultures et la quantité de ressources florales qu'elles représentent attirent les pollinisateurs des habitats semi-naturels vers les cultures, au détriment de la pollinisation des plantes de ces habitats semi-naturels.

Source : Ragué et al., 2022.

### **Effet de débordement**

Processus par lequel une espèce d'une communauté donnée se déplace vers une communauté voisine, souvent source de facilitation de la persistance d'autres espèces dans cette communauté voisine.

Source : Blitzer et al., 2012.

### **Espèce super-généraliste**

Espèce dont le spectre de partenaires d'interaction est large, autrement dit qui interagit avec beaucoup d'espèces, et qui connecte des sous-groupes d'espèces au sein des communautés.

Source : Giannini et al., 2015 ; Guimarães Jr et al., 2011 ; Olesen et al., 2007.

### ***Forbidden links***

Liens non observés au sein d'un réseau d'interaction, qui résultent de contraintes imposées par la complémentarité morphologique, phénologique, phylogénétique et spatiale des espèces impliquées dans l'interaction.

Source : Jordano et al., 2003 ; Vázquez et al., 2009.

### **Fragmentation des habitats**

Processus d'origine naturelle ou anthropique transformant une grande étendue d'habitat en un certain nombre de zones plus petites et isolées les unes des autres.

Source : Hagen et al., 2012.

### *Hub*

Dans un réseau d'interaction, espèce fortement connectée à de nombreuses espèces au sein de son propre module (un module est un ensemble d'espèces interagissant fortement entre elles, et faiblement avec les espèces externes à ce module).

Source : Olesen et al., 2007.

### **Métrie de réseau**

Indice visant à condenser l'information portée par un réseau en une valeur unique, traduisant le plus souvent une propriété topologique du réseau mais impliquant nécessairement une perte d'informations.

Source : Bohan et al., 2013 ; Simmons et al., 2019.

### *Missing links*

Liens non observés au sein d'un réseau d'interaction, qui peuvent cependant être détectés en améliorant l'effort d'échantillonnage des interactions ou en utilisant d'autres sources d'information.

Source : Olesen et al., 2011a.

### **Mutualisme**

Interaction réciproquement positive entre paires d'espèces, que les bénéfiques soient quantifiés en termes de valeur sélective ou de dynamique de population.

Source : Bronstein, 2009.

### **Niche écologique**

« Hyper-volume » ou rôle fonctionnel propre à chaque espèce vivante, représentant par chacun de ses axes une ressource limitante (alimentaire, spatiale, etc.) ou une condition limitante (température, acidité, etc.) à la survie de l'espèce considérée.

Source : Hutchinson, 1957.

### **Période de disette**

Période de la saison d'activité des insectes pollinisateurs située entre les pics de floraison des cultures à floraison massive, c'est-à-dire lorsque l'offre en ressources florales est peu susceptible de répondre à la demande des pollinisateurs.

Source : Timberlake et al., 2019.

### **Redondance fonctionnelle**

Caractéristique écologique d'une communauté dans laquelle les espèces présentes dans un groupe fonctionnel donné sont substituables partiellement ou totalement.

Source : Olesen et al., 2011b.

### **Réseau d'interaction bipartite**

Ensemble de nœuds connectés entre eux par des liens, et qui peut être scindé en deux groupes disjoints de sorte que les liens ne connectent que les nœuds de différents groupes (absence de liens intra-groupe).

Source : Bohan et al., 2013 ; Poisot et al., 2016.

### **Ressource florale**

Espèce végétale potentiellement butinée par une ou plusieurs espèces d'insectes pollinisateurs et qui constitue la ressource alimentaire principale de cet insecte. s. à travers la fourniture de pollen (source de protéines, de vitamines et de lipides) et de nectar (source de sucres, d'acides aminés et d'eau).

Source : Falk & Lewington, 2015 ; Mackowiak, 2009.

### **Service écosystémique**

Biens et services qui sont fournis par les écosystèmes à l'humain, et qui lui sont (généralement) nécessaires.

Source : Harrington et al., 2010.

### **Socio-écosystème**

Cadre d'analyse d'un système local prenant en compte à la fois les dynamiques du territoire agricole mais aussi les interactions socio-écologiques.

Source : Glossaire INRAE, 2017.

### **Stabilité du réseau**

Etat d'un réseau d'interaction robuste se définissant par une grande diversité spécifique, une co-occurrence d'espèces ayant des rôles fonctionnels différents, et une complémentarité de ces rôles fonctionnels. A l'inverse, les extinctions d'espèces ou l'introduction d'espèces envahissantes sont à l'origine d'une déstabilisation du réseau.

Source : Fantinato et al., 2019 ; Kaiser-Bunbury et al., 2010.

### **Zone Atelier**

Zone d'étude autour d'une unité fonctionnelle, prenant pour démarche scientifique les observations et les expérimentations sur des sites ateliers, pour y mener des recherches pluridisciplinaires sur le long terme.

Source : Zones Ateliers CNRS, 2023.

# Abréviations

NB : Ces abréviations sont très majoritairement présentes au sein des chapitres rédigés en anglais, et font donc principalement référence à des termes en anglais.

Vocabulaire	Analytique	Autres abréviations
<i>LTSER</i> : Long Term Socio-Ecological Research	<i>CI</i> : Confidence Interval	<i>Appx</i> : Appendix
<i>OSR</i> : Oilseed rape	<i>AIC</i> : Akaike Information Criterion	<i>ha</i> : hectare
<i>SF</i> : Sunflower	<i>ANOVA</i> : Analysis of variance	<b>par ex.</b> : par exemple
<i>ZAPVS</i> : Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre	<i>df</i> : Degree of Freedom	
	<i>NODF</i> : Nestedness metrics based on Overlap and Decreasing Fill	
	<i>sd</i> : standard-deviation	
	<i>se</i> : standard-error	
	<i>WNODF</i> : Weighted Nestedness metrics based on Overlap and Decreasing Fill	

# Sommaire

AVANT-PROPOS	III
REMERCIEMENTS	V
GLOSSAIRE	VII
ABRÉVIATIONS	XIII

## INTRODUCTION

<b>I. L'agriculture d'aujourd'hui : de l'importance des solutions fondées sur la nature</b>	21
De l'agriculture conventionnelle à l'agroécologie	22
Les pratiques agricoles contemporaines et leurs impacts	22
Vers un modèle plus résilient : l'agroécologie	23
L'importance des services écosystémiques dans l'agriculture moderne	23
Une pluralité de services rendus à l'agriculture	23
La pollinisation : exemple d'un service clé	24
<b>II. Les différents types de pollinisateurs des espaces agricoles</b>	26
Les abeilles sauvages	26
Près de 1000 espèces en France mais un recensement exhaustif complexe : l'utilité d'une meilleure connaissance des espèces	26
Une grande diversité spécifique à l'origine d'une complémentarité écologique, aujourd'hui fragilisée	27
Les autres pollinisateurs sauvages principaux	29
Les syrphes : des Diptères pollinisateurs et résilients	29
Les papillons : des insectes indispensables mais vulnérables	31
L'abeille domestique ( <i>Apis mellifera</i> )	32
Les raisons d'une dominance	32
Une espèce mise à mal par le <i>Colony Collapse Disorder</i>	33
<b>III. La dichotomie entre pollinisateurs sauvages et abeilles domestiques dans la littérature</b>	34
Le plus efficace des pollinisateurs ? La participation de l'abeille domestique au service écosystémique de pollinisation comparée à celle(s) des autres espèces	34
Les origines d'un piédestal	34
Une controverse et une opposition permanente : tout dépend du type de culture agricole	35
La cooccurrence des abeilles domestiques et des pollinisateurs sauvages dans un contexte de déclin généralisé des espèces	36
L'intérêt d'une grande diversité de pollinisateurs en milieu agricole	36
<i>Apis mellifera</i> vs le reste du monde : les problématiques de recouvrement de niche et de compétition interspécifique	37
Une question cantonnée aux agrosystèmes ruraux ? Ou quand l'abeille domestique gagne les villes...	39
<b>IV. L'occupation des sols dans les agroécosystèmes et les ressources florales que les pollinisateurs y trouvent</b>	40
Les cultures non entomophiles	40
Une prépondérance dans les plaines agricoles françaises : exemple des cultures céréalières	40
Des cultures peu attractives pour les pollinisateurs	40
Les cultures à floraison massive	41

Le colza : une vision mono-florale du printemps	41
Le tournesol : fleur emblématique, problématique ?	42
<b>Les prairies et autres habitats (semi-)naturels</b>	43
Les prairies temporaires ou permanentes : un spectre floral conséquent et continu pour les pollinisateurs	43
Les haies, forêts et prairies naturelles : des espaces-refuges et sites de nidification des insectes	44
<b>La diversité floristique en milieu agricole : fleurs cultivées ou adventices des cultures, des ressources hétérogènes spatialement et temporellement</b>	45
Plusieurs types de ressources	45
Une forte dynamique spatio-temporelle	46
<b>V. De la notion élémentaire de butinage à la notion scientifique d'interaction</b>	47
<b>La formation des réseaux d'interactions entre plantes et pollinisateurs</b>	47
La définition des réseaux d'interaction	47
Un aperçu du cas des réseaux mutualistes plantes-pollinisateurs	47
Quelques outils d'analyse : des métriques utiles mais des biais	48
<b>Les particularités des réseaux d'interaction en milieu agricole</b>	50
Les « <i>forbidden links</i> » ou l'impossibilité d'interagir : des cas communs dans un environnement exploité	50
Les communautés de plantes et de pollinisateurs des milieux agricoles : une dynamique spatio-temporelle caractéristique	50
<b>Les effets de l'agriculture sur les interactions entre plantes et pollinisateurs</b>	51
Les effets de l'intensification agricole sur le déclin des espèces et la structure des réseaux d'interaction	51
La dominance des espèces gérées par l'Humain à l'origine d'une distorsion des réseaux d'interaction	52
Le paradoxe du milieu agricole : des réseaux plus stables que dans les autres milieux ?	53
<b>VI. Les objectifs de la thèse</b>	54
Problématique	54
Présentation des chapitres	55
Chapitre n°1 : « Une plaine céréalière intensive peut accueillir près d'un tiers des espèces d'abeilles sauvages présentes en France, dont des espèces rares »	55
Chapitre n°2 : « Dynamique annuelle d'utilisation des ressources florales par les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages : une tension printanière ? »	56
Chapitre n°3 : « La structure des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs est affectée par le type de culture dans un paysage agricole intensif »	56
<b>MÉTHODE GÉNÉRALE</b>	59
<b>I. La Zone Atelier Plaine &amp; Val de Sèvre</b>	60
Une description générale	60
L'intérêt d'une Zone Atelier	60
L'historique et quelques chiffres	60
Le programme de recherche de la ZAPVS	61
Les données et leur interopérabilité	61
La composition du paysage	63
Les suivis et modèles biologiques étudiés	63
<b>II. Les méthodes de suivi des pollinisateurs</b>	65
La méthode des transects	65
Le protocole long-terme de suivi des pollinisateurs par transect	65

Le protocole de suivi des pollinisateurs par transect issu d'une collaboration avec les Pays-Bas	66
Le protocole de suivi des pollinisateurs par transect en incluant les habitats semi-naturels	67
<b>La méthode des bols colorés</b>	<b>67</b>
Le protocole long-terme de suivi des pollinisateurs par bols colorés	67
Le protocole de suivi des pollinisateurs par bols colorés dans les forêts	68
<b>Travail sur les bases de données</b>	<b>68</b>
<b>Apports principaux aux bases de données</b>	<b>70</b>
Les traits de pollinisateurs (abeilles exclusivement)	70
Les traits de plantes	70
<b>CHAPITRE 1</b>	<b>73</b>
<b>Fiche résumé</b>	<b>75</b>
<b>Une plaine céréalière intensive peut accueillir près d'un tiers des espèces d'abeilles sauvages présentes en France, dont des espèces rares</b>	<b>79</b>
<i>Introduction</i>	80
<i>Material and methods</i>	82
<i>Results</i>	86
<i>Discussion</i>	93
<i>Conclusion</i>	95
<b>CHAPITRE 2</b>	<b>97</b>
<b>Fiche résumé</b>	<b>99</b>
<b>Dynamique annuelle d'utilisation des ressources florales par les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages : une tension printanière ?</b>	<b>103</b>
<i>Introduction</i>	104
<i>Material and methods</i>	107
<i>Results</i>	110
<i>Discussion</i>	120
<i>Conclusion</i>	124
<b>CHAPITRE 3</b>	<b>127</b>
<b>Fiche résumé</b>	<b>129</b>
<b>La structure des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs est affectée par le type de culture dans un paysage agricole intensif</b>	<b>133</b>
<i>Introduction</i>	134
<i>Material and methods</i>	137
<i>Results</i>	140
<i>Discussion</i>	148
<i>Conclusion</i>	150
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES</b>	<b>153</b>
<b>I. La synthèse des résultats</b>	<b>154</b>
Les objectifs et les méthodes	154
Les principaux résultats de recherche	154
<b>II. De l'importance d'une meilleure connaissance des espèces pollinisatrices des agroécosystèmes et des interactions plantes-pollinisateurs</b>	<b>157</b>



Pour combler des lacunes aux échelles nationale et européenne	157
Pour préserver les espèces	158
Pour améliorer le service de pollinisation	159
<b>III. De l'importance de la dynamique spatio-temporelle des milieux agricoles et de la complémentarité des habitats</b>	160
Pour la diversité des pollinisateurs	160
Pour les ressources florales des pollinisateurs	161
Pour la compétition entre pollinisateurs	162
<b>IV. De l'importance des grandes cultures dans les relations plantes-pollinisateurs</b>	164
Pour les pollinisateurs	164
Pour leurs ressources florales	164
Pour les interactions plantes-pollinisateurs	165
<b>V. Les limites des études</b>	166
Les questions posées <i>a posteriori</i> de l'échantillonnage	166
La non-exhaustivité de l'échantillonnage des abeilles	166
La surreprésentation de l'abeille domestique au sein des données	167
Vers une modernisation des méthodes ?	168
<b>VI. Conclusion</b>	171
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>173</b>
<b>ANNEXES</b>	<b>205</b>
Activités annexes	206
Annexes du chapitre 1 ( <i>Appendix 1</i> )	209
Annexes du chapitre 2 ( <i>Appendix 2</i> )	239
Annexes du chapitre 3 ( <i>Appendix 3</i> )	247
<b>RÉSUMÉ</b>	<b>258</b>

# Introduction

# Introduction

## I. L'agriculture d'aujourd'hui : de l'importance des solutions fondées sur la nature

### *De l'agriculture conventionnelle à l'agroécologie*

#### *Les pratiques agricoles contemporaines et leurs impacts*

Depuis son apparition dans le « croissant fertile » il y a près de 10 000 ans, puis de manière parallèle en Chine et en Amérique quelques temps plus tard, l'agriculture n'a eu de cesse de s'étendre et de se moderniser, millénaire après millénaire, siècle après siècle. Cette modernisation fut à l'origine de grands bouleversements pour l'espèce humaine, et accompagna sa sédentarisation (Bocquet-Appel, 2011). Mais c'est récemment, à la fin de la Seconde Guerre Mondiale, qu'une très importante accélération démographique a été constatée (Gerland et al., 2014). Cette augmentation de la population résulte en partie de l'intensification de l'agriculture qui a ainsi offert davantage de ressources à l'humain. De la mécanisation du matériel en passant par l'utilisation d'intrants et la sélection génétique des variétés végétales, c'est tout un ensemble de procédés nouveaux qui a permis d'augmenter les rendements agricoles (Brisson et al., 2010 ; Ray et al., 2012) et de nourrir de plus en plus d'êtres humains. Cependant, certains facteurs vont induire des variations dans la croissance (Grassini et al., 2013) : on constate à la fin du XX<sup>ème</sup> siècle une stagnation des rendements (Brisson et al., 2010 ; Ray et al., 2012), accompagnée d'une prise de conscience des répercussions négatives du système agricole intensif. En effet, cette agriculture est à l'origine de multiples phénomènes indésirables : l'émission de gaz à effets de serre par l'élevage du bétail (Clark & Tilman, 2017), l'appauvrissement des sols par le labour, la pollution des eaux souterraines par les pesticides et l'eutrophisation des eaux douces et marines (Stoate et al., 2001, 2009), ainsi que la perte de biodiversité par la transformation des paysages et les pesticides, et l'introduction d'espèces exotiques envahissantes (Maxwell et al., 2016 ; Stoate et al., 2001). Ces derniers sont autant d'effets néfastes du fait de l'inadéquation entre itinéraires techniques agricoles classiques et stabilité des agrosystèmes (Conway, 1987). De manière logique et raisonnée, les dernières décennies ont donc vu le développement progressif d'une agriculture voulue comme plus respectueuse de la nature (Godfray et al., 2010 ; Reganold & Wachter, 2016), alternative durable à l'agriculture intensive.

## *Vers un modèle plus résilient : l'agroécologie*

Depuis les années 1950, une autre vision de l'agriculture a progressivement émergé (Hill & MacRae, 1996 ; Tischler, 1965) : cette vision, c'est l'agroécologie. Elle connaît son véritable essor dans les années 2000, où l'OCDE (Organisation de coopération et de développement économiques) la définit comme l'étude du lien entre les parcelles cultivées et l'environnement. D'autres chercheurs y associent des définitions plus précises, comme Francis et al. (2003) qui la définissent comme l'étude de l'écologie de l'intégralité du système alimentaire, incluant des dimensions écologiques, économiques et sociales. Elle est ainsi qualifiée de transdiscipline ou d'interdiscipline (Ruiz-Rosado, 2006), même si sa définition peut varier selon les pays (Dumont et al., 2021 ; Wezel et al., 2009). L'agroécologie fait ainsi appel à plusieurs leviers pour concilier l'agriculture et la préservation des sols, de l'eau et de la biodiversité. Une régulation des ravageurs par les prédateurs naturels, une pollinisation plus efficace des cultures par la diversité des pollinisateurs, de meilleurs rendements et une réduction des intrants par la diversification des paysages... tous ces processus naturels sont autant d'exemples de ce sur quoi se base l'agroécologie (Duru et al., 2015 ; Wezel et al., 2014). Elle se repose ainsi sur les services liés à la nature, et valorise ce que l'on appelle des « services écosystémiques ».

## *L'importance des services écosystémiques dans l'agriculture moderne*

### *Une pluralité de services rendus à l'agriculture*

La notion de service écosystémique, bien que relativement récente, est centrale dans les relations entre écologie et société. Les services écosystémiques recouvrent tous les biens et services qui sont fournis par les écosystèmes à l'humain, et qui lui sont – dans la plupart des cas – nécessaires (Harrington et al., 2010). Cette définition amène à plusieurs problématiques. Nous sommes ici amenés à donner une valeur aux écosystèmes : cette démarche de monétarisation permet d'améliorer la protection des écosystèmes, et justifie cette protection dans une société qualifiée de capitaliste et commerçante (Huber, 2018 ; Kallis et al., 2013). Cela correspond à une vision utilitariste de la biodiversité (Robertson, 2012). Mais à cette vision utilitariste s'oppose la vision patrimoniale : quelle que soit la valeur du vivant, les espèces doivent être protégées simplement parce qu'elles existent. L'humanité n'est rien sans des écosystèmes durables et de qualité, c'est-à-dire aptes à fournir un certain nombre de services écosystémiques. Ce double constat amène à la nécessité de protéger les écosystèmes et le vivant, ainsi que de décrire et comprendre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.

Depuis quelques années, les services écosystémiques dont dépend la production agricole et sa qualité sont mis en avant (Boerema et al., 2017 ; Kremen, 2005 ; Power, 2010).

Au-delà du maintien des cycles de l'eau, du carbone ou encore de l'azote, la qualité de ces services est liée à la diversité des espèces, mais également à leurs interactions, rendant le tout complexe à appréhender (Gaba et al., 2014 ; Shennan, 2008 ; Tylianakis et al., 2008). Il existe plusieurs types de services, classés en trois catégories (IPBES, 2019 ; W. Zhang et al., 2007) :

- Les services d'approvisionnement recouvrent tous les avantages matériels tirés des écosystèmes. Par exemple, en agriculture, l'élevage est dépendant du fonctionnement de l'écosystème : les bêtes doivent trouver du fourrage, avoir des prés, etc. Plus largement, la production de matières premières sert de base à l'industrie humaine.
- Les services de régulation sont tous les services qui vont permettre de réguler le fonctionnement des écosystèmes. La pollinisation en fait partie, car elle conditionne la majeure partie de la production de graines et de fruits dans les cultures. De même, la lutte biologique est un service de régulation, à travers des chaînes trophiques fonctionnelles. Certains organismes de l'écosystème régulent d'autres organismes qui ont des impacts négatifs sur les cultures, tels que les pucerons ou les pyrales.
- Les services culturels sont des avantages immatériels tirés des écosystèmes. Leur principale dimension, triviale, est le service de loisirs (service récréatif) : c'est avoir le plaisir de se balader dans un beau paysage. Il est éminemment important pour l'équilibre psychologique de chacun. Ce service peut sembler éloigné du cadre agricole, mais certaines espèces d'abeilles par exemple peuvent avoir une signification religieuse et symbolique importante en fonction de la culture de chacun.

### *La pollinisation : exemple d'un service clé*

Le service écosystémique de pollinisation est un des plus importants et des plus connus en milieu agricole : Deguines et al. (2014) ont constaté que plus les cultures sont dépendantes des pollinisateurs, moins l'intensification agricole est efficace pour augmenter les rendements. Lorsque le pollen de l'anthere (structure florale mâle) gagne le stigmate (structure florale femelle, extrémité supérieure du pistil), on parle de processus de pollinisation : le tube pollinique formé gagne alors l'ovaire de la fleur, pour la fécondation. Il existe plusieurs modes de transfert du pollen : l'allopollinisation (interfécondation) et l'autopollinisation (autofécondation).

La pollinisation peut être dite anémogame, lorsque le pollen est transporté par le vent. Elle peut également être hydrogame (l'eau est le vecteur du pollen) ou zoogame (les animaux sont le vecteur du pollen). Dans les régions tempérées, près de 80% des plantes Angiospermes ont recours à une pollinisation zoogame pour leur reproduction (Ollerton et al., 2011). En milieu agricole, au sein des plantes zoogames, 70% des cultures dépendent de la pollinisation par les insectes, alors dite entomogame ou entomophile (Klein et al., 2007). On parle ainsi de relation mutualiste, puisque cette interaction est à

bénéfice réciproque : la plante assure sa reproduction en même temps que l'insecte se nourrit le plus souvent du pollen et nectar de la fleur (Traveset & Richardson, 2014).

Il existe de nombreux insectes en capacité de polliniser, dont on peut mesurer l'efficacité pollinisatrice *via* plusieurs indices tenant compte du nombre de visites sur la fleur et de la quantité de pollen déposé sur cette fleur par l'insecte (Willcox et al., 2017). L'efficacité de pollinisation peut ainsi être établie à l'échelle individuelle, de l'espèce ou de la communauté d'insectes. Les insectes qui, en butinant, permettent la pollinisation, sont donc dits pollinisateurs. Tous les insectes ne sont pas des pollinisateurs, mais il existe tout de même plusieurs milliers d'espèces pollinisatrices réparties en grandes catégories taxonomiques, dont certaines sont évoquées dans la partie suivante de cette introduction.

## II. Les différents types de pollinisateurs des espaces agricoles

### Les abeilles sauvages

*Près de 1000 espèces en France mais un recensement exhaustif complexe : l'utilité d'une meilleure connaissance des espèces*

On dénombre entre 800 et 1000 espèces d'abeilles sauvages (clade des Anthophila) en France (Boyer, 2015), plus de 2000 en Europe (Rasmont et al., 2017), et plus de 20 000 dans le monde (Winfrey et al., 2011). Elles appartiennent aux familles Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae, Anthophoridae, Melittidae ou encore Apidae (Boyer, 2015 ; Falk & Lewington, 2015). Mais ces espèces restent peu connues (Hanson, 2018). Bien qu'elles constituent le groupe majeur de pollinisateurs en Europe (Klein et al., 2007), leur grande diversité spécifique et fonctionnelle ne permet pas une connaissance exhaustive de chaque espèce (Wood et al., 2020). En effet, au-delà de la diversité spécifique, la diversité fonctionnelle des abeilles sauvages reste tout autant lacunaire bien qu'essentielle (Drossart & Gérard, 2020). Pour preuve, peu de publications s'intéressent aux abeilles sauvages proportionnellement à l'abeille domestique européenne, *Apis mellifera* (Fig. 11).

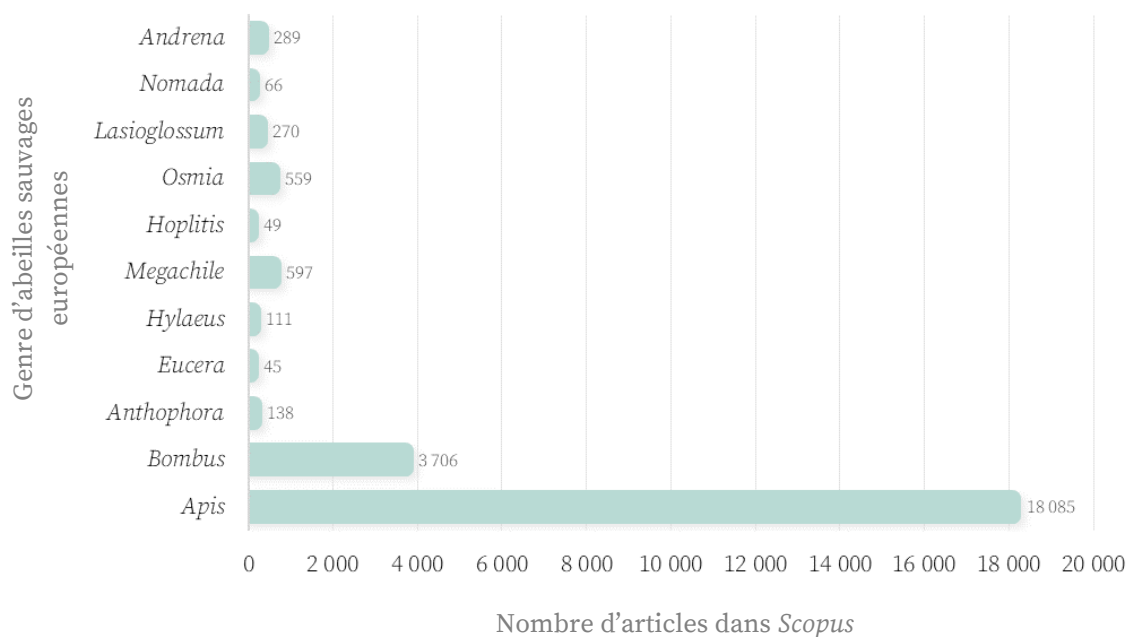


Fig. 11.

**Nombre de publications** (limitées aux articles) **enregistrées dans Scopus** (présence du mot dans les titres et/ou mots-clés) pour les dix genres d'abeilles regroupant le plus d'espèces en Europe et pour le genre *Apis* (une seule espèce : *Apis mellifera*). Les genres sont rangés par ordre décroissant de diversité spécifique en Europe (du plus grand nombre d'espèces contenues dans le genre en haut au plus petit nombre d'espèces en bas).

**Inspirée et réactualisée de Wood et al., 2020, *Apidologie*.**

L'absence de données de qualité sur la distribution et l'abondance de ces espèces est aussi un frein à l'étude de l'état des différentes populations de ces espèces (Brown & Paxton, 2009 ; Schatz et al., 2021 ; Winfree, 2010) : sans indication sur le lieu de vie, les traits et l'occurrence des espèces sauvages, il est éminemment complexe de mesurer leur déclin et d'établir des stratégies de conservation efficaces. Malgré la mise en place d'une Liste Rouge des espèces d'abeilles menacées à l'échelle de l'Europe et de nombreux pays européens (Drossart et al., 2019 ; Nieto et al., 2014), ainsi que de listes des espèces présentes aux échelles nationales ou régionales (par ex. Falk & Lewington, 2015 ; Geslin et al., 2016 ; Mudri-Stojnić et al., 2021 ; Rasmont et al., 2005), des lacunes persistent sur la connaissance des espèces (Fig. I2), notamment en France (Schatz et al., 2021). Cependant, la meilleure connaissance des espèces d'abeilles sauvages sur notre territoire reste un des éléments-clés du *Plan national d'actions « France Terre de pollinisateurs »*<sup>1</sup> (Gadoum & Roux-Fouillet, 2016) mis en place par le Ministère de l'Environnement (2016-2020), ainsi que du *Plan national en faveur des insectes pollinisateurs et de la pollinisation*<sup>2</sup> (2021-2026) par le Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation et le Ministère de la Transition écologique.



**Fig. I2.**

**Statuts des espèces d'abeilles sauvages européennes recensées, d'après la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN).**

**Inspirée du rapport IPBES, 2016.**

### *Une grande diversité spécifique à l'origine d'une complémentarité écologique, aujourd'hui fragilisée*

Les espèces d'abeilles diffèrent les unes des autres par leurs caractéristiques écologiques. Par exemple, on trouve différents types de comportements chez les abeilles sauvages, de solitaire à social en passant par parasite (Falk & Lewington, 2015).

<sup>1</sup> <https://pollinisateurs.pnaopie.fr/plan-national/>

<sup>2</sup> <https://agriculture.gouv.fr/plan-national-en-faveur-des-insectes-pollinisateurs-et-de-la-pollinisation-2021-2026-DP>



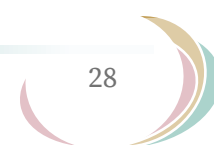
Ainsi, certaines ont un comportement qualifié de parasite, commun à plusieurs espèces d'oiseaux ou d'araignées : le cleptoparasitisme. Généralement, le cleptoparasitisme consiste chez les abeilles à l'intrusion d'un parasite dans le nid d'un individu hôte puis sa ponte d'œufs dans des cellules déjà approvisionnées et occupées (Cardinal et al., 2010). On estime à, *a minima*, 20% la proportion de ces abeilles cleptoparasites parmi l'intégralité des espèces d'abeilles dans le monde (Hanson, 2018). C'est par exemple le cas des espèces du genre *Nomada*, dont on compte plus de 80 espèces en France (Boyer, 2015), et dont la larve se nourrit des œufs d'Andrenidae et des réserves de nourriture présentes dans le nid cleptoparasité.

Parallèlement, l'eusocialité est un comportement propre à seulement certaines espèces d'abeilles, à travers une socialité dotée d'une forte structure hiérarchique et organisée en castes. Dérivée d'une socialité classique, l'eusocialité résulte d'une vie en communauté sur plusieurs générations, ainsi que la division du travail, l'altruisme et la stérilité de certaines castes (E. Wilson, 2013). Elle concerne peu d'espèces d'abeilles. C'est notamment le cas de l'abeille mellifère *Apis mellifera* (cf. pages 32-33 du présent manuscrit) et de certains bourdons. L'espèce eusociale *A. mellifera* n'est pas une espèce considérée comme sauvage, contrairement aux bourdons, dont on compte une quarantaine d'espèces en France.

Parmi toutes les autres espèces d'abeilles, assez peu sont sociales, à l'exception de celles des familles Halictidae et Anthophoridae chez lesquelles on rencontre des prémices de socialité (Gibbs et al., 2012). Pourtant, être solitaire ne signifie pas pour autant ne pas être grégaire. En effet, bien que certaines espèces telles que les abeilles maçonnes soient exclusivement solitaires (une seule femelle par nid), beaucoup d'autres vivent en agrégations (amas de nids dans une zone géographique restreinte). Certains avancent l'idée d'une dilution du risque de prédation ou de parasitisme pour leur progéniture, ou encore de l'insuffisance de lieux répondant aux optimums de nidification de l'espèce considérée (Hanson, 2018). De même, la variabilité génétique étant faible au sein des abeilles sauvages, une parenté proche entre individus d'une même agrégation permettrait une protection altruiste des nids, et une perpétuation de gènes communs en protégeant le nid d'une femelle adjacent au sien, par philopatrie (voir Fortel, 2014 ; Shields, 1982 ; Yanega, 1990).

Les sites de nidification propres à chaque espèce sont donc un des facteurs limitants à la présence des abeilles. Bien que 80% des abeilles sauvages soient terricoles (Boyer, 2015), la variabilité des sites de nidification optimaux entre les espèces nécessite la présence d'une panoplie d'éléments dans leurs habitats : cavités (pour les espèces maçonnes), sol sablo-argileux ou pelouses sèches (pour les espèces fouisseuses), bois mort, ou encore coquilles d'escargots (Boyer, 2015). Pourtant, l'agriculture moderne a contribué à la destruction de ces habitats, a obligé les espèces à se délocaliser plus loin et à se confiner dans des sites plus épargnés, richement diversifiés en fleurs mais de plus en plus rares (Goulson, 2014).

Ainsi, le second facteur limitant essentiel à la présence des abeilles sauvages est la présence de ressources florales adaptées aux pollinisateurs, donc diversifiées. Par le



biais de mécanismes coévolutifs, tout un ensemble de caractéristiques florales d'une plante détermine sa visite ou non par un pollinisateur en particulier – à commencer par la morphologie de la fleur. Les fleurs en forme de disque sont les plus simples d'accès pour la plupart des pollinisateurs et sont dites « actinomorphes » (symétrie radiale). En revanche, les fleurs plus complexes telles que les bilabiées sont dites « zygomorphes » (symétrie bilatérale). Ces dernières imposent un angle d'approche, une taille et une morphologie bien particulières aux insectes ciblés pour leur pollinisation. Les abeilles voulant s'y nourrir doivent donc posséder des traits comme une langue longue pour s'y faufiler et y atteindre le nectar, à l'instar des papillons mais à l'inverse des syrphes – deux groupes de pollinisateurs que nous verrons dans la partie suivante. De la même manière, une plante trop souple ne permettra pas de maintenir des bourdons (*Bombus* sp.) en place sur sa corolle, au contraire de fleurs à la tige très raide (Goulson, 2014). Des plus petites espèces (telles que les *Lasioglossum*, moins d'un centimètre), aux plus grosses (telles que les *Xylocopa*, pouvant mesurer jusqu'à trois centimètres), toutes les abeilles ont en commun de pouvoir trouver des ressources florales qui leur correspondent, tant en termes de morphologies que de phénologies, de comportements et d'odeurs (composés organiques volatils). Cette diversité requise pour une pollinisation optimale et un écosystème stable peut donc être interspécifique, mais aussi intraspécifique. En effet, au sein même d'une espèce, la variabilité morphologique peut être grande : par exemple, chez les espèces de *Bombus*, les ouvrières sont de taille très variable, dépendant de leur rôle dans la colonie (Goulson, 2014). La diversité des abeilles, intra- ou interspécifique, est donc associée à une grande diversité des fleurs, et inversement. Mais cette diversité conjointe tend à décroître fortement (Fried et al., 2009 ; Meyer et al., 2013 ; Potts et al., 2010). La sélection des plantes, ornementales ou de cultures, déstabilise les communautés d'abeilles sauvages, ces plantes étant mal adaptées aux traits des pollinisateurs ou ne produisant plus de pollen. A titre d'exemple, les « fleurs doubles » prisées dans les jardinerie et possédant une double corolle (plusieurs rangées de pétales), empêchent l'accessibilité au cœur de la fleur ainsi que le butinage par les insectes à cause de leur nombre réduit d'étamines (Goulson, 2014), mais sont pourtant très présentes dans nos jardins.

## *Les autres pollinisateurs sauvages principaux*

### *Les syrphes : des Diptères pollinisateurs et résilients*

Un autre groupe de pollinisateurs, les Syrphidae, dits « syrphes », sont avec les Bombyliidae et Tachinidae les principaux diptères visiteurs de fleurs. Les syrphes forment la famille pollinisatrice la plus importante chez ces diptères, avec plus de 6000 espèces (Winfrey et al., 2011). Cette famille contient de nombreuses espèces dites généralistes, c'est-à-dire qui peuvent interagir avec une grande diversité de fleurs (Dunn

et al., 2020). Leur diversité morphologique est cependant forte, et leur degré de généralisme (ou de spécialisation) dépend de l'espèce. On trouve des espèces avec un grand corps et une langue courte, limitant ainsi l'accès à certaines fleurs, et d'autres espèces plus petites mais avec une longueur de langue plus conséquente (Moquet et al., 2018).

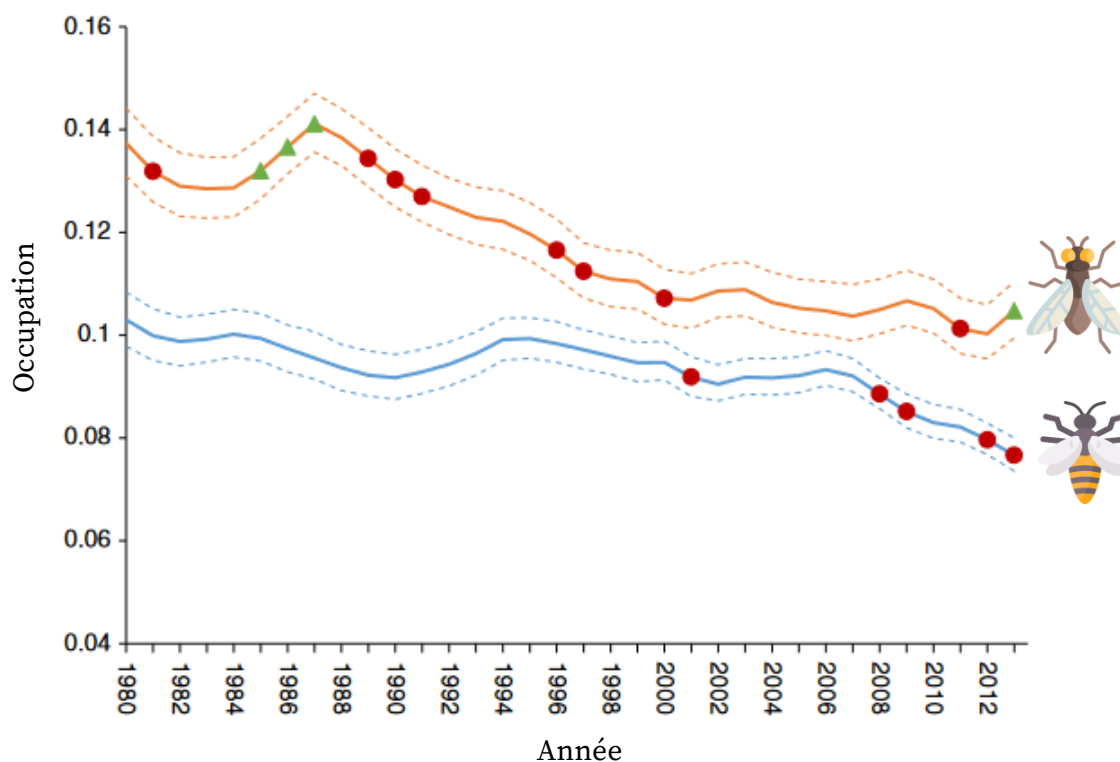


Fig.I3.

**Variations temporelles d'occupation de l'espace par les abeilles** (pour  $n = 139$  espèces d'abeilles modélisées en bleu) **et les syrphes** (pour  $n = 214$  espèces de syrphes modélisées en orange). La modélisation de l'occupation de l'espace est définie comme la proportion de cellules d'1 km occupées par des espèces d'abeilles ou de syrphes dans les zones étudiées en Grande-Bretagne, chaque année entre 1980 et 2013. Par exemple, une valeur d'occupation de 1 indique que l'espèce occupait chaque cellule de grille de 1 km incluse dans l'étude (12 849 pour les syrphes et 12 076 pour les abeilles). Les lignes de tendance montrent l'occupation moyenne par les abeilles et les syrphes, accompagnées des intervalles de confiance à 95% (délimités par des lignes pointillées). Les symboles représentent les années avec des diminutions (cercles rouges) ou des augmentations (triangles verts) notables par rapport à l'année précédente. Les années notables ont été définies comme celles où la limite supérieure ou inférieure de l'intervalle de confiance à 95% pour la dérivée première de l'occupation (c'est-à-dire la différence entre les années adjacentes :  $n$  et  $n-1$ ) n'est pas égale à zéro, ce qui correspondrait sinon à une tangente horizontale.

**Issue et traduite de Powney et al., 2019, Nat. Commun.**

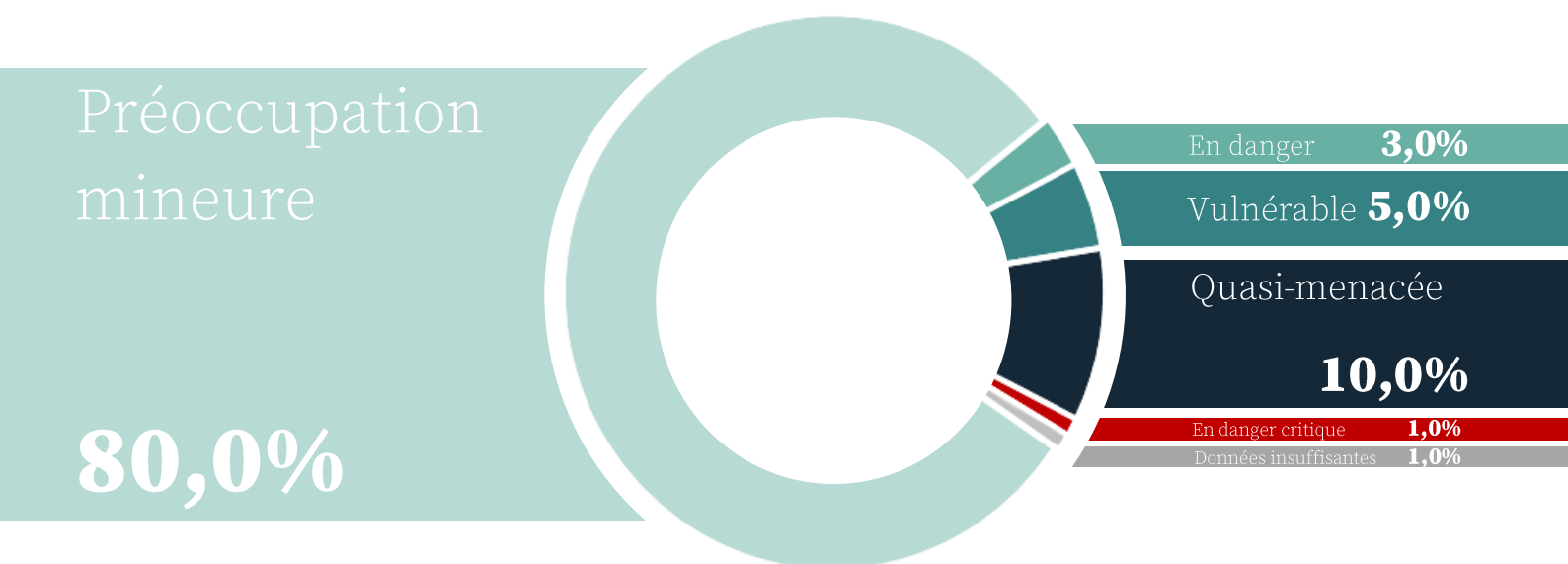
En milieu agricole, certaines espèces de syrphes, par ex. *Eristalis tenax* ou *Episyrphus balteatus*, visitent et pollinisent fortement les plantes de cultures, telles que le colza (Jauker & Wolters, 2008 ; Rader et al., 2009, 2016). Les syrphes sont ainsi connus pour être résistants et résilients aux modifications des paysages agricoles : ils persistent là où les espèces d'abeilles ne le peuvent pas (Jauker et al., 2009), même si les syrphes restent un groupe auquel la littérature s'intéresse peu (Kearns, 2001 ; Rader et al., 2016).

De fortes différences fonctionnelles et écologiques séparent le principal groupe de pollinisateurs – les abeilles – de ce groupe des syrphes. En effet, les syrphes ont un mode

de vie relativement éloigné de celui des abeilles : les individus au stade larvaire ont un régime alimentaire aphidiphage, phytophage ou détritovore (Dussaix, 2013 ; Powney et al., 2019), bien qu'ils se nourrissent de pollen et de nectar une fois adulte. Leur prédisposition à l'aphidiphagie à l'état larvaire leur permet d'être utilisés dans le bio-contrôle, à l'instar des coccinelles, en tant que prédateurs de pucerons (Pineda et al., 2007). Bien qu'adaptés aux contraintes des paysages agricoles, il n'en reste pas moins que les syrphes ont aussi vu leurs populations décliner ces dernières années, mais d'une manière moins abrupte que les abeilles. En effet, Powney et al. (2019) montrent une diminution régulière de la présence des syrphes depuis les années 1980, alors que les abeilles ont décliné plus sévèrement depuis la fin des années 2000 (Fig. I3).

### Les papillons : des insectes indispensables mais vulnérables

Les papillons de jour appartiennent à l'ordre des Lépidoptères, mais en représente moins de 5% (14 500 espèces), le reste étant des mites ou papillons de nuit (Winfree et al., 2011). Ces insectes, pour la plupart nectarivores (mais sans consommation de pollen), sont très diversifiés et ont une action complémentaire à celles des abeilles et syrphes. En effet, bien que montrés comme moins efficaces en termes de dépôt de pollen et de fréquence de visites des fleurs (Sahli & Conner, 2007), ils permettent un déplacement du pollen sur de longues distances (Winfree et al., 2011) – parfois même par l'intermédiaire de migrations (Spieth & Cordes, 2012). Mais les papillons sont fortement affectés par les pratiques agricoles (Johst et al., 2006), en particulier les espèces spécialistes ayant des besoins de ponte sur des plantes particulières (Johst et al., 2006 ; Winfree et al., 2011).



**Fig. I4.** Statuts des espèces de papillons européens recensées, d'après la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN).  
Inspirée du rapport IPBES, 2016.

En résulte un fort déclin de ces espèces en Europe associé à la dégradation de leur habitat et la diminution drastique des prairies (Warren et al., 2021), auquel la plus grande

attention est portée. Classiquement, le biais taxonomique dans la protection des espèces est déjà bien connu en faveur des vertébrés plutôt que des invertébrés (par exemple seulement 0,06% des invertébrés sont concernés par les projets européens LIFE<sup>3</sup>, contre près d'un quart des mammifères) (Mammola et al., 2020 ; Troudet et al., 2017), mais ce biais existe aussi entre taxons d'invertébrés. Ainsi, plus de 50% des insectes répertoriés par les diverses listes d'espèces protégées et mesures de protection en Europe du Nord sont des Lépidoptères (Duffus & Morimoto, 2022), comme en atteste aussi les données quasi-exhaustives de la Liste Rouge européenne des espèces de papillons menacées (Fig. I4). Un intérêt équivalent et une meilleure évaluation des espèces en danger chez les autres taxons pollinisateurs est donc d'actualité pour la communauté scientifique (Leandro et al., 2017 ; Mammola et al., 2020).

## L'abeille domestique (*Apis mellifera*)

### Les raisons d'une dominance

L'espèce pollinisatrice la plus connue est l'abeille dite domestique ou mellifère. Les populations de cette abeille peuvent être constituées d'individus « domestiqués », c'est-à-dire gérés par des apiculteurs dans des ruches artificielles, ou bien « féraux », c'est-à-dire des individus domestiqués retournés à l'état sauvage – et il est impossible de déterminer à quelle catégorie un individu observé de manière isolée appartient (Cane & Tepedino, 2017). On dénombre une seule espèce d'abeille domestique du genre *Apis* en Europe, *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apoidea, Apidae, *Apis* sp.), mais plusieurs en Asie. Domestiquée il y a plus de 4000 ans (Crane, 1990), l'abeille domestique *A. mellifera* est une espèce indigène d'Afrique et d'Eurasie (Michener, 1974) qui ne fut introduite en Amérique du Nord et en Australie qu'après le XVII<sup>ème</sup> siècle (Goulson, 2003). Bien qu'elle ne soit pas la seule espèce de pollinisateur à avoir été domestiquée (par ex. *Bombus terrestris* et *Megachile rotundata*), *A. mellifera* a l'avantage – au-delà de son utilité comme pollinisatrice – d'être à l'origine de la production de miel (Aizen & Harder, 2009). Cette production de miel, dont la majeure partie des abeilles ne sont pas capables, représente une valeur économique non négligeable de près de trois milliards d'euros par an, avec une demande d'importation accrue de la part des pays est-asiatiques (Kohsaka et al., 2017 ; Wakgari & Yigezu, 2021).

Outre cet avantage économique majeur, *A. mellifera* possède un mode de vie particulier. Espèce eusociale par excellence, l'abeille domestique est – à l'instar de la plupart des espèces de fourmis (Bellman, 2019) – à la tête de ce que l'on appelle des colonies. En Europe, on trouve en moyenne 0,5 colonie par km<sup>2</sup> (Visscher & Seeley, 1982). Ces colonies pluriannuelles comportent trois castes interdépendantes (la reine, les ouvrières et les mâles) et le nombre d'individus dans une ruche peut dépasser 40 000 (Rollin & Garibaldi, 2019). Ces individus, en fonction de leur période de naissance,

<sup>3</sup> [https://cinea.ec.europa.eu/programmes/life\\_en](https://cinea.ec.europa.eu/programmes/life_en)

peuvent vivre jusqu'à plusieurs mois. On dénombre au maximum 40% d'ouvrières butineuses de pollen ou de nectar parmi la colonie (van der Steen, 2015).

Fait très difficilement démontrable pour les autres espèces, l'abeille domestique possède également de nombreuses capacités quant à la recherche de nourriture pour la colonie : les ouvrières peuvent par exemple économiser de l'énergie en ne volant qu'aux heures où leurs plantes préférentielles secrètent du nectar (D. Moore, 2001). Elles peuvent aussi utiliser un ensemble complexe de repères visuels pour reconnaître l'endroit d'une ressource précédemment visitée (Dyer et al., 2008), communiquer l'emplacement de ressources à d'autres ouvrières par l'intermédiaire de « danses » (Von Frisch, 1965), ou encore voler à plusieurs kilomètres de la ruche pour leur alimentation (Beekman & Ratnieks, 2000).

### *Une espèce mise à mal par le Colony Collapse Disorder*

Depuis le début des années 1990 (Watanabe, 1994), l'espèce *A. mellifera* fait face à un déclin notamment dû au syndrome d'effondrement des colonies (CCD : *Colony Collapse Disorder*), un phénomène accentué à partir du milieu des années 2000 (vanEngelsdorp et al., 2009). Ce syndrome décime de plus en plus de populations, avec des causes potentielles multiples : exposition aux pesticides (Desneux et al., 2007 ; vanEngelsdorp et al., 2010), dégradation de l'habitat, parasitisme par *Varroa destructor* (acarien d'Asie du Sud-Est ; Reams & Rangel, 2022) ou encore changement climatique (Potts et al., 2010). Avec cette disparition progressive, certains scientifiques et économistes ont cherché à quantifier le service écosystémique porté par les abeilles domestiques, et son potentiel remplacement par les espèces sauvages (Ghazoul, 2005), comme expliqué dans la troisième partie de cette introduction.

### III. La dichotomie entre pollinisateurs sauvages et abeilles domestiques dans la littérature

*Le plus efficace des pollinisateurs ? La participation de l'abeille domestique au service écosystémique de pollinisation comparée à celle(s) des autres espèces*

#### *Les origines d'un piédestal*

L'abeille domestique participe à un ensemble de services, notamment écosystémiques, économiques et culturels. Par exemple, ces abeilles mellifères sont à l'origine de l'intégralité des bénéfices en apiculture, et par conséquent indirectement d'une valeur culturelle importante (Potts et al., 2016). Cependant, les pollinisateurs sauvages apportent eux aussi des services. Ainsi, autrefois considéré comme équivalent à 15% de celui porté par *A. mellifera*, le service naturel de pollinisation lié aux pollinisateurs sauvages a récemment été ré-estimé comme étant 1,82 fois supérieur à celui de l'abeille domestique (en Afrique du Sud ; Allsopp et al., 2008), représentant une valeur économique trois fois supérieure.

L'abeille domestique est communément considérée comme une alliée essentielle dans la pollinisation de nombreuses fleurs grâce à son comportement social (Crane, 1990), sa facilité de gestion (Morse, 1991) ainsi que sa capacité à communiquer rapidement la localisation des ressources à ses congénères (Von Frisch, 1965), comme évoqué dans la partie précédente. Ainsi, dans les cultures dites entomophiles (pollinisateurs-dépendantes), *A. mellifera* est très souvent considérée comme le principal pollinisateur (Howlett et al., 2019 ; Stein et al., 2017). Par exemple, sur le continent africain, le rôle de l'abeille domestique est prépondérant (Stein et al., 2017). C'est elle qui effectue le plus de visites sur les cultures de coton et de sésame, permettant une augmentation du poids de graines, du poids des fibres et de la mise en place du fruit : la disparition de celle-ci pourrait entraîner de graves répercussions sur la productivité agricole des pays africains. Mais, bien qu'évidente, l'activité accrue de pollinisation de l'abeille domestique ne permet pas d'affirmer sa place au sommet de la hiérarchie en termes d'efficacité, en comparaison avec les autres insectes. Cette question reste très débattue dans le milieu scientifique, en partie à cause de la dominance d'*A. mellifera* sur la scène internationale (Geslin et al., 2017), et surtout à cause du caractère contexte-dépendant et culture-dépendant de cette question.

## *Une controverse et une opposition permanente : tout dépend du type de culture agricole*

La controverse apparaît dès le début des années 1990. Corbet et al. (1991) proposent alors des mesures de conservation des espèces sauvages et une augmentation des effectifs de populations sauvages pour contrer un déclin imminent des pollinisateurs. Morse (1991) leur répond que la réaction à avoir face au déclin est d'utiliser davantage de colonies d'abeilles domestiques car les abeilles sauvages ne peuvent se substituer à *A. mellifera*. Certains tendent même à relativiser la notion de « déclin des pollinisateurs », insistant sur le fait que c'est majoritairement *A. mellifera* qui disparaît, et que de nombreuses espèces non-*Apis* peuvent accomplir la pollinisation des cultures à sa place (Ghazoul, 2005), alors que d'autres rétorquent que compter sur seulement quelques espèces sauvages généralistes pour maintenir les cultures n'est pas viable (Steffan-Dewenter et al., 2005). Le débat revient au début des années 2010 quand Aebi & Neumann (2011) affirment que « l'abeille domestique est un pollinisateur agricole essentiel », mais qu'Ollerton et al. (2012) contrent cette idée : la pollinisation des cultures serait pour eux majoritairement assurée par les syrphes et les abeilles sauvages, comme démontré outre-Manche (Breeze et al., 2011). Aebi et al. (2012) répondent alors que le rôle prépondérant des abeilles sauvages dans les cultures n'est valable que pour le Royaume-Uni et qu'il manque des informations au niveau mondial, remettant en cause par la même occasion les conclusions de Breeze et al. (2011).

En effet, il est complexe d'estimer la participation d'*A. mellifera* au service de pollinisation en général. Dans la littérature, très peu d'articles abordent la problématique de manière globale. La plupart se concentrent sur un pays ou une région donnée : il semble évident qu'à l'instar de divers processus écologiques et climatiques, tous les facteurs biotiques et abiotiques interagissant sont difficiles à appréhender à grande échelle. Malgré tout, Garibaldi et al. (2013) indiquent qu'à l'échelle de tous les continents, la capacité de transformation de la fleur en fruit (phase de nouaison) est augmentée dans tous les cas par les insectes sauvages mais seulement dans moins de 2 cas sur 10 par *A. mellifera*. La pollinisation par les insectes sauvages est aussi de meilleure qualité : le dépôt de pollen des pollinisateurs sauvages entraîne une nouaison plus forte que celui des abeilles domestiques. Cela est dû aux comportements des différentes castes de la colonie. En effet, le comportement de l'espèce *A. mellifera* tend à limiter la pollinisation croisée car les transferts se font souvent entre fleurs d'un même individu végétal.

Ainsi, les pollinisateurs sauvages sont parfois considérés comme de meilleurs alliés des cultures, non pas parce qu'ils sont strictement plus efficaces, mais parce qu'ils visitent davantage les fleurs (Rader et al., 2016). Il apparaît donc dans la littérature un rôle sous-estimé des abeilles sauvages comparé à celui d'*A. mellifera* (Gill et al., 2016). En découle la mise en place de stratégies permettant aux abeilles sauvages, et notamment aux bourdons, de voir leurs populations croître et ainsi d'améliorer la pollinisation et de contrebalancer le syndrome d'effondrement des colonies qui touche les populations d'abeilles domestiques dans certaines zones du globe (Klein et al., 2007). Par exemple, dans les milieux insulaires tels que la Nouvelle-Zélande (Rader et al., 2009), certains pollinisateurs peuvent se montrer aussi efficaces dans le temps et l'espace que l'abeille



domestique, et peuvent donc être un filet de sécurité face à quelques-uns des problèmes qui touchent cette dernière – bien que beaucoup de facteurs de déclin soient communs à tous les pollinisateurs (Gill et al., 2016). Par conséquent, si on leur fournit les ressources nécessaires, ces pollinisateurs sauvages pourraient se substituer à *A. mellifera*. De la même manière, en Angleterre, des recherches ont démontré que même avec une densité de ruches conséquente, les abeilles domestiques ne pourraient polliniser de façon optimale qu'un peu plus de 10% des cultures (Breeze et al., 2011). En partant du principe que 70% de la pollinisation des cultures britanniques était assurée par les abeilles domestiques en 1984, et qu'en 2007 ce chiffre tombait à 34%, alors même que les rendements augmentaient de 54% la même année, les auteurs conjecturent une forte contribution des insectes sauvages à la pollinisation. De plus, en Amérique du Nord (étude sur la citrouille *Cucurbita pepo* de Petersen et al., 2013), l'ajout d'abeilles domestiques dans les cultures d'où elles étaient originellement absentes ou moins présentes n'a eu aucun effet significatif sur les rendements : la pollinisation par les espèces sauvages était suffisante. Ainsi, l'efficacité de pollinisation d'*A. mellifera* a été montrée comme très largement corrélée au grand nombre d'individus dans chacune des cultures. Du point de vue de l'efficacité par individu, les bourdons (*Bombus* sp.) semblent pouvoir récolter bien plus de pollen que les abeilles domestiques (Frier et al., 2016 ; Howlett et al., 2019). Sur le bleuët à feuilles étroites *Vaccinium angustifolium* (Frier et al., 2016 ; Javorek et al., 2002), le dépôt de pollen par les bourdons et les abeilles solitaires du genre *Andrena* est beaucoup plus grand que celui des abeilles domestiques, qui doivent effectuer quatre fois plus de visites pour avoir la même efficacité. De la même manière, sur le chèvrefeuille bleu *Lonicera caerulea* (Frier et al., 2016), et malgré son affinité pour cette plante et sa capacité à la polliniser, l'abeille domestique reste moins efficace en termes de dépôt de pollen et de rapidité de visite que les bourdons (*Bombus* sp.) et les osmies (*Osmia* sp.).

## *La cooccurrence des abeilles domestiques et des pollinisateurs sauvages dans un contexte de déclin généralisé des pollinisateurs*

### *L'intérêt d'une grande diversité de pollinisateurs co-occurents en milieu agricole*

Comme nous venons de le voir précédemment, il semblerait que les capacités de pollinisation des paysages agricoles par les différentes espèces de pollinisateurs sauvages et domestiques soient culture-dépendantes. La pollinisation varie en fonction de la morphologie des pollinisateurs (Westerkamp & Gottsberger, 2000), de leur comportement (Garibaldi et al., 2013) et de leur degré de spécialisation vis-à-vis des ressources (Ghazoul, 2005). Il ressort de la littérature que la meilleure des pollinisations résulterait d'une grande diversité de pollinisateurs (Garibaldi et al., 2013 ; Loy & Brosi, 2022 ; Rader et al., 2016). L'assurance écologique qu'apporteraient les communautés diversifiées de

pollinisateurs serait ainsi le seul consensus sur l'efficacité de pollinisation dans les cultures : une grande diversité et complémentarité de morphologies, de phénologies et de comportements des insectes permettrait de polliniser une grande diversité de fleurs (Fontaine et al., 2005 ; Hoehn et al., 2008 ; Martins et al., 2015 ; Winfree et al., 2018). Mais il n'est pas toujours facile de faire cohabiter une grande diversité d'espèces, générant parfois des chevauchements de niches écologiques voire même de la compétition interspécifique, comme l'expose la prochaine partie de cette introduction.

### *Apis mellifera vs le reste du monde : les problématiques de recouvrement de niche et de compétition interspécifique*

L'attention portée aux abeilles domestiques du fait de leur action de pollinisation des cultures, popularisées par la société et l'industrie apicole, a fait bondir le nombre de ruches depuis quelques années, y compris hors de l'aire de répartition naturelle de l'espèce (Geldmann & González-Varo, 2018 ; Geslin et al., 2017). A noter que cette gestion de l'action de pollinisation par la domestication de pollinisateurs a même été étendue à des espèces d'osmies et de bourdons, là encore en dehors de leur aire de répartition initiale (Krunić & Stanisavljević, 2006 ; Velthuis & van Doorn, 2006). De plus, depuis l'apparition du *Colony Collapse Disorder* au milieu des années 2000 (vanEngelsdorp et al., 2009), une attention particulière est vouée à l'abeille domestique (L. G. Moore & Kosut, 2013), donnant lieu à des élans d'actions de conservation et de sensibilisation (Geldmann & González-Varo, 2018).

Certes les populations de l'espèce *A. mellifera* sont en déclin, mais il est important de préciser que c'est aussi le cas des populations de pollinisateurs sauvages (Billaud et al., 2021 ; Ollerton et al., 2014). Au-delà des facteurs tels que la dégradation de l'habitat, les pesticides et le réchauffement climatique (Potts et al., 2010), ce déclin des pollinisateurs sauvages pourrait être associé à l'interaction entre les pollinisateurs sauvages et l'abeille domestique, à travers la compétition pour les ressources florales. La compétition – interaction mutuellement négative – est définie par Birch (1957) comme l'utilisation de ressources communes entre plusieurs êtres vivants (de même espèce ou non) alors que la ressource est en quantité insuffisante, ou bien la nuisance (réciproque ou non) entre ces êtres vivants lors de l'accès à une ressource en quantité suffisante. Cette compétition peut donc se faire directement par « interférence », mais aussi de manière indirecte par « exploitation » (Nicholson, 1954 ; Park, 1954 ; Wootton, 1994). La compétition par interférence est illustrée par cet exemple classique de la littérature : le comportement agressif de certains oiseaux entre eux, à la recherche de postes d'observations ou de postes de chant au sein de la cime des arbres (Udvardy, 1951). En revanche, la compétition par exploitation est une compétition pour la ressource causée par un recouvrement des « niches écologiques » des espèces en termes de ressources. Par niche écologique, on entend une place ou un « hyper-volume » propre à chaque espèce vivante, représentant par chacun de ses axes une ressource limitante (alimentaire, spatiale, etc.) ou une condition limitante (température, acidité, etc.) à la survie de l'espèce considérée (Hutchinson, 1957). Prenons l'exemple suivant : le fort taux de mortalité des larves de

deux espèces de mouches à viande placées en même nombre sur leur ressource carnée préférentielle en quantité limitée, sans qu'aucune interférence directe ne soit constatée (Ullyett, 1950). C'est cette compétition, par exploitation, qui est la plus étudiée entre les pollinisateurs domestiques et sauvages : dans ce cas précis, on parle de compétition pour la ressource alimentaire.

Les ressources alimentaires principales des pollinisateurs sont les ressources florales qui leur offrent pollen et nectar : les insectes pollinisateurs utilisent le pollen comme source de protéines, de vitamines et de lipides, et le nectar comme source de sucres, d'acides aminés et d'eau (Falk & Lewington, 2015 ; Mackowiak, 2009). Chez plusieurs groupes de pollinisateurs, c'est un mélange de ces deux composés qui constitue le régime majoritaire des larves. La quantité et la qualité de la nourriture dont la larve dispose déterminent la masse de l'individu à l'émergence (sortie de l'œuf ou de la cellule) (Bosch & Vicens, 2002 ; Vanderplanck et al., 2014), et par conséquent son développement et ses capacités de survie en cas de disette post-émergence (Moerman et al., 2017 ; Schenk et al., 2018). Cependant, il s'avère que l'apiculture et la présence de ruches d'*A. mellifera* auraient un impact négatif sur l'accès à la ressource des pollinisateurs sauvages et par conséquent sur le maintien de leurs populations (Geldmann & González-Varo, 2018 ; Geslin et al., 2017), et par ricochet un effet négatif sur les communautés végétales elles-mêmes et le succès reproducteur de ces plantes (Magrath et al., 2017).

Des données sur la pression de compétition exercée par l'abeille domestique existent sur tout type de pollinisateur sauvage en milieu agricole : par exemple, la présence d'*A. mellifera* dans les champs cultivés réduit la densité de certains insectes sauvages, par ex. les syrphes (S. A. M. Lindström et al., 2016). Néanmoins, la littérature aborde plus amplement la problématique de compétition entre abeilles (sauvages et domestiques) uniquement. Ainsi, Goulson & Sparrow (2009) ont remarqué que dans les terres arables d'Ecosse, la taille des ouvrières de quatre espèces de bourdons diminuait significativement avec la présence de ruches d'*A. mellifera* aux alentours, car les individus recevraient possiblement moins de ressources au stade larvaire du fait de la compétition, affectant leur développement. De plus, la fréquence de visites des fleurs et la largeur de la niche de certaines abeilles sauvages peuvent diminuer avec l'augmentation du nombre d'individus d'*A. mellifera* (Hudewenz & Klein, 2015). En dehors du milieu agricole, il est aussi intéressant de noter qu'une forte abondance de ruches réduit également de moitié l'occurrence des abeilles sauvages et leur succès de butinage dans les aires protégées (Henry & Rodet, 2018). A noter qu'un rucher classique comprenant 40 ruches « prive » les larves de quatre millions d'abeilles sauvages de leur besoin en pollen (Cane & Tepedino, 2017). Au total, ce sont 53% des études qui rapportent un effet négatif des abeilles domestiques sur les abeilles sauvages *via* la compétition pour la ressource (Mallinger et al., 2017). Mais malgré leur dominance sur les autres pollinisateurs, les abeilles domestiques restent une espèce fragile, qui subit elle aussi de plein fouet le déclin inféré des insectes en milieu agricole (Billaud et al., 2021 ; Duchenne et al., 2022 ; Hallmann et al., 2017), et dont la diminution des populations est connue de tous les acteurs de la société.

## *Une question cantonnée aux agrosystèmes ruraux ? Ou quand l'abeille domestique gagne les villes...*

Au-delà des écosystèmes agricoles, la médiatisation du déclin d'*A. mellifera* et la volonté de conservation qui en découle ont même gagné les métropoles (Benjamin & McCallum, 2011 ; Lorenz & Stark, 2015 ; L. G. Moore & Kosut, 2013), où le grand public et les collectivités ont fait naître une apiculture citadine. Par exemple, le nombre d'apiculteurs urbains a doublé dans les mégapoles de Londres et Paris au début des années 2010 (Matsuzawa & Kohsaka, 2021 ; Ropars et al., 2019). Cette tendance relativement récente est multi-factorielle et s'ancre à la fois dans une dimension économique (apiculture traditionnelle) et culturelle (reconnexion à la nature) (Colla & MacIvor, 2017), sans toutefois répondre aux enjeux de la disparition de l'espèce là où elle est la plus utile pour l'humain : le milieu agricole (Lorenz & Stark, 2015). Ainsi, cette expansion de l'espèce en ville – promue indirectement par les politiques et médias comme une action citoyenne voire même comme de l'activisme environnemental (Sponsler & Bratman, 2021) – a engendré la présence de ruches en dehors des zones rurales et agricoles où elles étaient originellement utilisées. Voulue comme vertueuse, cette initiative est à l'origine d'une densité croissante de ruches en zone urbaine ayant un effet négatif avéré sur les populations d'insectes sauvages (MacInnis et al., 2023 ; Renner et al., 2021), notamment en France où le butinage des abeilles sauvages diminue avec l'augmentation de la densité des colonies d'*A. mellifera* (Ropars et al., 2019). Par ailleurs, des doutes subsistent quant à la durabilité de cette apiculture urbaine (Egerer & Kowarik, 2020). Ainsi, certains préconisent la mise en place de réglementations limitant la densité de ruches en milieu urbain – les espaces verts et fleuris ne pouvant supporter l'accroissement continu du nombre de ruches (Casanelles-Abella & Moretti, 2022 ; Matsuzawa & Kohsaka, 2021).

La place centrale accordée à l'abeille domestique *A. mellifera*, que ce soit en milieu urbain ou en milieu agricole, souligne le manque de connaissances des autres types de pollinisateurs au sein de la population générale et dans une moindre mesure au sein des professionnels agricoles (Colla & MacIvor, 2017). Bien qu'espèce emblématique et tête d'affiche du déclin des pollinisateurs, *A. mellifera* est considérée comme indispensable mais ne peut remplacer un certain nombre d'espèces pollinisatrices sauvages.

## IV. L'occupation des sols dans les agroécosystèmes et les ressources florales que les pollinisateurs y trouvent

### *Les cultures non entomophiles*

#### *Une prépondérance dans les plaines agricoles françaises : exemple des cultures céréalières*

La céréaliculture est de première importance en France, elle représente 92 146 km<sup>2</sup>, soit 17% du territoire français métropolitain (FAO, 2021 ; Pognat & Prost, 2021). La France est ainsi le principal producteur européen de ces céréales (19% de la production totale européenne) devant l'Allemagne (12%) (Schils et al., 2018). Les céréales sont des Poaceae, généralement utilisées pour l'alimentation humaine et animale. Il existe plusieurs types de céréales cultivées en France, dont le maïs (*Zea mays*), le sorgho (*Sorghum bicolor*), l'orge (*Hordeum vulgare*), le blé (*Triticum turgidum*, *Triticum aestivum*), l'avoine (*Avena sativa*), le seigle (*Secale cereale*) ou encore le triticales (*×Triticosecale*). Cette culture est toujours en expansion, en France comme dans le monde (par ex. gain de 20% de surface en moins de 25 ans dans les Deux-Sèvres ; Bretagnolle et al., 2018), et la demande annuelle mondiale de céréales atteindra plus de 3,0 Gt d'ici 2050, pour une production mondiale actuelle de 2,8 Gt (Alexandratos & Bruinsma, 2012 ; FAO, 2023).

#### *Des cultures peu attractives pour les pollinisateurs*

Au regard de l'enjeu économique porté par la céréaliculture, cette culture est une des plus intensivement gérées notamment *via* l'utilisation de pesticides, et particulièrement de fongicides (Liu et al., 2015 ; Malinowska et al., 2015 ; Nardelli et al., 2021). Le recours aux pesticides dans ces champs de céréales est depuis longtemps dénoncé comme appauvrissant la biodiversité de pollinisateurs, et pas seulement des abeilles (Rands & Sotherton, 1986).

Au-delà de cette problématique des produits phytosanitaires qui touche de nombreuses monocultures, les cultures céréalières ne sont pas bénéfiques en elles-mêmes aux insectes pollinisateurs. En effet, ces cultures anémophiles ou anémogames produisent généralement du pollen pauvre en protéines (Roulston et al., 2000 ; Somerville, 2001). En agriculture conventionnelle, les champs de céréales et leurs bordures ne sont pas propices à la présence d'espèces pollinisatrices, comme démontré chez les bourdons et les papillons (Pywell et al., 2004, 2005). Cependant, les champs de céréales en agriculture biologique sont eux sources de biodiversité végétale à travers les plantes sauvages qu'ils abritent (Henckel et al., 2015), et participent à améliorer le service de pollinisation dans sa globalité malgré leur anémogamie (Crochard et al., 2022). Ces

plantes sauvages – entomogames – sont retrouvées en bordure de champs, et sont visitées par les abeilles domestiques (Wintermantel et al., 2019) et les pollinisateurs sauvages (Sidemo-Holm et al., 2021). Par exemple, le coquelicot *Papaver rhoeas* est généralement abondant en bord de parcelles de céréales d'hiver (par ex. blé dur, triticale, avoine) (Bretagnolle & Gaba, 2015) et peut représenter jusqu'à 60% des ressources de l'abeille domestique à la fin de printemps (Requier et al., 2015).

## Les cultures à floraison massive

### Le colza : une vision « mono-florale » du printemps

Le colza se désigne scientifiquement par le nom de *Brassica napus* L. subsp. *napus* forma *napus*. Il est utilisé à la fois pour la production d'huile alimentaire et de biocarburants. Le colza est une culture annuelle ou bisannuelle qui représente 9 801 km<sup>2</sup> de surface en France, soit 0,02% du territoire métropolitain – pour une production de plus de trois millions de tonnes (FAO, 2021). C'est la quatrième culture française en termes de surface, derrière le blé, l'orge et le maïs. Malgré sa capacité d'autopollinisation, les rendements du colza sont fortement augmentés par la pollinisation croisée et entomophile (Fig. I5) (Bartomeus et al., 2014 ; Bommarco et al., 2012 ; Perrot et al., 2018). Il est en retour une source de pollen et de nectar pour les insectes pollinisateurs – bien que la récompense varie en fonction des variétés (Mesquida et al., 1991) – et est très abondant dans les paysages lors de son pic de floraison en avril-mai (Fairhurst et al.,

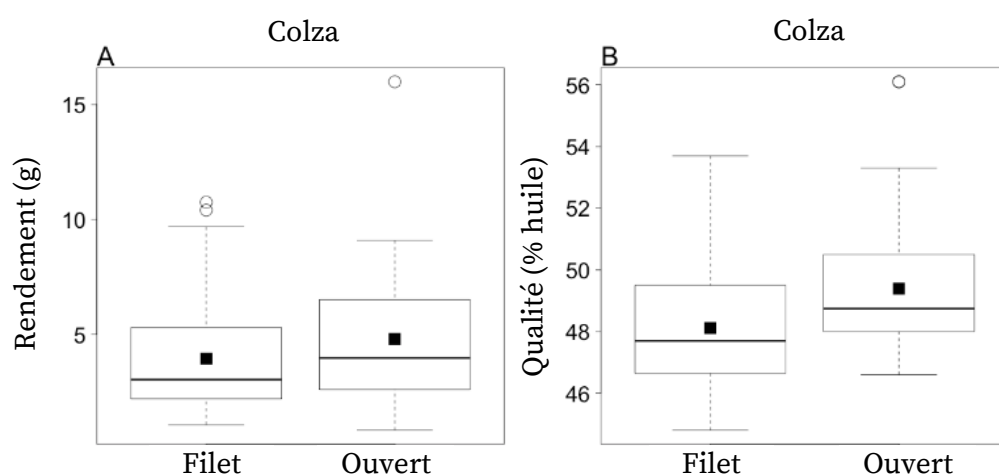
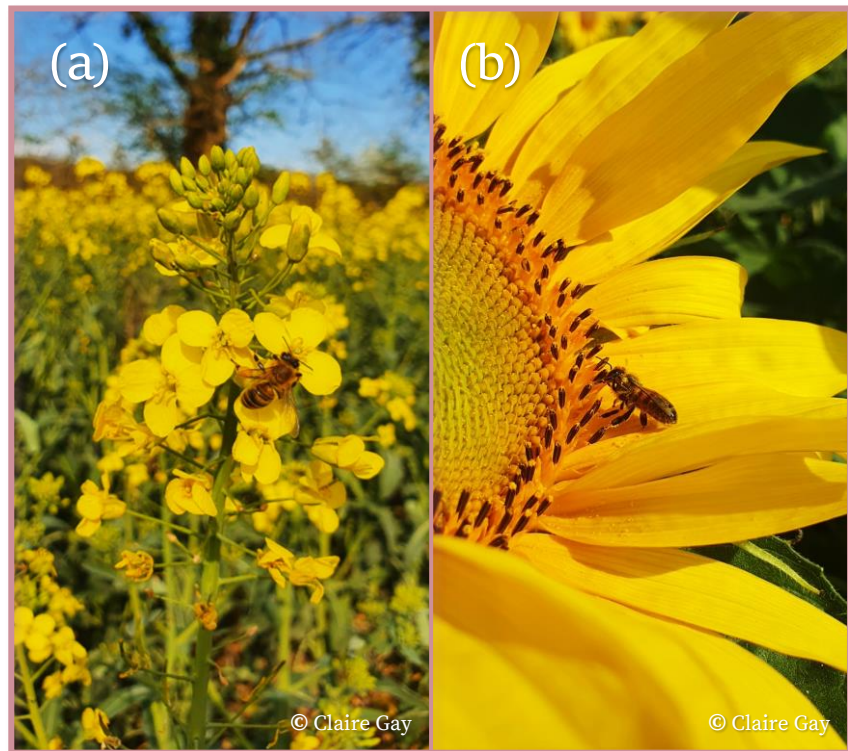


Fig. I5.

**Contribution des pollinisateurs au rendement du colza.** Rendement global par plante (A) et teneur en huile comme succédané de la qualité (B) avec exclusion des pollinisateurs (Filet) ou pollinisation libre (Ouvert) dans les cultures de colza. Le carré noir est la moyenne, et la boîte à moustache la distribution des données (médiane, 1<sup>er</sup> et 3<sup>ème</sup> quartiles, et moustaches étendues à 1,5 fois l'intervalle interquartile). Le rendement est mesuré en masse des graines par plante (g).

**Issue et traduite de Bartomeus et al., 2014, PeerJ.**

2021). En effet, la morphologie de la corolle et la longueur des étamines chez les jeunes fleurs de colza (Fig. I6.a.) sont adaptées à une pollinisation croisée et entomophile (Cresswell et al., 2004 ; Rosa et al., 2010 ; Viik, 2012). En ce qui concerne les variétés bien adaptées à une pollinisation par les insectes (Fairhurst et al., 2021), des études rapportent des effets bénéfiques des cultures de colza sur les pollinisateurs sauvages, tels que : une meilleure croissance des colonies (Westphal et al., 2009) ainsi qu'une plus forte densité des colonies (Westphal et al., 2003) chez les bourdons, ou encore un plus grand nombre de nids chez les osmies (Holzschuh et al., 2013).



**Fig. I6.** Abeille domestique *Apis mellifera* butinant (a) le colza *Brassica napus* L. subsp. *napus* forma *napus* et (b) le tournesol *Helianthus annuus* L.

### *Le tournesol : fleur emblématique, problématique ?*

Le tournesol a pour nom scientifique *Helianthus annuus* L. Cette plante annuelle est utilisée pour la production d'huile alimentaire, mais aussi dans une moindre mesure pour la production de graines torréfiées et d'agro-carburant. Représentant presque la même surface que le colza en France, 9 683 km<sup>2</sup>, c'est la 6<sup>ème</sup> culture française en termes de surface. De la même manière, elle se classe juste derrière le colza en termes de production, avec deux millions de tonnes (FAO, 2021). La particularité du tournesol provient de sa morphologie florale (Fig. I6.b.) : les fleurs jaunes ligulées sont concentrées à l'extérieur de l'inflorescence et le plus souvent stériles, alors que les fleurons hermaphrodites sont groupés au centre de la tête du tournesol (L. I. Lindström & Hernández, 2015 ; Seiler, 1997). C'est là une caractéristique florale de la famille des Asteraceae. La taille de l'inflorescence, les arcs rayonnants de fleurons (structure de Fibonacci) et le caractère héliotrope de cette plante (« tournant la tête vers le soleil ») en font l'une des cultures les plus photogéniques et sources d'inspiration des artistes et groupes commerciaux (Seiler, 1997 ; Swinton et al., 2016).

Tout comme le colza, le tournesol fournit jusqu'à plusieurs millions de fleurs lors de son pic de floraison, en juillet et août (Geslin et al., 2017). Bien que capable d'auto-

pollinisation, la pollinisation croisée entomophile s'avère plus efficace pour les rendements du tournesol (Perrot et al., 2019). De plus, en tant que culture à floraison massive, la floraison du tournesol entraîne souvent – par effet de débordement – des taux de visites de pollinisateurs plus forts chez les plantes sauvages alentour (Westphal et al., 2003). Cet effet de débordement se caractérise ici par la facilitation de pollinisation d'une plante sauvage grâce à la proximité du tournesol et de ses insectes butineurs (Blitzer et al., 2012). Pourtant, cet effet bénéfique sur la diversité végétale est contrebalancé par le faible nombre d'espèces pollinisatrices concernées par cet effet de débordement (Geslin et al., 2017), et l'hyper-dominance numérique de l'abeille domestique au sein des parcelles de tournesol (bien plus que dans les parcelles de colza ; Rollin et al., 2013). Ainsi, la période d'activité très étendue d'*A. mellifera* et son butinage accru au sein des cultures de tournesol pourrait fortement modérer cet effet de facilitation à cause de la compétition pour la ressource florale générée avec les pollinisateurs sauvages (Geslin et al., 2017).

## Les prairies et autres habitats (semi-)naturels

### Les prairies temporaires ou permanentes : un spectre floral conséquent et continu pour les pollinisateurs

Les différentes définitions des prairies sont encore débattues aujourd'hui, et diffèrent selon la catégorie d'acteurs à laquelle on s'adresse (éleveur, écologue, etc. ; Plantureux et al., 2012) :

- Les prairies peuvent être qualifiées de temporaires, si elles sont âgées de moins de six ans (par le jeu des rotations de cultures) (Ballet & Prost, 2022). Elles sont semées généralement de graminées (par ex. ray-grass *Lolium* sp.), et parfois de légumineuses (par ex. luzerne *Medicago sativa* ou trèfle violet *Trifolium pratense*) (Plantureux et al., 2012).
- Les prairies peuvent aussi être permanentes – à ne pas confondre avec les prairies dites naturelles, qui sont devenues très rares en Europe de l'Ouest (voir partie suivante ; Morris, 2000). En écologie, une prairie permanente est un espace dont la communauté végétale est composée d'une majorité de plantes de la strate herbacée (Baumont et al., 2011), installée depuis plus de cinq ans révolus administrativement (Chambres d'agriculture France, 2019 ; Delemotte-Blarel et al., 2021).

Les prairies permanentes couvrent 34% de la surface agricole utilisée en France, et seulement 9% de cette surface est occupée par des prairies temporaires, bien que des augmentations de superficie de prairies temporaires soient constatées au cours du temps (Smit et al., 2008). Ces prairies sont sources de profits économiques *via* leur exploitation, mais également sources de biodiversité végétale et animale, les deux ayant été montrés



comme compatibles (Hodgson et al., 2005 ; Metera et al., 2010) mais complexe à apparier financièrement (Zechmeister et al., 2003). Par cette biodiversité, les prairies permettent la nidification et l'alimentation de nombreux pollinisateurs dans les agrosystèmes, et leur abondance augmente dans les cultures quand des prairies sont à proximité (A. B. Bennett & Isaacs, 2014 ; Rollin et al., 2019). Ces ressources alimentaires sont disponibles tout au long de la saison d'activité des pollinisateurs grâce à la diversité florale hébergée par les prairies, et peuvent ainsi compléter les ressources fournies par les cultures ou habitats naturels (A. B. Bennett & Isaacs, 2014 ; Mandelik et al., 2012). La diversité spécifique de pollinisateurs elle-même se complète entre les prairies, cultures et habitats naturels, puisque les espèces retrouvées varient entre ces différents types d'habitats, de même que les fleurs qu'ils visitent (A. B. Bennett & Isaacs, 2014 ; Rivers-Moore et al., 2020).

### *Les haies, forêts et prairies naturelles : des espaces-refuges et sites de nidification des insectes*



**Fig. I7.** Haie en bordure de parcelle de colza *Brassica napus* L. subsp. *napus* forma *napus*.

arborée) et peuvent prendre plusieurs formes dans le paysage (bosquets, forêts, haies, prairies naturelles, etc.) (Cole et al., 2017) (Fig. I7). Ces habitats permettent non seulement la nidification des espèces, mais aussi la fourniture de ressources florales aux pollinisateurs (Hanson, 2018). En effet, Goulson et al. (2010) ont par exemple montré que ces habitats sont des espaces-refuges et des sites de nidification importants pour les bourdons. Pourtant, ces éléments disparaissent peu à peu du paysage. Par exemple, neuf prairies naturelles sur dix ont disparu au cours du XX<sup>ème</sup> siècle en Grande-Bretagne (Goulson et al., 2008 ; Howard et al., 2003), et la surface dédiée aux prairies naturelles aux Etats-Unis est passée de plus de 80% à 0,1% depuis la colonisation européenne des Amériques (Hines & Hendrix, 2005). Au-delà de la présence-même de ces habitats, c'est

Les habitats semi-naturels sont indispensables au maintien des pollinisateurs : plus les insectes s'éloignent de ces habitats, moins ils sont efficaces en termes de visites florales et moins ils sont diversifiés en termes d'espèces et de traits (Martins et al., 2015 ; Ricketts et al., 2008). Contrairement aux cœurs des parcelles agricoles, les habitats semi-naturels abritent une flore très variée (herbacée, arbustive et

leur agencement dans le paysage qui est crucial : la fragmentation des habitats limite drastiquement l'abondance et la diversité de pollinisateurs (Williams et al., 2010). Au contraire, la proximité des éléments semi-naturels et des cultures favorisent grandement la pollinisation de ces cultures, notamment les vergers (Martins et al., 2015). En effet, le contexte paysager dans lequel s'insèrent les pollinisateurs est responsable d'un ensemble de processus tels que l'effet d'attraction des cultures pendant leur floraison et en retour un effet de débordement vers les habitats semi-naturels (Holzschuh et al., 2007 ; Porcher & Fontaine, 2019 ; Ragué et al., 2022). La complémentarité spatiale et temporelle entre habitats est donc une condition *sine qua non* au maintien des pollinisateurs en milieu agricole, comme expliqué dans la partie suivante.

## *La diversité floristique en milieu agricole : fleurs cultivées ou adventices des cultures, des ressources hétérogènes spatialement et temporellement*

### *Plusieurs types de ressources*

En milieu agricole, les fleurs cultivées prédominent, et de nombreuses espèces de plantes sauvages voient leurs populations décroître. Ainsi, la diversité et l'abondance des plantes sauvages diminuent dans les paysages agricoles (Fried et al., 2009 ; Meyer et al., 2013) alors qu'elles maintiennent une importante diversité florale et sont corrélées à la diversité et à l'abondance des pollinisateurs (Ebeling et al., 2008 ; Fründ et al., 2010). Dans les exploitations agricoles, certaines espèces sauvages considérées comme nuisibles et compétitives vis-à-vis des fleurs cultivées sont éliminées avec des herbicides, se réfugiant dans des zones davantage préservées des pratiques de gestion intensive. Ces plantes, dites adventices, constituent une flore spontanée poussant au milieu ou en bordure de parcelle cultivée (Bourgeois et al., 2019 ; Fried et al., 2009). Leurs floraisons et successions temporelles permettent une disponibilité de nectar et pollen pour les pollinisateurs tout au long de leur saison d'activité (Pacini et al., 2003 ; Pywell et al., 2005), contrairement aux cultures à floraison massive telles que colza et tournesol (Bretagnolle & Gaba, 2015). Parmi les parcelles exploitées, c'est dans les prairies gérées que ces fleurs adventices sont les plus diversifiées et abondantes : en moyenne 22 espèces par m<sup>2</sup> et 308 individus par m<sup>2</sup> (Gaba et al., 2020). Et parmi les cultures dominantes dans l'environnement agricole classique, on décompte en moyenne 28 espèces de fleurs dans les parcelles de colza, 19 dans les parcelles de céréales, 18 dans les parcelles de tournesol et seulement 14 dans les parcelles de maïs (Bourgeois et al., 2020). A noter que les systèmes en polyculture leur sont également plus favorables en termes de diversité que la monoculture (Palmer & Maurer, 1997).

### *Une forte dynamique spatio-temporelle*

Dans les paysages agricoles, les cultures à floraison massive induisent des variations temporelles dans la disponibilité et la diversité des ressources florales (Bretagnolle & Gaba, 2015 ; Geslin et al., 2017 ; Rollin, 2013). Les cultures à floraison massive que sont colza et tournesol ont une floraison qui ne couvre pas la totalité de la saison d'activité des pollinisateurs, qui se joue par exemple d'avril à septembre pour *A. mellifera* (Odoux et al., 2014). En effet, le colza fleurit en avril et mai, et le tournesol en juillet et août. Il existe donc des périodes intermédiaires en juin et septembre, que nous appellerons périodes de disette (Timberlake et al., 2019). Durant ces périodes de disette, les ressources fournies par les plantes sauvages de cultures ou d'habitats semi-naturels sont donc essentielles au maintien des pollinisateurs, en l'absence de floraison massive du colza et du tournesol (Kremen et al., 2002), et par ce principe maintiennent le processus de pollinisation pérenne pour les futures cultures (Crochard et al., 2022). De plus, à cette homogénéisation des ressources à certaines périodes et leur insuffisance à d'autres, s'ajoute la variabilité des pics d'abondance entre pollinisateurs, qui peuvent avoir des périodes de vol très différentes d'une espèce à l'autre (Wignall et al., 2020b). En effet, lorsque des milliers d'hectares sont consacrés à une monoculture, la floraison courte et intense de cette dernière ne favorise pas les pollinisateurs sauvages dont le cycle de vie est très court (Hanson, 2018). Par conséquent, un paysage hétérogène doté de beaucoup de ressources, ainsi qu'une disponibilité stable dans le temps de ces ressources, permettent à la fois abondance et diversité des insectes pollinisateurs (Bretagnolle & Gaba, 2015 ; Le Féon et al., 2010), ce qui en retour affecte positivement la pollinisation des plantes sauvages (Labonté et al., 2023).

## V. De la notion élémentaire de butinage à la notion scientifique d'interaction

### *La formation des réseaux d'interactions entre plantes et pollinisateurs*

#### *La définition des réseaux d'interaction*

Paradigme visant à comprendre les systèmes en interaction, les réseaux d'interaction sont utiles dans bien des domaines, de l'écologie aux sciences sociales en passant par la biologie moléculaire et l'économie (Barabási, 2002 ; Johnson et al., 2013). Les réseaux d'interactions se définissent comme des nœuds (par ex. individus, espèces, villes, etc.) reliés par des liens (les interactions).

Dans le domaine de l'écologie, la construction de ces réseaux a plusieurs objectifs, dont la visualisation des systèmes écologiques et la compréhension de leur(s) fonctionnement(s) (Poisot et al., 2016). Ces réseaux sont particulièrement importants lorsque l'on parle de communautés écologiques, où naturellement la composition en espèces et en individus d'une communauté est régulée par les interactions – qu'elles soient négatives (par ex. compétition, prédation) ou positives (par ex. mutualisme) (James et al., 2012).

#### *Un aperçu du cas des réseaux mutualistes plantes-pollinisateurs*

Le mutualisme est défini comme une interaction réciproquement positive entre paires d'espèces, que les bénéfices soient quantifiés en termes de valeur sélective ou de dynamique de population (Bronstein, 2009). Dans les réseaux d'interaction mutualiste plantes-pollinisateurs, on retrouve en général deux types de nœuds, les espèces végétales et les espèces pollinisatrices : on parle de réseau bipartite (Mariani et al., 2019). En tant que membres d'une relation mutualiste, les espèces de pollinisateurs bénéficient des interactions avec les espèces de plantes, et inversement. En effet, le transfert de pollen par l'insecte à une fleur conspécifique est bénéfique à la plante et assure sa reproduction, lorsque le pollen et le nectar sécrété par la fleur permettent au pollinisateur de se nourrir (Bascompte, 2019).

Les recherches sur ces réseaux mutualistes plantes-pollinisateurs ont montré que ces réseaux ne sont pas assemblés au hasard (Bascompte & Jordano, 2007). Ces réseaux sont hétérogènes : beaucoup d'espèces ont peu d'interactions, et quelques espèces ont beaucoup plus d'interactions que ce à quoi on peut s'attendre aléatoirement (Fig. I8) (Jordano et al., 2003). De plus, ces réseaux sont emboîtés (cf. partie suivante « Quelques outils d'analyse : des métriques utiles mais des biais » pour les définitions) : les espèces avec

de nombreuses interactions forment un noyau d'espèces en interaction, les espèces avec peu d'interactions n'interagissent qu'avec le noyau d'espèces précédent et les espèces avec peu d'interactions n'interagissent pas entre elles (Bascompte et al., 2003 ; Guimarães et al., 2007). Enfin, ces réseaux sont basés sur des liens inter-espèces qui sont asymétriques : si une espèce donnée a beaucoup d'interactions avec une autre, cette autre interagit peu avec l'espèce donnée et possède de nombreux autres partenaires d'interaction (Bascompte et al., 2006).

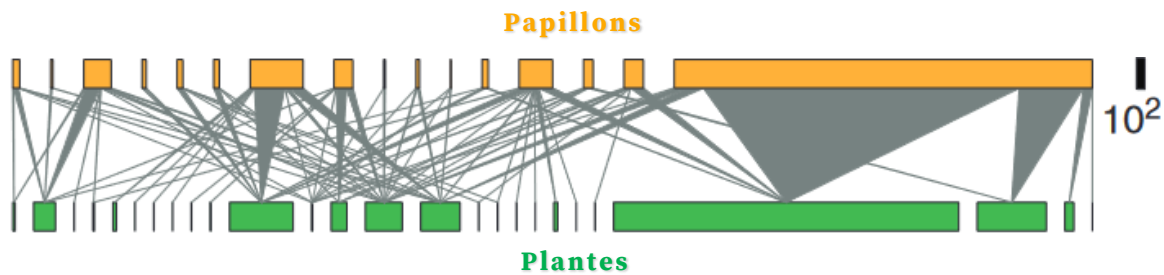


Fig. I8.

**Exemple d'un réseau d'interaction plantes-papillons** (Norwood Farm, Somerset, Royaume-Uni). Les blocs verts indiquent les plantes, les orange les papillons. Chaque bloc est une espèce, et la largeur des blocs de chaque couleur représente l'abondance relative. Les barres d'échelle indiquent l'abondance des espèces. Les plantes sont mises à l'échelle proportionnellement à leurs interactions avec les papillons.

**Issue et traduite de Pocock et al., 2012. Science.**

### *Quelques outils d'analyse : des métriques utiles mais des biais*

Les réseaux d'interaction ont été étudiés de différentes façons et à travers différents types d'analyses. L'utilisation de métriques au niveau réseau est une des méthodes les plus employées pour les réseaux bipartites. En voici quelques-unes des plus connues, dont le nombre de nœuds et la connectance sont les plus classiques :

- La métrique la plus simple et répandue est le nombre de nœuds : il s'agit du nombre d'espèces dans le réseau étudié. Le nombre de nœuds est égal au nombre d'espèces en interaction. Ainsi, plus le nombre de nœuds est élevé, plus il y a d'espèces qui interagissent dans le réseau. Du nombre de nœuds découle indirectement toutes les métriques complexes de niveau réseau.
- La connectance est la deuxième métrique la plus simple et descriptive après le nombre de nœuds. Il s'agit du rapport entre le nombre d'interactions réalisées et le nombre d'interactions possibles. Plus la connectance est élevée, plus les interactions potentielles dans le réseau sont effectivement réalisées. Cette métrique est connue pour diminuer avec la taille du réseau (Blüthgen et al., 2007).
- La modularité est une métrique plus complexe que les deux précédentes, et qui cherche dans quelle mesure le réseau est constitué de sous-ensembles d'espèces faiblement interconnectés (modules), qui sont néanmoins constitués en interne d'espèces qui interagissent fortement entre elles. Plus la modularité est élevée, plus les espèces d'un même module sont étroitement

liées entre elles, mieux qu'elles ne le sont avec les espèces des autres modules (entre zéro pour les réseaux non modulaires et un pour les réseaux complètement modulaires). Plusieurs méthodes peuvent permettre le calcul de cette métrique, rendant variable le résultat selon l'algorithme considéré (Aynaud et al., 2013 ; Blondel et al., 2008 ; Clauset et al., 2004).

- L'emboîtement est une métrique qui mesure à quel point les partenaires des espèces spécialistes sont un sous-ensemble des partenaires des espèces généralistes. Plus l'emboîtement est élevé, plus les partenaires d'une espèce d'un degré donné sont un sous-ensemble des partenaires d'espèces de degré supérieur (entre zéro pour les réseaux non emboîtés et 100 pour les réseaux entièrement emboîtés). Plusieurs méthodes peuvent être utilisées. Par exemple, la méthode NODF (Nestedness metrics based on Overlap and Decreasing Fill) (Almeida-Neto et al., 2008) est largement utilisée car c'est l'une des méthodes de mesure d'emboîtement les plus efficaces (Payrató-Borràs et al., 2020), mais est sous-estimée en cas de pool d'espèces de même degré (Staniczenko et al., 2013). Cette méthode de mesure de l'emboîtement est négativement corrélée à la taille du réseau (Payrató-Borràs et al., 2020).
- La spécialisation du réseau  $H_2'$  (entropie de Shannon standardisée à deux dimensions) est le degré de spécialisation entre deux parties dans l'ensemble du réseau (Blüthgen et al., 2006). Plus  $H_2'$  est élevé, plus le réseau est composé d'une ou plusieurs espèces spécialistes (entre zéro pour les généralistes extrêmes et un pour les spécialistes complets). Elle est indépendante de la taille du réseau, et permet alors de comparer des réseaux de tailles différentes (Blüthgen et al., 2007).

Bien qu'extrêmement employées, les métriques telles que la connectance et l'emboîtement ne sont pas sans biais lorsque l'échantillonnage des espèces est lacunaire et le nombre d'observations trop bas (Blüthgen, 2010). De plus, la surutilisation de certaines métriques comme l'emboîtement et la mauvaise interprétation de leurs origines comme de leurs conséquences a pu décrédibiliser cet outil d'étude des réseaux, pourtant efficace quand bien utilisé (James et al., 2012 ; Payrató-Borràs et al., 2019 ; Ulrich & Almeida-Neto, 2012). L'utilisation généralisée et non critique de ces métriques, qui plus est non accompagnée de méthodes complémentaires, a été dépeinte par Simmons et al. (2019) comme induisant des biais dans la caractérisation de la structure du réseau en oubliant l'aspect indirect des interactions. Dès lors, d'autres méthodes ont été mises sur le devant de la scène pour étudier la topologie des réseaux d'interactions, tels que l'étude des motifs (Ouadah et al., 2022). Un motif est un sous-graphe particulier qui décrit les interactions entre un petit nombre de nœuds (comme par exemple un motif triangulaire, Picard et al., 2008), qui peut se répéter au sein du réseau.

## Les particularités des réseaux d'interaction en milieu agricole

### Les « forbidden links » ou l'impossibilité d'interagir : des cas communs dans un environnement exploité

La théorie neutre dans les réseaux d'interaction veut que les individus de deux espèces interagissent de manière aléatoire et équiprobable, dépendant de leurs abondances respectives : les espèces les plus abondantes interagissent davantage, et avec davantage de partenaires que les espèces peu abondantes (Sazatornil et al., 2016 ; Vázquez, 2005). L'impossibilité d'interaction entre deux espèces intervient seulement lorsque deux espèces rares ont une infime probabilité de se rencontrer, par le jeu du hasard (Canard et al., 2012).

Cependant, la théorie des *forbidden links* (traduit littéralement par « liens interdits ») induit la prépondérance des traits écologiques dans les interactions et éloigne l'hypothèse des processus stochastiques (Canard, 2011 ; Olesen et al., 2011a) : les interactions sont contraintes par les traits écologiques des espèces qui interagissent. Ainsi, ces *forbidden links* résultent de contraintes imposées par la complémentarité morphologique, phénologique, phylogénétique et spatiale des espèces (Jordano et al., 2003 ; Vázquez et al., 2009). Si les niches écologiques occupées par les espèces sont incompatibles, alors ces espèces ne peuvent interagir entre elles (Blüthgen et al., 2008). Par exemple, une espèce d'abeille sauvage univoltine émergeant au printemps et une fleur de fin d'été ne pourront interagir puisque leurs phénologies ne se chevauchent pas, peu importe leurs abondances respectives (Vázquez et al., 2009). De la même manière, un pollinisateur muni d'une langue trop courte ne pourra atteindre le nectar d'une fleur tubulaire profonde (Canard, 2011).

La fragmentation des paysages agricoles favorise les espèces généralistes et élude grandement la problématique des espèces très spécialistes susceptibles de générer une forte proportion de *forbidden links* (Rahimi & Jung, 2023). Bien que souvent considérés comme des *missing links* (interactions difficilement observables ; González-Varo & Traveset, 2016) noyés dans la surabondance des interactions entre super-généralistes, les *forbidden links* existent pourtant bel et bien en milieu agricole. En effet, la floraison très courte de la ressource principale des pollinisateurs au début du printemps (colza) et à la fin de l'été (tournesol) provoque de nombreuses incompatibilités phénologiques entre les insectes et la ressource florale majeure du milieu (Bretagnolle & Gaba, 2015). Cette dynamique temporelle s'associant à une dynamique spatiale dans les agroécosystèmes, il en ressort une dynamique caractéristique des milieux agricoles pouvant jouer sur la structure des réseaux plantes-pollinisateurs, comme expliqué ci-dessous.

### Les communautés de plantes et de pollinisateurs des milieux agricoles : une dynamique spatio-temporelle caractéristique

Les mosaïques paysagères mêlant habitats cultivés et naturels, les différentes cultures, leurs variétés, leurs rotations, leurs pratiques agricoles associées ainsi que leur

saisonnalité, créent une dynamique spatio-temporelle forte dans ce milieu (Bretagnolle & Gaba, 2015). La complémentarité des habitats nécessaires aux espèces de pollinisateurs de milieu agricole pour leur nidification et alimentation implique qu'ils évoluent dans un paysage hétérogène, spatialement et temporellement. Ainsi, l'évolution rapide des habitats peut provoquer des changements fréquents, aux échelles intra-annuelles ou interannuelles, dans la composition des communautés (Holland et al., 2005). Par exemple, le choix des cultures et les effets des pratiques de gestion des années précédentes se retrouvent les années suivantes, que ce soit dans la composition des ressources florales adventices (Bohan et al., 2011), ou dans l'efficacité de pollinisation des cultures de la part des pollinisateurs (Crochard et al., 2022).

Ces changements supposés récurrents dans les communautés de plantes et de pollinisateurs des milieux agricoles sont susceptibles de restructurer les réseaux d'interaction mutualistes sur de courtes échelles de temps (Massol & Petit, 2013). A travers des décalages phénologiques, cela pourrait ainsi affecter le service de pollinisation et surtout mettre en péril certaines espèces pollinisatrices par le manque d'interactions avec leurs ressources principales, comme expliqué dans la partie suivante.

## *Les effets de l'agriculture sur les interactions entre plantes et pollinisateurs*

### *Les effets de l'intensification agricole sur le déclin des espèces et la structure des réseaux d'interaction*

Plus de 40% des insectes sont en déclin, subissant une pression anthropique forte : l'agriculture intensive, l'utilisation de pesticides et de fertilisants participent à hauteur de 47% au déclin des insectes (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). La perte de sites de nidification combinée à la perte de ressources alimentaires fournies par les plantes entraîne le déclin des pollinisateurs (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2021). Ainsi, la survie des espèces pollinisatrices dépend de leurs partenaires d'interaction que sont les fleurs, et souvent inversement (J. M. Bennett et al., 2020 ; Labonté et al., 2023 ; Rodger et al., 2021). Cela met en exergue la prise en compte des interactions plantes-pollinisateurs pour la conservation de ces mutualistes (Hagen et al., 2012). Dans les agroécosystèmes, la dynamique temporelle combinée aux changements phénologiques résultant du changement climatique pourrait à terme réduire le chevauchement entre l'activité des pollinisateurs et la floraison des ressources. Jusqu'à la moitié des plantes butinées pourraient ne plus l'être et jusqu'à la moitié de la saison d'activité des pollinisateurs deviendrait asynchrone avec la floraison de leurs ressources (Memmott et al., 2007 ; Rooney et al., 2008). Cette diminution progressive voire la disparition des interactions pourrait donc à terme mener à l'extinction des espèces impliquées dans ces interactions.

Mieux comprendre la structure des réseaux plantes-pollinisateurs est donc un moyen de ralentir le déclin de ces insectes et de leurs ressources, notamment sur le long-



terme. Mais les informations sur les réseaux plantes-pollinisateurs dans les agroécosystèmes – en particulier à grande échelle spatiale ou temporelle – sont assez pauvres (Olesen et al., 2011b). Quelques études portent sur des réseaux observés plusieurs années de suite (par ex. Chacoff et al., 2018 ; Petanidou et al., 2008), mais peu de ces dernières concernent le milieu agricole (voir Ponisio et al., 2017). En effet, les recherches précédentes ont démontré que les espèces dites super-généralistes et caractéristiques des systèmes agricoles (par ex. l'abeille domestique ou les plantes de cultures), constituent le cœur de nombreux réseaux et guident leur dynamique écologique en tant que « hubs » (espèces formant des noyaux au sein des modules) et « connecteurs » (espèces établissant des liens entre modules) (Olesen et al., 2007). Cependant, la suppression des super-généralistes de nature non indigènes pourrait être pensée comme une solution pour une meilleure pérennité des réseaux d'interaction mutualistes (Hagen et al., 2012), bien que d'autres arguent qu'une diminution ou suppression des espèces super-généralistes déstabiliseraient le réseau (Kovács-Hostyánszki et al., 2019). La surveillance des valeurs de métriques synonymes de stabilité des réseaux d'interaction et de redondance fonctionnelle en leur sein – telles que l'emboîtement, la modularité ou encore la connectance – pourrait également constituer une solution au maintien d'une structure viable des réseaux (Hagen et al., 2012 ; Tylianakis et al., 2010). De la même manière, beaucoup d'études se concentrent sur la différence structurelle entre des réseaux de grandes cultures et ceux des habitats semi-naturels (par ex. Magrath et al., 2018 ; Stanley & Stout, 2014). Mais peu ont étudié la différence structurelle des réseaux entre cultures, notamment entre cultures à floraison massive (voir Kovács-Hostyánszki et al., 2019), alors que leurs fleurs sont l'une des ressources principales des pollinisateurs (Rollin et al., 2013). Mieux comprendre la topologie des réseaux dans tout l'éventail d'habitats que constitue un agroécosystème donné, et ce sur un large intervalle de temps, pourrait aider à trouver la meilleure manière de décrire et conserver les interactions plantes-pollinisateurs en milieu agricole, et par conséquent les plantes et pollinisateurs eux-mêmes (Gill et al., 2016).

### *La dominance des espèces gérées par l'Humain à l'origine d'une distorsion des réseaux d'interaction*

Dans les réseaux d'interaction des agroécosystèmes, seule une faible partie (environ 15%) des espèces impliquées dans les interactions plantes-pollinisateurs maintient la structure du réseau (Olesen et al., 2007). Les espèces-clés (« hubs ») et les espèces qui établissent des liens entre les modules (« connecteurs »), sont notamment des plantes d'habitats semi-naturels telles que trouvées dans les haies, et des adventives de cultures (Macfadyen et al., 2011). Contrairement aux résultats de Olesen et al. (2007), Macfadyen et al. (2011) indiquent également qu'aucune espèce cultivée n'a été mise en évidence comme connecteur, mis à part le trèfle (*Trifolium sp.*) et la luzerne (*Medicago sativa*) – souvent trouvés dans les prairies temporaires (Plantureux et al., 2012).

Pourtant, les espèces de plantes cultivées – de même que l'abeille domestique chez les pollinisateurs – peuvent agir au sein des réseaux agricoles comme des espèces quasi-envahissantes car elles constituent des espèces dominantes et super-généralistes (Geslin et al., 2017 ; Stanley & Stout, 2014). Ces super-généralistes, bénéficiant d'une installation rapide dans l'écosystème grâce à l'humain, interagissent avec plusieurs groupes d'espèces, entraînant un emboîtement du réseau (Ferreira et al., 2013 ; Giannini et al., 2015). Les interactions que réalisent ces espèces peuvent notamment entraîner des changements dans les rôles tenus par chaque espèce à l'intérieur du réseau, des disparitions d'espèces du réseau, et par conséquent des modifications structurelles du réseau (Albrecht et al., 2014 ; Valido et al., 2019). C'est ainsi que le colza, très abondant et beaucoup butiné lors de son pic de floraison, peut créer une déformation structurelle et ponctuelle du réseau d'interaction. Sa floraison favorise ainsi pendant quelques semaines les interactions avec certaines espèces plus qu'avec d'autres, notamment par le filtre des compatibilités morphologiques (Diekötter et al., 2010). Du côté des insectes, les abeilles domestiques peuvent faire diminuer le nombre de liens au sein du réseau, en diminuant la présence et les interactions des abeilles sauvages dans le réseau (Lázaro et al., 2021).

### *Le paradoxe du milieu agricole : des réseaux plus stables que dans les autres milieux ?*

Bien que les espèces qualifiées de super-généralistes puissent affecter négativement la topologie et la composition du réseau, il est à noter qu'une diminution voire une suppression de ces espèces pourrait amener à une déstabilisation de ce réseau (Kovács-Hostyánszki et al., 2019). En effet, l'augmentation de l'emboîtement du réseau par la présence d'espèces super-généralistes comme le colza, le tournesol ou encore l'abeille domestique, contribue à la stabilité des réseaux dans un environnement dynamique et perturbé (Bastolla et al., 2009 ; Memmott et al., 2004). De plus, de fortes valeurs de modularité telles que celles retrouvées en milieu agricole suggèrent une plus forte résistance aux perturbations anthropiques, quelle que soit l'intensité des pratiques de gestion et la diversité des espèces impliquées (Macfadyen et al., 2011). Cependant, bien que l'emboîtement confère stabilité et robustesse aux réseaux de milieu agricole, les réseaux plantes-pollinisateurs restent plus fragiles que d'autres tels que par exemple les réseaux plantes-oiseaux granivores des mêmes terres arables (Pocock et al., 2012).

Mais un paysage agricole ne se définit pas par un seul et unique réseau d'interaction global muni de propriétés fixes : un même agroécosystème peut abriter une multitude de plantes et de pollinisateurs différents à travers ses nombreux habitats. Les propriétés structurelles du réseau ainsi que son degré de stabilité peuvent alors énormément varier entre types de cultures ou habitats (par ex. maïs, luzerne, prairie), incitant à une meilleure prise en compte des propriétés propres à chaque type de culture (Kovács-Hostyánszki et al., 2019).

## VI. Les objectifs de la thèse

### *Problématique*

L'idée de cette thèse est de caractériser les communautés de pollinisateurs présents au sein d'un agroécosystème et de comprendre comment leur utilisation et partage de la ressource florale – extrêmement modulés par les activités humaines – peuvent affecter la structure et stabilité des réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs dans ce milieu.

A travers trois chapitres, les différentes dimensions de cette problématique sont exposées dans ce manuscrit, en essayant de tirer au mieux parti de l'ampleur de nos bases de données (*cf.* Méthode générale) : traiter des pollinisateurs dans leur globalité – partant de l'échelle de l'ordre jusqu'à l'échelle spécifique en passant par l'échelle de la famille –, profiter de la plage temporelle de données disponibles pour être le plus exhaustif possible dans nos résultats, mettre en valeur la plus-value d'une zone d'étude vaste, diversifiée en paysages et apte à accueillir parallèlement plusieurs protocoles d'échantillonnage des pollinisateurs (Bretagnolle *et al.*, 2018).

Le milieu agricole, défini par sa forte anthropisation, abrite des espèces pollinisatrices nécessaires au maintien de bons rendements *via* leur service de pollinisation des cultures (Ollerton *et al.*, 2011 ; Perrot *et al.*, 2018). Connaître voire mieux comprendre ces espèces indispensables à l'alimentation et au bien-être humain, leurs biotopes, leurs traits écologiques, et leurs niches alimentaires apparaît primordial tant leurs populations ont tendance à s'effondrer, notamment en milieu agricole (Winfree, 2010). Or, l'état des populations de certaines espèces pollinisatrices est très mal connu en France et en Europe : c'est particulièrement le cas des abeilles sauvages (Schatz *et al.*, 2021). **Le rôle clé de ces abeilles pour la pollinisation des cultures (Breeze *et al.*, 2011 ; Garibaldi *et al.*, 2013) nous a amené à vouloir avoir une vue d'ensemble des espèces d'abeilles d'une plaine céréalière intensive, de leur abondance et de la façon dont elles se répartissent dans les différents habitats à leur disposition.**

Mais ces abeilles sont loin d'être les seuls pollinisateurs qui vivent dans les agroécosystèmes, et doivent partager leurs ressources florales avec l'ensemble des pollinisateurs en présence (par ex. papillons, syrphes) – souvent trop peu étudiés (S. A. M. Lindström *et al.*, 2016). Ce partage peut être à l'origine d'un recouvrement de niche alimentaire potentiellement source de compétition par exploitation entre pollinisateurs (Henry & Rodet, 2018 ; Magrath *et al.*, 2017). Comprendre l'utilisation des ressources – dont la disponibilité est dictée par les activités humaines et leurs impacts (Bretagnolle & Gaba, 2015 ; Rollin, 2013) – par les différentes espèces pollinisatrices permet de mettre en évidence la pression de compétition qui peut peser sur les pollinisateurs. **Nous avons**

**donc cherché à déterminer comment ces espèces pollinisatrices en présence utilisent et partagent les différentes ressources florales disponibles dans l'agroécosystème.**

Ce partage des ressources florales est modulé par différents facteurs tels que la gestion intensive du milieu ou l'apport en espèces gérées par l'humain (par ex. *Apis mellifera*) (Geslin et al., 2017 ; Rollin et al., 2013). Ces facteurs affectent les liens qui s'établissent entre les plantes et les pollinisateurs, et ont des répercussions sur la structure des réseaux d'interaction qui se forment dans ces paysages (Albrecht et al., 2014 ; Morrison et al., 2020 ; Valido et al., 2019). Mais ces répercussions peuvent être différentes au sein même de ce milieu, spatialement et temporellement, tant la saisonnalité et la culture semée sont des variables indispensables à prendre en compte pour étudier les interactions plantes-pollinisateurs dans les agroécosystèmes (Magrath et al., 2018). Cette dynamique est connue dans la littérature (Chakraborty et al., 2021 ; Ragué, 2021 ; Rollin et al., 2015), mais les effets de la culture sur les réseaux restent peu connus. **Nous avons voulu comprendre si les interactions plantes-pollinisateurs subissant les contraintes spatio-temporelles propres à chaque culture favorisaient certaines espèces, altéraient les liens entre plantes et insectes sauvages, ou encore affectaient la diversité des pollinisateurs et des fleurs qu'ils butinent.**

## *Présentation des chapitres*

*Chapitre n°1 : « Une plaine céréalière intensive peut accueillir près d'un tiers des espèces d'abeilles sauvages présentes en France, dont des espèces rares »*

○ **Auteurs** Claire Gay, Thomas Perrot, Vincent Bretagnolle, Hugo Cerisier, Alexis Saintilan, Marilyn Roncoroni, Oriane Rollin, Jeroen Scheper, Sabrina Gaba.

Dans la mesure où aucune Liste Rouge officielle pour les abeilles n'existe dans l'Hexagone, nous avons décidé de répertorier les espèces d'abeilles présentes sur notre zone d'étude ainsi que leur abondance et année(s) d'observation, afin d'apporter notre pierre à l'édifice. Au-delà de la description des communautés d'abeilles présentes sur notre zone et au sein des différents types de paysages qu'elle comprend (cultures, forêts, habitats semi-naturels), nous fournissons une liste exhaustive des abeilles trouvées dans les Deux-Sèvres depuis 11 ans ainsi que leurs principaux traits (lectisme, socialité, voltinisme, nidification, statut de protection dans les autres pays) issus de recherches bibliographiques. Les données utilisées proviennent de cinq protocoles différents.

Ce chapitre est rédigé sous forme d'article scientifique, relu par six des co-auteurs, et devrait faire l'objet d'une soumission au *Biodiversity Data Journal*<sup>4</sup>, dans la collection *Pollinators of France and French overseas territories* éditée par Benoît Geslin, Adrien Perrard et Bertrand Schatz, et ouverte aux soumissions jusqu'au 31 décembre 2023.

---

<sup>4</sup> [https://bdj.pensoft.net/topical\\_collection/203/](https://bdj.pensoft.net/topical_collection/203/)

## Chapitre n°2 : « Dynamique annuelle d'utilisation des ressources florales par les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages : une tension printanière ? »

○ **Auteurs** Claire Gay, Maxime Ragué, Sabrina Gaba.

Les interactions plantes-pollinisateurs sont à bénéfices réciproques. Du côté des pollinisateurs, pollen et nectar de fleur sont leurs ressources alimentaires principales. L'ensemble de ce que chaque espèce d'insecte butine constitue sa niche alimentaire réalisée. En fonction de la période de l'année, les pollinisateurs (abeilles, syrphes, papillons) peuvent se retrouver à butiner abondamment la même ressource, causant un recouvrement de niche. Le but ici est de déterminer l'ampleur de ce recouvrement en fonction de la floraison des cultures et de l'abondance de fleurs qui en découle. Les données d'interaction utilisées s'étalent sur la plage de temps 2015-2020. L'observateur muni d'un filet a marché le long de transects pour échantillonner les interactions plantes-pollinisateurs (cf. Méthode générale), dans six cultures différentes : colza, tournesol, maïs/sorgho, céréale, prairie et luzerne.

Ce chapitre est rédigé sous forme d'article scientifique, relu par l'ensemble des co-auteurs, et devrait faire l'objet d'une soumission au journal *Agricultural and Forest Entomology*<sup>5</sup>.

## Chapitre n°3 : « La structure des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs est affectée par le type de culture dans un paysage agricole intensif »

○ **Auteurs** Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle.

Dans ce chapitre, le but est de déterminer si la structure que peut prendre un réseau d'interaction plantes-pollinisateurs en milieu agricole reste semblable d'un type de culture à un autre. Pour ce faire, nous utilisons un ensemble de métriques de réseaux qui décrivent chacune une propriété du réseau : nombre de nœuds, connectance, emboîtement, modularité, spécialisation. Les données d'interaction utilisées proviennent là encore d'un échantillonnage par transects, sur la plage de temps 2015-2020 et dans les mêmes six cultures que le Chapitre n°2.

Ce chapitre est rédigé sous forme d'article scientifique, relu par l'ensemble des co-auteurs, et a fait l'objet d'une soumission le 15 février 2023 au journal *Agriculture, Ecosystems & Environment*<sup>6</sup> (relance des co-auteurs le 09 mai 2023, retour des *reviewers* le 07 août 2023 en révision majeure, à retourner par les co-auteurs avant le 28 août 2023).

---

<sup>5</sup> <https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/journal/14619563>

<sup>6</sup> <https://www.sciencedirect.com/journal/agriculture-ecosystems-and-environment>



Une liste des espèces...  
D'ABEILLES  
(abeilles domestiques, bourdons,  
autres abeilles sauvages)

via une capture par...  
DEUX MÉTHODES  
(transects, bols colorés)

et que l'on trouve...  
DANS DES ÉLÉMENTS SEMI-NATURELS  
ET NATURELS (haies, forêts)

et/ou...  
DANS DES CULTURES  
(cultures avec floraison massive,  
cultures non entomophiles,  
prairies temporaires et luzernes)

ainsi que leurs...  
TRAITS (lectisme, nidification, vol,  
comportement social)

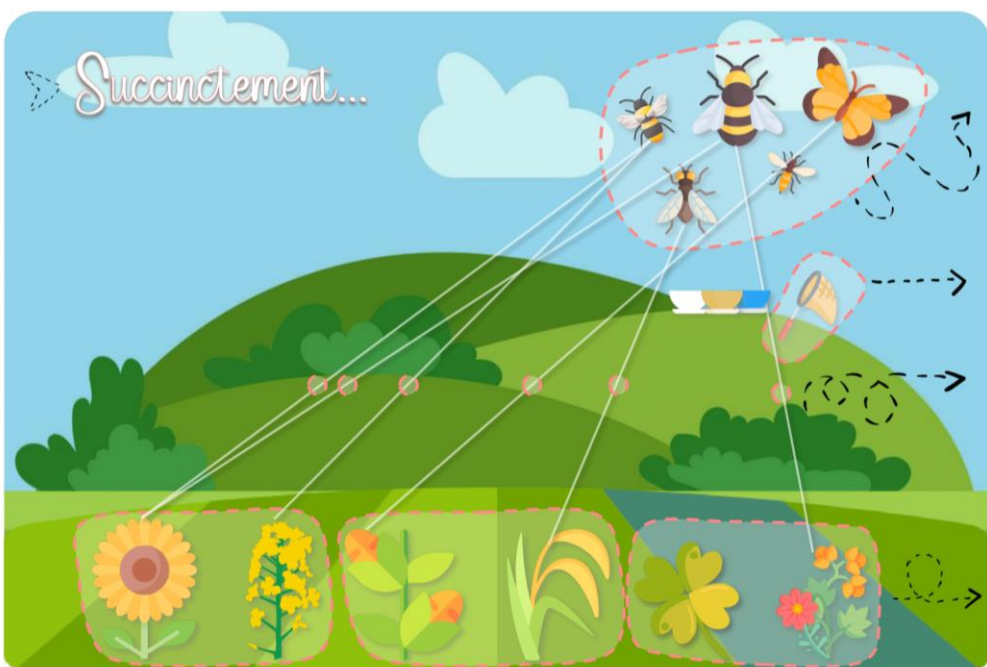


La niche alimentaire...  
DES POLLINISATEURS  
(abeilles domestiques, bourdons,  
autres abeilles sauvages, syrphes,  
papillons)

via une capture par...  
UNE SEULE MÉTHODE  
(transects)

et qui butinent...  
DANS DES CULTURES  
(cultures avec floraison massive,  
cultures non entomophiles, prairies  
temporaires et luzernes)

ainsi que l'analyse des...  
TRAITS DES FLEURS VISITÉES  
(taille, couleur, forme)  
ET DES RECOUVERTEMENTS DE  
NICHES ENTRE POLLINISATEURS



Les visites de fleurs...  
DES POLLINISATEURS  
(abeilles domestiques, bourdons,  
autres abeilles sauvages, syrphes,  
papillons)

via une capture par...  
UNE SEULE MÉTHODE  
(transects)

et qui forment des...  
RÉSEAUX D'INTERACTIONS

avec les...  
FLEURS SAUVAGES ET CULTIVÉES  
PRÉSENTES DANS LES CULTURES  
(cultures avec floraison massive,  
cultures non entomophiles,  
prairies temporaires et luzernes)

# » Méthode générale «

# Méthode générale

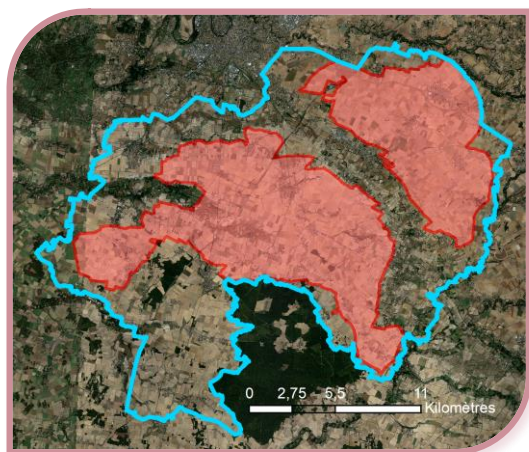
## I. La Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre

### *Une description générale*

#### *L'intérêt d'une Zone Atelier*

Une Zone Atelier est une zone d'étude ayant pour démarche scientifique l'observation et l'expérimentation sur des sites ateliers, pour y mener des recherches pluridisciplinaires sur le long terme<sup>7</sup>. Il existe actuellement 15 zones de ce type en France, toutes impliquées dans des programmes de recherche mêlant écologie et sociologie. Ainsi, en s'intéressant aux relations entre activités humaines et fonctionnement des écosystèmes, elles sont le cadre idéal pour étudier la dynamique des écosystèmes anthropisés, et particulièrement des agroécosystèmes. Grâce à leur spécificité de zones d'études à long terme, les Zones Ateliers permettent notamment l'étude des dynamiques écologiques, de l'évolution de l'occupation des terres ou encore des tendances de déclin

ou d'invasion des populations, et plus généralement de la réponse des écosystèmes face aux changements globaux.



**Fig. M1.**

**La Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre.** Bleu : contour ZAPVS ; Rouge : zone Natura 2000.

**Issue de Bretagnolle et al., 2022, Rapport final d'activités pour le Ministère de la Transition écologique et solidaire.**

#### *L'historique et quelques chiffres*

La Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (dite ZAPVS) est une infrastructure de recherche située en France, en région Nouvelle-Aquitaine, au sud de la ville de Niort (Bretagnolle et al., 2018), et gérée par l'équipe Résilience du Centre d'Etudes Biologiques de Chizé. Il s'agit d'un territoire agricole qui s'étend sur 450 km<sup>2</sup> (ce qui représente approximativement 0,008% du territoire français) (Fig. M1) et sur lequel sont réalisés depuis 1994 – pour les plus anciens – des suivis

<sup>7</sup> <http://www.za-inee.org/>



à long terme. Le climat y est tempéré océanique, avec des normales de température comprises entre 8,1°C et 17,5°C, une pluviométrie annuelle atteignant en moyenne 847 mm et 2006 heures d'ensoleillement à l'année (1991-2020, données Météo France, station météorologique de Niort). Depuis 2003, cette zone est classée Natura 2000, et 50% de sa surface se trouve sous le statut de Zone de Protection Spéciale<sup>8</sup> (FR5412007). La ZAPVS est délimitée par quatre villes ou villages : Niort (Nord), Villeneuve-la-comtesse (Sud), Celles-sur-Belle (Est) et Usseau (Ouest). Elle inclut 435 exploitations sur 29 communes avec un total de 34 000 habitants. En tout, ce sont 13 000 parcelles agricoles qui composent cette ZAPVS.

Depuis sa création, des relevés de biodiversité sont faits chaque année : oiseaux et petits mammifères (depuis 1994), arthropodes terrestres (depuis 1995), autres arthropodes (sauterelles depuis 2000, abeilles et syrphes depuis 2009), araignées (depuis 2013), plantes (depuis 2005) et organismes du sol (depuis 2016). En plus de recenser différents taxons chaque année, la mesure des fonctions écosystémiques (contrôle biologique naturel, pollinisation, production de biomasse) permet de mieux comprendre le rôle des pratiques agricoles et du paysage sur le fonctionnement de l'agroécosystème. Depuis 2005, des enquêtes auprès d'agriculteurs et depuis 2018 auprès des habitants permettent de mieux caractériser les pratiques de production et de consommation de la population vivant sur la ZAPVS.

### *Le programme de recherche de la ZAPVS*

Cette zone est un terrain propice au développement de formes d'agriculture plus vertueuses que l'agriculture intensive : agriculture de conservation, de précision, biologique ou mesures agro-environnementales. Son but principal est de faire émerger un territoire agricole dit « socio-écosystème » : un système prenant en compte à la fois les dynamiques du territoire agricole mais aussi les interactions socio-écologiques. C'est le but du projet Transform'Actions<sup>9</sup>, qui à travers une approche interdisciplinaire alliant écologie et sociologie, vise à développer une agriculture durable et résiliente grâce à un programme de recherche-action. Ce programme de recherche-action est fondé sur deux axes : (i) l'interdépendance entre les humains, la biodiversité et l'environnement, ainsi que (ii) la résilience fondée sur la nature. Pour cela, cette Zone Atelier fait appel aux savoir-faire de scientifiques de différents horizons : agronomie, socio-économie et écologie (qu'elle soit spatiale, paysagère, génétique, comportementale, des populations et des communautés, ou fonctionnelle).

### *Les données et leur interopérabilité*

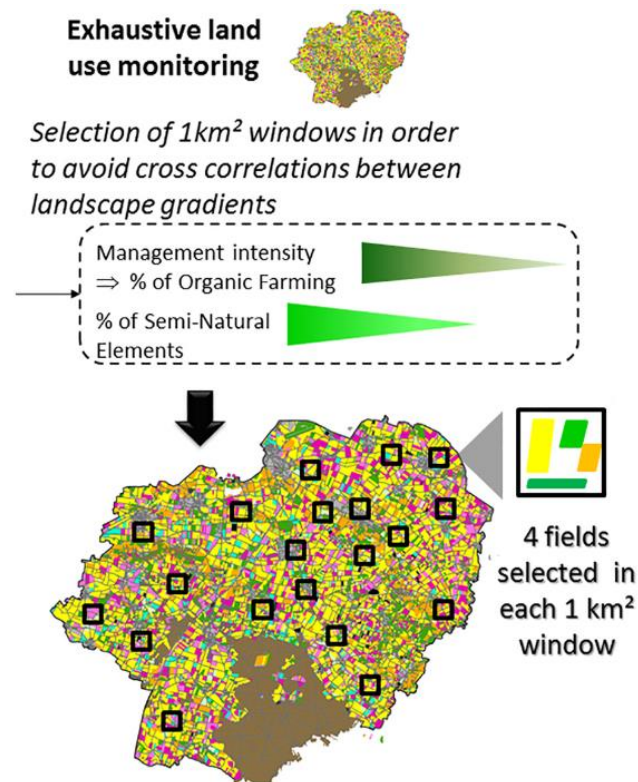
Chaque année depuis 1994, l'occupation des sols de chaque champ est décrite (type de cultures, présence de haies et de routes, etc.) lors de la rotation des cultures, et les

---

<sup>8</sup> <https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/FR5412007>

<sup>9</sup> <https://za-plaineetvaldesevre.com/recherches/transformation-2/>

données sont stockées dans une base de données géo-référencée. Chaque année depuis cette date, des suivis sont réalisés dans 100 à 220 champs différents (un champ peut ou non être dans cette liste deux années de suite) : échantillonnage des plantes adventices, des insectes, des fonctions écologiques, etc. Ces parcelles agricoles sont depuis 2010 sélectionnées selon la méthode décrite dans [Bretagnolle et al. \(2018\)](#). De manière



**Fig. M2.**

**Processus de sélection des parcelles étudiées dans la ZAPVS.**

Sur la base de l'assolement (utilisation des terres), des fenêtres de 1 km<sup>2</sup> sont sélectionnées afin d'éviter une corrélation entre les gradients de paysage (ici % d'agriculture biologique et % d'habitats semi-naturels). Dans chaque fenêtre de 1 km<sup>2</sup>, quatre champs sont sélectionnés et la biodiversité, les fonctions écosystémiques et les pratiques agricoles sont suivies dans chacun de ces champs.

**Issue de Bretagnolle et al., 2018, Science of The Total Environment.**

succincte, 40 à 60 fenêtres de 1 km<sup>2</sup> sont sélectionnées chaque année le long de gradients paysagers affectant la biodiversité (par ex. quantité d'habitats semi-naturels, quantité d'agriculture biologique) ([Fig. M2](#)). Les gradients paysagers doivent être statistiquement indépendants afin de pouvoir quantifier leur rôle indépendamment les uns des autres ([Fahrig et al., 2011](#)). Ces gradients reflètent les fluctuations de composition et de configuration du paysage ([Pasher et al., 2013](#)), ainsi que les prairies, les bois et le couvert agricole biologique dans la fenêtre du paysage. Les fenêtres sont choisies de manière à minimiser les corrélations inter-gradients. Dans ces fenêtres, trois à quatre parcelles sont sélectionnées et des suivis de biodiversité et de fonctions écosystémiques y sont réalisés.

## La composition du paysage

Ce territoire agricole est une plaine céréalière intensive. On y retrouve donc une majorité de cultures de céréales. Ces cultures représentent plus d'un tiers (environ 41,5% entre 2009 et 2016) des parcelles de la ZAPVS. Les cultures céréalières peuvent être les suivantes : orge (*Hordeum vulgare*), blé dur (*Triticum turgidum*), petit épeautre (*Triticum monococcum*), avoine (*Avena sativa*), seigle (*Secale cereale*), triticales (× *Triticosecale*) et blé d'hiver (*Triticum aestivum*). Viennent ensuite d'autres cultures : cultures de colza, cultures de luzerne, cultures de maïs (*Zea mays*) et de sorgho (*Sorghum bicolor*), prairies, cultures de tournesol. D'autres cultures minoritaires (moins de 5% de la surface totale des cultures) sont présentes sur la Zone Atelier comme par exemple : la féverole (*Vicia faba*), le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*), la caméline (*Camelina sativa*), le lin (*Linum usitatissimum*), la lentille (*Lens culinaris*), le pois (*Pisum sativum*), le pavot (*Papaver somniferum*) et l'ivraie (*Lolium* sp.). Ces différentes cultures sont échantillonnées pendant leurs périodes de floraison respectives. Par exemple, la période d'échantillonnage des cultures de colza (*Brassica napus*) dure d'avril à mai, celle des cultures de tournesol (*Helianthus annuus*) de juillet à août, et celle de la luzerne (*Medicago sativa*), des prairies et des cultures céréalières de mai à juin et à la fin du mois d'août.

## Les suivis et modèles biologiques étudiés

Dans cette thèse, je me suis servie des données issues des suivis de pollinisateurs (cf. partie suivante). D'autres types d'espèces sont étudiés chaque année sur la ZAPVS. Certains oiseaux communs sont recensés, tels que les passereaux. Des espèces emblématiques d'oiseaux sont aussi suivies : l'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) – dont une des dernières populations se trouve dans les Deux-Sèvres –, le Busard cendré (*Circus pygargus*) ou encore l'Édicnème criard (*Burhinus oedicnemus*) (Fig. M3). Ce sont ces espèces patrimoniales qui ont permis le développement des sites NATURA 2000 dans la zone. En parallèle, les ressources alimentaires



**Fig. M3.** Individus de Busard cendré (*Circus pygargus*) et Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) en vol.

de ces espèces sont recensées. C'est notamment le cas des campagnols, des criquets ou des carabes, pour permettre des études du réseau trophique. De manière connexe, les plantes et les pollinisateurs – autre réseau trophique – sont échantillonnés sur cette zone. Tous les modèles biologiques étudiés par l'équipe Résilience ne le sont donc pas par hasard, ils sont tous liés les uns aux autres et permettent de prendre la mesure de l'état de santé de l'écosystème dans cette plaine céréalière intensive, année après année.

## II. Les méthodes de suivi des pollinisateurs

### La méthode des transects

#### Le protocole long-terme de suivi des pollinisateurs par transect

La méthode des transects avait pour but d'échantillonner les interactions entre les pollinisateurs et les plantes (Fig. M4). Elle a été pratiquée sur la ZAPVS, par des chargés de mission (principalement Alexis Saintilan<sup>10</sup>). Chaque année, deux (2015) ou trois transects (2016 à 2020) de 50 m de long ont été réalisés par parcelle. L'un d'entre eux était fait au centre du champ, un autre sur la lisière du champ (section entre le bord du champ et la première ligne de semis) et le dernier de façon intermédiaire, à 25 m de la lisière

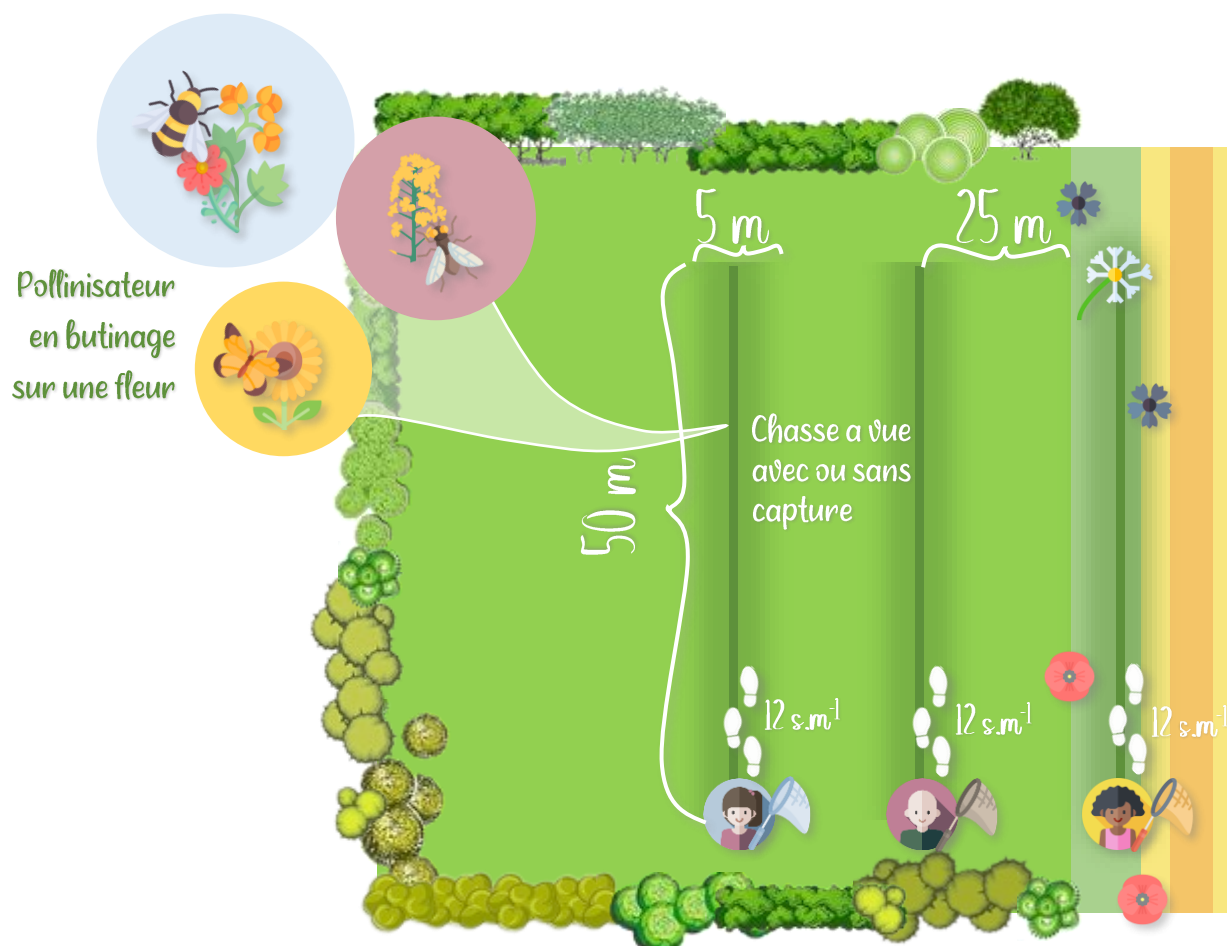


Fig. M4.  
Schéma du protocole long-terme de suivi des pollinisateurs par transect.

<sup>10</sup> Entrepreneur individuel - arachnologue et entomologiste SIREN : 819839598, alexis.saintilan@gmail.com

(sauf en 2015). Ces positions des transects ont été choisies afin d'inclure des sites à fortes densités de plantes cultivées (centre) ou à flore plus diversifiée (marge) pouvant héberger des communautés de pollinisateurs plus diversifiées. Le transect de bordure de parcelle et le transect intermédiaire étaient réalisés perpendiculairement ou parallèlement aux lignes de semis selon la configuration du champ. Le transect central était placé dans la même direction que les lignes d'ensemencement. Pour chaque transect, la distance parcourue était de 50 m et le volume couvert lors des observations était de 2,5 m à gauche et 2,5 m à droite, 2,5 m devant l'observateur et 1 m au-dessus de la tête de l'observateur. Les observateurs parcouraient les transects dans des conditions météorologiques calmes, c'est-à-dire peu de vent, et lors de journées ensoleillées et chaudes (95% des données furent récoltées sous des températures supérieures à 16 °C ; min = 12 °C, max = 45 °C). Le prélèvement a eu lieu entre 7h30 et 18h30. Parfois, deux sessions d'échantillonnage ont été faites (au début et à la fin de la saison de vol des insectes, dans près de 30% des parcelles). Chaque fois qu'une interaction était observée le long du transect, la plante et le pollinisateur étaient identifiés sur place ou *via* une capture. Marchant lentement (12 s.m<sup>-1</sup>) le long de ces transects pendant une dizaine de minutes, l'observateur identifiait l'insecte en comportement de butinage sur une fleur en capturant l'insecte à l'aide d'un filet de capture. Il arrêta le chronomètre chaque fois qu'il avait besoin d'identifier ou de capturer un insecte. Ainsi, l'insecte pouvait être identifié directement sur le terrain par l'observateur et donc non capturé. Cette absence de capture a pu se produire dans le cas d'une identification facile, par ex. *Apis mellifera*, ou en cas d'impossibilité de capture. Les papillons étaient toujours identifiés à vue ; cependant, compte tenu du temps passé en vol chez les papillons, tous les individus traversant le volume théorique échantillonné ont été comptabilisés, même s'ils n'étaient pas sur une fleur. Les individus étaient ensuite identifiés en laboratoire par Marilyn Roncoroni<sup>11</sup> et vérifiés auprès des personnels de l'OPIE<sup>12</sup> (Office pour les insectes et leur environnement). Depuis 2015, presque tous les pollinisateurs et plantes (94% et 96% respectivement) ont été identifiés jusqu'à l'espèce.

**Les données issues de cette méthode ont été utilisées dans le chapitre 1, le chapitre 2 et le chapitre 3 du présent manuscrit, pour les années 2015 à 2020.**

### *Le protocole de suivi des pollinisateurs par transect issu d'une collaboration avec les Pays-Bas*

Au printemps et à l'été 2015, [Scheper et al. \(2023\)](#) ont étudié 21 parcelles à l'aide d'un protocole par transect assez similaire à celui expliqué ci-dessus. Ce protocole échantillonnait uniquement les interactions entre les plantes et les abeilles. L'échantillonnage a été effectué deux fois dans des champs de tournesol et quatre fois dans des prairies. Dans chaque champ, deux transects de 150 m<sup>2</sup> ont été réalisés, à savoir des transects tournesols de 1 m de large sur 150 m de long et des transects de prairie de 2 m de large sur 75 m de long. Un transect en bordure de champ et un transect parallèle à la première bande à une distance de 25 m du bord de champ ont été réalisés en culture de

---

<sup>11</sup> Depuis 2019 à INRAE UMR UREP - technicienne de recherche, [marilyn.roncoroni@inrae.fr](mailto:marilyn.roncoroni@inrae.fr)

<sup>12</sup> Association de protection de la nature et d'éducation à l'environnement - [opie@insectes.org](mailto:opie@insectes.org)

tournesol. Par contre, les deux transects de prairie ont été réalisés dans les zones avec la plus forte densité d'espèces de plantes de prairie. A l'aide d'un filet, les abeilles ont été capturées pendant 15 minutes par transect, entre 9h00 et 18h00 dans des conditions climatiques optimales (ensoleillé, peu venteux, températures supérieures à 15°C).

**Les données issues de cette méthode ont été utilisées dans le chapitre 1 du présent manuscrit, pour l'année 2015.**

### *Le protocole de suivi des pollinisateurs par transect en incluant les habitats semi-naturels*

Rollin et al. (2013, 2015) ont étudié les interactions plantes-abeilles sauvages sur la ZAPVS, pendant trois années de thèse. Ces données ont l'avantage de contenir des informations sur les abeilles en milieu semi-naturel (par ex. haies), non présentes dans le suivi long-terme classique effectué sur la ZAPVS. Grâce à un système de grilles (30 cellules de grille tirées au hasard sans remise, 10 cellules étudiées par an), 1 286 sites ont été échantillonnés en 2010, 2011 et 2012. Le suivi a été effectué à la fois dans des cultures à floraison massive (colza, tournesol et luzerne), des parcelles de fleurs sauvages spontanées dans des habitats semi-naturels, des prairies permanentes, des haies, des arbres ainsi que dans des bordures de parcelles. Dans les cultures, les transects réalisés étaient perpendiculaires à la bordure de champ, en direction du centre de la parcelle. Dans les autres habitats, ils étaient centrés au milieu du champ. Les transects, parcourus pendant des durées d'un quart d'heure entre 10h00 et 19h00, mesuraient 50 m de long et 2 m de large, et étaient réalisés dans des conditions optimales la journée (peu de vent, temps ensoleillé).

**Les données issues de cette méthode ont été utilisées dans le chapitre 1 du présent manuscrit, pour les années 2010 à 2012.**

### *La méthode des bols colorés*

#### *Le protocole long-terme de suivi des pollinisateurs par bols colorés*

L'abondance et la richesse spécifique des insectes ont été mesurées sur les mêmes parcelles que celles de la méthode long-terme des transects, et ce depuis 2013 (Fig. M5). Cet échantillonnage a à aussi eu lieu pendant la période de floraison de chaque culture. Des pièges en plastique de 12 cm de diamètre et 10 cm de profondeur ont été placés dans chaque champ pendant quatre jours (Perrot et al., 2018) : 12 par parcelle de 2013 à 2015 puis trois par parcelle mais deux fois dans la saison. En effet, les bols colorés ont été posés sur des piquets en bois en bordure et au centre des champs de 2013 à 2015, alors qu'ils n'ont été posés qu'en bordure de champ à partir de 2016. Ils étaient remplis d'environ 600 ml d'eau avec des gouttes de savon et laissés au champ pendant quatre jours. Ces bols étaient disponibles en différentes couleurs (bleu [Sparvar 3107, Euro Industry Supply,

Stuttgart, Allemagne], jaune [RAL 1026, Euro Industry Supply, Stuttgart, Allemagne] et blanc) afin d'attirer différentes espèces de pollinisateurs. Les observateurs récoltaient les insectes piégés dans les bols, pour une identification plus poussée en laboratoire. Ce protocole complémentaire a permis de mieux estimer l'abondance des espèces d'insectes plutôt que d'utiliser le nombre d'interactions comme succédané de l'abondance. Il a également permis d'échantillonner des espèces non observées lors de l'échantillonnage des transects : les bols colorés et les transects n'échantillonnent pas les mêmes espèces (Westphal et al., 2008). Par exemple, *Apis mellifera* était fortement capturée par la méthode des transects et faiblement par la méthode des bols colorés. Pour ce protocole également, les individus ont été identifiés au niveau de l'espèce en laboratoire par Marilyn Roncoroni et vérifiés auprès des personnels de l'OPIE (Office pour les insectes et leur environnement).

**Les données issues de cette méthode ont été utilisées dans le chapitre 1 du présent manuscrit, pour les années 2013 à 2019.**

### *Le protocole de suivi des pollinisateurs par bols colorés dans les forêts*

L'Office National des Forêts<sup>13</sup> (ONF) a aussi étudié les abeilles sauvages dans le périmètre de la ZAPVS. Ce protocole a été réalisé entre 2015 et 2017, par les entomologistes professionnels Thierry Noblecourt et Thomas Barnouin, membres du Réseau National d'Entomologie de l'ONF. 32 tronçons longs de 140 m ont été délimités dans les parcelles de la Forêt domaniale de Chizé, parmi lesquelles 16 ont été échantillonnés. Parmi eux, huit tronçons furent dits témoins car sans travaux, huit tronçons avec encochage des lisières et quatre tronçons avec dépressage et éclaircissage. Dans chaque tronçon ont été déposés trois bols colorés. Chaque année de suivi, les bols étaient remplis trois fois d'eau additionnée de quelques gouttes de détergent, puis la récolte se faisait cinq jours plus tard : une fois fin mai, une fois mi-juin et une fois début juillet. La hauteur des pièges était réajustée à chaque remplissage des bols colorés de façon à être positionnés au-dessus de la végétation.

**Les données issues de ces méthodes ont été utilisées dans le chapitre 1 du présent manuscrit, pour les années 2015, 2016 et 2017.**

### *Travail sur les bases de données*

Les données utilisées s'étalant de 2010 à 2020, et ma thèse ayant commencé en novembre 2020, je n'ai pas participé aux campagnes de terrain. Mon travail a principalement consisté à corriger et homogénéiser les données de plantes et de pollinisateurs. Pour les protocoles conduits dans les mêmes parcelles (par ex. transects

---

<sup>13</sup> Antenne Forêt domaniale de Chizé - [ag.poitiers@onf.fr](mailto:ag.poitiers@onf.fr)



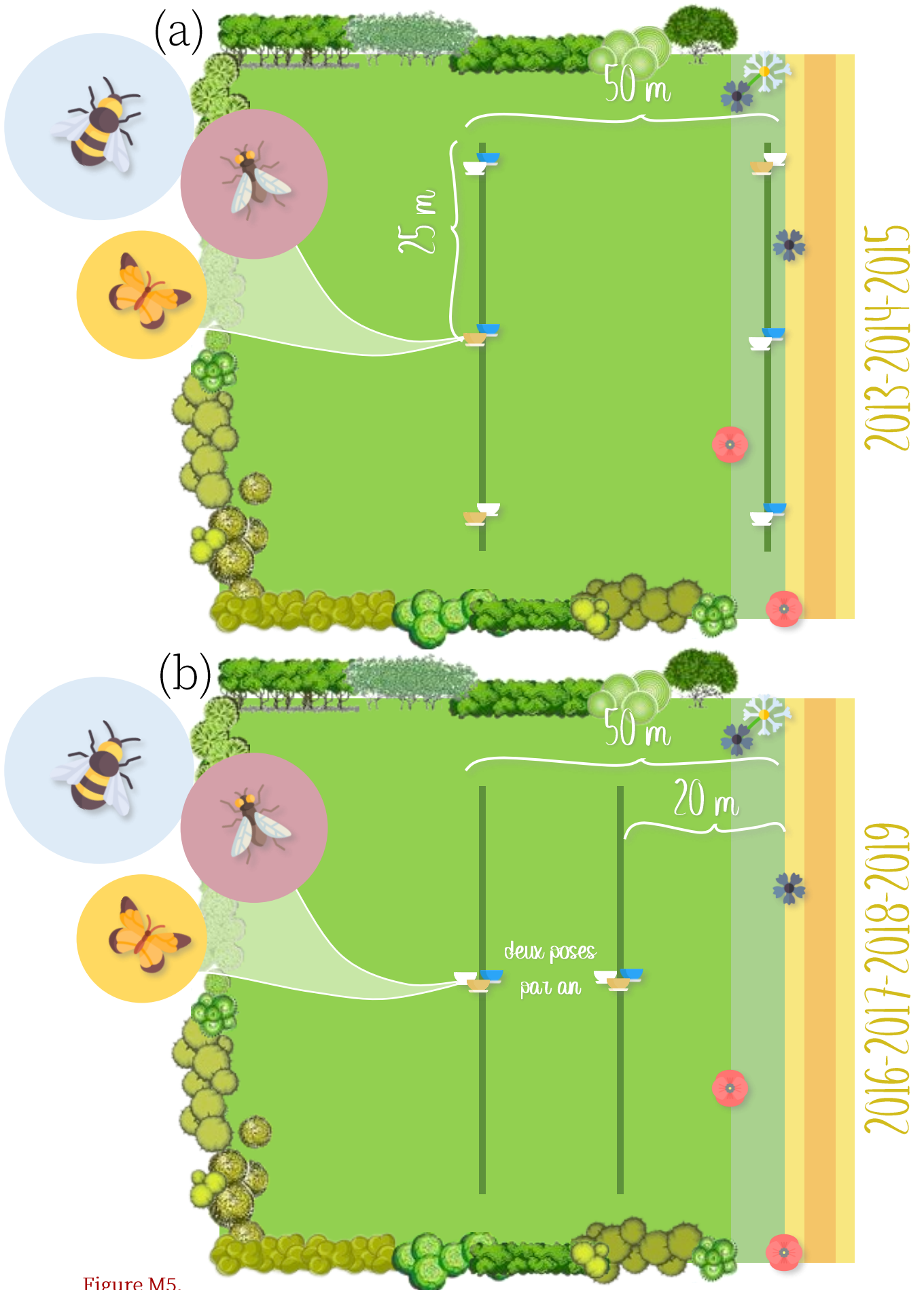


Figure M5.

Schéma du protocole long-terme de suivi des pollinisateurs par bols colorés. (a) 2013 à 2015 (b) 2016 à 2019

et bols colorés), une correction des points GPS grâce au logiciel QGIS a été faite pour identifier les parcelles de suivi lors d'erreurs de l'observateur avec l'aide d'Hugo Cerisier<sup>14</sup> et Vincent Bretagnolle, en tâche de fond pendant un an. Un arbre de décision a été réalisé pour déterminer les numéros de parcelles en cas de doutes. De plus, en vue de l'interopérabilité des différentes bases de données utilisées ainsi que des années, une homogénéisation de la nomenclature, de l'orthographe et plus généralement des variables qualitatives a été nécessaire. Elle a été réalisée grâce aux nomenclatures actuelles de l'INPN (Inventaire national du patrimoine naturel) et celle de [Rasmont et al. \(2017\)](#). L'expertise de Serge Gadoum<sup>15</sup> sur une liste de près de 300 espèces d'abeilles a été nécessaire pour établir la probabilité de présence de certaines espèces repérées sur notre zone.

## *Apports principaux aux bases de données*

### *Les traits de pollinisateurs (abeilles exclusivement)*

Les traits des abeilles (morphologiques, phénologiques et comportementaux) ont été renseignés d'après les traits d'espèces trouvés dans la littérature ([Bellman, 2019](#) ; [Falk & Lewington, 2015](#) ; [Michener, 2007](#) ; [Vereecken & Jacobi, 2018](#)) : voltinisme, lectisme, socialité, mode de nidification. Nous avons également renseigné le statut de protection des abeilles dans les données, qu'elles soient protégées dans une partie de l'Europe ([Nieto et al., 2014](#)) ou en Belgique ([Drossart et al., 2019](#), seules des listes régionales existent pour la France, alors qu'une liste nationale existe pour la Belgique). Ainsi, ces informations issues de listes rouges nationales ou européennes ont été compilées à partir des données recueillies auprès de l'INPN. En cas de listes rouges, la catégorie de l'indice des espèces a été notée, selon la classification UICN (Union internationale pour la conservation de la nature) : « Non évaluée », « Données insuffisantes », « Préoccupation mineure », « Quasi menacée », « Vulnérable », « En danger », « En danger critique d'extinction », « Éteinte à l'état sauvage » et « Éteinte ».

### *Les traits de plantes*

Par ailleurs, une base de données de traits des espèces végétales présentes sur la Zone Atelier a été complétée puis utilisée, sur la base d'une version de Sabrina Gaba et Gilles Louviot<sup>16</sup>. La base compile des données issues de flores ([Blamey & Grey-Wilson, 2003](#) ; [Botineau, 2010](#) ; [Bugnon et al., 1995](#) ; [Marmarot et al., 2011](#) ; [Spichiger et al., 2000](#)), de bases de données ([Plantureux & Amiaud, 2010](#) : e-FLORA-sys) et de sites web ([Le Driant, 2019](#) : [floresalpes.com](#) ; [Tela Botanica, 2020](#) : [tela-botanica.org](#)). Au-delà de la période de

---

<sup>14</sup> Centre d'études biologiques de Chizé - chargé de mission cartographie 2021-2022, [hugocerisier@orange.fr](mailto:hugocerisier@orange.fr)


<sup>15</sup> Office pour les insectes et leur environnement - ingénieur écologue, [serge.gadoum@insectes.org](mailto:serge.gadoum@insectes.org)

<sup>16</sup> INRAE UMR Agroécologie - technicien de recherche

floraison des végétaux, les trois facteurs principaux déterminant les interactions plantes-pollinisateurs sont l'attractivité de la fleur, l'accessibilité du nectar et les qualités et quantités de pollen et nectar (Gaba et al., 2017 ; Ricou et al., 2014). De plus, d'après les résultats de Junker et al. (2013), la profondeur du tube nectarifère et le facteur de réflexion de la corolle affectent le choix de la fleur par le pollinisateur. C'est pourquoi des caractéristiques florales représentant un succédané de ces traits ont été renseignées, c'est-à-dire la forme, la couleur et la symétrie de la fleur. Les dimensions de la fleur, de l'inflorescence et de la plante ont également été utilisées car elles s'intègrent dans les traits qui modulent l'attractivité des plantes pour les insectes (Sivinski et al., 2011).

# Chapitre n°1

Une plaine céréalière intensive peut accueillir près d'un tiers des espèces d'abeilles sauvages présentes en France, dont des espèces rares



*Dans la culture écossaise, un célèbre adage disait autrefois « Ask the wild bee what the Druid knows... ». Les Celtes prêtaient ainsi une connaissance infinie aux abeilles sauvages, semblable à celles des druides. Ces toutes petites créatures étaient pour eux source de la plus grande des sagesse.*

*D'après la mythologie celtique.*

La fiche « résumé » du chapitre est rédigée en français.  
Le chapitre en lui-même est rédigé en anglais.

# Fiche résumé

## Une plaine céréalière intensive peut accueillir près d'un tiers des espèces d'abeilles sauvages présentes en France, dont des espèces rares

○ **Avant-propos.** Parmi les pollinisateurs que nous avons évoqués en introduction de ce manuscrit, il est un groupe qui suscite de vives inquiétudes ces dernières années dans la communauté scientifique, tant en termes de diversité d'espèces que d'abondance des individus : les abeilles sauvages. Pourtant, l'état des populations des différentes espèces d'abeilles sauvages et leurs répartitions géographiques restent lacunaires dans la littérature. Nous avons donc décidé d'établir une liste la plus exhaustive possible des abeilles sauvages trouvées sur notre zone d'étude, d'une surface de 450 km<sup>2</sup> au sein du département des Deux-Sèvres. Cette ZAPVS étant une plaine agricole intensive, il était intéressant de regarder combien d'espèces elle pouvait abriter, et les caractéristiques de ces espèces, notamment en termes de rareté et de statuts de protection. Sur les pourtours des parcelles agricoles se dressent des haies et des forêts, autant d'éléments paysagers qualifiés de semi-naturels et qui accueillent une grande diversité d'espèces pollinisatrices. Les données issues de l'échantillonnage des abeilles sauvages dans ces habitats semi-naturels ont donc également été utilisées pour cette étude, toujours dans une démarche d'exhaustivité.

○ **Contexte.** Les abeilles sauvages représentent une grande diversité de pollinisateurs, et un groupe avec une grande capacité de pollinisation des cultures mais aussi des fleurs sauvages alentour. Pourtant, contrairement à l'abeille domestique *A. mellifera*, elles restent peu connues et des zones d'ombre persistent. Bien que l'on sache que les populations sont globalement en déclin, il est difficile d'établir l'intensité du déclin pour chaque espèce. De la même manière, les milieux de vie et de recherche de nourriture sont lacunaires pour beaucoup d'espèces dans la littérature. Depuis quelques années, la mise en place d'une Liste Rouge des espèces de pollinisateurs dans le cadre du *Plan national en faveur des insectes pollinisateurs et de la pollinisation*<sup>17</sup> (2021-2026) ainsi que

---

<sup>17</sup> <https://agriculture.gouv.fr/plan-national-en-faveur-des-insectes-pollinisateurs-et-de-la-pollinisation-2021-2026-DP> - Ministère de l'agriculture et de la souveraineté alimentaire

des projets pour mieux définir les espèces (par ex. *ORBIT european project*<sup>18</sup>) créent une dynamique de recherche en conservation. En effet, dresser des listes d'espèces dans des localités géographiques aux caractéristiques distinctes permet de mieux cerner les communautés d'abeilles qui peuplent chaque milieu.

○ **Objectif.** Le but de ce chapitre est de caractériser les espèces d'abeilles sauvages présentes sur la ZAPVS. A travers des analyses descriptives et une étude des caractéristiques des espèces trouvées sur la ZAPVS ces onze dernières années, nous souhaitons décrire au mieux la liste d'espèces d'abeilles sauvages présentes dans les plaines agricoles de notre département. Leur lieu d'échantillonnage (par ex. forêt ou culture de colza), la façon dont elles avaient été capturées (c'est-à-dire par quel protocole), en quelle année et en quelle quantité étaient également des informations clés de notre projet.

○ **Méthode.** Nous avons utilisé toutes les données d'échantillonnage d'abeilles sauvages sur la ZAPVS sur une période de onze ans, entre 2010 et 2020 (cf. Méthode générale). Ces données comportaient des échantillonnages dans les cultures, les prairies et champs de luzerne, les lisières de champs et les forêts – que ce soit par la méthode des bols colorés ou celle des transects. Cela porte à cinq le nombre de protocoles différents ayant permis d'identifier les abeilles de la ZAPVS. Certains s'étalaient sur du long terme ( $\geq 5$  ans), d'autres à plus court terme ( $\leq 3$  ans). En qualifiant les prairies, haies et forêts comme habitats semi-naturels, et les champs cultivés comme des cultures, nous avons pu mener des analyses sur les différences que comportaient ces milieux en termes de composition en espèces d'abeilles : d'abord sur le nombre d'espèces accueillies et partagées, puis sur les traits de ces espèces. La liste d'espèces finale résultant de cette étude a été vérifiée (cohérence géographique et nomenclaturale) par l'entomologiste S. Gadoum (cf. Méthode générale).

○ **Résultats.** En 11 ans, nous avons échantillonné 287 espèces d'abeilles sauvages. En ajoutant l'abeille domestique *A. mellifera*, cela porte à 288 le nombre d'espèces d'abeilles recensées. La France comportant entre 957 et 1000 espèces d'abeilles<sup>19,20</sup> d'après les derniers recensements naturalistes, plus de 30% des espèces de France sont présentes sur la ZAPVS. A l'échelle de l'Europe, c'est 15% des espèces<sup>21</sup> qui sont présentes sur notre zone. Ces abeilles étaient pour la majorité des Halictidae, solitaires, polylectiques et à nidification souterraine. Plusieurs dizaines d'espèces que nous avons trouvées (nombre dépendant de la Liste Rouge considérée, européenne ou belge) étaient classées comme menacées ou quasi-menacées. Cependant, nos courbes d'accumulation suggéraient que

---

<sup>18</sup> <https://orbit-project.eu/> - European Commission DG Environment under grant agreement N° 09.029901/2021/848268/SER/ENV.D.2

<sup>19</sup> [https://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea\\_species](https://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species)

<sup>20</sup> <https://www.ecologie.gouv.fr/insectes-pollinisateurs/>

<sup>21</sup> <https://www6.paca.inrae.fr/abeilles-et-environnement/Ressources/Collections-d-abeilles>

toutes les espèces n'avaient pas été échantillonnées avec nos méthodes d'échantillonnage, malgré plus d'une décennie de suivi. De plus, alors qu'un grand nombre d'espèces (191 espèces) étaient partagées entre les habitats semi-naturels et les cultures, beaucoup d'espèces n'ont été trouvées qu'exclusivement soit dans les habitats semi-naturels soit dans les cultures (67 espèces dans les habitats semi-naturels, 30 espèces dans les cultures).

○ **Conclusion.** Une plaine agricole comme la ZAPVS est en capacité d'accueillir une grande diversité d'espèces, malgré une dominance de certaines familles et de certains traits écologiques. Un recensement sur 11 ans n'est certes pas exhaustif, dépendant surtout du protocole utilisé, mais il apporte des informations primordiales sur l'état de santé des écosystèmes, et sur la différence de communautés d'abeilles entre des milieux peu ou pas gérés (les habitats semi-naturels) et des milieux très anthropisés (les cultures). La différence de communautés trouvées entre ces deux types de milieu appuie la nécessité d'échantillonner les abeilles dans plusieurs habitats plutôt que de les étudier de manière site-centrée, et la nécessité d'y croiser plusieurs méthodes d'échantillonnage.

## MOTS-CLES

CONSERVATION

ÉTUDE LONG-TERME

MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE

CULTURES

HABITATS SEMI-NATURELS



## An intensive agricultural plain can host nearly a third of the wild bee species present in France, including rare species

*Claire GAY<sup>a,c</sup>, Thomas PERROT<sup>b,\*</sup>, Vincent BRETAGNOLLE<sup>a,c</sup>, Hugo CERISIER<sup>d</sup>, Alexis SAINTILAN<sup>e</sup>, Marilyn RONCORONI<sup>f</sup>, Orianne ROLLIN<sup>g</sup>, Jeroen SCHEPER<sup>h</sup>, Sabrina GABA<sup>a,c</sup>*

<sup>a</sup> USC 1339 CNRS/INRAE – UMR 7372 CNRS/LRUniv – Villiers-En-Bois (France)

<sup>b</sup> Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) – Paris (France)

<sup>c</sup> LTSER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre » – Villiers-En-Bois (France)

<sup>d</sup> UMR ESPACE-DEV – SEAS-OI – Saint-Pierre (France)

<sup>e</sup> Individual entrepreneur – arachnologist and entomologist SIREN 819839598 – Niort (France)

<sup>f</sup> UMR UREP INRAE – Clermont-Ferrand (France)

<sup>g</sup> CARI – Louvain-la-Neuve (Belgium)

<sup>h</sup> Wageningen University and Research Centre – Wageningen (Netherlands)

\*Author to whom correspondence should be addressed: [thomas.perrot@fondationbiodiversite.fr](mailto:thomas.perrot@fondationbiodiversite.fr)

### Abstract

With the decline of pollinator species, more and more studies seek to qualify and quantify the communities of one of the most important group of pollinators: wild bees. However, in France, the listing of wild bees is still lagging behind, as shown by the absence of a ‘Red List’, unlike neighboring countries such as Belgium. These bees face several factors of decline, particularly in agricultural environments. This is why, on a limited but sizable scale (LTSER ‘Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre’, 450 km<sup>2</sup>), we tried to characterize the communities of bees present in agricultural environments, both semi-natural areas and cultivated areas. Through five protocols, with various species completion estimations (but always > 50%), we were able to identify all the species of wild bees sampled in our study area between 2010 and 2020. Two protocols were long-term protocols (≥ six years), the others being short-termed (≤ three years). Two of them used the pan-trap technique, while the others used transect with identification by sight or capture. Thus, we found 288 bee species in 11 years, the majority of them belonged to

Halictidae, were polylectic, underground-nesting and solitary, whereas these characteristics were not necessarily dominant at a field scale. Depending on the European bees' Red List or the Belgian one, we found that at least two (European list) to 45 (Belgian list) bees of our data are classified as threatened, and at least 15 (Belgian list) to 19 (European list) of them are near threatened. These figures are potentially underestimated given that 10 to 20% of the sampled species have not yet been evaluated by Europe or Belgium.

### *Key words*

Agricultural conservation, Long-term monitoring, Sampling methods, Semi-natural habitats, Crops

## *Introduction*

Animal pollination, and particularly insect pollination, is a primary vector of pollination for more of 80% of wild plants and 70% crops plants around the world (Klein et al., 2007; Ollerton et al., 2011). Animal pollination was indeed evaluated at approximately 153-500 billion euros with regard to human food (Gallai et al., 2009; Lautenbach et al., 2012). Despite these economic importance, there is consensus that this insect pollination is currently under threat due to a global decline in pollinators (Cardinale et al., 2012), and particularly in agricultural landscapes (Biesmeijer et al., 2006; Potts et al., 2010; vanEngelsdorp et al., 2008).

The most important group of pollinating species in Europe, bees (Klein et al., 2007), is among the most involved in this pollination process: they provide most of the pollination service (Winfrey et al., 2011), particularly in agricultural habitats (Klein et al., 2007; Ollerton et al., 2011). In the agricultural environment, bees depend on floral resources for their food, either mass flowering crops with bloom period whose flower availability is reduced in time, or weeds which provide fewer flowers than crops, but more constantly, spatially and temporally (Bretagnolle & Gaba, 2015). The decline of these bees is linked in agricultural landscapes to agricultural intensification, e.g. use of pesticides or decrease in habitat quality (such as loss of grasslands and semi-natural habitats) (Benton et al., 2003; Duelli & Obrist, 2003; Tschamntke et al., 2005). Thus, conservation actions specific to agroecosystems, such as agri-environmental schemes or organic farming, have been proposed to mitigate the effects of agricultural intensification on pollinators and in particular on wild bees (Dicks et al., 2010). The results of these actions have however been questioned, whether on the role that bees play in crop yields (Kleijn et al., 2015) or on the

effectiveness of these actions (Kleijn & Sutherland, 2003; Knop et al., 2006). One of the reasons for this uncertainty is our poor knowledge of the diversity patterns of wild bees and the processes involved in predicting the presence and abundance of a given species in a given habitat or site (IPBES, 2016).

Uncovering the determinants of the structure and dynamics of local communities requires defining a reference pool of species likely to establish and coexist in communities (Eriksson, 1993; Lortie et al., 2004; Zobel, 1997). However, species lists at the national level are often missing or incomplete (Schatz et al., 2021). Currently, France is known to host around 1000 species of bees (Kuhlmann et al., 2015). In addition, there is a lack of regional lists of bees for most regions, despite the relatively high number of species present. The incomplete data on these species is a significant obstacle to their study (Brown & Paxton, 2009; Winfree, 2010). Indeed, the lack of precise and accurate species lists at national and more local scales hampers our ability to identify the links between species, ecosystem functioning and services, especially crop production. There is an undeniable taxonomic bias in the study of pollinators: more than half of the insects listed in the lists of protected species in Northern Europe are butterflies (Duffus & Morimoto, 2022). Taking a similar look and a similar interest in other pollinators, particularly wild bees, is therefore more than necessary to improve knowledge of this group (Leandro et al., 2017; Mammola et al., 2020).

In this paper, we focused on describing the entire wild bee community in an intensive agricultural area. For the present study, we used all available material that had been collected from our study site over eleven years (2010–2020). We had a record number of fields and types of habitat over these years which probably gave us hope for an exhaustive list of bee species. However, we hypothesized that the highly variable population dynamics and sparse distribution of bees would lead to a significant underestimation of the true species pool, based on limited sampling (Lewis et al., 2016). Thus, we provided a list of bee species, with a description of their occurrence, their status, the year(s) they were observed, the protocol(s) with which they were captured and their main functional characteristics. We defined this species pool as the overall composition of bee communities sampled in a given survey (Lessard et al., 2012). From all the years, habitats and protocols, we drew up the various lists and deduced a checklist of the study site, which showed that approximately one third of all the bees present at the national level are present on this study site (450 km<sup>2</sup>). We also characterized certain patterns of ecological and functional diversity. During this period, we were able to sample many types of habitats: crops, grasslands, hedgerows and forests. This enabled us to identify the main sources of variation in the diversity of bees in our study site. Indeed, the diversity and composition of communities depend on both biotic and abiotic factors, which can interact at different temporal and spatial scales. Agroecosystems with high biodiversity

are generally associated with heterogeneous landscapes with a high diversity of habitats arranged in complex spatial configurations (Fahrig et al., 2011). Thus, we were looking for ‘where do these bees live?’ – either in terms of species or in terms of functional traits – to give indications on where to initiate conservation efforts. We expected to find higher species’ diversity and trait diversity in semi-natural habitats, according to previous studies showing that few bees visit crops (Forrest et al., 2015; Kleijn et al., 2015; Pisanty & Mandelik, 2015). We also sought to investigate how alternative methodological choices in collecting and sampling bees can affect or lead to substantial differences in the definition of the bee species pool. Bees are known to be difficult to capture, and various methods have been proposed so far (see Westphal et al. (2008) for a review and comparison between methods). We have used a variety of methods over the years, allowing us to compare how well the methods are able to estimate diversity accurately.

## *Materials and methods*

### *Study site*

Bees were surveyed in the Long-Term Socio-Ecological Research (LTSER) site Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (ZAPVS), from spring to summer (from 2010 to 2020). The LTSER ZAPVS is an area of 450 km<sup>2</sup> in western France, characterized by intensive agriculture. 80% of the total land cover is occupied by annual crops: wheat (33.8%), followed by sunflower (10.4%), corn (9.6%), oilseed rape (8.3%) and pea (2%), others crops type represented less than 1% (Bretagnolle et al., 2018). Semi-natural habitats are composed of grasslands (temporary and permanent) and patches of forests, representing c. 13.5% of land cover (Bretagnolle et al., 2018). There are more than 13,000 fields, with an average size between 4 and 5 ha. The ‘Forêt domaniale de Chizé’, at the south of ZAPVS area, is about 4,775 ha.

### *Insect sampling*

Five different protocols were applied between 2010 and 2020 (Tab. 1) to sample bees.

- ‘Multi-habitat transects’

In 2010, 2011 and 2012, bees were sampled in semi-natural habitats (hedgerow or meadow) and mass-flowering crops (oilseed rape hereafter OSR or sunflower hereafter SF) (Rollin et al., 2013, 2015). Each year, 10 among 30 possible grid cells were randomly selected in the LSTER Zone Atelier (Appx 1.1.). A total of 1,286 sites were sampled during the three years. In crops, bees were sampled along transects of 50 m long and 2 m wide perpendicular to the field border, towards the centre of the field. In the other habitats, transects were placed at the centre of the field. Sampling lasted 15 minutes and was performed between 10:00 a.m. and 7:00 p.m. in optimal daytime conditions (little wind, sunny weather).

**Tab. 1.**  
Summary of the protocols used in the study.

Protocol name	Start year	End year	Sampling method	Crop types sampled	Semi-natural habitat types sampled
<i>Multi-habitat transects</i>	2010	2012	Transect (net and sight-hunting)	Oilseed rape Sunflower	Hedgerow Meadow
<i>Multi-crop pan-traps</i>	2013	2019	Pan-trap	Maize/sorghum Oilseed rape Sunflower Winter cereal	Alfalfa Meadow
<i>Multi-crop transects</i>	2015	2020	Transect (net and sight-hunting)	Maize/sorghum Oilseed rape Sunflower Winter cereal	Alfalfa Meadow
<i>Forest pan-traps</i>	2015	2017	Pan-trap		Forest
<i>Sunflower (SF) transects</i>	2015	2015	Transect (net and sight-hunting)	Sunflower	Meadow

○ ‘Multi-crop pan-traps’

From 2013 onwards (but the present study stopped it in 2019), bees were sampled using a pan-trap method. Each year, 100 to 200 different fields were studied; a field may or may not be in this pool two years in a row because of crop rotation between years. The fields were selected according to five gradients of woody elements (hedgerows and forests), organic farming, grasslands, field size and crop diversity (Bretagnolle et al., 2018). We used a moving window to select the 1-km<sup>2</sup> landscapes and create statistically independent gradients (see Appx 1.2.). Within each landscape, we selected one field of winter cereal, oilseed rape, maize (or sorghum) or sunflower, and alfalfa or meadow when they were present. This selection results in three to four fields per landscape. In each field, plastic bowls of 12 cm diameter and 10 cm depth were placed for four days (Perrot et al., 2018). The number of traps and their location in the field varied between years. From 2013 to 2015, 12 pan traps were placed at the edge and in the centre (50 m from edge) of the fields,

while three were placed at the centre (25 m from edge) of the field from 2016. Bowls were of three different colours (blue [Sparvar 3107, Euro industry Supply, Stuttgart, Germany], yellow [RAL 1026, Euro industry Supply, Stuttgart, Germany] and white) in order to attract different bee species. They were filled with c. 600 ml of water with drops of soap. Insects were further identified in the lab.

#### ○ 'Multi-crop transects'

As pan-traps undervalue large bee richness, pan-traps were combined with sweep nets and 'sight hunting'. Each year, two (2015) or three transects (from 2016) were done per field in the field centre, in the field margin (section between the field edge and the first seeding line) and at 25 m from the margin (excluding 2015) parallel to the field edge. The use of this protocol in the present study stopped in 2020. For each transect, the covered distance was 50 m and the visual covered volume during the observations was 2.5 m to the left and 2.5 m to the right, 2.5 m in front of the observer and 1 m above the observer's head. Surveys were performed under calm weather conditions, i.e. little wind, and on sunny and warm days (95% of the data per field is more than 16°C; min = 12°C, max = 45°C), between 7:30 a.m. and 6:30 p.m. during the day. Sometimes two sampling sessions were done, i.e. at the beginning and at the end of insect flying season (14.3% of fields). Walking slowly (12 s.m<sup>-1</sup>) along these transects during ten minutes, the observer identified the insect in foraging behaviour on a flower by capturing the insect using a capture net. We stopped the timer each time the observer needed to identify or capture an insect, while the capture or the identification occurred. Captures occurred only when on-site identification could not be done.

#### ○ 'Forest pan-traps'

From 2015 to 2017, bees were sampled in the forest of Chizé. Thirty-two 140 m long sections were delimited in plots of the Forêt domaniale de Chizé, among which 16 were sampled (see Appx 1.3.). Several modalities were studied: eight control sections without human works, eight sections with notching of the edges and four sections with culling and thinning. In each section, three or four bowls (blue, yellow, white and one additional yellow in 2017) were placed, making a total of 48 or 64 (2017) bowls. Samples were performed three times each year: at the end of May, in mid-June and in early July. The traps filled with water to which a few drops of detergent were added, were placed during five days. The height of the traps was readjusted to be positioned above the vegetation.

#### ○ 'SF transects'

During the spring and summer of 2015, bees were sampled in SF fields and grasslands (Scheper et al., 2023) (see Appx 1.4.). Two sampling sessions were carried out in SF fields, and four sessions in meadows. In each field, two transects of 150 m<sup>2</sup> were made, i.e. 1 m

wide by 150 m long in the SF and 2 m wide by 75 m long in the meadows. A transect at the edge of the field and a transect parallel to the first one at 25 m from the edge of the field were done in the SF crops. In meadows, transects were done in the areas most densely populated with plant species. Using a net, the bees were captured during 15 minutes per transect, between 9:00 a.m. and 6:00 p.m. in optimal climatic conditions (sunny, slightly windy, temperatures above 15°C).

Overall, bees were sampled in 72 hedgerows, 402 grasslands (meadow and alfalfa), 560 winter cereal fields, 267 OSR fields, 318 SF fields, 105 maize fields and 66 other crop type fields. Sampling periods were from April to May in OSR fields, from July to August in SF, and from May–June and end of August in alfalfa and cereals. Bees were identified by professional entomologists from the Centre for Biological Studies of Chizé and OPIE ('Office pour les insectes et leur environnement') under binocular magnifier and by using literature (Amiet, 1996, 1999; Amiet et al., 2001, 2004, 2007, 2010; Dathe, 1980; Falk & Lewington, 2015; Noskiewicz, 1936; Osytynchuk & Ponomareva, 1978; Patiny & Terzo, 2010). 'Multi-crop pan-trap method' and 'Multi-crop transect method' are on-going protocols but bee identifications are only available from 2013–2019 for 'Multi-crop pan-trap method' and 2015–2020 for 'Multi-crop transect method'.

### *Bee traits and protection status*

Bee traits were filled out using data from Bellman (2019), Falk & Lewington (2015), Michener (2007) and Vereecken & Jacobi (2018). We focused on flying cycle, foraging behaviour, social type and nesting behaviour. We obtained a completion of traits database of 82.6% for the nesting type, 70.8% for the voltinism, 85.4% for the foraging behaviour and 69.8% for sociality.

We compiled a protection status of bees using the European red list (Nieto et al., 2014), INPN data (Inventaire National du Patrimoine Naturel) and supplementary Belgian red lists (Drossart et al., 2019). The species index category was noted, according to the IUCN classification: 'Not Evaluated', 'Data Deficient', 'Least Concern', 'Near Threatened', 'Vulnerable', 'Endangered', 'Critically Endangered', 'Extinct in the Wild' and 'Extinct'.

### *Analyses*

We first estimated the completion of our dataset through accumulation curves (at the sampling unit level for each protocol) and Chao estimator of asymptotic species richness calculations with *vegan* package and *specpool* function (Chacoff et al., 2012; Oksanen et al., 2020):  $S_p = S_0 + \frac{a_1^2}{2a_2} * \frac{N-1}{N}$ , where  $S_p$  is the extrapolated richness,  $S_0$  is the

observed species number,  $a_1$  and  $a_2$  are the number of species occurring only in one or two fields respectively, and  $N$  is the number of fields. We could not estimate the completion percentage of the forest pan-trap protocol, because these data did not include species sampling at the sampling unit level.

Then we assessed the effect of the sampling method and calculated the number of species shared between main protocol types. We used an upset graph to represent the combinations of protocols and their sharing of pollinator species, in addition to information about the species families.

In order to homogenize the habitat types where we found bees in the different protocols, we classified the grasslands (including alfalfa and fava bean fields) and meadows as 'semi-natural habitats', as well as hedges and extreme edges of crops. Conversely, SF, OSR, cereal and maize crops were designed as 'crop habitats' for bees. We then carried out an analysis on differences in main traits of bees, according to the habitat type where they were found. Because we had got a lot of species filled with following traits (and only little lack of information), we selected: dietary type (oligolectic or polylectic), nesting type (underground or above ground) and social type (social or solitary). We removed the species without these information or belonging to both categories (e.g. underground and above-ground species) for each trait in this analysis. For each field, we calculated the ratio between the species number with the most common trait attribute and the total species number in the field. For each trait, we ran an analysis of variance ANOVA on linear mixed effect models (using the protocol as a random effect) to test the significance of the difference in both trait attributes.

All analyses were ran with R software v.4.1.0 (R Core Team, 2021).

## Results

### Bee species list

Overall, 288 bee species were identified in the LTSER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, i.e. 229 with pan-traps (55 exclusively) and 233 with transects (59 exclusively), among which one species of honeybee, 17 species of bumblebees and 270 species of other wild bees. The main bee species belonged to families Halictidae (78 species) followed by Apidae (64 species), Andrenidae (63 species), Megachilidae (56 species), Colletidae (23 species) or Melittidae (four species). Honeybee *A. mellifera* strongly dominated bee communities estimated by transect methods ( $n = 45,330$ ; 68% of the transect datasets) while social wild bee ( $n = 87,266$ ; 96% of the pan-trap datasets), especially *Lasioglossum* species (38 species;  $n = 67,972$ ; 75% of the pan-trap datasets), dominated bee communities estimated by pan-traps. 276 species represented less of 1% of total individuals caught. We sampled on average  $117.45 \pm 13.53$  (mean  $\pm$  standard-error) species per year. Twenty-one



Tab. 2.

Near threatened or threatened bee species of the LTSER ZAPVS, according to the Belgian and European Bees Red Lists.

Belgian Red list: Drossart et al., 2019.

European Red list: Nieto et al., 2014.

Please refer to the supplementary 'Species List' for the number of observations and the year(s) of observations of each of these species.

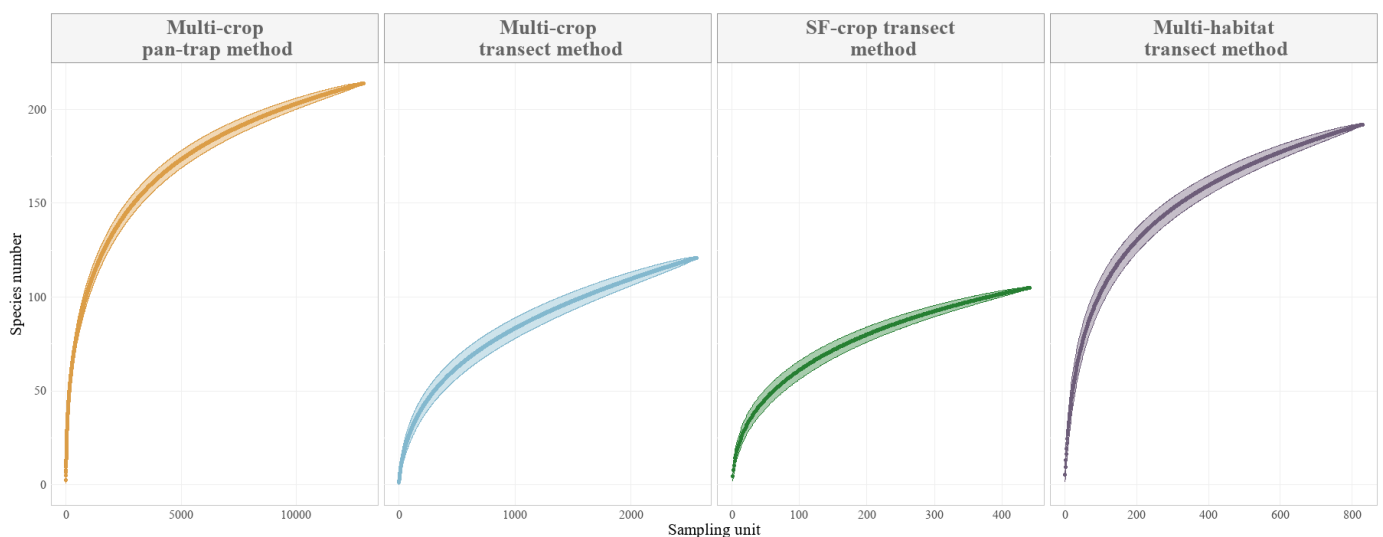
**RED LIST STATUS**

Near threatened (NT)		Threatened (VU, EN, CR)		
Vulnerable (VU)		Endangered (EN)		Critically endangered (CR)
Belgium	Europe	Belgium	Europe	Belgium
<i>Andrena agillissima</i>	<i>Andrena fulvida</i>	<i>Andrena fulvida</i>	<i>Trachusa interrupta</i>	<i>Andrena polita</i>
<i>Andrena bimaculata</i>	<i>Andrena hattorfiana</i>	<i>Bombus rudericus</i>		<i>Andrena russula</i>
<i>Andrena fulvago</i>	<i>Andrena ovalula</i>	<i>Eucera nigrescens</i>		<i>Andrena synaetlepha</i>
<i>Andrena hattorfiana</i>	<i>Halictus quadricinctus</i>	<i>Halictus simplex</i>		<i>Bombus humilis</i>
<i>Andrena labialis</i>	<i>Lasioglossum angusticeps</i>	<i>Halictus nigrinus</i>		<i>Bombus muscorum</i>
<i>Andrena ovantula</i>	<i>Lasioglossum brevicorne</i>	<i>Hylaeus nigrinus</i>		<i>Bombus rudericus</i>
<i>Bombus hortorum</i>	<i>Lasioglossum clypeare</i>	<i>Lasioglossum brevicorne</i>		<i>Bombus sylvanus</i>
<i>Bombus lucorum</i>	<i>Lasioglossum majus</i>	<i>Lasioglossum xanthopus</i>		<i>Bombus veteranus</i>
<i>Bombus vestalis</i>	<i>Lasioglossum majus</i>	<i>Megachile circumcincta</i>		<i>Halictus quadricinctus</i>
<i>Lasioglossum albipes</i>	<i>Lasioglossum minutulum</i>	<i>Nomada distinguenda</i>		<i>Hoplitis anthocopoides</i>
<i>Melecta albifrons</i>	<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	<i>Osmia rufohirta</i>		<i>Megachile lagopoda</i>
<i>Nomada rufipes</i>	<i>Lasioglossum quadrimaculatum</i>			<i>Megachile maritima</i>
<i>Osmia aurulenta</i>	<i>Lasioglossum xanthopus</i>			<i>Megachile pilidens</i>
<i>Osmia spinulosa</i>	<i>Melitta tricolor</i>			<i>Nomada sexfasciata</i>
<i>Stelis phaeoptera</i>	<i>Melitta leachella</i>			<i>Sphacodes rubicundus</i>
	<i>Melitta tricolor</i>			<i>Sphacodes rufiventris</i>
	<i>Sphacodes croaticus</i>			<i>Sphacodes spinulosus</i>
	<i>Sphacodes hyalinatus</i>			
	<i>Sphacodes majalis</i>			
	<i>Sphacodes rubicundus</i>			
	<i>Sphacodes spinulosus</i>			

species were caught every year from 2010 to 2020, while 69 species were caught only one year.

Bees were mainly solitary bees (152 species, 52.8% of all species), others were eusocial or social bees (42 species, 14.6%), communal bees (7 species, 2.4%). Most of bee species used underground nest sites (37.5%), followed by above ground nest sites (17.4%) or parasites other bee or hymenopteran nest sites (21.2%). Some species were able to nest above or underground (6.6%). Bees from the dataset were in the minority polyvoltine or at least bivoltine (13.2%), otherwise univoltine (54.9%), or able of both voltinism types (2.8%). We found 193 polylectic bees (67.0% of the data), 52 oligolectic bees (18.0%) and one monolectic bee (less than 1%).

According to the European Species Red List (Nieto et al., 2014) and Belgian Species Red List (France north-bordering country; Drossart et al., 2019), 78.2% of the species that we found were ‘status-filled in’ at a European level (1.0% Not Evaluated (NE) and 20.8% with a Data Deficient (DD) status), and 88.2% were ‘status-filled in’ at a Belgian level (9.7% NE and 2.1% with a DD status). As threatened species were those with a Vulnerable (VU), Endangered (EN) or Critically Endangered (CR) status, we counted two species threatened at the European level (i.e. *Bombus muscorum* and *Trachusa interrupta*), but 45 at the Belgian level (Tab. 2). *Bombus muscorum* was present in both lists while *Trachusa interrupta*, was not classified as threatened in Belgium. 12 species were classified as Regionally Extinct (RE) in Belgium, but DD or Least Concern (LC) in all Europe. 32 species were classified as Near Threatened (NT) while considering both lists (19 in European list and 15 in Belgian

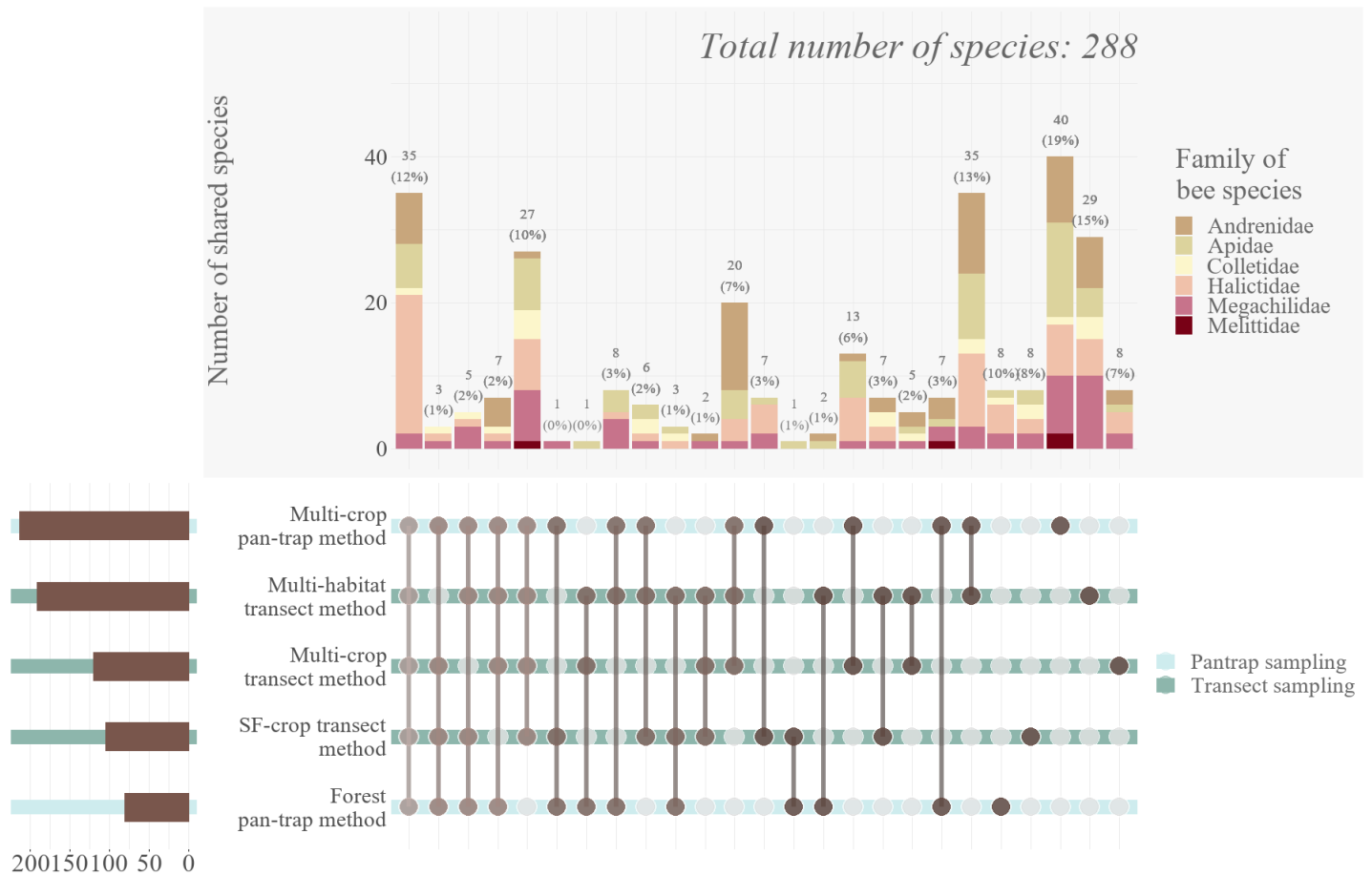


**Fig. 1.**

Accumulation curves of species depending on the increase of sampling units ( $\pm$  standard-deviation of species accumulation curves) in each protocol.

**Multi-crop pan-trap method:** one sampling unit is represented by one bowl (whatever the color). **Multi-crop transect method:** one sampling unit is represented by one transect of 50m long. **SF-crop transect method:** one sampling unit is represented by one transect of 150m long in sunflower crops and 75m long in meadows. **Multi-habitat transect method:** one sampling unit is represented by one transect of 50m long. *Forest pan-trap method:* discarded because of a lack of protocol information.

list). Detailed information on near threatened or threatened species (e.g. number of observations and year(s) of observations) are available in [Appx 1.5](#).



**Fig. 2.**

**Number of shared species between the different types of protocols.**

Brown points represent the protocol type considered in the calculation, whereas light grey points represent the protocol types that are excluded from the calculation. Brown bars represent the species set size of the protocol samples. Number of shared species and the families they belong are represented by the histogram bars, above the protocol assemblage they represent. Protocol assemblages are ordered from the ones which contain most shared species, to the ones which do not contain any shared species. Percentages represent the percentage of species in the intersection relative to the potential size of the intersection (i.e. *number of shared species between x and y protocols/number of total species\*100*; and for a single protocol: *number of exclusive species from the x protocol/number of total species from the x protocol\*100*).

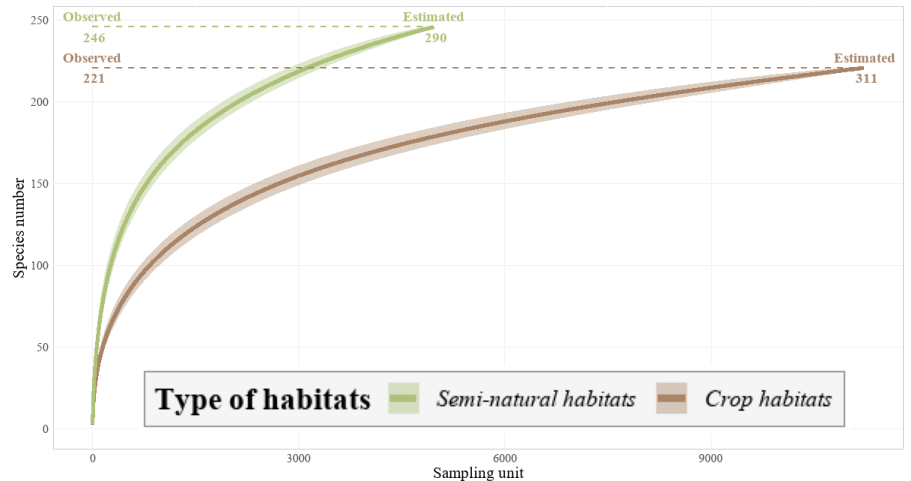
*Bee species and families' sharing between the different protocols*

We obtained a completion of 82.9% for multi-crop pan-trap protocol, 57.7% for multi-crop transect protocol, 75.8% for multi-habitat transect protocol and 75.6% for SF transect protocol. In details ([Fig. 1](#)), for the multi-crop pan-trap protocol we found 214 species and Chao estimator value was  $258 \pm 17.8$  (estimate  $\pm$  standard-error), 121 species and Chao estimator value of  $209.6 \pm 36.7$  for multi-crop transect protocol, 192 species and

Chao estimator value of  $253.3 \pm 24.3$  for multi-habitat transect protocol, and 105 species and Chao estimator value of  $139 \pm 15.7$  for SF transect protocol. Overall, all crop types shared a total of 35 species in all protocols (Fig. 2), particularly Halictidae (19 species among the 78 of the dataset, approximately 25%) but no Melittidae. When removing only one protocol type from the calculation, the sharing dropped at a maximum of 27 species (when removing forest pan-trap method), otherwise values of three, five or seven species when removing any other protocol. The highest number of shared species when removing one or several protocol types was always reached when multi-crop pan-trap protocol was considered. Removing this protocol always decrease hugely the sharing of species among the protocols. Indeed, when focusing on single protocol types and their number of not-shared species with other protocols ('exclusive' species), the long-term multi-crop pan-trap protocol was the one with the highest number of 'exclusive' species (40 species), followed by the short-term multi-habitat transect protocol (29 species), and other protocols placed equal (eight species). Among the long-term protocols, multi-crop pan-trap method always had at least seven species exclusively shared with each protocol, whereas surprisingly multi-crop transect protocol did not share any species exclusively with the SF-crop transect protocol and only five with the multi-habitat transect protocol.

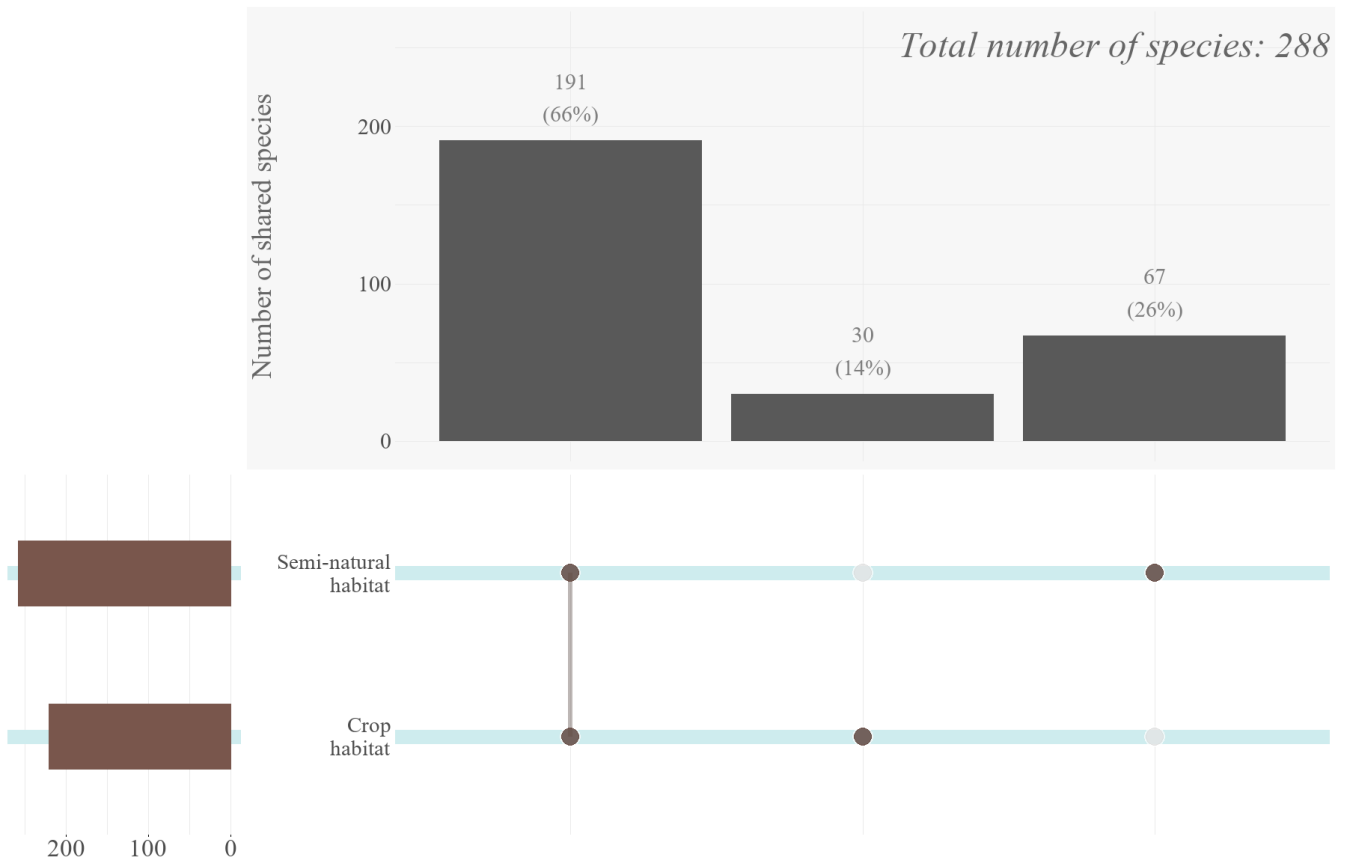
### Bee species and families' sharing between the different habitats

Using accumulation curves, overall sampling protocols showed no difference in bee richness in semi-natural habitats, as forests and hedges, than in crops habitats (Fig. 3). Interestingly, Chao method estimation indicated an higher potential bee richness in crops (with 311 species) than in semi-natural habitats (with 289 species) for a total of 364 estimated species, which respectively represented a complementation rate of 71%, 85% and 77%. Indeed, crops and semi-natural habitats



**Fig. 3.**

**Accumulation curves of species depending on the increase of sampling units ( $\pm$  standard-deviation of species accumulation curves) for all protocols. Brown line: Crop habitats. Green line: Semi-natural habitats. **Multi-crop pan-trap method:** one sampling unit is represented by one bowl (whatever the color). **Multi-crop transect method:** one sampling unit is represented by one transect of 50m long. **SF-crop transect method:** one sampling unit is represented by one transect of 150m long in sunflower crops and 75m long in meadows. **Multi-habitat transect method:** one sampling unit is represented by one transect of 50m long. *Forest pan-trap method: discarded because of a lack of protocol information.***



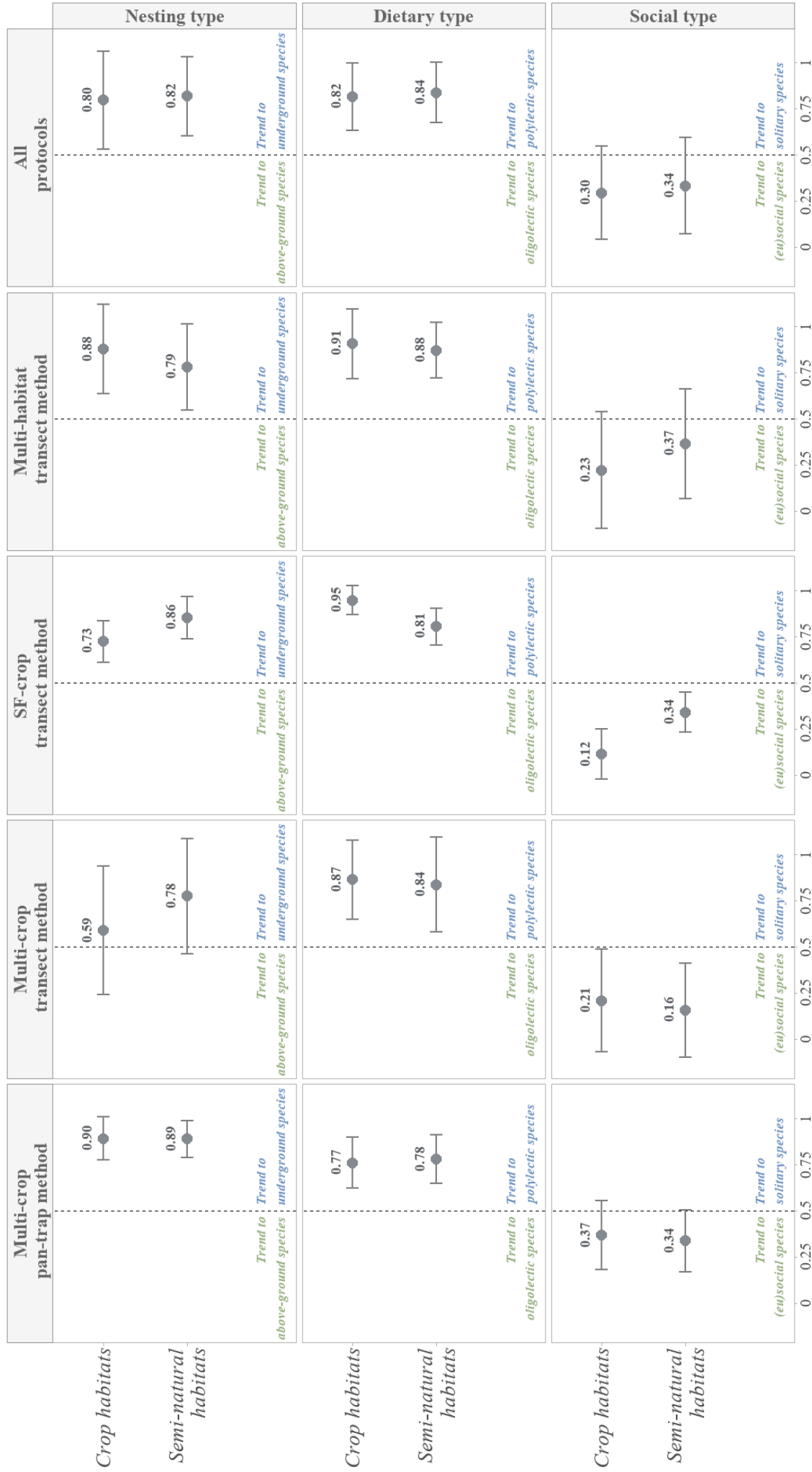
**Fig. 4.**  
**Number of shared species between the different types of habitats.**

Brown points represent the habitat type considered in the calculation, whereas light grey points represent the habitat types that are excluded from the calculation. Brown bars represent the species set size of the protocol samples. Number of shared species are represented by the histogram bars, above the habitat assemblage they represent. Percentages represent the percentage of species in the intersection relative to the potential size of the intersection (i.e.  $\text{number of shared species between } x \text{ and } y \text{ protocols} / \text{number of total species} * 100$ ; and for a single protocol:  $\text{number of exclusive species from the } x \text{ protocol} / \text{number of total species from the } x \text{ protocol} * 100$ ); for instance:  $\text{number of observed species} / \text{number of semi-natural habitat species} * 100 = 67 / 258 * 100 = 26\%$ .

shared a large number of bee (191 species, 66% of all species) with 67 bee species only found in semi-natural habitats and 30 in crop habitats (Fig. 4). Moreover, bee species with threatened conservation status were both found in similar numbers in both habitat types, as observed for bee with lower abundance in the datasets (bees representing less than 1% of the total dataset).

### *Bee species traits in the different habitats and protocols*

Field communities' trends for one characteristic related to another (above-ground nesting or underground nesting, oligolectic or polylectic, solitary or (eu)social) were always the same regardless of the habitat (overlapping standard deviations) (Fig. 5). Surprisingly, the most common trait attribute in species was not necessarily the dominating attribute when calculating averages by field. Traits' ratios indicated that bee



**Fig. 5.** *Average proportion of species major attribute per field*

**Average major species attribute's proportion by field, in the bee's communities of crop habitats and semi-natural habitats, according to the considered trait and protocol ( $\pm$  standard-deviation) – taking into account the number of occurrences.** Proportion calculation method: for each field: (number of species with the major trait's attribute) / (number of species with the major trait's attribute + number of species with the minor trait's attribute). 'Major' and 'minor' definitions depend on the number of species with the attribute: the major trait is the one belonging to the highest number of species compared to other attributes. The more the mean value ( $\pm$ sd) is closed to the dashed line, the more both attributes are equally distributed in the bee species community. (If the value is above 0.5, then the trend is in favor of the major trait's attribute (in blue); if the value is below 0.5, then the trend is in favor of the minor trait's attribute (in green)).

communities per field were composed of a majority of underground species, going from 59% ( $R = 0.59 \pm 0.34$ ) in crop habitats by multi-crop transect method to 90% ( $R = 0.90 \pm 0.12$ ) in crop habitats by multi-crop pan-trap method (for an average above 80% for all the data, anova:  $\chi^2 = 0.07$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.797$ ). Thus, the ratio was more balanced between above-ground and underground species when considering crop habitats with the multi-crop transect method. Moreover, ratios were in favour of polylectic species, rather than oligolectic species, with a minimum of 77% ( $R = 0.77 \pm 0.14$ ) in the crop habitats with the multi-crop pan-trap protocol, and a maximum of 95% ( $R = 0.95 \pm 0.08$ ) in the crop habitats with the SF-crop transect method (anova:  $\chi^2 = 3.12$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.077$ ). Concerning the social type (anova:  $\chi^2 = 10.38$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.001$ ), whereas more species were polylectic in our data, the ratios per field highlighted a majority of social or eusocial bee species (between 63% ( $R = 0.37 \pm 0.19$ ) and 88% ( $R = 0.12 \pm 0.14$ ) according to the protocol). Results were more contrasted between semi-natural and crop habitats when considering the number of bee individuals per field, rather than bee species' occurrence per field (see Appx 1.6.).

## Discussion

We found 288 species of bees in our study area, which corresponds to almost 30% of the species recorded in France (Kuhlmann et al., 2015), 15% of the species recorded in Europe (Rasmont et al., 2017), and 1.5% of the species recorded worldwide (Winfree et al., 2011). Almost three-quarters of these species were found both in semi-natural habitats and crops. Two species are listed as threatened by the IUCN European Red List (Nieto et al., 2014) and 45 by Belgian Red List (Drossart et al., 2019). The bees we found are mainly underground-nesting and polylectic species, and are dominated in number by eusocial species. Indeed, although no marked difference between protocols and habitats is visible in our study of traits, all ratios tend towards a well-defined species profile in our study area: rather polylectic, social or eusocial bee species and nesting underground, which corresponds well to Halictidae (160 species in France; Bellman, 2019).

This functional profile – polylectic, social and underground-nesting – is the same that the one found by Forrest et al. (2015) in crops; and as described by Pisanty & Mandelik (2015), underground-nesting species are more attracted to crops. The deficit in above-ground nesting species could be explained by the lack of surface nesting sites in agricultural environments, and this factor is limiting the presence of some bee species (Antoine & Forrest, 2021; Harmon-Threatt, 2020). Indeed, nesting depth is considered important for survival in agricultural areas: deeper nests survive tillage better (Ullmann et al., 2016). In order to attract above-ground nesting pollinators, improving the quality

and quantity of habitats such as hedgerows could rebalance the underground/above ground nesting ratio and improve the functional complementarity of communities, as suggested by [Morandin & Kremen \(2013\)](#) and [Forrest et al. \(2015\)](#). Moreover, the fact that the species found are polylectic and social seems related, because species with high sociality generally have a polylectic diet ([Pisanty & Mandelik, 2015](#)). Polylectic bee species could be more resilient to agricultural perturbations than others, oligolectic bees being more sensitive to land-use change ([De Palma et al., 2015](#)).

Our accumulation curves suggest that not all species were sampled with our sampling methods, despite more than 10 years of monitoring. Measuring the number of pollinator species exhaustively in a given area remains complex even in long-term studies, whether with pan-trap protocols or transect protocols ([Chacoff et al., 2012](#); [Westphal et al., 2008](#)). This certainly leads to the few known data on wild bees on a large scale, including the conservation status of their populations (56.7% of bee species are data deficient at the European level), while this group of pollinators constitutes the major group of pollinators in Europe ([Klein et al., 2007](#)). As proof, we only found two species of bees listed as threatened by the IUCN European Red List ([Nieto et al., 2014](#)), while data from Belgian scientists lists 45 as threatened in our species list ([Drossart et al., 2019](#)).

Each method has its specificities and does not enable equal treatment of all families ([Westphal et al., 2008](#)). For instance, despite the fact that pan-traps are considered ineffective in catching honey bees ([St. Clair et al., 2020](#)), this is the method that harvests the most species of the same family as honey bees in our study, the Apidae. Additionally, we found that Halictidae are best captured by the pan-trap method, as demonstrated in other studies (e.g. [Roulston et al., 2007](#)): small and generalist species are generally sampled by pan-traps rather than netting ([Thompson et al., 2021a](#); [McCravy et al., 2019](#)); indeed Halictidae are usually small to medium-sized and generalist bees ([Falk & Lewington, 2015](#)). Moreover, while a large number of species (191 species) is found in both semi-natural habitats and crops, a large number of species is only found in semi-natural habitats or crops (67 species in semi-natural habitats, 30 species in crops) pointing out the need of sampling bees in multiple habitats. The crossing of several sampling methods within the habitats, as in our study, is thus perhaps a way of better defining the pools of species shared between habitats ([J. S. Wilson et al., 2008](#)). Although complementary, pan-trap and netting both have certain disadvantages ([Portman et al., 2020](#); [St. Clair et al., 2020](#)), and in particular in the functional composition of the community of bees caught.



## Conclusion

Our paper primary objective – providing a list of bee species that we found – is useful for future French conservation studies, considering the lack of information about bee species' occurrence and status in France (Schatz et al., 2021). Moreover, protecting bees in agricultural environments where a lot of the threats they faced are brought together (e.g. pesticides, habitat fragmentation) is crucial (Potts et al., 2010). As we sampled a total of 288 species in an agricultural environment such as our study site, it makes these environments challenging for the bees conservation, it undermines conservation strategies such as land sparing (Desquilbet et al., 2017; Green et al., 2005; Loconto et al., 2020) and it encourages a biodiversity-friendly extensive agriculture rather than spatial segregation between semi-natural habitats and intensive crops. Indeed, many bee species are shared between semi-natural habitats (as meadows) and crops, and are known to be adapted to a combination of these habitat types (Bretagnolle & Gaba, 2015). Above all, simply emphasize the lack of knowledge about bees in agricultural areas is a way of encouraging scientists to seek solutions to maintain the bee diversity of this environment, sustain its functioning through pollination and guarantee global food security (Potts et al., 2016).

### Author Contributions

Conceptualisation, C.G., T.P. V.B. and S.G.; Methodology, V.B., S.G., O.R., J.S., M.R.; Formal Analysis, C.G., T.P.; Writing-Original Draft Preparation, C.G., T.P., V.B, S.G., A.S. and H.C.; Writing-Review and Editing, C.G., T.P., V.B. and S.G. Six authors (C.G., T.P., V.B, S.G., A.S. and H.C.) have read and agreed to the current version of the manuscript.

### Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

### Acknowledgements

We thank Jean-Luc Gautier for the sampling monitoring, and Marilyn Roncoroni for the identification of the pollinators. We would like to thank the farmers of the LTSER

'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre' who were involved in the research program from 2010 to 2020 for giving access to their fields. This study was supported by the 'Programme Pollinisateurs' (2015–2020) funded by the Ministère de l'Ecologie et de l'Environnement. Claire Gay's PhD was funded by the project SHOWCASE (SHOWCASing synergies between agriculture, biodiversity and ecosystem services to help farmers capitalising on native biodiversity) within the European Union's Horizon 2020 Research and Innovation Programme under grant agreement N° 862480.

### **Appendix 1. Supporting information**

Supplementary data associated with this article can be found at the end of this manuscript.

## Chapitre n°2

Dynamique annuelle d'utilisation des ressources florales par les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages : une tension printanière ?

*En Irlande, les croyances voulaient que le papillon soit le symbole des âmes humaines, comme dans de nombreuses autres cultures. Les Irlandais considéraient que le papillon de couleur claire ou blanche portait l'âme des enfants. A tel point qu'au XVII<sup>ème</sup> siècle, une loi rendit illégal de tuer les papillons blancs sur l'île.*

*D'après le folklore irlandais.*



La fiche « résumé » du chapitre est rédigée en français.  
Le chapitre en lui-même est rédigé en anglais.

Crédits image : ÉLODIE TOUTAIN  
Assistante ingénieure entomologiste (CNRS)

# Fiche résumé

## Dynamique annuelle d'utilisation des ressources florales par les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages : une tension printanière ?

○ **Avant-propos.** Bien que le déclin des abeilles soit avéré, nous avons montré dans le précédent chapitre qu'une part non négligeable des espèces d'abeilles réussit à se maintenir dans une plaine céréalière intensive, à condition que plusieurs types d'habitats soient disponibles. En effet, la présence et le maintien des abeilles et autres pollinisateurs dépendent de la disponibilité en ressources de nidification, mais aussi en ressources florales. Nous nous sommes ainsi intéressés aux plantes que les pollinisateurs visitaient en milieu agricole, de manière à décrire leur spectre alimentaire et ses éventuelles fragilités. La dominance de certaines espèces très généralistes de pollinisateurs en milieu agricole, telles que l'abeille domestique, pourrait déséquilibrer le partage des ressources. Nous avons inclus dans cette étude les interactions plantes-abeilles sauvages, mais aussi les interactions plantes-insectes réalisées par des syrphes et des papillons. Ainsi, trois groupes majeurs d'insectes pollinisateurs en France ont pu être étudiés de manière conjointe : abeilles, syrphes et papillons. Par conséquent, cette étude s'intéresse au recouvrement de niches des ressources florales butinées non seulement par les abeilles, mais aussi par d'autres types de pollinisateurs.

○ **Contexte.** Alors que les populations de pollinisateurs domestiques et sauvages connaissent un déclin mondial, le déclin des pollinisateurs sauvages a dans certaines études été associé à une compétition pour la ressource alimentaire avec l'abeille domestique. Cette compétition est définie comme une « compétition par exploitation », causée par le recouvrement de niche alimentaire des espèces d'insectes. Dans le milieu agricole, les variations temporelles de la disponibilité en ressources, notamment associées aux floraisons massives des cultures telles que colza et tournesol, pourraient moduler ce recouvrement de niche. En effet, le spectre floral de l'abeille domestique est prompt à se diversifier lorsqu'aucune culture ne peut lui fournir assez de pollen et de nectar, comme c'est le cas entre la période de floraison du colza et la période de floraison du tournesol. Si la niche alimentaire d'*A. mellifera* se diversifie, elle peut alors empiéter sur celles des autres pollinisateurs.

○ **Objectif.** Ce chapitre a pour but d'inférer une potentielle compétition par exploitation entre les grands types de pollinisateurs (abeilles domestiques, bourdons, autres abeilles sauvages, syrphes et papillons), notamment entre les abeilles domestiques et les autres groupes. Pour ce faire, l'idée principale était de décrire les niches alimentaires de chaque groupe de pollinisateurs étudié, leurs préférences concernant les caractéristiques florales de la ressource, mais aussi de décrire les plantes butinées à l'échelle spécifique. Le tout a été ordonné par période, pour observer la dynamique temporelle d'utilisation des ressources par les insectes, tout au long de leur saison d'activité.

○ **Méthode.** Nous avons échantillonné les interactions entre plantes et pollinisateurs grâce à la méthode des filets et de la chasse à vue, sur des transects de 50 m de long, en bordure et en centre de parcelle (811 parcelles). Nous avons utilisé les données allant de 2015 à 2020, soit une plage temporelle de six ans. Nous avons défini trois périodes distinctes : celle de la floraison du colza (tant que le pourcentage de pieds de colza en fleur était supérieur à 30% en moyenne dans les parcelles), celle de la floraison du tournesol (tant que le pourcentage de pieds de tournesol en fleur était supérieur à 30% en moyenne dans les parcelles), et celle de « disette » (le reste des données, sans floraison massive d'un type de culture). Pour étudier le recouvrement de niche, nous avons utilisé une description des plantes visitées par différents groupes taxonomiques d'insectes et par les espèces composant ces groupes. Un indice de Schoener a été utilisé pour chaque période et entre chaque groupe de pollinisateurs, de manière à déterminer le recouvrement de niche en fonction de la disponibilité de la ressource. De plus, connaître quels étaient les attributs préférentiels des fleurs visitées par chaque groupe fut essentiel pour comprendre le recouvrement, non plus en termes d'espèce végétale mais en termes de traits floraux.

○ **Résultats.** Nous avons trouvé que la majorité des insectes butinaient les fleurs de colza lors de sa floraison (il existe donc un grand recouvrement de niche lors de ce pic floral), alors que seuls l'abeille domestique et les bourdons visitent abondamment le tournesol lors de sa floraison. De manière surprenante, le recouvrement est faible pendant la disette. Cependant, il s'avère qu'à l'échelle de la famille de plante, les plantes sauvages visitées par les insectes pendant le pic du tournesol sont davantage similaires que pendant le pic du colza, mais que le recouvrement est moindre à l'échelle des espèces visitées. C'est donc, comme attendu, la différence dans les traits de plantes (taille, couleur, etc.) qui dicterait la différenciation de niche. En effet, il existe une forte diversité d'attributs floraux chez les plantes visitées par les insectes sauvages pendant le pic du tournesol, avec des indices de Rao élevés notamment pour les abeilles sauvages, les syrphes et les papillons.

○ **Conclusion.** Alors qu'on aurait pu s'attendre à un recouvrement de niche plus grand pendant la période de disette, il s'avère que les insectes domestiques et sauvages ne

visitent pas les mêmes espèces de plantes, et que leur spectre de ressources est très étendu : il existe une forte diversité spécifique et fonctionnelle dans les plantes visitées par ces deux types d'insectes. En revanche, le recouvrement est bien plus fort pendant la période de floraison du colza, où les insectes visitent beaucoup de plantes appartenant à la même espèce. Au contraire, lors du pic floral du tournesol, les niches sont différenciées. Cela suggère une potentielle compétition de vaste ampleur pendant la floraison du colza, bien plus que pendant les autres périodes. Cependant, il est fort possible que les résultats observés dans l'autre culture à floraison massive, le tournesol, découlent d'une compétition antérieure qui aurait amené au processus écologique de différenciation de niche, sans que nous puissions l'observer.

## MOTS-CLÉS

AGROSYSTÈME

RECouvreMENT DE NICHE

CULTURES À FLORAISON MASSIVE

FLEURS SAUVAGES

TRAITS FLORAUX

## Annual dynamics of floral resources use by honeybees and wild pollinators: a springtime tension?

Claire GAY<sup>a,b,\*</sup>, Maxime RAGUÉ<sup>a,b</sup>, Sabrina GABA<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup> UMR 7372 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS & La Rochelle Université – 79360 Villiers-En-Bois (France)

<sup>b</sup> USC 1339 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, INRAE, CNRS & La Rochelle Université – 79360 Villiers-En-Bois (France)

<sup>c</sup> LTSER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre » – 79360 Villiers-En-Bois (France)

\*Author to whom correspondence should be addressed: [claire.gay@cebc.cnrs.fr](mailto:claire.gay@cebc.cnrs.fr)

### Abstract

The global decline of wild pollinators' populations results from many factors, among which floral resource competition with *Apis mellifera*. Blooms of mass-flowering crops make agroecosystems temporally dynamic in the provision of floral resources that may affect this competition. We aimed at understanding the temporal dynamics of floral resource foraging by honeybees and wild pollinators and their potential competition. We analysed data of plant-pollinator interactions and floral traits collected in the Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre. Our results suggest a relatively low niche overlap for floral resources between the honeybee and wild pollinators that may vary throughout the year. The main dietary overlap may occur in April–May on oilseed rape flowers when most other pollinators groups forage on this resource. In July–August, flowering sunflowers represent almost the entire *A. mellifera* diet, while wild bees and butterflies prefer wild resources, thereby reducing the niche overlap intensity. Between oilseed rape and sunflower flowerings, flowers visited by *A. mellifera* are different from those visited by other abundant pollinators in the Zone Atelier. Analyses suggest a niche differentiation on floral traits (shape, colour of flowers) between the honeybee and wild pollinators. More analyses are needed to determine fundamental dietary niches of wild pollinators and honeybees and therefore ensure the results of the present study.



## Key words

Farmland, Dietary overlap, Mass-flowering crops, Wildflowers, Floral traits

## Introduction

Loss in the diversity of pollinating insects (Ollerton et al., 2014; Potts et al., 2010) is expected to have strong consequences on global food security (Potts et al., 2016). Indeed, 70% of crops benefit from insect pollination (Klein et al., 2007), among which oilseed rape (hereafter OSR) and sunflower (hereafter SF) (Catarino et al., 2019a; Perrot et al., 2018, 2019; Woodcock et al., 2019). The pollination service is provided by many pollinators' species. Diverse pollinating communities provide insurance and ecological complementarity within ecosystems (Winfree et al., 2007). Halting the decrease of pollinators to ensure for a diversity high enough for sustaining ecosystem functioning is therefore a crucial issue. Several factors have been related to pollinators decline (Potts et al., 2010). In agricultural landscapes, the scarcity of floral resources is among the main factors. Both wild and cultivated plants provide pollen as a source of protein and nectar as a source of sugars to pollinators (Falk & Lewington, 2015).

The best-known pollinating species is the honeybee *Apis mellifera*. Growing demand for agricultural pollination has led to an increase in managed populations of *A. mellifera* in agricultural landscapes. Consequently, the honeybee is now a dominant pollinator of many plants (Herrera, 2020). This bee is considered as an essential ally in the pollination of many flowers. It is due to its generalist and social behavior (Crane, 1990), its ease of management through its domestication (Morse, 1991), its high visitation rates on multiple flowers (Rader et al., 2009), as well as its ability to quickly communicate the location of resources to its congeners (Von Frisch, 1965). The honeybee is therefore the most abundant pollinator in agricultural landscapes (Rollin et al., 2013). However, wild pollinators can also be as efficient as *A. mellifera* or even more efficient than *A. mellifera* in the process of pollination (Breeze et al., 2011).

Wild and managed pollinators share the available amount of floral resources for their diet. As these floral resources are visited by many pollinators' species, and as the honeybee *A. mellifera* is dominant among these pollinators, recent studies showed that wild pollinators are facing competition with *A. mellifera* (Mallinger et al., 2017). This competition can take place through interference, but also and above all through exploitation. Competition by exploitation results from a resource depletion created by one or some species, and that generates a low resource availability for the other species. Overlaps in ecological niches could induce this competition. Thus, beekeeping and

consequently the increase of *A. mellifera* hives would have a negative impact on access to resources for wild pollinators and therefore on the maintenance of their populations (Geldmann & González-Varo, 2018; Geslin et al., 2017). This ecological niche overlap has been extensively studied for the guild of wild bees. Goulson & Sparrow (2009) thus noticed that the size of the workers of four species of bumblebees decreased significantly with the presence of surrounding hives, hypothetically because the individuals would receive fewer resources at the larva stage due to competition, affecting their development. In addition, the frequency of flower visits and the niche width of *Osmia* sp. decrease with the increase in the number of *A. mellifera* individuals (Hudewenz & Klein, 2015). A high abundance of hives also halves the occurrence of wild bees and their foraging success in protected areas (Henry & Rodet, 2018), and this foraging by wild bees decreases with increasing bee colony density of *A. mellifera* in an urban environment (Ropars et al., 2019). In total, 53% of studies report a negative effect of honeybees on wild bees through competition for the resource (Mallinger et al., 2017). Regarding competitive pressure on other wild pollinators, either through exploitation or interference, the presence of *A. mellifera* in crops has been shown to reduce the density of some wild insects, e.g. hoverflies (Syrphidae) (S. A. M. Lindström et al., 2016).

Indeed, this niche overlap at the origin of competition by exploitation can be strongly modulated in agricultural landscapes where crops with massive flowering induce temporal variations in the availability and diversity of floral resources (Bretagnolle & Gaba, 2015; Rollin et al., 2013). The flowering periods of cultivated plants, i.e. in April and May for OSR (*Brassica* sp.) and from June to September for SF (*Helianthus* sp.), do not cover the entire season of pollinator activity, from April to September for *A. mellifera* (Odoux et al., 2014). There are therefore so-called dearth periods, in June and September, during which the resources provided by wild plants are essential for maintaining pollinators (Kremen et al., 2002). This problem of seasonal changes and homogenization of resources is added to that of variable peaks in abundance between pollinators (Wignall et al., 2020b). For example, the needs of *Apis* hives are particularly high in June, when the number of individuals is at its maximum within the colonies (Odoux et al., 2014). During the dearth period, honeybees forage on the flora of semi-natural habitats and weed flora, i.e. wild plants present in agricultural fields during this period (Bretagnolle & Gaba, 2015). It has been shown that weeds constitute up to 40% of the diet of *A. mellifera* in times of dearth (Requier et al., 2015), the rest being composed of wild plants from semi-natural habitats. This change in the types of resources consumed would also be followed by generalist species of wild pollinators that feed on OSR and SF during their respective flowering peaks (S. A. M. Lindström et al., 2016). During the dearth period, with no OSR or SF available, we can therefore assume a greater overlap of the ecological niches between the honeybee and wild pollinators. Indeed in agricultural areas, niche overlap

between *Apis sp.* and *Bombus sp.* can be up to 90% in June (Thomson, 2006). In semi-natural habitats, bumblebees and solitary bees also used 45.5% of floral resources used by *A. mellifera* (Steffan-Dewenter & Tscharntke, 2000). Nevertheless, in arable crops, although the resources are very abundant, there may also be competition by interference (S. A. M. Lindström et al., 2016) between honeybees and wild pollinators, which leads to a differentiation of niches. The overlap of niches between honeybees and wild pollinators does not therefore seem to have been studied from a temporal point of view, in particular taking into account the flowering periods of crops.

It is important to understand when *A. mellifera* uses the same resources as wild pollinators, and if this leads to a shift in resource use of wild pollinators to other plant species. Due to co-evolution processes (Neal et al., 1998), the wild pollinators could not access to all plant species, but insects need to be adapted (morphologically, phenologically and behaviorally) to the flowers. Consequently, it is interesting to know if the competitive exclusion leads to wild pollinators' visits on plants sharing similar traits as the plants visited before the competitive process, thanks to functional approaches. Indeed, beyond the period of the year, the three main factors determining the plant visits by an insect are the attractiveness of the flower, the accessibility of nectar and the qualities and quantities of pollen and nectar (Ricou et al., 2014). Moreover, according to Junker et al. (2013), the depth of the nectar tube and the reflectance of the corolla affect the choice of the flower by the pollinator. Thus, there may be floral traits that predispose to niche overlaps between certain pollinators in the agricultural landscape, in addition to the period considered.

In this study, we examined the temporal dynamic of the use of floral resources by honeybees and wild pollinators to address the following questions: Are the floral resources used by honeybees the same as those used by wild pollinators? Does it vary during the year? The answer could make it possible to apprehend – in an inferential way – a potential competitive process, and to bring new elements on the sharing of their resources. We expected to find a higher niche overlap between the blooms of OSR and SF because honeybees mostly forage on OSR and SF flowers during their flowering peaks. This study was based on plant–pollinator interaction data collected in the LTSER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, an intensive farmland area, over six years (2015 to 2020) in 811 fields, coupled with data on plant functional traits. All the analyses took into account the periods that could modulate niche overlap: OSR flowering (April–May), SF flowering (July–August) and the dearth period (June or even September). To better understand the forage patterns, the diet of the taxonomic groups of the dataset (honeybees, bumblebees, other wild bees, hoverflies, butterflies) was described according to the period thanks to the types (wild or cultivated) and families of foraged plants. *Via* a niche overlap focus, we used Schoener indices to determine the niche overlaps between pollinator groups.

Finally, using a functional approach – plant families being characterized by different floral trait –, the differences in the traits of plants visited by taxonomic groups were studied by indices of functional diversity and calculations of the ‘community weighted mean’ (CWM), in order to know if the insect groups and floral traits were related.

## *Materials and methods*

### *Study site*

The LTSER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, located in the South of Niort (West France) and extending over 450 km<sup>2</sup> (Bretagnolle et al., 2018), is an intensive farmland area dedicated to the study of socio-ecological systems, over the long term and at various scales. Hundreds of fields (generally between 100 and 200), selected by a random process (see Bretagnolle et al. (2018) for details), are studied each year in this LTSER, in order to run all the protocols. In this study, we used the data from 2015 to 2020, with respectively 174, 217, 195, 160, 117 and 115 fields studied per year. Crop surveyed included 7% corn (*Zea mays* crops) and sorghum (*Sorghum bicolor* crops), 8% alfalfa (*Medicago sativa* crops), 12% meadows, 18% OSR (*Brassica napus* crops) and 22% SF (*Helianthus annuus* crops). The main studied crop type was the cereal crop type (33%). Cereals could be barley (*Hordeum vulgare*), durum wheat (*Triticum turgidum*), einkorn (*Triticum monococcum*), oat (*Avena sativa*), rye (*Secale cereale*), triticale (*×Triticosecale*) and winter wheat (*Triticum aestivum*).

### *Sampling periods*

The different crop types were studied during their flowering period. Thus, the OSR field sampling period extends from April to May, SF field sampling from July to August, and that of the meadows, alfalfa and cereal takes place in May–June and at the end of August or even September. Maize and sorghum fields were mainly sampled in August. Thus, we split our data into three seasons based on the calculated flowering time of mass-flowering crops for each year (flowering peak was considered as finished when the field cover of the cultivated plant was less than a threshold of 30%, that is to say less than the third of the field). We identified the flowering peak of OSR, generally from the beginning of April to the beginning of May, and the flowering peak of SF, generally from mid-July to early August. A period of dearth, characterized by the absence of crops with huge flowering blooms, was assigned to the rest of the dates.

### *Plant–pollinator interactions’ sampling protocol*

In the selected fields, interactions between main groups of farmland pollinators (i.e. bees and bumblebees, hoverflies and butterflies; Rollin et al., 2016) and flowers (cultivated or wild) are monitored by the transect method (Perrot et al., 2018). Several transects of 50 m length have been carried out per field. Two transects (2015) or three transects (2016–2020) of 50 m long were carried out in each field: one in the middle of the field, the other at the edge of the field (between the edge of the field and the first seeding line) and the last at 25 m from the edge of the field (except in 2015). Transects were parallel to the seeding lines. For each transect, the study area was a theoretical volume of 2.5 m on each side of the observer, 2.5 m in front of the observer, and 1 m above the observer's head. The insects were sampled under favorable weather conditions for pollinators, i.e. sunny days with air temperatures in direct sunlight mostly above 15°C (95% T >16°C; 12° to 45°C) and between 7:30 a.m. and 6:30 p.m. Nearly 30% of the fields (226 out of 811) were the places of two sampling sessions (early and late in the season). Along transects, observers moved very slowly (about 12 s/m), for a total of 10 minutes per transect. This protocol aimed to identify both species of hoverflies, bumblebees, wild bees other than bumblebees, butterflies, but sampled especially honeybees (Westphal et al., 2008). Almost all pollinators (94%) and plants (96%) were identified to species level. Butterflies were always identified without capture. In addition – and considering their rarity – all butterfly individuals that exceed the theoretical sampled volume were counted, even if they were not laying on a flower.

### *Completion of plants database*

A database of plant species traits that occur in the LTSER was built. The database compiles data from flora (Blamey & Grey-Wilson, 2003; Botineau, 2010; Bugnon et al., 1995; Marmarot et al., 2011; Spichiger et al., 2000), online databases (Plantureux & Amiaud, 2010) and websites (Le Driant, 2019; Tela Botanica, 2020). Flower and inflorescence dimensions, shape and color of the flower and inflorescence, as well as symmetry, have been used. Indeed, these traits were easily available information and fit into the traits that modulate the attractiveness of plants to insects according to the literature (Sivinski et al., 2011) (see Appx 2.1.). We obtained a trait completion of species of 100% for corolla color, 95% for corolla shape, 97% for inflorescence shape, 99% for corolla symmetry, 83% for corolla size, 70% for inflorescence size and 97% for plant size.

## Statistical analyses

### ○ *Through the taxonomic approach: interacting plants and pollinators' species*

First, to better understand the repartition of interactions between the two species compartments (insects and plants), a study of the patterns of richness of interacting plants and pollinators in the LTSER was done. As 2015 sampling implied only two transects per field, while the other years implied three, we removed 2015 from the statistical analyses of species richness per field. The differences between years (2016 to 2020) and periods (OSR flowering period, SF flowering period and dearth period) of species richness per field were examined by a non-parametric Kruskal-Wallis test (conditions of application of anova were not respected). It was followed by a post-hoc Dunn's test with Holm's correction (Aickin & Gensler, 1996; Holm, 1979) to determine which pairs of periods were statistically different in terms of interacting species diversity. Then, we focused on the diet of pollinator taxonomic groups (honeybees, bumblebees, other wild bees, hoverflies and butterflies) by characterizing the proportion of flower types (cultivated or not) and families during flowering periods of OSR and SF and outside these flowering blooms (period of dearth). Then, heatmaps of plant-pollinator interactions were built to better understand the plant-pollinator interactions and the sharing of resources according to the period and the insect group (a study of the phenology by species of plants and pollinators is also available in Appx 2.2.). This species-species approach has made it possible to study the proportion that each plant represents in the diet of each pollinator, with comparable x-scale (same species in the same order) for all the insect groups (see Appx 2.3. for multivariate analyses).

### ○ *Through the ecological niche concept: the dietary overlap between pollinators*

We computed a dietary overlap index to find precisely the most plausible niche overlap between pollinator's species (Schoener, 1970), with the spaa package (J. L. Zhang & Ma, 2014) which was already used in recent studies on dietary overlap (see Hilgers et al., 2018):  $\alpha_{xy} = 1 - 0,5 \sum_{i=1}^n |P_{xi} - P_{yi}|$  where  $P_{xi}$  is the 'i' flower proportion in the diet of 'x' pollinators and  $P_{yi}$  is the 'i' flower proportion de fleurs i in the diet of 'y' pollinators.

### ○ *Through the functional approach: preferential flower attributes of pollinators*

As known, the morphological traits of flowers vary between plant families and species. This is why the study of the functional diversity of flowers used by the taxonomic groups of insects provided additional information to the previous parts. The functional

diversity of flowers foraged by the five studied insect groups was calculated by Rao's quadratic entropy (Rao, 1982) (calculating the square root of the one-complement of Gower's similarity index), for each year with the *SYNCSA package* (Debastiani & Pillar, 2012):  $Q = \sqrt{\sum_{i,j=1}^N p_i p_j d_{ij}}$  where  $p_i$  is the proportion of 'i' species in a community,  $d_{ij}$  is the dissimilarity between species 'i' and 'j' (from 0 to 1), and N the number of species. The CWM (Community Weighted Mean; Garnier & Navas, 2012) was run thanks to the *FD package* (Laliberté & Legendre, 2010) to determine an assembly of the attributes the most frequently present in the plants visited by the pollinator groups:  $CWM = \sum_{i=1}^N p_i * t_i$ , where  $p_i$  is the 'i' species relative abundance,  $t_i$  the mean trait value for the 'i' species and N the number of species. A  $\chi^2$  test (Pearson, 1900) of independence was used to determine whether diets differed between taxonomic groups by period. The  $\chi^2$  of independence was calculated from contingency tables of insect groups x traits, with grouping of some modalities when the estimated numbers were less than five within a cell.

All analyses were run with R software v.4.1.0 (R Core Team, 2021).

## Results

### *Through the taxonomic approach: interacting plants and pollinators' species*

Regardless of the period, the average species richness of interacting pollinators was more important than the diversity of interacting plants (Tab. 1). The number of interacting species differed significantly both for plants (KW-test = 10.01,  $p = 0.006$ ,  $df = 2$ ) and pollinators (KW-test = 23.60,  $p < 0.001$ ,  $df = 2$ ) between periods. The diversity of pollinators of OSR period was significantly lower than that of the SF period for insects ( $p_{Dunn} = 0.003$ ) and thus for interacting plants ( $p_{Dunn} = 0.004$ ), and than that of dearth period for insects ( $p_{Dunn} < 0.001$ ). However, the diversity of pollinators did not differ between the SF period and the dearth period whatever the species compartment (plants  $p_{Dunn} = 0.180$ ; insects  $p_{Dunn} = 0.588$ ). The average number of visited plant species per pollinator species was lower during the OSR flowering period than during the SF flowering or the dearth periods. In addition to intra-annual variation, it existed an inter-annual variation – with a peak of  $4.73 \pm 0.41$  pollinators in 2017. Indeed, in terms of species richness, the year 2017 was different from the others (plants KW-test = 10.97,  $p = 0.027$ ,  $df = 4$ ; insects KW-test = 29.72,  $p < 0.001$ ,  $df = 4$ ;  $p_{Dunn}$  always  $< 0.05$  between 2017 and other years).

Next, we studied the total composition of the insect's group diet, taking into account the abundance of interactions (i.e. when an insect individual foraged on a flower, we called it an interaction) and no longer the average visits to each species as expressed above (Fig. 1). *A. mellifera* mainly forages on mass-flowering crops during their flowerings (94% and 99% of its visits respectively during the OSR and the SF flowering periods). The

**Tab. 1.**

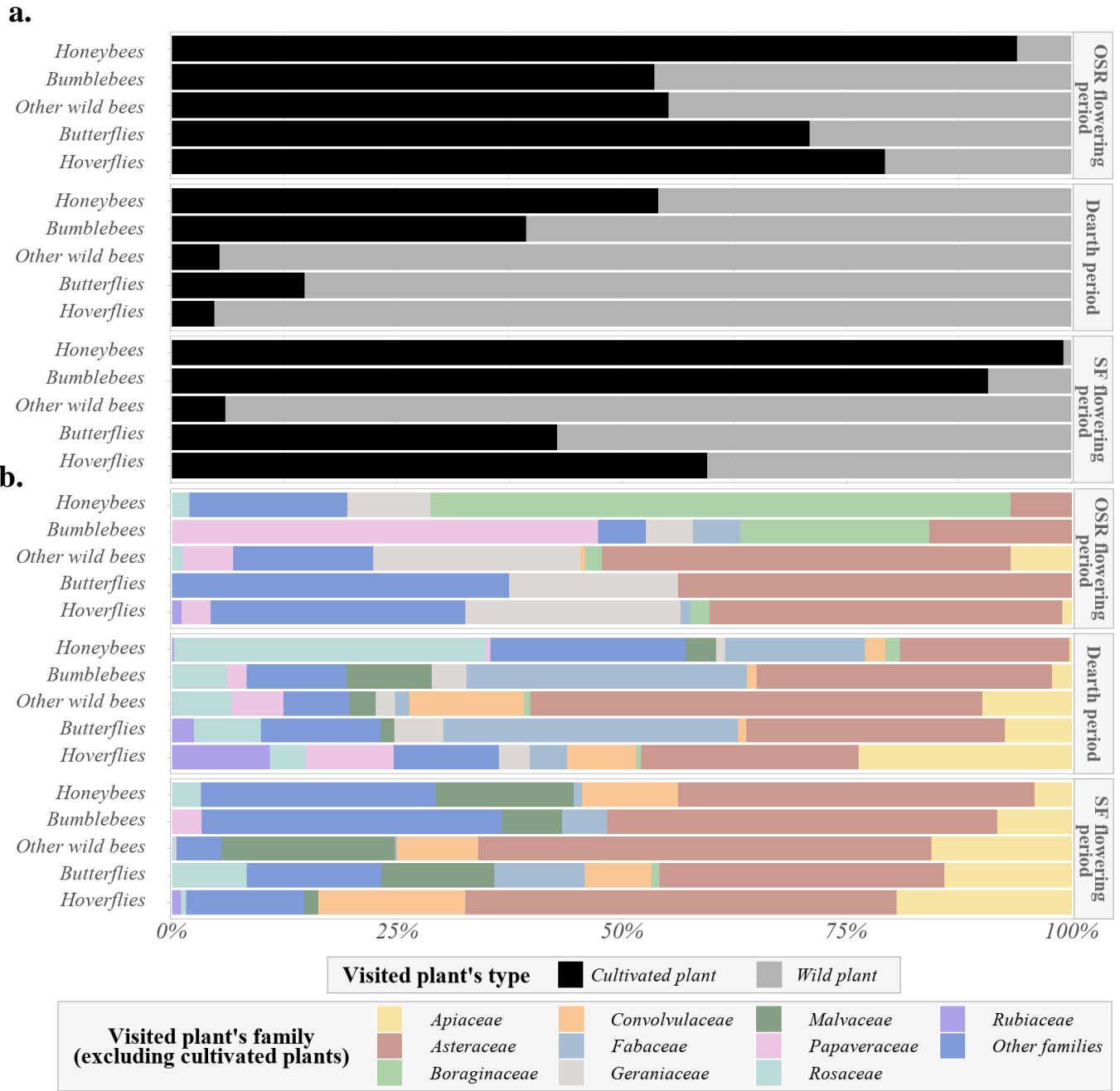
**Average number of plant and pollinators species involved in plant-pollinator interactions per field (depending on the year and period).** Mean and standard error (mean  $\pm$  se) based on the number of interactions observed for each species of pollinator and plant per field. Fields without interactions are not included in the means calculation. Kruskal-Wallis chi-squared tests results are described in the text. Year 2015 is excluded from the all-years means and from the Kruskal-Wallis chi-squared tests because of the presence of only two sampling transects per field (three for other years).

Period	Year	Number of plant species interacting with pollinators (mean $\pm$ se) ( <i>n</i> =811 fields)		Number of pollinators species interacting with plants (mean $\pm$ se) ( <i>n</i> =811 fields)	
		By year	All years	By year	All years
OSR flowering period	2015	1.96 $\pm$ 0.22		4.18 $\pm$ 0.48	
	2016	1.53 $\pm$ 0.19		3.79 $\pm$ 0.30	
	2017	1.71 $\pm$ 0.16		5.00 $\pm$ 0.68	
	2018	2.24 $\pm$ 0.34	1.81 $\pm$ 0.10	4.29 $\pm$ 0.48	4.02 $\pm$ 0.22
	2019	2.04 $\pm$ 0.29		4.76 $\pm$ 0.67	
	2020	1.95 $\pm$ 0.25		3.10 $\pm$ 0.38	
Dearth period	2015	1.91 $\pm$ 0.15		2.47 $\pm$ 0.21	
	2016	2.27 $\pm$ 0.13		3.18 $\pm$ 0.20	
	2017	2.47 $\pm$ 0.25		4.73 $\pm$ 0.41	
	2018	1.79 $\pm$ 0.12	2.17 $\pm$ 0.09	3.21 $\pm$ 0.30	3.43 $\pm$ 0.16
	2019	1.91 $\pm$ 0.17		3.27 $\pm$ 0.32	
	2020	2.36 $\pm$ 0.32		3.16 $\pm$ 0.69	
SF flowering period	2015	1.94 $\pm$ 0.15		2.83 $\pm$ 0.24	
	2016	2.23 $\pm$ 0.20		3.54 $\pm$ 0.36	
	2017	2.54 $\pm$ 0.17		5.29 $\pm$ 0.37	
	2018	1.79 $\pm$ 0.14	2.19 $\pm$ 0.09	4.21 $\pm$ 0.45	3.53 $\pm$ 0.19
	2019	1.94 $\pm$ 0.32		5.19 $\pm$ 1.12	
	2020	2.12 $\pm$ 0.21		3.78 $\pm$ 0.37	

representation of plant-pollinator interactions by a heatmap enabled a fine observation of the differences on a species-species scale (Fig. 2.a. and 2.b.). Other plants used by *A. mellifera* each representing less than 1% of the diet, corroborating the results of Fig. 1.

The dependence of wild insects on these flowers was lower than for the honeybee and differed between crop types as it was greater during the OSR flowering than during that of SF (except for bumblebees which shown a reverse pattern). Indeed, OSR represented the majority of the diet of all the taxonomic groups during its flowering period: respectively 54%, 55%, 71% and 79% for bumblebees, wild bees, butterflies and hoverflies. The OSR plant was thus highly visited by wild insects, but some notable exceptions existed: *Lasioglossum villosulum* foraged preferentially on *Crepis foetida* and *Crepis sancta* for its diet (respectively 28 and 40% of its diet in the OSR period). Among wild plants, during the OSR flowering period, *A. mellifera* interacted the most with Boraginaceae (64%), Geraniaceae (9%) and Asteraceae (7%), the last being six times more exploited by wild bees (45%, excluding bumblebees), butterflies (44%) and hoverflies (39%) in their diets. One of the most striking result was bumblebees' reliance on Papaveraceae, which constituted almost half of their diet (47%) during the OSR flowering.





**Fig. 1.a. and 1.b.**

Bar plots of the types and families of flowers visited by the different pollinator taxonomic groups according to the season.

a. Bar plots of the types of flowers (cultivated or wild) foraged by the different insect taxonomic groups and their repartition in the diet of these groups

b. Bar plots of the families of foraged flowers other than cultivated plants that are SF flower (*Helianthus annuus*), OSR flower (*Brassica napus*), alfalfa flower (*Medicago sativa*) and maize flower (*Zea mays*)

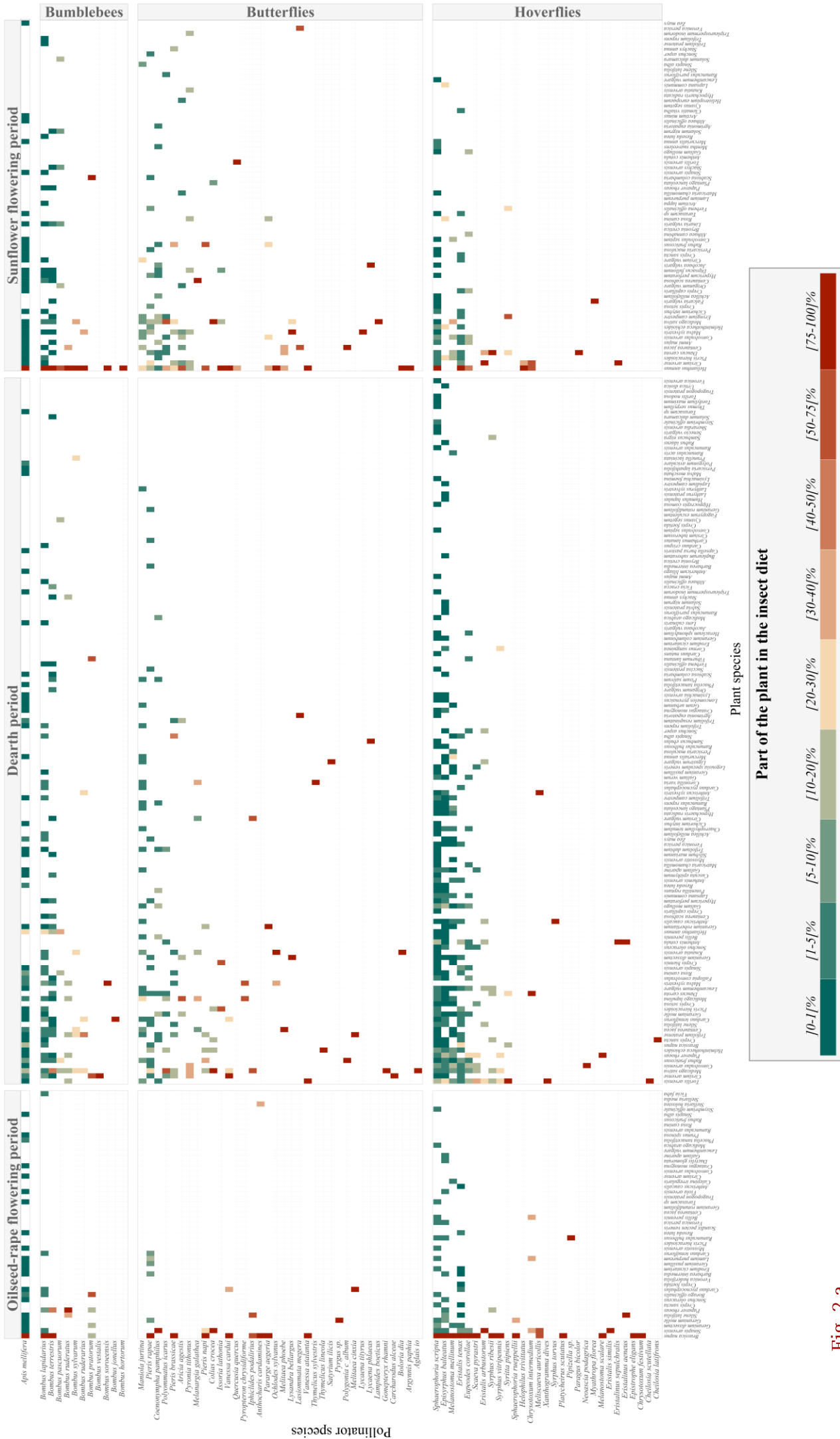


Fig. 2.a.

Heatmaps of the percentages represented by plant species in the diet of pollinator species, by insect taxonomic group and the season.

Honeybees, bumblebees, butterflies and hoverflies (comparable with (b) in terms of x-axis order).

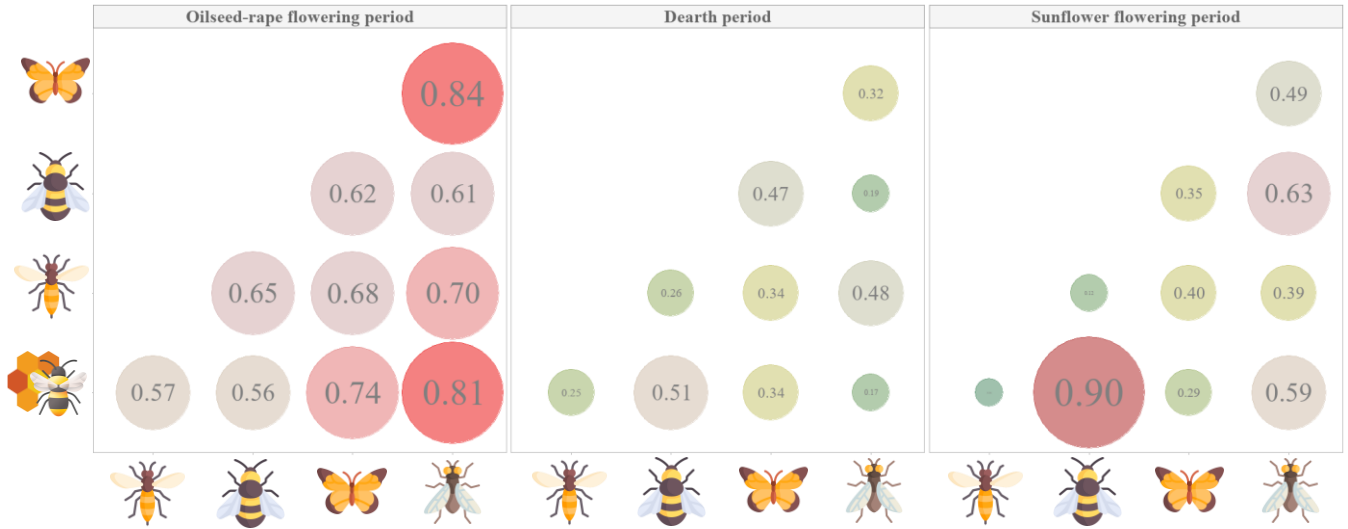
**x-axis:** Plant species sorted from the most visited in the dataset (on the left) to the least visited (on the right), by period. **y-axis:** Pollinator species sorted from most abundant in the dataset (top) to the least abundant (bottom), by taxonomic group. **Header row:** Percentages of plant species in the honeybee *Apis mellifera* diet. **Color gradient:** Percentages rescaled according to the distribution of numbers of plant-pollinator interactions (7 categories between 0 and 50% of diet, 2 categories between 50 and 100% of diet).



During the SF flowering period, although SF represented less than the third of the flowers visited by wild bees (5%, excluding bumblebees) and butterflies (29%), SF represented more than 99% of the visits done by *A. mellifera*. On the contrary, in periods of SF massive flowering, the most abundant hoverflies and wild bees did not forage exclusively on the SF cultivated plant, unlike *A. mellifera*. Several weed species represent up to 50% of their diet. *Lasioglossum subhirtum* and *Lasioglossum malachurum* were the most abundant wild bees in the data, and visited a wide variety of plants, some of which differed from those favored by *A. mellifera*. Indeed, during this SF season, *Malva sylvestris* represented nearly the half of the diet of *L. subhirtum*. Among hoverflies, the very abundant species *Melanostoma mellinum* and *Episyrrhus balteatus* did not use at all the SF flower, but respectively used *Picris hieracioides* or *Helminthotheca echioides*, and *Medicago sativa* for up to 40% in their diet at this period, while *Sphaerophoria scripta* used more the SF flower like *A. mellifera*. During this SF period, the Asteraceae and Malvaceae constituted the main visits of wild flowers by *A. mellifera* (respectively 40% and 15%), as well as by wild bees (50% and 19%, excluding bumblebees) and butterflies (32% and 13%). Interestingly, the Apiaceae composed nearly 20% of wild flowers visits in hoverflies diet (19%), as well as Convolvulaceae (16%).

Finally, during the dearth period, no floral family dominates the diet of insects more than the other families. The diets were composed of wild flowers, with however a non-negligible share of cultivated alfalfa (between 12 and 28% depending on the insect group) during the dearth period. Honeybees quite foraged on Rosaceae (35% of total visited wild flowers), more than the other pollinator groups. Indeed, the most visited wild plants by *A. mellifera* were interestingly Rosaceae thorny shrubs *Rosa canina* and *Rubus fruticosus*. Despite the lack of cultivated plant at the dearth period, the honeybee still foraged on cultivated alfalfa *M. sativa*, the late-growing OSR flowers and the very young shoots of SF flowers, which remained the most part of its diet. However, the honeybee no longer had a single privileged resource in dearth period, and there were 43 wild species that each represented between 0.01 and 10% of its resources spectrum. Bumblebees and butterflies visited a lot of Fabaceae, among which many were interestingly different from the cultivated *M. sativa* (respectively 31% and 33% of total visited wild flowers were Fabaceae). These bumblebees and butterflies had some similar preferences in the wild visited plants of the dearth period: the very prevalent *Bombus terrestris* as well as the quite common butterflies *Pieris rapae*, *Pieris napi* and *Polyommatus icarus* used the cultivated alfalfa *M. sativa*, and *Bombus pratorum* and *Bombus vestalis* used a lot of *Cirsium arvense* like *Vanessa cardui*. Hoverflies were sampled many times on Rubiaceae (11%), which is not the case of the other insects. Weed species accounting for a third of the dearth period diet of wild bees *L. subhirtum*, *L. malachurum* and hoverfly *E. balteatus* were little or not foraged at all by *A. mellifera*, i.e. *Torilis arvensis*, *Convolvulus arvensis*, *Crepis setosa*.

a. Dietary overlap on all flowers



b. Dietary overlap on wild flowers

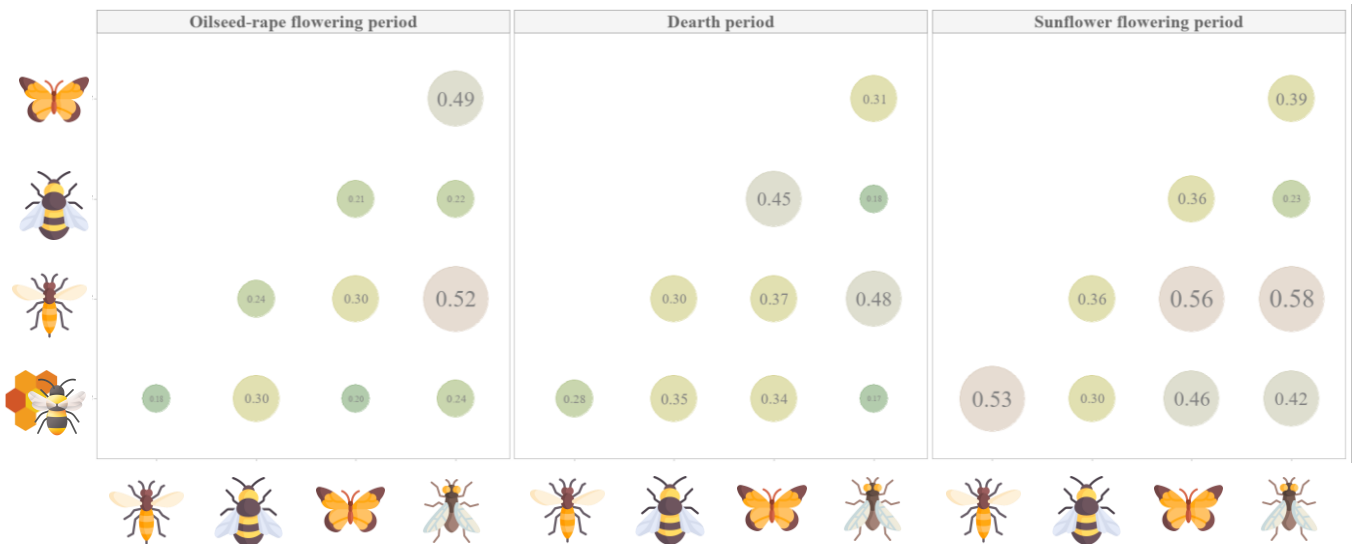


Fig. 3.a. and 3.b.

Schoener index values (dietary niche overlap) according to the insect taxonomic group and the season.

Values between zero (no dietary niche overlap) to one (total dietary niche overlap); y-axis (from top to bottom): butterflies, bumblebees, other wild bees, honeybees; x-axis (from left to right): other wild bees, bumblebees, butterflies, hoverflies. Crossing between x-axis and y-axis corresponds to the Schoener index value between the two axes insect groups-ticks.

a. Cultivated plants SF flower (*Helianthus annuus*), OSR flower (*Brassica napus*), alfalfa flower (*Medicago sativa*) and maize flower (*Zea mays*) included in the Schoener index calculation.

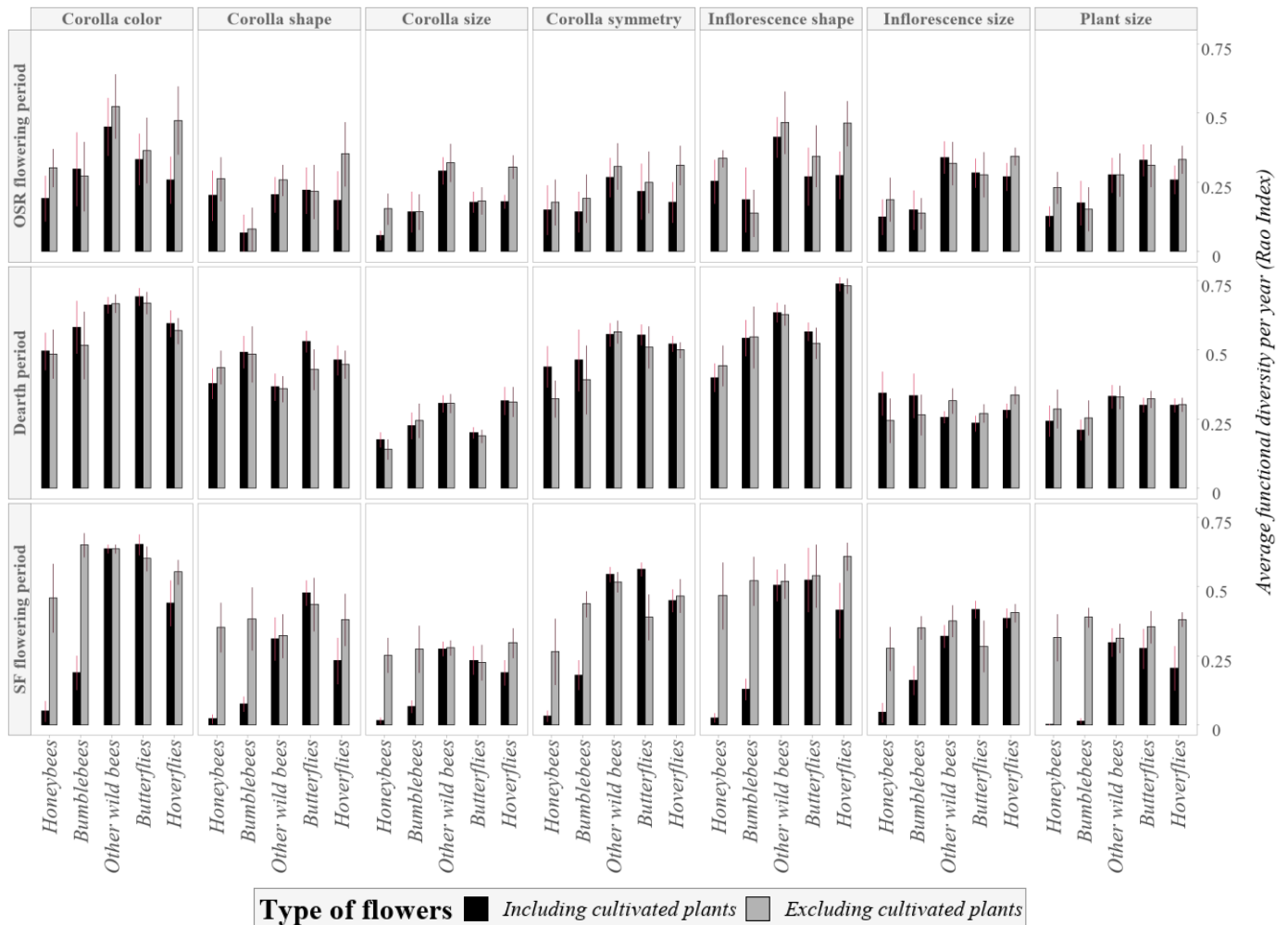
b. Cultivated plants SF flower (*Helianthus annuus*), OSR flower (*Brassica napus*), alfalfa flower (*Medicago sativa*) and maize flower (*Zea mays*) excluded from the Schoener index calculation.

### *Through the ecological niche concept: the dietary overlap between pollinators*

The Schoener index revealed a huge dietary overlap, depending on the insect groups and the period (Fig. 3.a.). Even though the dietary overlap was particularly high between honeybees and bumblebees during the SF blooming period ( $S_{\text{index}} = 0.90$ ), the overlap between honeybees and other insect groups was in comparison quite small (up to 0.63 between hoverflies and bumblebees). However, the niche overlap was even smaller during the dearth period, contrastingly to our hypothesis: it reached at maximum 0.61, once again between honeybees and bumblebees, whereas it falls to 0.19 between hoverflies and bumblebees, that is to say three times less than during the SF period. We found very different results between the two mass-flowering periods (OSR and SF). During the OSR period, hoverflies got a  $S_{\text{index}}$  of 0.84 with butterflies and 0.81 with honeybees, whereas honeybees were not the group with the largest dietary overlap with other insects. All along the season of flight of pollinators, from April to September, wild bees diet did not overlap those of honeybees, whatever the period (up to  $S_{\text{index}} = 0.57$ ). Indeed, when considering only the wild flowers in the Schoener index (Fig. 3.b.), the niche overlap values dropped. There was a low overlap during the mass-flowering periods (max = 0.52 in OSR and 0.58 in SF periods, both results between wild bees and hoverflies), and even less during the dearth period (max = 0.48, once again between wild bees and hoverflies, which is an interesting observation).

### *Through the functional approach: preferential flower attributes of pollinators*

Considering cultivated plants' visits (OSR, SF, alfalfa and maize in their respective crop types), the Rao's quadratic entropy was low for honeybees (max =  $0.254 \pm 0.079$  for inflorescence shape types foraged by honeybees during the OSR period and  $0.050 \pm 0.038$  for corolla colors during the SF period) (Fig. 4). These index values were systematically higher for bumblebees, other wild bees, hoverflies and butterflies during the SF and OSR flowering periods. Similarly to species richness, the functional diversity of visited plant species was higher in dearth period than in OSR period. The functional diversity of plants visited by *A. mellifera* was on average nine times higher during the dearth period than in the flowering of OSR and 56 times higher than in the flowering of SF when considering all the flowers, suggesting a greater diversification of the resources visited during the OSR period and the dearth period than during SF flowering. The insect species with the same visited plants' attributes than those visited by *A. mellifera* during these periods (OSR and dearth) were the wild bee *Andrena agilissima*, the hoverfly *Eristalis tenax* and the butterflies *Pieris brassicae* and *Pieris rapae*. These species liked the same corolla color, corolla shape, inflorescence shape and symmetry, as well as less than 0.5 cm absolute difference in



**Fig. 4.**

**Rao unitrait index values according to the insect taxonomic group and the period.**

Mean of annual Rao index values, and standard error (mean  $\pm$  se).

**Including cultivated plants:** SF flower (*Helianthus annuus*), OSR flower (*Brassica napus*), alfalfa flower (*Medicago sativa*) and maize flower (*Zea mays*) **included** in the Rao index calculation.

**Excluding cultivated plants:** SF flower (*Helianthus annuus*), OSR flower (*Brassica napus*), alfalfa flower (*Medicago sativa*) and maize flower (*Zea mays*) **excluded** of the Rao index calculation.

community weighted flower size (Tab. 2). In addition, the most frequent attributes of the flowers visited during the OSR and SF flowering periods described typical attributes of Brassicaceae and Asteraceae for all insect groups, and more specifically OSR and SF flowers (except for wild bees during SF flowering, which visited pink flowers more). On the other hand, no 'profile' of the ideal flower (i.e. no predominant functional profile: all the most occurring attributes together) was identical between honeybees and other insect groups when the OSR plant was removed during its flowering, on the contrary to SF period where white and pink flowers were highly visited when removing SF plant. During this OSR period, at the 95% threshold, all the traits had a significant influence: the trait corresponding to the shape of the corolla had a significant influence on the type of insect group foraging the flower ( $\chi^2 = 16.34$ , p-value = 0.037, df = 8), as all the others (p-value < 0.01). During SF flowering bloom, flower trait values were significantly related to foraging insect groups (p-value < 0.01).

**Tab. 2.**

Community Weighted Mean (CWM) values according to the insect taxonomic group.

<sup>1</sup>Including CP: SF flower (*Helianthus annuus*), OSR flower (*Brassica napus*), alfalfa flower (*Medicago sativa*) and maize flower (*Zea mays*) included in the CWM calculation.

<sup>2</sup>Excluding CP: SF flower (*Helianthus annuus*), OSR flower (*Brassica napus*), alfalfa flower (*Medicago sativa*) and maize flower (*Zea mays*) excluded of the CWM calculation.

Most frequent attributes given in the following order: Corolla color, Corolla shape, Inflorescence shape, Corolla symmetry, Corolla size, Inflorescence size, Plant size.

**Most frequent or average attributes according to the ‘Community Weighted Mean’ calculation**

Period	Honeybees			Bumblebees			Other wild bees			Butterflies			Hoverflies				
	<sup>1</sup> Including CP	<sup>2</sup> Excluding CP		<sup>1</sup> Including CP	<sup>2</sup> Excluding CP		<sup>1</sup> Including CP	<sup>2</sup> Excluding CP		<sup>1</sup> Including CP	<sup>2</sup> Excluding CP		<sup>1</sup> Including CP	<sup>2</sup> Excluding CP			
<b>OSR flowering</b>	Corolla color	Yellow	Blue	Yellow	Red	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	
	Corolla shape	Saucer shaped	Tubular	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped
	Inflorescence shape	Raceme	Cyme	Raceme	Solitary	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme
	Corolla symmetry	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic
	Corolla size	1.9 cm	1.2 cm	3.3 cm	4.9 cm	1.7 cm	1.5 cm	1.7 cm	1.2 cm	1.7 cm	1.2 cm	1.2 cm	1.9 cm	1.6 cm	1.6 cm	1.6 cm	1.6 cm
	Inflorescence size	9.7 cm	5.3 cm	9.0 cm	6.8 cm	7.5 cm	4.1 cm	8.3 cm	3.8 cm	8.3 cm	3.8 cm	3.8 cm	9.0 cm	4.7 cm	4.7 cm	4.7 cm	4.7 cm
	Plant size	88.6 cm	66.3 cm	85.0 cm	49.3 cm	69.2 cm	43.2 cm	85.0 cm	72.8 cm	85.0 cm	72.8 cm	72.8 cm	82.2 cm	52.1 cm	52.1 cm	52.1 cm	52.1 cm
	Corolla color	Yellow	White	Yellow	Pink	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	Yellow	White	White	White	White	White
	Corolla shape	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped
	Inflorescence shape	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Raceme	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Raceme	Raceme	Raceme	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum
Corolla symmetry	Actinomorphic	Actinomorphic	Zygomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Zygomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	
Corolla size	1.0 cm	1.4 cm	7.3 cm	1.3 cm	1.4 cm	1.4 cm	1.4 cm	0.8 cm	0.8 cm	0.8 cm	0.8 cm	1.5 cm	1.5 cm	1.5 cm	1.5 cm	1.5 cm	
Inflorescence size	11.3 cm	4.5 cm	11.3 cm	3.6 cm	3.5 cm	3.2 cm	2.8 cm	2.7 cm	2.8 cm	2.7 cm	2.7 cm	4.0 cm	3.9 cm	3.9 cm	3.9 cm	3.9 cm	
Plant size	70.4 cm	67.9 cm	54.2 cm	55.3 cm	61.7 cm	60.9 cm	54.7 cm	55.5 cm	54.7 cm	55.5 cm	55.5 cm	58.3 cm	58.4 cm	58.4 cm	58.4 cm	58.4 cm	
Corolla color	Yellow	White	Yellow	Pink	Pink	Pink	Yellow	White	Yellow	White	White	Yellow	White	White	White	White	
Corolla shape	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	Saucer shaped	
Inflorescence shape	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	Capitulum	
Corolla symmetry	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	Actinozygomorphic	
Corolla size	0.6 cm	1.2 cm	0.4 cm	1.3 cm	1.2 cm	1.2 cm	0.9 cm	1.1 cm	0.9 cm	1.1 cm	1.1 cm	0.5 cm	0.8 cm	0.8 cm	0.8 cm	0.8 cm	
Inflorescence size	22.4 cm	5.4 cm	20.8 cm	5.4 cm	5.3 cm	4.2 cm	9.8 cm	4.0 cm	9.8 cm	4.0 cm	4.0 cm	15.1 cm	3.7 cm	3.7 cm	3.7 cm	3.7 cm	
Plant size	62.4 cm	62.4 cm	60.5 cm	61.0 cm	60.5 cm	60.6 cm	57.2 cm	61.5 cm	57.2 cm	61.5 cm	61.5 cm	67.6 cm	68.2 cm	68.2 cm	68.2 cm	68.2 cm	

**SF flowering**



## Discussion

The objectives of this study were to describe the floral resource use and the niche overlap between the honeybee and wild pollinators. Some results were expected, i.e. the majority of insects forages on OSR flowers during its flowering, whereas only honeybees and bumblebees visit the SF abundantly during its flowering. But, surprisingly, we found that niche overlap is low during the dearth period – despite the lack of resources – and that width of the overlap is very different between both mass-flowering periods.

In view of the results, the diversities of pollinators' resources are different between periods. Our results support the idea that the flowering of OSR and SF crops influences the exploitation of wild floral resources by the honeybee. *A. mellifera* feeds almost exclusively on OSR and SF plants during their respective blooms. While SF represents the honeybee colonies' major source of pollen and nectar (Requier et al., 2015) in July, OSR represents a major source for nectar, but not for pollen (60% coming from trees and wild herbaceous plants; Requier et al., 2015). According to the literature (Odoux et al., 2014), colonies being at an immature stage in April–May, pollens with high nutritional values would be preferred by nurse bees to feed the large number of developing larvae, and these pollens are not those of OSR. We can then hypothesize that, in our data, OSR (which represents 94% of flowers visited by honeybees) and wild species (the remaining 6%) are not used for the same needs. However, an underestimation of the proportion of flowers used for pollen may have occurred. Indeed, the sampling being carried out only in crops and meadows, few plants from semi-natural habitats appear in the dataset (only a few trees and shrubs at the edges of fields). However, the colony's pollen comes mainly from trees located in semi-natural habitats (Rollin et al., 2013), and it might not be a coincidence that we found *A. mellifera* in large numbers on the shrubs of the Rosaceae family. In addition, we have shown that between OSR and SF flowering, at the peak of the number of individuals in the colony (Odoux et al., 2014), the honeybee uses a quarter of cultivated alfalfa and three wild flowers quarters. However, the number of interactions observed between *A. mellifera* and plants during this period is nearly 10 times lower than during the OSR peak, for example. This suggests that the sampling effort of the present study (i.e. transect number) is not sufficient to characterize properly the honeybee diet at this time, since more individuals are expected to be in flight and data contain relatively fewer sightings of these individuals than at other periods. Indeed, the very wide flight range of this species, on average three to five km (Beekman & Ratnieks, 2000), may enable it to forage in a variety of habitats potentially not sampled here. Moreover, due to the attractive effect of mass-flowering crops, majority of honeybee individuals are present in these crops whereas in the dearth period they spread in the landscape (Riedinger et al., 2015). Indeed, if the sampling effort is similar and exclusively in SF and OSR during their

flowering peak, one always inevitably finds more honeybee individuals during the flowering period of SF and OSR than in dearth period.

Our results also showed that wild pollinator groups use different plant communities among themselves but also from that of *A. mellifera*. Although, like *A. mellifera*, pollinators mainly use OSR *B. napus* during its flowering peak, the results are more contrasted for the use of the SF *H. annuus*, which is not very used by wild bees and butterflies. During the OSR flowering period, our results corroborate those of the existing literature: OSR flowers are the main resource for wild insects (Stanley & Stout, 2014). As known, OSR is an important crop species for maintaining pollinators: Bourgeois et al. (2020) show that in the same study site this crop hosts the greatest diversity of wild flowers, while it is one of the crops where the use of pesticides is the most important. Butterflies, hoverflies and wild bees remain very attracted to wild Asteraceae during this period. These Asteraceae, with a shallow corolla, had already been thought as very suitable resources for Dipterans and wild bees with short tongues, such as the very abundant families Halictidae and Andrenidae (Rollin et al., 2013). However, it is interesting to note that the SF *H. annuus*, an overabundant Asteraceae during its flowering peak, represents less than half of the diet of wild bees during the flowering period of this SF. Half of their diet is certainly composed of Asteraceae, but wild ones (e.g. *P. hieracioides*, *H. echinoides*). In times of dearth, wild pollinators use many wild flowers, the rest being cultivated alfalfa. It could create a certain resource competition, especially between hoverflies and wild bees, but not as huge as during the mass-flowering blooms of SF and OSR. Indeed, there are differences between the plants used by the pollinators groups studied here during this dearth period. It seems that wild bees do not forage on the same flowers as *A. mellifera*, but prefer wild flowers and even prefer other wild flowers than *A. mellifera* during the dearth period. Butterflies largely prefer Fabaceae, half being represented by cultivated *M. sativa* and the other half by wild Fabaceae, corroborating the results of Ferrer-Paris et al. (2013) on associations with Fabales, flowers most often tube-shaped and zygomorphic in shape.

Thus, our results confirm the well-known fact that morphological traits, within and between plants families, would largely explain the choice of resources used by guilds during different periods, resulting from a co-evolution process. In brief, the flower color and the shape of the inflorescence of the foraged flower are always dependent on the insect taxonomic group, and corolla symmetry is always insect group-linked. Indeed, the choice of plants by pollinators could be driven by the morphology of the flower rather than by the quantity of nectar or pollen (Junker et al., 2013). When the phenologies of plants and insects match, it is primarily the appearance and the smell of the inflorescences that attract pollinators (Junker et al., 2011). The pollinator then visits the

flower according to certain morphological constraints, the different possible morphological associations resulting from plant–insect co-evolutions (Neal et al., 1998).

Nevertheless, this functional approach enables to go further and better understand niche overlap patterns. In times of dearth, butterflies and bumblebees visit more zygomorphic flowers than other groups, which is perhaps the reason of a dietary overlap up to 0.5. On the contrary, hoverflies use almost exclusively actinomorphic flowers. According to the literature, among butterflies and other pollinators with a long proboscis, e.g. bumblebees *Bombus* species (between five and 11 mm; Willmer, 2011) and to a lesser extent the honeybee (between five and eight mm), the pollination of tube flowers, often zygomorphic, would prove to be more effective (Fontaine et al., 2005). On the contrary, it is known that hoverflies, with short tongues, cannot access the nectar of these flowers and do not forage on them, or a little, whatever the period: Dipterans prefer actinomorphic and disc-shaped flowers (Hegland & Totland, 2005). The foraged flower traits, shown here as significantly dependent on pollinator groups, therefore seem to be at the origin of differences in the choice of plant to forage, depending on its availability during the pollinator's flight period, the perception of color and odor by the insect and the ease of accessibility of the flower's nectar (Junker et al., 2013). These different filters could be at the origin of a use of similar flowers between *A. mellifera* and certain wild species of the dataset. For example, *Eristalis tenax*, known for its Batesian mimicry of *A. mellifera* (Heal, 1982), seems to favor the same wild flower attributes as the honeybee, especially during the flower-species rich periods: it is one of the species using the most common floral attributes with *A. mellifera*. This result brings new elements on this mimetic behavior, the inter-flower flight time and the flower visit duration having already been described as very similar to those of *A. mellifera* (Golding & Edmunds, 2000). This observation also shows that niche overlap, often mentioned as strong between honeybees and wild bees with similar life history traits (Thomson, 2006; Wignall et al., 2020b), can also be so with hoverflies whose the morphological and behavioral characteristics of the adult are analogous to those of *A. mellifera*. As a proof, we highlight in this study that niche overlaps between honeybees and hoverflies can peak during the flowering of OSR.

Niche overlap can therefore be strong between the honeybee and wild pollinators at certain times, depending on the availability of the resource. We show that the average number of flower species visited is lower during the OSR flowering period than during other periods. There are also, on average, more pollinator species than plant species visited, whatever the period. This suggests that several pollinators share a restricted number of resources. This pattern is more marked during the OSR period and is showed through the Schoener index values – that are very high at this period –, hypothetically either by preference of pollinators or by lack of alternative resources at this period. Although OSR flowers are very abundant, there is still a high risk of niche overlap at this

time of the year because there is only one main resource, as already mentioned by [S. A. M. Lindström et al. \(2016\)](#). However, during this OSR flowering peak, the few wild plants visited by insects are on average more visited by wild pollinators than OSR flowers, and do not create a particularly high dietary overlap for wild flowers. This suggests a wild insects' preference for wild flowers in OSR fields, while *A. mellifera* remains very dependent on OSR flowers. This strategy could result from avoiding competition with *A. mellifera*, a species that competes with wild bees in particular ([Paini, 2004](#)) – even though we did not find a huge resource overlap between these groups in this study (perhaps a previous competitive exclusion has already occurred) – or from the presence of less generalist species in the dataset. A niche displacement potentially occurring here could be tested by a spatial study, looking at whether the patterns are the same in the presence or absence of *A. mellifera*.

A few species of wild pollinators that are very abundant in the Zone Atelier forage very little on OSR, such as *L. villosulum*, which prefers crepids, while the genus *Lasioglossum* is known as the best wild contributor to OSR yields ([Perrot et al., 2018](#)). [Falk & Lewington \(2015\)](#) had already mentioned *Crepis* as a preferential wild resource of *L. villosulum*. This therefore suggests a differentiation of preferences not only within insect groups, but also within genera, supporting the scientific contributions of a species-scaled approach, while many studies focus on insect groups ([Henry & Rodet, 2018](#); [S. A. M. Lindström et al., 2016](#); [Steffan-Dewenter & Tscharntke, 2000](#)). During the SF flowering period, abundant species in the dataset (*E. balteatus*, *M. mellinum* and certain *Lasioglossum*) do not mainly visit SF flowers. Nevertheless, it can also be assumed that the weak niche overlap during SF period could be due to a past competitive exclusion of honeybees on wild bees – whereas this competitive exclusion is not strong enough to split niches during the OSR period. Indeed, honeybees' abundance is much lower in OSR crops than in SF crops, and possibly less competitive and clingy ([Rollin et al., 2013](#)). Another explanation could be due to the tubular shape of SF that is not suitable for very short-tongued wild pollinators, which therefore forage on other flowers than SF and do not increase the niche overlap with honeybees. The patterns of competition on rarer species could unfortunately not be correctly inferred in this study due to their too low number of interactions, whereas the effects of competition on these species are often the most harmful ([Cane & Tepedino, 2017](#)). Although a greater sampling effort could be suggested to remedy this problem, the observation of interactions between plants and pollinators remains difficult, even with a substantial sampling effort ([Chacoff et al., 2012](#)). Finally, in times of dearth, abundant species in the dataset ultimately visit quite different resources, with *A. mellifera* more closely related to cultivated alfalfa *M. sativa* than the other pollinators, and the dietary overlaps being quite low. However, the great diversity of species visited by the honeybee during this period and the homogeneous distribution of

these species in the diet of this honeybee could lead to competition. Thomson (2006) reported a niche overlap between 80 and 90% for *Apis* and *Bombus* during periods of resource limitation (i.e. here called dearth period), and we found between 40 and 55% common wild species foraging between *A. mellifera* and *B. lapidarius* as well as *B. terrestris* during this period, whereas the dietary overlap was nearly complete during the SF period.

## Conclusion

Our study confirms that *A. mellifera* forages almost exclusively on OSR and SF plants during their respective flowering peaks, but the resource overlap with wild pollinators is not equivalent in both periods. While wild bees and butterflies prefer wild flowers during SF flowering, it appears that during the OSR flowering period, these wild pollinators mostly visit OSR flowers. Although this OSR is very abundant and OSR crops host many wild flowers, interspecific competition could exist because of the strong presence of a major unique resource (OSR flower) in the diets of all the insects in April and May, which leads to a huge dietary overlap. Determining the origin of the niche overlap and if competition exists during this period requires close monitoring of plant-pollinator interactions in the fields that could be selected to cover a gradient of abundance of honeybees (see Perrot et al., 2018). The dearth period is conducive to an expansion of the resources spectrum of *A. mellifera*. The species pool of wild flowers foraged during this period is however different from that of the most abundant wild pollinators in our study area. A more in-depth study of the distribution of resources (differentiation of niches) during this period could be carried out by analyzing the species of wild plants foraged in semi-natural habitats, which were not sampled here. Moreover, even if the plant species used are different, the reduction in the diversity of wild flowers in certain crops could later increase niche overlaps in pollinators whose morphology is adapted to the same floral traits. An analysis of the correlations between the traits of flowers and pollinators, morphological and phenological, could make it possible to determine the fundamental niche of insects and ultimately make it possible to limit certain competitions by increasing the diversity of habitats in agricultural landscapes to diversify flower resources.

### **Author Contributions**

Conceptualisation, S.G.; Methodology, C.G., S.G. and M.R.; Formal Analysis, C.G.; Writing-Original Draft Preparation, C.G.; Writing-Review and Editing, C.G., S.G. and M.R. All authors have read and agreed to the current version of the manuscript.

### **Declaration of Competing Interest**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

### **Acknowledgements**


Authors would like to thank Jean-Luc Gautier, Alexis Saintilan and Marilyn Roncoroni for the monitoring, sampling and insect's identification data. Authors would also like to thank all the farmers of the LTSER 'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre' participating in the research program. CG received funding for her PhD grant from the project SHOWCASE (SHOWCASing synergies between agriculture, biodiversity and ecosystem services to help farmers capitalising on native biodiversity) within the European Union's Horizon 2020 Research and Innovation Programme under grant agreement N° 862480. This study was supported by the 'Programme Pollinisateurs' (2015–2020) funded by the Ministère de l'Ecologie et de l'Environnement.

### **Appendix 2. Supporting information**

Supplementary data associated with this article can be found at the end of this manuscript.

# Chapitre n°3

La structure des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs est affectée par le type de culture dans un paysage agricole intensif



*Dans la mythologie grecque, la nymphe Clytie s'éprit du dieu Soleil, Helios, mais ce dernier la repoussa. Emplie de tristesse, la nymphe se transforma en tournesol, fleur héliotrope, pour suivre du regard du matin au soir son amour perdu. Ainsi naquit le tournesol.*

*D'après la narration d'Ovide, Métamorphoses  
(poème latin du I<sup>er</sup> siècle)*

La fiche « résumé » du chapitre est rédigée en français.  
Le chapitre en lui-même est rédigé en anglais.

Crédits image : CLAIRE GAY  
Doctorante (CNRS)



# Fiche résumé

## La structure des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs est affectée par le type de culture dans un paysage agricole intensif

○ **Avant-propos.** Dans le précédent chapitre, nous avons vu que le spectre de plantes butinées par les insectes pollinisateurs pouvait moduler le potentiel recouvrement de leurs niches alimentaires, en fonction de la saison. Ces ressources florales et leurs visites par les pollinisateurs forment des réseaux d'interaction, qui sont donc eux aussi susceptibles de se structurer différemment dans la saison. Nous nous sommes ainsi demandés ce que le partage des ressources, démontré dans le Chapitre 2 comme inégalitaire, engendrait sur la topologie des réseaux d'interaction et à quel point la répartition de ces interactions était hétérogène entre les différents groupes d'insectes. En effet, d'après nos précédents résultats l'abeille domestique voit la quasi-intégralité de ses ressources composées de fleurs de culture, ce qui pourrait en faire une espèce-clé des réseaux d'interaction, notamment dans les cultures de tournesol et de colza. En visitant prioritairement les fleurs de culture à floraison massive, l'abeille domestique pourrait priver les insectes sauvages d'une grande partie des ressources disponibles, tout en leur permettant d'accéder aux fleurs sauvages plus librement. Un fort décalage structurel entre les réseaux de cultures à floraison massive et les réseaux d'habitats hébergeant une flore peu visitée par l'abeille domestique devrait ainsi se produire, jusqu'à être perceptible à l'échelle saisonnière. Nous avons ici utilisé les mêmes données brutes que dans le Chapitre 2.

○ **Contexte.** Les pollinisateurs domestiques et sauvages, ainsi que les plantes qu'ils visitent, forment des réseaux d'interactions écologiques, c'est-à-dire un ensemble de nœuds (espèces) interconnectés par des liens (interactions). Par ces interactions, les insectes permettent notamment d'augmenter significativement les rendements des grandes cultures, comme le colza ou le tournesol. Dans les milieux agricoles, ces pollinisateurs butinent à la fois les plantes de culture quand elles sont en fleurs, et des plantes sauvages, les plantes adventices. De plus, on sait que les plaines agricoles sont très dynamiques dans le temps et dans l'espace, ce qui en fait des paysages et écosystèmes singuliers. En effet, les cultures de colza et tournesol ont par exemple des pics de floraison

importants mais courts, ce qui offre une ressource massive mais ponctuelle aux insectes. A contrario, les plantes adventices fournissent moins de ressources car elles sont moins abondantes, mais leur floraison est plus étalée dans le temps et est indispensable au maintien des pollinisateurs tout au long de leur saison de vol.

○ **Objectif.** Ce chapitre vise à identifier dans quelle mesure les réseaux plantes-pollinisateurs restent similaires les uns aux autres entre cultures dans un paysage agricole caractérisé par une forte dynamique spatio-temporelle. Les cultures des plaines céréalières se distinguent par les modes de gestion et la diversité de flore adventice qu'elles abritent. Les prairies ou champs de luzerne offrent par exemple une diversité de fleurs sauvages plus importante que les parcelles de céréales. Les cultures diffèrent également dans leur capacité à fournir des ressources pour les pollinisateurs : les céréales, très fréquentes dans les plaines céréalières, sont pour la plupart pollinisées par le vent ; le colza et le tournesol sont des cultures à floraison massive pollinisées par les insectes, offrant un pulse de ressource à certaines périodes de l'année.

○ **Méthode.** Les interactions entre plantes et pollinisateurs ont été échantillonnées grâce à la méthode des filets et de la chasse à vue, sur des transects de 50 m de long, en bordure et en centre de parcelle. L'échantillonnage a eu lieu pendant six années de 2015 à 2020, pour un total de 811 parcelles agricoles (certaines parcelles pouvaient être échantillonnées deux années de suite ou non). Le suivi a été réalisé dans six cultures cibles : colza, tournesol, luzerne, prairie, céréale et maïs-sorgho. Plusieurs métriques à l'échelle du réseau ont permis de caractériser la structure des réseaux dans ces six cultures (nombre de nœuds, connectance, modularité, emboîtement, spécialisation H2).

○ **Résultats.** Les réseaux d'interaction entre les plantes et les pollinisateurs sont beaucoup plus diversifiés en nombre d'espèces dans les parcelles de luzerne et les prairies que dans les cultures à floraison massive que sont colza et tournesol. En revanche, les cultures de colza et tournesol se différencient sur la façon dont les espèces qu'elles abritent interagissent, et notamment l'étendue de leur spectre alimentaire. En effet, les champs de tournesol sont visités quasi-exclusivement par l'abeille domestique, qui tend à se spécialiser sur la fleur de tournesol, alors que dans les champs de colza l'abeille domestique n'interagit pas uniquement avec la fleur de colza, qui de son côté reçoit la visite de nombreuses espèces d'insectes.

○ **Conclusion.** En conclusion, les réseaux d'interaction des cultures étudiées sont certes différents entre les cultures à floraison massive (tournesol, colza) et les milieux prairiaux (luzerne, prairies), comme intuitivement attendu, mais ils se structurent aussi très différemment entre tournesol et colza. En effet, les structures des réseaux d'interaction des cultures à floraison massive semblent diverger (probablement en raison de leurs différences : phénologie, forme de la fleur) plus que converger.

# MOTS-CLES.

RÉSEAUX BIPARTITES

CULTURES À FLORAISON MASSIVE

ADVENTICES

ABEILLES DOMESTIQUES

HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIO-TEMPORELLE

## The structure of plant–pollinator networks is affected by crop type in a highly intensive agricultural landscape

Claire GAY<sup>a,b,\*</sup>, Sabrina GABA<sup>a,b,c</sup>, Vincent BRETAGNOLLE<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup> UMR 7372 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS & La Rochelle Université – 79360 Villiers-En-Bois (France)

<sup>b</sup> USC 1339 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, INRAE, CNRS & La Rochelle Université – 79360 Villiers-En-Bois (France)

<sup>c</sup> LTSER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre » – 79360 Villiers-En-Bois (France)

\*Author to whom correspondence should be addressed: [claire.gay@cebc.cnrs.fr](mailto:claire.gay@cebc.cnrs.fr)

### Abstract

In agricultural landscapes, bipartite networks formed by pollinators and the flowers they forage on, are characterised by the presence of species managed by humans, whether honeybees (*Apis mellifera*) or crop plants. These managed species can affect the structural properties of these networks because of spatial and temporal variation in the availability of resources, and competition for these resources; for example, crop plants such as oilseed rape and sunflower produce a large number of flowers during a short blooming period. Here, we examined the structure of plant–pollinator networks in an intensive agricultural landscape, the LTSER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (West of France). We compiled a six-year monitoring dataset of plant–pollinator interactions, sampling by sweep-nets along transects in the main six crop types (811 fields in total). To describe networks, we computed six metrics: connectance, nodes number, modularity, specialisation and two nestedness measures. Strong differences between crops were observed in nestedness and specialisation: in oilseed rape, networks were much more nested and much less specialised than in sunflower. In addition, the link ‘honeybee–crop flower’ differed between the two mass-flowering crops. Honeybees and sunflowers appeared as specialist species in sunflower crops, interacting strongly and almost exclusively with each other, whereas they are usually considered highly generalist

species. Indeed, sunflower pollination may be almost entirely driven by honeybees, conversely to oilseed rape crops, where the presence of wild bees and other insects tended to produce a more diversified network.

### *Key words*

Bipartite networks, Mass-flowering crops, Weeds, Honeybees, Spatio-temporal heterogeneity

## *Introduction*

Insect biodiversity is declining worldwide, and numerous local insect extinctions have already been documented (Habel et al., 2019). This decline has high consequences for the ecosystem services that rely upon insects, not least pollination (Frankie et al., 2009). In temperate regions, 88% of plants depend on zoogamous pollination for their reproduction (Ollerton et al., 2011) and 70% of crops depend to some extent on insect pollination (Klein et al., 2007), which improves yields of insect-pollinated crops and ensure agricultural production, as in oilseed rape (OSR; *Brassica sp.*) and sunflower (SF; *Helianthus sp.*) (Perrot et al., 2019, 2018). In arable farming systems, insect pollinators forage partly – and sometimes mainly – on mass-flowering crops, but availability of these crops does not cover the entire season of the pollinators' activity (Odoux et al., 2014). Between OSR and SF blooms (the so-called 'dearth period'), the resources provided by weeds are essential for maintaining pollinators, including the honeybee *Apis mellifera* (Carvalho et al., 2011; Requier et al., 2015). Weeds and other wild plants are therefore critical for pollinators (Bretagnolle & Gaba, 2015), and contribute to their diversity and abundance at both field and landscape scales (Carvalho et al., 2011). Among insect pollinators, bees and hoverflies contain generalist species that can interact with many wild flowers (Dunn et al., 2020) or crop plants, and both improve pollination service (Garibaldi et al., 2011). Hoverflies are more resilient to agricultural modifications than bees in agricultural landscapes (Jauker et al., 2009); conversely, butterflies which also pollinate many wild plants, have been dramatically affected by agricultural intensification (Johst et al., 2006). Overall, weeds and pollinators are closely intertwined in agricultural farmland, and form ecological interaction networks, defined by a set of nodes (species) interconnected by one or more links (interactions). There is evidence that such networks have changed in structure over the last century, due to pollinator and plant community changes, with many interactions involving specialist species being lost (Mathiasson & Rehan, 2020), mostly as a result of land use intensification (Ferreira et al.,

2013). Indeed, the persistence of pollinators – together with the services they provide – depends on stability, hence the structure of plant–pollinator ecological networks.

However, plant–pollinator ecological networks in agricultural landscapes present unique properties: first, they harbour managed and over-abundant species; second, they are highly dynamic in space and time due to crop rotations. Such characteristics are expected to impact the nature and structure of plant–pollinator networks. First, farmland ecological networks are structured around managed honeybees in addition to wild pollinators, and managed crops in addition to weeds (Geslin et al., 2017). The effect of mass-flowering crops on one hand, and the presence of the honeybee on the other hand, can be related to ‘invasive species’ in arable systems (Geslin et al., 2017; Stanley & Stout, 2014), i.e. super-generalist species that interact with multiple groups of species (Giannini et al., 2015), leading to asymmetry and nestedness of the network (Ferreira et al., 2013). Perhaps counterintuitively, this asymmetry and nestedness contributes to the stability and the resistance of networks to land use change (Memmott et al., 2004). Links that emerge from these super-abundant species may, however, come at the expense of others, leading to species role shifts (Albrecht et al., 2014), or even loss of species in both plants or pollinators, which should affect the structure and functioning of networks (Valido et al., 2019). For instance, OSR flowers number c. 500,000/ha (Hoyle & Cresswell, 2007), are brightly coloured and attractive, and produce both pollen and nectar. OSR can thus create a distortion in mutualistic networks and has already been shown to be related to the decline of specialist long-tongued bumblebees in favour of short-tongued species better adapted to its flower traits (Diekötter et al., 2010). Honeybees in return may decrease wild bee richness, leading to networks with fewer links (Lázaro et al., 2021). However, a decrease or even a removal of supergeneralist (key) species may destabilise the network (Kovács-Hostyánszki et al., 2019). Secondly, agricultural landscapes display very high spatio-temporal unpredictability (due to crop rotations), and seasonal heterogeneity (Rollin et al., 2016): honeybees are present from April to September (Odoux et al., 2014), while OSR and SF, the main super-generalist plants, have very short flowering peaks (Bretagnolle & Gaba, 2015), and wild bees show generally have a short presence within the season. Crop rotation and spatial heterogeneity is therefore expected to affect the temporal and spatial dynamics of plant–pollinator networks (Chakraborty et al., 2021).

There is currently a lack of descriptive information on plant–pollinator networks in farmland habitats, especially at large spatial scale or over longer time-scales (Olesen et al., 2011b). Indeed, most studies investigated the crop compartment in relation to the semi-natural elements or its plants (e.g. Magrath et al., 2018; Stanley & Stout, 2014), while few studies aimed at investigating differences among crops (but see Kovács-Hostyánszki et al., 2019) and even fewer the effect of crop diversity. This is unfortunate, since crop

effect was found to be the most statistically important effect in a vast study of predation–prey networks in agricultural habitats (Ma et al., 2019). Indeed, descriptive information is critical to understanding community stability and robustness, which are linked to the number of species and the number of links between them (Carpentier et al., 2021), and therefore network resilience, which relies on redundancy in the number of pollinator species per plant species (Memmott et al., 2004) and network nested structure (Bascompte et al., 2003). Network stability is improved by pollinator diversity (Bendel et al., 2019), nestedness and low modularity, though possibly at the expense of persistence (Thébault & Fontaine, 2010). Along environmental gradients from less- to more- impacted by human footprint, e.g. from natural sites to monoculture farming, an increase in connectance and nestedness but a decrease in the number of nodes as well as modularity were shown (Morrison et al., 2020). Increased connectance is expected to decrease secondary extinctions (Blüthgen et al., 2007) and improves robustness at the community level as well as stability (Thébault & Fontaine, 2010).

In this study, we used a descriptive approach to qualify plant–pollinator networks in a highly intensive farming system, at a large spatial scale (study site of 450km<sup>2</sup>) with data collected on six different crop types (811 fields in total). Because our sampling effort was high, we first paid attention to two generally overlooked patterns, the effect of sample size and the degree distribution. Sampling effort has been shown to affect many network metrics, through sampling intensity and sampling bias, but also underlying species abundances (Blüthgen et al., 2007). Degree distribution is highly skewed, resulting in part from many ‘forbidden links’ (Jordano, 2016). The frequency distribution of links is claimed to be best described by power-law distributions (Blüthgen, 2010), which have been shown to fit most natural networks. We also describe the overall visual structure of networks by seasons and crop types. Then, we investigated major features of the network, from simple network descriptors (number of nodes, connectance) to more complex ones (nestedness, modularity, specialisation), quantifying their level of variation among crop types and seasons, while accounting for sample size. We expected plant–pollinator network structure to vary seasonally because of the presence of mass-flowering crops, and the spillover or dilution effects that result from such presence. Indeed, we expected strong variations in network structure among crop types, in particular between mass-flowering and other crops, but also between arable crops and grasslands. We further predicted a clear dominance of the managed honeybee, especially during the flower blooms of OSR and SF, which dominate landscapes when flowering. In particular, we predicted that networks would be more specialised during OSR and SF blooms than in other periods and other crops. We also predicted that networks would be more nested during the blooming periods of mass-flowering crops than in the dearth periods, and thus

in these crops – as a result of super-generalist and abundant species presence – more able to include the same partners as the specialists in their spectrum of interactions.

## *Materials and methods*

### *Study site*

Our study site is the Long Term Socio-Ecological Research (LTSER) site ‘Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre’, located in the Nouvelle-Aquitaine region of southwest France, south of the city of Niort (Bretagnolle et al., 2018). It covers 450 km<sup>2</sup>, harbouring c. 13,000 fields. We focused on six years of survey, 2015–2020, which is one of the largest time intervals of plant–pollinator network studies (but see Chacoff et al., 2018; Petanidou et al., 2008; Ponisio et al., 2017). Each year, 100 to 220 different fields were surveyed (some fields were studied for more than one year) with a standardised protocol. Fields were selected in a stratified random process (see Bretagnolle et al. (2018) for details). From 2015–2020, the number of fields sampled per respective year were 174, 217, 195, 160, 117 and 115 (see Appx 3.1.a. and 3.1.b.). Crop surveyed included 7% corn (*Zea mays*) and sorghum (*Sorghum bicolor*), 8% alfalfa (*Medicago sativa*), 12% meadows (temporary or permanent), 18% oilseed rape (*Brassica napus*), 22% sunflower (*Helianthus annuus*), and 33% cereal crops. Cereals included barley (*Hordeum vulgare*), durum wheat (*Triticum turgidum*), einkorn (*Triticum monococcum*), oat (*Avena sativa*), rye (*Secale cereale*), triticale (×*Triticosecale*) and winter wheat (*Triticum aestivum*). Sampling was performed from April to August, i.e. all crops were surveyed at least once during their respective flowering periods: OSR from April–May; sunflower from July–August; alfalfa, meadows and cereals from May–June to the end of August; and corn and sorghum from July–August.

### *Sampling of plant–pollinator interactions*

Insects surveyed included bees (both honeybees and wild bees), butterflies and hoverflies (Syrphidae), i.e. the three main pollinator groups in the LTSER. This study site hosts a large number of pollinator species (Rollin et al., 2016). Each year, two (2015) or three (2016–2020) 50 m long transects were performed per field: one in the field centre, one in the field margin (section between the field edge and the first seeding line) and the last in between, at c. 25 m from the margin (except in 2015). Field margins generally harbour a more diverse fauna compared to field cores. Transects were parallel to tram lines. For each transect, the surveyed area was a theoretical volume, 2.5 m each side, 2.5



m in front of the observer and c. 1 m above the observer's head. Surveys were conducted under calm weather conditions, i.e. sunny days with air temperatures in full sun mostly above 15°C (95% T >16°C; 12° to 45°C, in sunlight), and between 7:30 a.m. and 6:30 p.m. In 27.9% of the fields (226 of 811), two sampling sessions were conducted (early- and late-season). Each plant–pollinator interaction (i.e. an insect landing on a flower) was tallied, with both plant and pollinator being identified (pollinators being caught with a sweep-net for later identification by a professional entomologist if necessary). Transects were walked along very slowly (c. 12 s/m), for a total duration of 10 min each. The observer stopped the timer each time an insect had to be identified or captured. Butterflies were always identified by sight; however, given the time spent in flight in butterflies, all individuals crossing the sampled theoretical volume were tallied, even if not on a flower. Almost all pollinators and plants (94% and 96% respectively) were identified to species level.

### *Statistical analyses*

#### *○ Sampling completeness and frequency distribution of degrees*

We estimated sampling completeness of plants and pollinators using the Chao estimator of asymptotic species richness (Chacoff et al., 2012), which is based on rare species (those that occur only once or twice). We calculated the Chao 2 estimator using the *vegan* R package (v2.5.7; Oksanen et al., 2020) and evaluated the percentage of completion (ratio between the observed value and estimated value) of our sampling of plants and pollinators.

We analysed the frequency distribution of degrees in total as well as in subnetworks (per crop and per period), testing for best-fit with *a priori* distributions, i.e. Exponential, Poisson, Weibull, Lognormal, Negative binomial, Power law and Fisher's logseries. We used the *fitdistrplus* package (Delignette-Muller & Dutang, 2015), except for the Fisher's logseries (which is not implemented in this package), which we computed. Power law was tested with the *poweRlaw* package (Gillespie, 2015). Best fit was checked using the Akaike Information Criterion (AIC; Burnham et al., 2011). We fixed a threshold of 2 units' difference in AIC to select the best model among the candidate models.

#### *○ Number of nodes and number of interactions: crop and temporal effects*

From floral visitation events, we constructed bipartite networks with plant and bee nodes, using a visitation event as a plant–pollinator interaction. To analyse how the network structure varied among crops and seasons, we built interaction subnetworks. Six

crop categories were retained: OSR, cereals, alfalfa, meadows, SF and corn–sorghum. We also split the data into three equal-length seasons, each 45 days long: April 1<sup>st</sup>–May 20<sup>th</sup> (OSR flowering peak, characterised by high resource availability for insects), May 21<sup>st</sup>–July 9<sup>th</sup>, characterised by a general lack of flowering crop resources available (i.e. the dearth period) – when honeybee colony sizes are, perhaps surprisingly, at their highest (Odoux et al., 2014) – and finally, July 10<sup>th</sup>–August 22<sup>nd</sup>, corresponding to the SF flowering peak. We also divided our dataset into six main taxonomic groups: honeybees, bumblebees, other social bees (including some Halictidae, e.g. *Halictus rubicundus*, *Lasioglossum pauxillum*), solitary bees, hoverflies and butterflies. To describe seasonal patterns in the number of interactions, we standardised our data, since the number of transects per field and the number of fields sampled per crop and per year varied. We thus converted the number of interactions per transect per field into a number per hectare (ha), since each transect surveyed an area of 250 m<sup>2</sup>. Next, we grouped samples per fortnight by averaging values (with standard-error, se) of interactions per ha per fortnight for each crop. Obtained values were compared with ANOVA and post-hoc Tukey tests. Data were log-transformed.

### Network structure descriptors

A large number of indices is available to describe network structure (see Appx 3.2 and 3.3. for Spearman correlation tests). We selected the following ones: number of nodes (i.e. the number of species in interaction), connectance (the ratio between the number of links observed and the total number of possible links), modularity – which gives insights into the presence of subnetworks among the network (called modules, i.e. weakly interlinked subsets of species that are constituted of strongly interacting species) and which was calculated using the greedy Louvain algorithm method (Blondel et al., 2008) – and nestedness, described by NODF (Nestedness metrics based on Overlap and Decreasing Fill; Almeida-Neto et al., 2008). The latter is a property describing to what extent the partners of specialists are a subset of the partners of generalists. We also used WNODF (Weighted Nestedness metrics based on Overlap and Decreasing Fill; Almeida-Neto & Ulrich, 2011), the quantitative alternative to NODF that accounts for the number of similar interactions. Finally, we focused on the specialisation  $H_2'$  (standardised two-dimensional Shannon entropy) – the degree of specialisation between the two levels of the entire network (Blüthgen et al., 2006) – and the  $d'$  species-level specialisation measure (standardised Kullback–Leibler distance, Blüthgen et al., 2006), corrected by de Manincor et al. (2020), representing the degree of interaction specialisation at the species level. Network descriptors were obtained using the R packages *bipartite* (Dormann et al., 2009),

*igraph* (Csardi & Nepusz, 2006), *NetIndices* (Kones et al., 2009) and *vegan* (Oksanen et al., 2020).

Some of these metrics (i.e. connectance, nestedness) are sensitive to sample or network size (Dormann et al., 2009). We thus checked how indices varied with increasing numbers of samples (according to periods and crops) by calculating all metrics (excluding *d'*) with increasing numbers of sampled fields. Five to 195 fields (every 10 field steps) were randomly sampled (with replacement) from the overall sample. At each step (i.e. field number), 100 groups of fields were constituted, the six network metrics were computed and the mean and the 95% confidence interval (CI) were calculated. The maximum bootstrap threshold to compare the three seasons was 175 field groups, when OSR period samples stopped, but we also went up to 195 fields to compare only dearth period and sunflower period. When comparing the six different crop types, we had to stop at a threshold of 35 fields per group (100 groups) in the bootstrap because we had very few fields of corn–sorghum and alfalfa. To increase the sampling effort, we had to lose crops, and were left with only four crops with 100 groups of 85 fields. However, when focusing on the two mass-flowering crops, OSR and SF, we were able to analyse 100 groups of 165 fields. Therefore, the number of fields bootstrapped varied according to the crops to be compared.

### ○ *Field selection*

To calculate Chao 2 estimates and the number of interactions per hectare, we included the fields in which no insects had been observed (138 fields, 17.0%). However, to represent interaction networks and calculate metrics on aggregated fields, we only retained the fields on which at least one interaction was observed in the dataset.

All analyses were run with *R software v.4.1.0* (R Core Team, 2021).

## *Results*

### *Sampling completeness and frequency distribution of degrees*

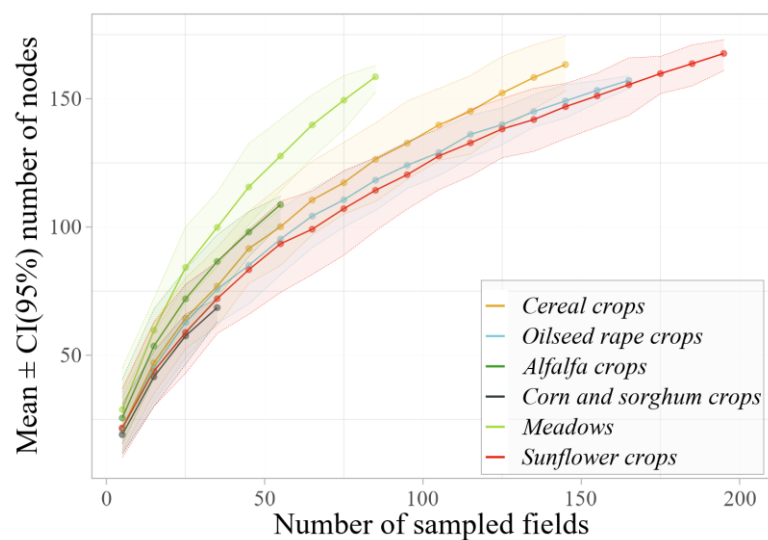
A total of 37,133 plant–pollinator interactions were tallied over 811 fields (127 of which were studied in at least two years between 2015 and 2020), occurring between 200 species of pollinators foraging on 165 species of plants (including individuals that were only identified to genus level). We found 96 species of solitary bees, 35 species of social bees (including the honeybee *A. mellifera* and 14 species of bumblebees), 38 species of butterflies and 31 species of hoverflies. A total of 758 interactions were obtained between

one plant or one pollinator occurring only once. No interaction was found between one plant and one pollinator occurring both only once. In regard to pollinators, over the full network, 80 species (40.0%) interacted with only one plant (crop or weed), 29 species (14.5%) interacted with two, while 91 species (45.5%) were more generalist (>2 plants, up to 92 plants). Similar values were obtained for plants, with 38 weed species interacting with only one insect species (23%), and 16 with two insect species (9.7%). There were 138 fields without any observed interaction (17.0%). We caught 64.5% of pollinators, and recorded 78.6% of the plant community, based on Chao 2 estimators.

Overall, the frequency distribution of degrees (i.e. interacting plants/pollinators) fitted better to the Fisher's log-series (see Appx 3.4.) than to Lognormal ( $\Delta_{AIC} = 73$ ) or Power laws ( $\Delta_{AIC} = 77$ ). When splitting by crop or per season, similar results were found. Differences in the goodness-of-fit of Fisher's log-series and Lognormal were, however, much lower in alfalfa ( $\Delta_{AIC} = 12$ ) and in corn and sorghum crops ( $\Delta_{AIC} = 3$ ) than in other crops.

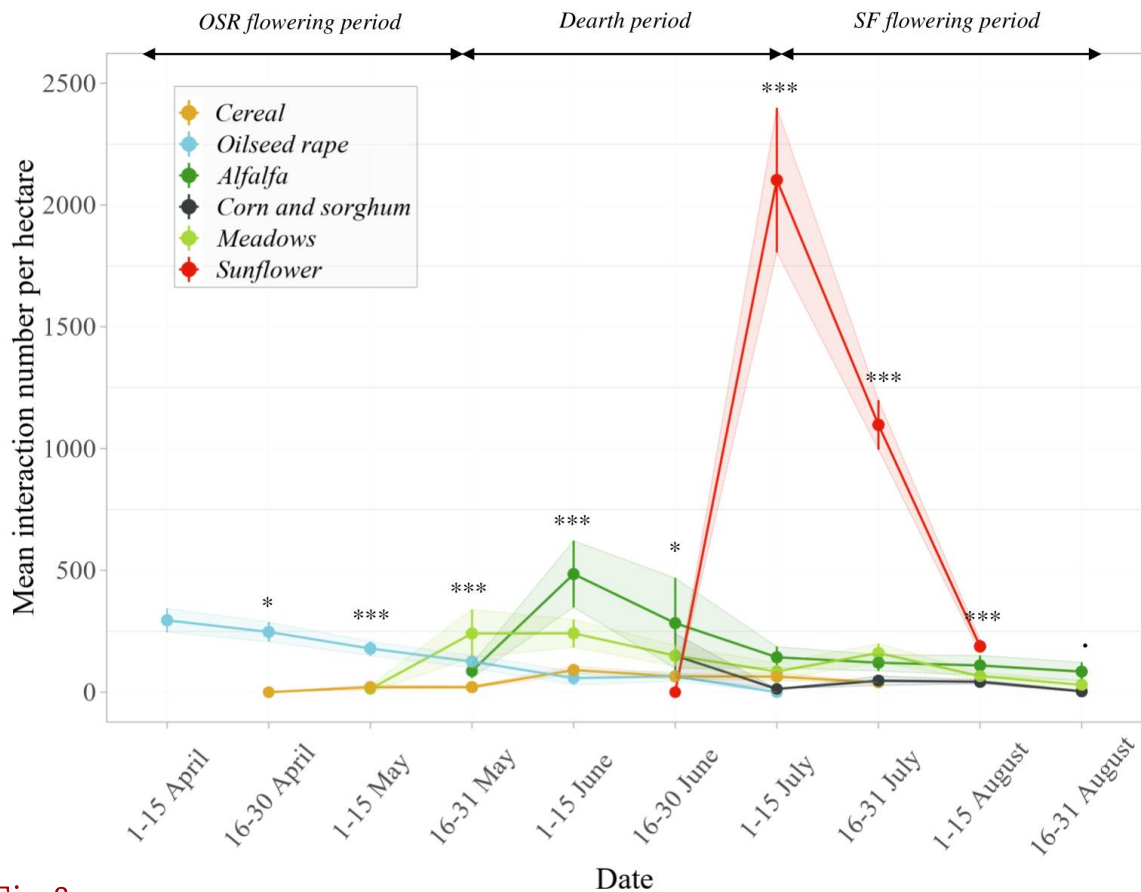
### Number of nodes and number of interactions: crop and temporal effects

The total number of nodes varied highly among crops (165, 114, 186, 178, 161 and 75 in meadows, alfalfa, cereals, SF, OSR and corn-sorghum, respectively). Accumulation curves per crop indicated that these differences among crops (Fig. 1) could be detected even from low sample sizes (c.  $n = 50$ ). Thus, independently of the number of sampled fields, meadows showed the highest values of node numbers, followed by alfalfa, cereals, OSR and SF (Fig. 1). Year did not affect the pattern of the accumulation curves (see Appx 3.5.), although 2017 was a species-rich year regardless of the sampling effort.



**Fig. 1.** Mean values of number of nodes ( $\pm 95\%$  confidence intervals) for each crop, according to the number of sampled fields (x-axis). Brown points and line: cereal; Light blue points and line: oilseed rape; Dark green points and line: alfalfa; Dark blue points and line: corn and sorghum; Light green points and line: meadow; Red points and line: sunflower.

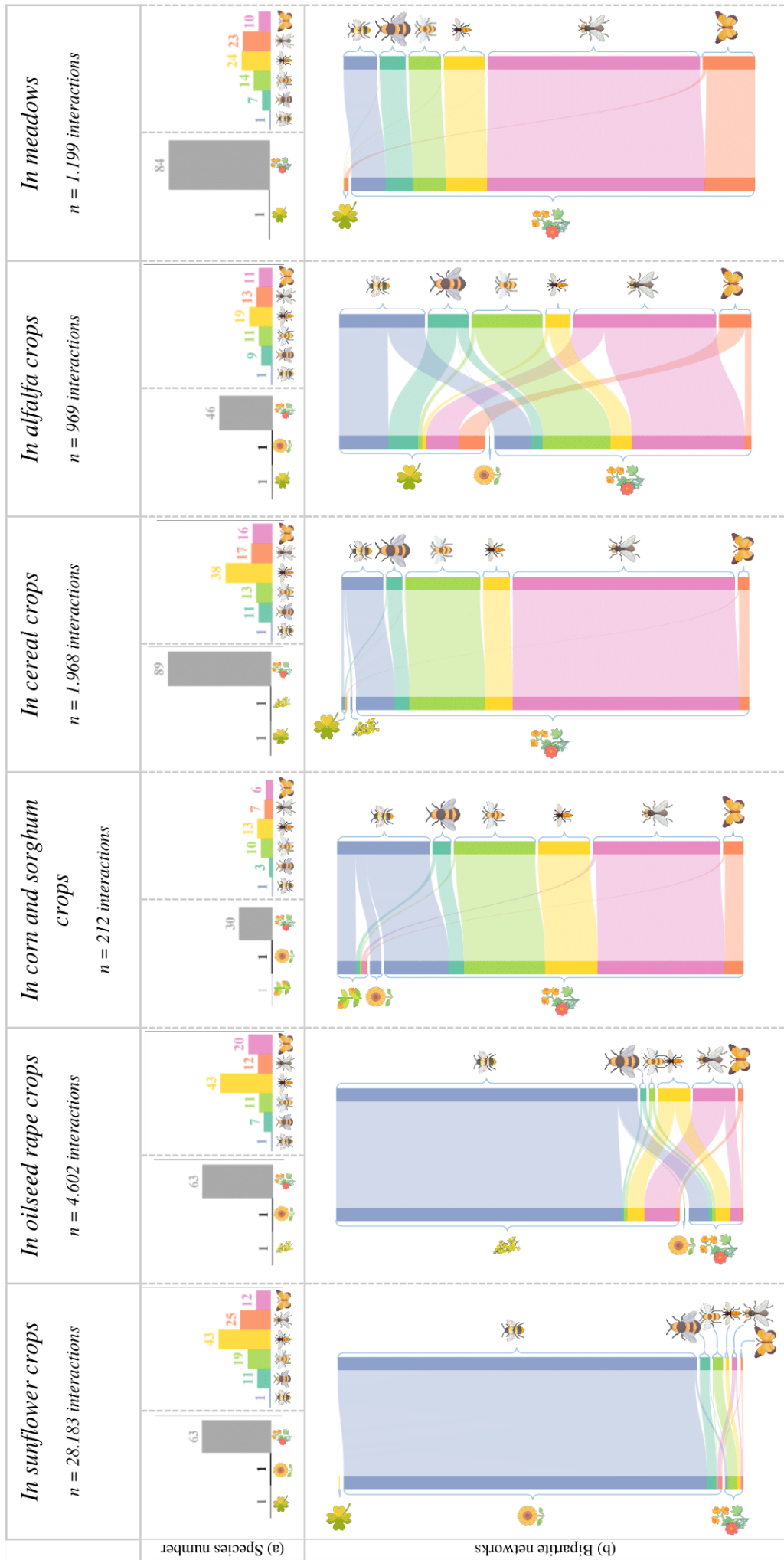
The number of plant–pollinator interactions, here standardised per hectare of sampling effort (which can be considered as an instantaneous visitation rate per hectare), was on average  $338.43 \pm 23.19$  interactions/ha (mean  $\pm$  se). This value, however, showed strong seasonal variations, with most interactions occurring in early July when considering all crops, or mid-June when excluding SF (Fig. 2). There were also strong variations among crops, with interactions in SF being overwhelmingly dominant and



**Fig. 2.** Interaction number (frequency of insects interacting with flower) per hectare and per crop throughout the season. Data are presented as mean  $\pm$  se (standard error). Analyses of variances were run on each fortnight (two weeks aggregated) to compare crops (log+1-transformed). If p-value < 0.001 then \*\*\*; If  $0.001 \leq$  p-value < 0.01 then \*\*; If  $0.01 \leq$  p-value < 0.05 then \*; If  $0.05 \leq$  p-value < 0.1 then ‘.’ Brown points and line: cereal; Light blue points and line: oilseed rape; Dark green points and line: alfalfa; Dark blue points and line: corn and sorghum; Light green points and line: meadow; Red points and line: sunflower.


driving seasonal variation. In early July, we found significant differences in the average number of interactions among crops ( $F_{5,62} = 20.16$ , p-value < 0.0001), with significantly higher values for SF than in alfalfa ( $T_{HSD}$  p-adj < 0.001), meadows ( $T_{HSD}$  p-adj < 0.001), cereals ( $T_{HSD}$  p-adj < 0.001) and OSR ( $T_{HSD}$  p-adj = 0.0015) (see Appx 3.6.).


Network structure differed strongly among crops in relation to variation of the total number of nodes, either in the repartition of interactions between the main groups of plants or between the main groups of pollinators (Fig. 3).





**Fig. 3.a. and 3.b.**


(a) Histograms of species number per crop for pollinator and insect groups. Grey bars: species number of the different plant groups. Blue bar: honeybee species number; Turquoise bar: bumblebee species number; Green bar: other social bee species number; Yellow bar: solitary bee species number; Orange bar: butterfly species number; Pink bar: hoverfly species number.  
 (b) Bipartite representations of crop networks involving the main pollinator taxonomic groups and the main plant groups. Blue path: honeybee interaction; Turquoise path: bumblebee interaction; Green path: other social bee interaction; Yellow path: solitary bee interaction; Orange path: butterfly interaction; Pink path: hoverfly interaction.


  
**Honeybees**


  
**Bumblebees**


  
**Other social bees**


  
**Solitary bees**


  
**Hoverflies**


  
**Butterflies**

  
**Alfalfa**

  
**Maize**

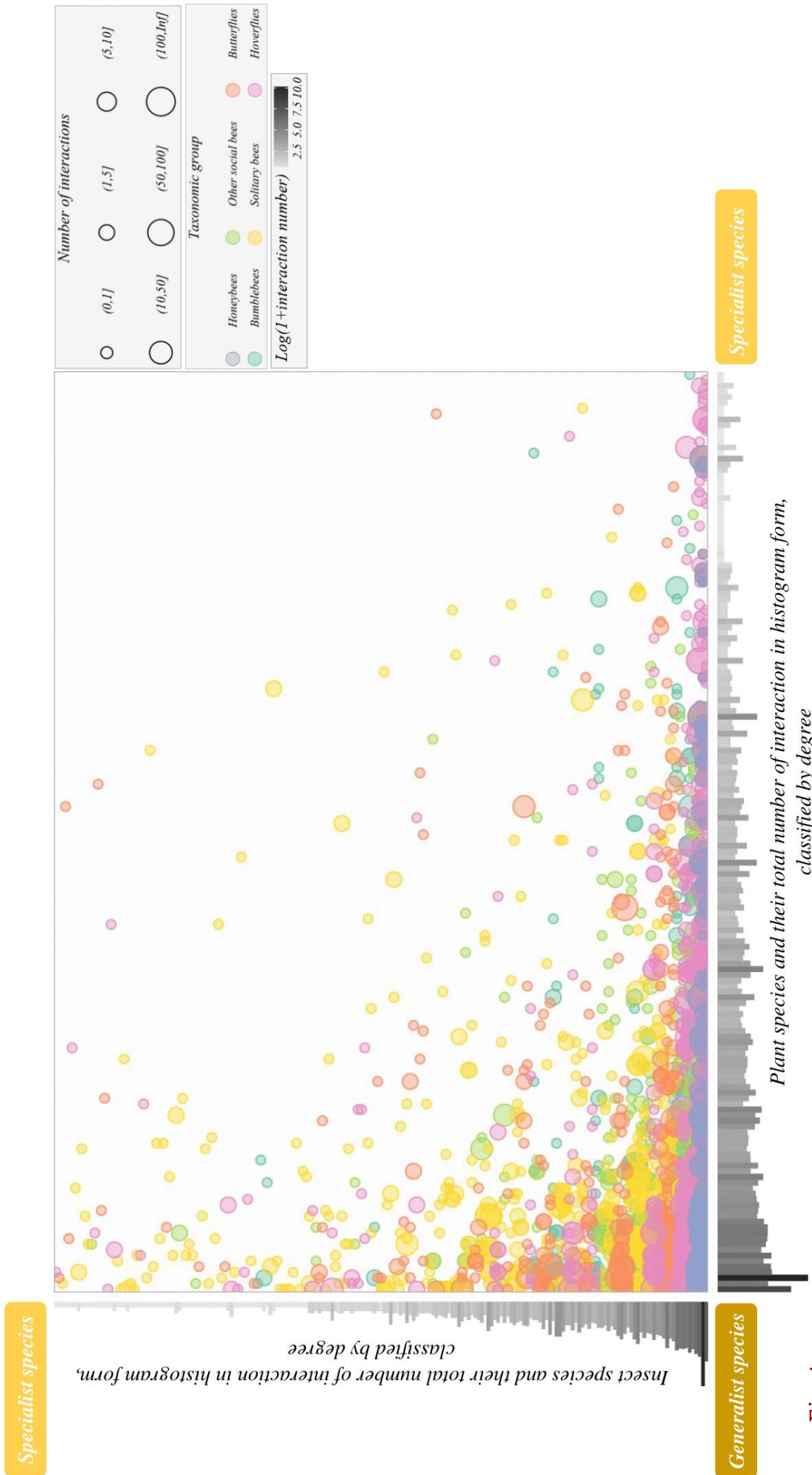
  
**Oilseed rape**

  
**Sunflower**

  
**Wild flowers**

In flowering crops, the crop flower was generally the most visited flower in the crop considered. For instance, 95.27% of pollinators visited SF plant in SF fields, and 86.07% OSR plants in OSR fields. However, this was true only for mass-flowering crops: alfalfa represented approximately a third of all visited flowers in alfalfa fields (36.12%) and corn was poorly visited in corn-sorghum fields (7.55%). In those crops, pollinators preferentially foraged on wild flowers (89.62%). Moreover, honeybees' dominance was not of the same magnitude in all crops: they were overrepresented in SF (91.95%) and OSR (76.60%), while hoverflies rather than honeybees were the most-interacting group in other crops (32.55% in corn and sorghum crops, 56.42% in cereal crops, 36.02% in alfalfa crops and 53.38% in meadows). Interestingly, when found in other crops, OSR and SF flowers showed the same interaction pattern, i.e. interacting mainly with honeybees. Moreover, hoverflies foraged more on wild flowers than did any other insect group, potentially explaining their high presence in weed-rich crops such as meadows or alfalfa. For instance, whereas the total percentage of weed visits by all pollinator groups was 63.78% in alfalfa crops, it reached 77.94% when considering only hoverfly visits.

The overall pattern of the network is depicted on Fig. 4, which represents standardised interactions between pollinators and plants according to their degree (i.e. number of interaction partners). Species with the highest degrees were not necessarily the most frequent, although species' frequency of occurrence and degree were strongly related (i.e. decreasing pattern of species degrees were concomitant with decreasing species frequencies) (Fig. 4). In terms of the number of interactions, honeybees and bumblebees were most prevalent (83.72% of the total interactions number,  $n = 31,089$ ), followed by hoverflies (8.21%,  $n = 3,050$ ), solitary bees (2.69%,  $n = 998$ ) and butterflies (1.36%,  $n = 506$ ). Honeybees were by far the dominant insect species (80.80% of all interactions,  $n = 30,007$ ), the next two being *Sphaerophoria scripta* (3.80%,  $n = 1,412$ ) and *Episyrrhus balteatus* (2.19%,  $n = 812$ ), two hoverflies. However, although *S. scripta* was found 20 fewer times than honeybees in total, its number of plant partners (92) was higher than that of honeybees (75). Butterflies were far less often observed, with only 81 interactions for the most common butterfly, *Pieris rapae*. Concerning plants, SF represented 72.36% ( $n = 26,871$ ) of the whole sample, seven times more than OSR (10.69%,  $n = 3,971$ ), and 60 times more than the most-interacting weed, *Torilis arvensis* (1.20%,  $n = 446$ ). Therefore, the complete network was dominated by honeybees and mass-flowering crops: honeybees interacting with OSR or SF represented 77.44% of all interactions.



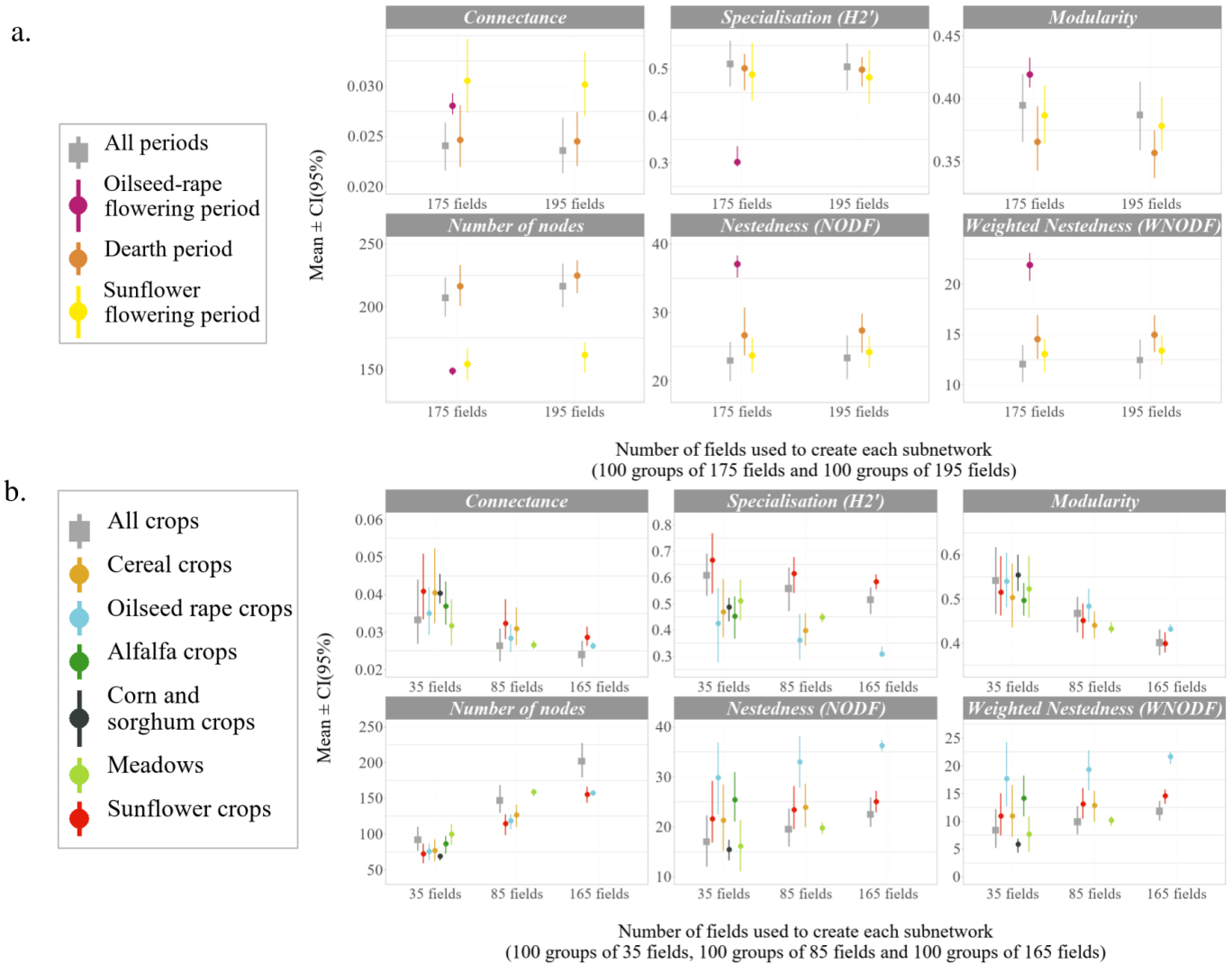
**Fig. 4.** Interaction number (i.e. each time insect in foraging behaviour was observed on a flower) between main types of pollinator groups (y-axis) and plant species (x-axis). Histograms of the number of interactions per species (log+1 transformed data) ranging from highest species degrees to lowest species degrees (light grey to dark grey). Point size: number of interactions category, from zero to infinity. Blue points: honeybees; Turquoise points: bumblebees; Green points: other social bees; Yellow points: solitary bees; Orange points: butterflies; Pink points: hoverflies.



## Network structure

### Seasonal effect on network structure

The average number of nodes during the dearth period (mid-May to early July) was similar to the average number of nodes for all periods, regardless of the sampling effort (Fig. 5.a.), reaching 214 (CI<sub>95%</sub>: 195–230) species when considering a sampling effort of 175 fields. The average number of species was nearly equal during SF and OSR flowering blooms (154 (142–165) and 148 (146–151), respectively, in 175 fields); that is to



**Fig. 5.a. and 5.b.**

Mean network metric values ( $\pm 95\%$  confidence intervals) for **a.** periods and **b.** crops, based on the number of sampled fields (x-axis) and with a y-axis scale indicating the value of the metric.

Period metrics; Grey squares: all periods; Purple points: oilseed rape flowering period; Orange points: dearth period; Yellow points: sunflower flowering period.

Crop metrics; Grey squares: all crops; Brown points: cereal crop; Light blue points: oilseed rape crop; Dark green points: alfalfa crop; Dark blue points: corn and sorghum crop; Light green points: meadow. Red points: sunflower crop.

say, 1.4-times lower than during the dearth period, but with a weaker variability among fields during OSR flowering. Mean connectance did not vary a lot with period, being 3% (2.6–3.4) during bloom periods and 2.5% (2.2–2.8) during the dearth period in 175 fields. Mean modularity was slightly higher for the OSR blooming network (0.42 (0.41–0.43)) than for other periods (0.39 (0.36–0.41) in SF blooming and 0.37 (0.35–0.38) in dearth period). Specialisation of the network remained constant during dearth and SF periods when considering network sizes above 100 fields (see Appx 3.2.), but decreased much more quickly in the OSR blooming period, with no overlapping 95% in CIs. This highlights that OSR blooming period was represented by more generalist species than the other periods. Specialisation was higher during the SF bloom and dearth periods, with average values between 0.49 (0.43–0.55) and 0.50 (0.46–0.52), respectively, compared to the OSR flowering bloom (0.30 (0.29–0.33)). The OSR blooming period was characterised by a higher nestedness (37.2 (35.6–38.6) in 175 fields) than the SF blooming period (24.0 (21.3–26.9)) and dearth period (27.0 (24.4–29.9)). Similar patterns were observed when using weighted NODF: 14.8 (12.7–16.8) during the dearth period, 13.3 (11.8–15.0) during the SF blooming period, and 21.9 (20.6–23.1) during the OSR blooming period. Thus, it seems that the flowering period of the OSR was the most prone to host specialist species that had partners similar to generalist species.

### ○ Crop effect on network structure

All crops' subnetworks were similarly poorly connected (c. 3% at a threshold of 85 fields) (Fig. 5.b.). Although OSR blooming period was the most modular period (see above), mean modularity was almost identical whatever the crop considered, at about 0.5. At an equal sampling survey effort of 85 fields, modularity was 0.43 (CI<sub>95%</sub>: 0.39–0.47) for meadows, 0.45 (0.40–0.49) for SF and 0.48 (0.45–0.52) for OSR. With a higher sampling rate (n = 165 fields), but at the cost of losing crop types in the comparisons, OSR showed significant higher modularity values than SF. The two mass-flowering crops' networks also had very different specialisation (H<sup>2</sup>'), showing the two most extreme values among our six crops. OSR was far less specialised (0.31 (0.29–0.33) at 165 fields) than all other crops, while SF (0.58 (0.55–0.61)) showed the most specialised network; the other crops showed intermediate values, e.g. 0.45 (0.43–0.47) for meadows and 0.40 (0.34–0.46) for cereals at a survey effort of 85 fields. Low specialisation in OSR could be partially explained by the low specialisation of the most abundant insect, the honeybee (d' = 0.27) and the low specialisation of the crop flower, OSR (d' = 0.21). Indeed, in OSR, the average d' of all species was 0.26 for insects (n = 97, median = 0.20) and 0.23 for plants (n = 68, median = 0.44), meaning that the network was lowly specialised at both trophic levels and

highly driven by the honeybee and OSR flower dominance. In SF, specialisation was 0.67 for SF (more than three times higher than in OSR) and 0.42 for the honeybee (1.5-times higher than in OSR). SF was thus highly connected to honeybees despite honeybees being slightly less specialised than SF, indicating a larger partners' spectrum. The average  $d'$  of all insect species in SF was 0.41 ( $n = 109$ , median = 0.50) and 0.67 for plants ( $n = 65$ , median = 0.51), again reflecting the preponderant roles of honeybees and SF. Nestedness (NODF) increased with sampling effort, being higher in OSR than in any other crops (mean value of 29.8 (22.5–36.8) when sampling effort was low, i.e. 35 fields), especially in meadows (16.1 (11.0–21.3)), cereals (21.3 (15.1–28.4)) and SF (21.6 (16.8–29.2)), rather than in alfalfa (25.5 (21.0–30.8)). When increasing sampling effort (85-field threshold), nestedness reached 33.0 (27.7–38.2) in OSR networks, c. 25% more than in cereals (23.9 (19.9–28.5)) and in SF (23.4 (19.5–28.1)). Weighted NODF average values showed similar patterns: SF reached a WNODF mean value of 14.5 (13.1–15.7) when considering a threshold of 165 fields, whereas OSR networks peaked on average at 21.6 (20.3–22.5).

## Discussion

The detection of several hundreds of species in the plant–pollinator network indicates that the LTSER ZAPVS is characterised by a high diversity of species despite its intensive farming system. While the honeybee, SF and OSR are by far the species that establish most interactions, they are not necessarily those with the greatest number of interacting partners. Although OSR flower is the species with the highest degree (number of interaction partners), confirming its structuring role in the network (Diekötter et al., 2010; Stanley & Stout, 2014), it is closely followed by wild plant species, generally hosted in less-intensively managed but more diverse crops such as alfalfa or meadows. Moreover, the hoverfly *Sphaerophoria scripta* showed far more partners than honeybee, including OSR and SF flowers, suggesting that its role in the network has to be explored in more detail. *Bombus* species are also frequent visitors of SF, as Syrphidae of OSR (Jauker & Wolters, 2008). Although these are rarely studied as key species in networks, they might be strongly involved in OSR and SF pollination (Breeze et al., 2011), and could act as pollination insurance if honeybees were to decline dramatically (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019).

Completeness of survey effort was, however, moderate: 65% for insects but 80% for plants according to the Chao 2 estimator, despite our dataset covering six months (from April to September) and six years. The phenology of some plants and insects being very short may explain why not all species were detected, in addition to the classic and

inherently imperfect detection method. In addition, the low connectance within crops (around 2–3%) suggests that few interactions are carried out among all possible ones. These forbidden links (Jordano, 2016) could result from spatial or temporal constraints (Valdovinos, 2019). Indeed, one of our possible explanations is that each crop network corresponds to a set of different fields that belongs to different landscape entities and different sampling weeks, which generates a high community variability in terms of phenology and location. But a low connectance, i.e. high proportion of forbidden links, is in certain cases one of the indicators of destabilised networks (Landi et al., 2018).

The hypothesis of the dominance of honeybee interactions with crop flowers during OSR flowering and SF flowering, and not in other periods, was largely verified. Overdominance of managed species may destabilise networks (Valido et al., 2019). The stability of a network can be evaluated through the values of some network metrics (Thébault & Fontaine, 2010). A stable bipartite mutualistic network is often a network with a high connectance and many species, as well as a nested – but not very modular – network (Thébault & Fontaine, 2010). In our case, connectance was always very low (<5%), whether we considered the total network or the subnetworks per season or per crop. When the connectance is so low, modularity and nestedness are usually positively correlated (Fortuna et al., 2010), hence a situation with a nested but not modular network is unlikely, therefore possibly suggesting instability in our networks. In particular, the corn–sorghum network, which is highly modular and comprises few species, may show particularly low stability, though we had relatively small sample sizes. Meadows were a special case, endowed with a large number of species but not very nested and not very connected compared to other crops. Thus, although meadow networks appear to be resilient networks thanks to the number of species they host (Okuyama & Holland, 2008), they display a certain vulnerability because the sharing of partners is weak, like in the studied SF crops, but contrary to the OSR crops.

Indeed, the most striking differences in networks were found between OSR and SF, both being mass-flowering crops. As expected, these two crops drove the overall behaviour of networks during their blooming season (approximately the same metrics of behaviour between the OSR crop and OSR period, and between the SF crop and SF period), although the meadows, weeds in cereals, and alfalfa were flowering at the same time. However, the OSR and SF crops' networks were somewhat opposed in some of the key metrics, hence possibly showing different network stability (Duchenne et al., 2022). The OSR network did not harbour many species, but was highly nested compared to the other crop networks, which therefore suggests it was a resilient network. Its nestedness may result from the fact that the OSR network was mostly composed of species with a high degree of generalisation (i.e. the average species specialisation was quite low in OSR

crops), leading to a relatively nested structure (Fontaine et al., 2009). Thus, as the OSR network was the most nested network in our study, it was expected that the general core of species it included were generalists rather than specialists, which was indeed the case. The interaction between OSR and honeybees has a structuring effect for the network, corroborating studies that highlight OSR flower and its partners as a hub that positively influences the visitation and pollination of neighbouring wild plants, especially those with similar morphology (Thompson et al., 2021b). OSR is also known to host diverse insect communities (Stanley et al., 2013), while honeybees remain one of the most efficient pollinators and, as demonstrated here, the most important partner of OSR. Conversely, SF appears less stable than OSR because it is much less nested for an equivalent diversity of species, and is composed of more specialised species, including the honeybee–SF duo, which both qualify as specialist species, interacting strongly and almost entirely with each other – a pattern that was not necessarily found in other studies (e.g. Valido et al., 2019). Such a quasi-exclusive relationship between honeybees and SF as we found here may reflect either competition within pollinators or plant communities in SF crops, or a strong niche differentiation between wild and managed species. Conversely, OSR may host more generalist species that interact with specialist species and therefore enhance the persistence of the network (Liao et al., 2022).

## *Conclusion*

Our results suggest that the honeybee and crop flower pair may differ between OSR and SF, being an almost exclusive relationship in SF that prevents other partners by competition, while allowing other modules in OSR hence increasing nestedness and consequently improving network stability. This divergence may possibly result from phenological difference, or as a consequence of flower shape – a divergence that can be further explored with species trait approaches.

## **Author Contributions**

Conceptualisation, V.B. and S.G.; Methodology, C.G., V.B. and S.G.; Formal Analysis, C.G.; Writing-Original Draft Preparation, C.G., S.G. and V.B.; Writing-Review and Editing, C.G., S.G. and V.B. All authors have read and agreed to the current version of the manuscript.

### **Declaration of Competing Interest**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

### **Acknowledgements**

We thank in particular Jean-Luc Gautier, Alexis Saintilan and Marilyn Roncoroni for the monitoring, sampling and identification of the pollinator' data. We also thank the farmers of the LTSER 'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre' involved in the research program. CG received funding for her PhD grant from the project SHOWCASE (SHOWCASing synergies between agriculture, biodiversity and ecosystem services to help farmers capitalising on native biodiversity) within the European Union's Horizon 2020 Research and Innovation Programme under grant agreement N° 862480. This study was supported by the 'Programme Pollinisateurs' (2015–2020) funded by the Ministère de l'Ecologie et de l'Environnement.

### **Appendix 3. Supporting information**

Supplementary data associated with this article can be found at the end of this manuscript.

Discussion  
&  
Perspectives

# Discussion & Perspectives

## I. La synthèse des résultats

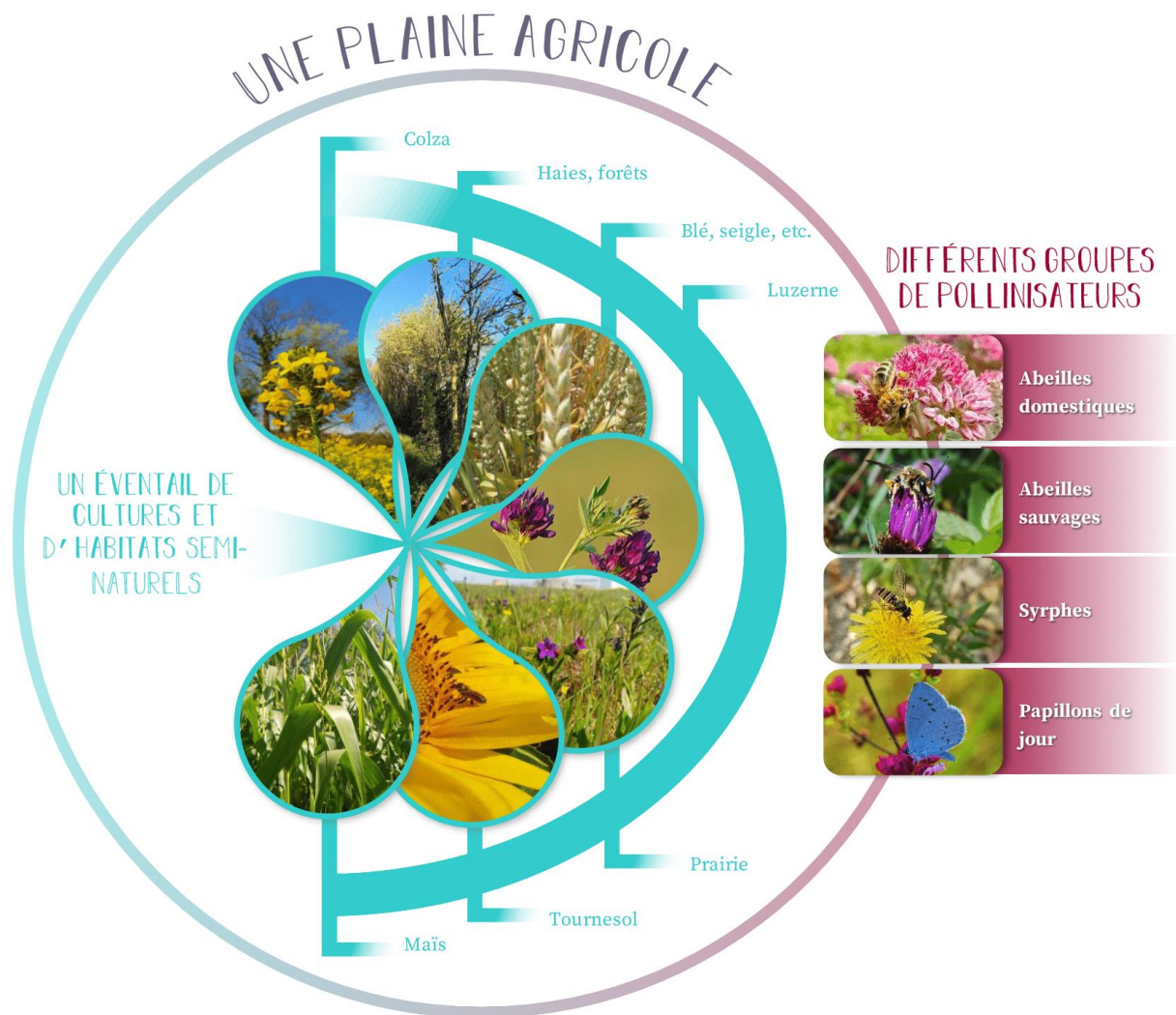
### *Les objectifs et les méthodes*

Cette thèse avait pour objectif principal de définir les communautés de pollinisateurs dans une plaine céréalière intensive (**Chapitre 1**) ainsi que de comprendre leurs interactions avec la ressource florale (**Chapitres 2 et 3**) et inférer leurs interactions entre pollinisateurs (**Chapitre 2**) (**Fig. D1**). Deux types d'espèce ont donc été étudiées : les pollinisateurs *via* un échantillonnage direct, et les plantes *via* leurs interactions avec les pollinisateurs. Plusieurs méthodologies ont permis de récolter ces données : des bols colorés qui permettaient d'échantillonner les insectes, et des transects qui permettaient d'échantillonner à la fois les insectes et les fleurs qu'ils visitaient. Ces protocoles ont été appliqués à la fois dans des cultures (colza, tournesol, maïs, autres céréales) et des habitats dits semi-naturels (prairies, champs de luzerne, haies, forêts), et les données utilisées dépendaient de la problématique propre à chaque chapitre.

### *Les principaux résultats de recherche*

Grâce à ces trois années d'analyse de données long-terme, nous avons pu comptabiliser les espèces d'abeilles que peut accueillir une zone agricole intensive de près de 500 km<sup>2</sup>, soit 1% du territoire métropolitain. Un tiers des espèces d'abeilles recensées en France sont présentes dans cette plaine céréalière intensive (288 espèces), et ce malgré un échantillonnage montré comme non exhaustif (**Chapitre 1**). Ces abeilles co-occurrent dans des habitats semi-naturels ou des cultures, et nombreuses sont celles à se retrouver dans les deux types d'environnements. Ainsi, le partage d'un même milieu entraîne inévitablement le partage des ressources, notamment alimentaires. Nos recherches montrent que le recouvrement des niches alimentaires peut être quasiment total entre les bourdons et les abeilles domestiques pendant la floraison du tournesol, et plus de trois-





- Combien y a-t-il de pollinisateurs dans ce milieu et où vivent-ils ?
- Quelles fleurs visitent-ils et comment les partagent-ils entre eux ?
- Comment se structure le réseau qui résulte de ces interactions entre plantes et pollinisateurs ?

**Fig. D1.**

Le milieu étudié, les habitats étudiés, les espèces étudiées et leurs interactions, soit l'écosystème étudié au cours de cette thèse et de ses différents chapitres.

**Crédits images : A. Berquer, E. Toutain, C. Gay, ZAPVS, Wikimedia Commons par I. Leidus (Licence Creative Commons)**

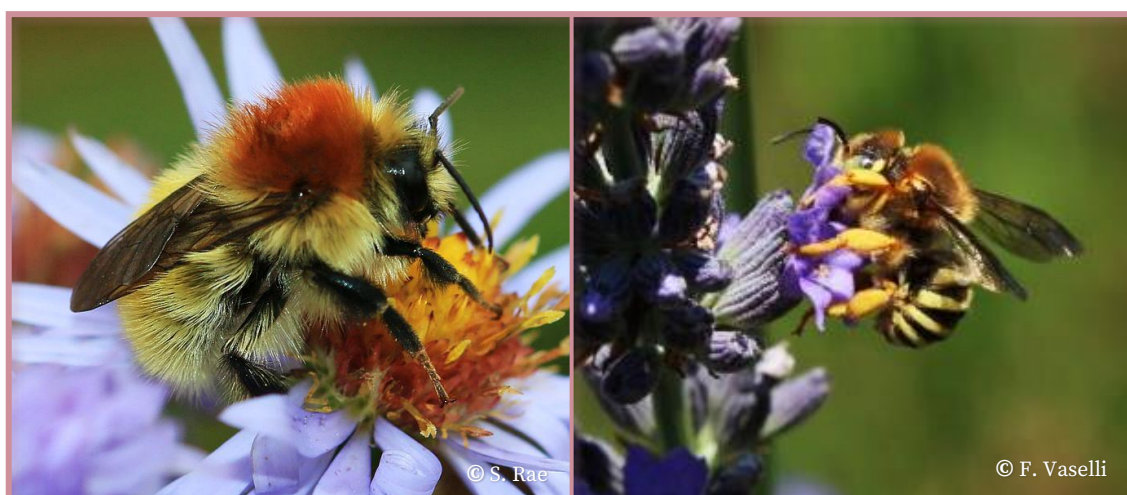
quarts du régime alimentaire est similaire entre les syrphes et les papillons ainsi qu'entre les syrphes et les abeilles domestiques pendant la floraison du colza (**Chapitre 2**). Cependant, ce taux de recouvrement chute drastiquement quand on exclut les fleurs cultivées du calcul, indiquant un partage de la ressource florale sauvage plus équilibré. Cette fluctuation du recouvrement entre la floraison massive des cultures et le reste de la saison est ainsi à l'origine d'une distorsion des réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs. En effet, nos résultats montrent des variations structurelles fortes des réseaux selon la période ou selon la culture que l'on considère (**Chapitre 3**). Plus l'habitat offre une flore diversifiée à floraison constante (par ex. prairies, champs de luzerne), plus il accueille d'espèces d'insectes, et inversement. Les champs de colza et de tournesol sont

ainsi tous deux pauvres en espèces par rapport aux autres types d'habitats, et pourtant la structure du réseau y est complètement différente. Quand le réseau en colza est très emboîté, celui du tournesol l'est très peu. De même, quand le réseau en colza est très peu spécialisé, celui du tournesol l'est énormément. Nous avons montré que cette différence notable provient du rôle de l'abeille domestique au sein de ces réseaux : elle interagit quasi-exclusivement avec le tournesol lors de sa floraison – créant une relation mutualiste spécialisée entre les deux parties – alors qu'elle agit comme une espèce clé et stabilisatrice du réseau dans les cultures de colza.

## II. De l'importance d'une meilleure connaissance des espèces pollinisatrices des agroécosystèmes et des interactions plantes-pollinisateurs

### *Pour combler des lacunes aux échelles nationale et européenne*

Connaître les espèces d'une zone d'étude, leurs principaux traits écologiques, leur statut de conservation au niveau européen ainsi que le protocole ayant permis de les échantillonner est d'une aide précieuse pour interpréter les résultats d'autres études écologiques, passées ou futures (**Chapitre 1**). En effet, la présence et l'abondance de certaines espèces donnent des clés pour comprendre les processus écologiques en place ou la topologie des réseaux d'interaction formés (Olesen et al., 2007) (**Chapitre 3**).



**Fig. D2.**

*Bombus muscorum* (à gauche) et *Trachusa interrupta* (à droite).

Espèces trouvées sur la ZAPVS, classées comme menacées par la Liste Rouge européenne des abeilles (respectivement *Vulnérable* et *En danger*).

**Crédits images : Wikimedia Commons par S. Rae (Licence Creative Commons), [www.naturedugard.org](http://www.naturedugard.org) par F. Vaselli.**

Ce recensement participe à combler des lacunes sur les espèces pollinisatrices non seulement des agroécosystèmes à gestion majoritairement intensive (Rollin et al., 2015), mais aussi du territoire national (Meunier et al., 2023 ; Rasmont et al., 1995, 2017). Aucune Liste Rouge des espèces d'abeilles n'ayant pour le moment été dressée en France (Schatz et al., 2021), nos données d'occurrence et d'abondance sont exploitables pour connaître l'état des populations en milieu agricole. Le simple fait de donner la liste des espèces en présence peut être utile pour une étude approfondie de la distribution des abeilles en

métropole, à but conservatoire (Fig. D2) (FRB, 2016 ; IEEP, 2019). De nombreuses lacunes dans la Liste Rouge des espèces d'abeilles à l'échelle européenne ayant été remarquées (56,7% d'espèces à données manquantes), nous espérons que cette étude puisse aider ou *a minima* motiver les projets européens dans leur démarche de recensement des espèces et dans le choix de leur statut de protection (Nieto et al., 2014).

Bien que ces données aient été récoltées sur le long terme, les 11 ans de suivi ne permettent pas d'établir de tendances des populations au vu de grandes différences entre et au sein des protocoles utilisés (Bretagnolle et al., 2018 ; Westphal et al., 2008). Cependant, cet échantillonnage sur plus d'une décennie a permis de recenser une forte diversité d'espèces, et sa non-exhaustivité est ici analysée comme le signe d'une grande diversité d'abeilles dans les milieux agricoles (Le Féon et al., 2013 ; Marcacci et al., 2022 ; Rollin et al., 2019), contrairement à nos intuitions. Sans courir après l'exhaustivité de ces données sur la ZAPVS (Tepedino & Portman, 2021), parfaire l'étude de l'écologie des espèces déjà observées et présentées dans le **Chapitre 1**, pourrait être d'un grand intérêt pour décider de mesures de conservation adéquates sur cette plaine céréalière intensive (Rollin et al., 2015). Ceci est développé dans le paragraphe suivant.

### *Pour préserver les espèces*

Nos résultats montrent qu'une plaine céréalière intensive peut accueillir plusieurs centaines d'espèces d'abeilles différentes, dont des espèces rares (**Chapitre 1**). Nous avons étudié la répartition de ces espèces entre les différents types d'habitats, mais notre analyse ne comporte pas d'indication sur la répartition des espèces au sein même de ces types d'habitats, et nous n'avons pas d'idée de l'influence exacte des pratiques de gestion sur cette répartition (Rollin et al., 2015 ; Wintermantel et al., 2019). L'étude de la diversité d'espèces au sein des cultures pourrait être poursuivie par une analyse des différences de communautés entre parcelles en agriculture biologique et parcelles en agriculture conventionnelle. En effet, une plus grande diversité d'abeilles est généralement retrouvée dans les parcelles biologiques que dans les parcelles conventionnelles (Holzschuh et al., 2007, 2008). De futures études sur cette différence pourraient ainsi mettre en évidence l'effet des produits phytosanitaires sur les espèces d'abeilles que nous avons listées, dont certaines sont considérées comme menacées (Drossart et al., 2019 ; Nieto et al., 2014). En effet, l'utilisation de pesticides est l'une des premières causes du déclin des abeilles en milieu agricole, qu'elles soient domestiques ou sauvages (Desneux et al., 2007 ; Potts et al., 2010 ; vanEngelsdorp et al., 2010).

Par ailleurs, bien que les initiatives telles que les MAEC<sup>22</sup> (*Mesures Agro-Environnementales et Climatiques*) soient louables, les pratiques en faveur des pollinisateurs sont parfois inefficaces, ou favorisent certaines espèces (notamment généralistes) par rapport à d'autres (Wood et al., 2015). Mieux connaître les espèces en

---

<sup>22</sup> <https://agriculture.gouv.fr/maec-les-nouvelles-mesures-agro-environnementales-et-climatiques-de-la-pac>

présence ainsi que leur écologie devrait constituer un travail préliminaire à la mise en place d'actions en faveur des pollinisateurs, dans le but de cibler les actions de conservation possiblement efficaces sur la plus grande diversité d'espèces possible.

### *Pour améliorer le service de pollinisation*

Le service de pollinisation (par entomogamie) est un service écosystémique qui repose sur l'interaction mutualiste entre plantes et pollinisateurs (Ollerton et al., 2011). Même si nos études n'analysent pas le processus de pollinisation en lui-même, les visites de plantes par les insectes – étudiées dans les **Chapitres 2 et 3** – peuvent être vues comme un succédané des capacités de pollinisation des espèces pollinisatrices de telle ou telle fleur (Rader et al., 2016). Ainsi, connaître le spectre de ressources alimentaires des espèces et leur nombre de visites (interactions) sur les fleurs disponibles est primordial (Nichols et al., 2019 ; Sutter et al., 2017). La présence de pollinisateurs, attirés par leurs ressources préférentielles, est bénéfique à la fois au maintien des plantes sauvages en déclin (Fried et al., 2009 ; Meyer et al., 2013) et aux plantes de cultures alentour, par un processus d'attraction (Ragué et al., 2022). Indirectement, l'efficacité globale de pollinisation peut donc être favorisée lorsque la niche écologique de l'espèce est vaste : les pollinisateurs généralistes sont très utiles à la pollinisation des cultures, bien que cet avantage doive être couplé à une grande diversité d'espèces pollinisatrices dans les agroécosystèmes (Steffan-Dewenter et al., 2005). La diversité spécifique et la diversité fonctionnelle en pollinisateurs sont en effet la meilleure garantie d'une bonne pollinisation des plantes (Loy & Brosi, 2022). Connaître la liste des abeilles sauvages de notre zone d'étude et leurs traits est un grand pas (**Chapitre 1**), mais appliquer ces analyses aux autres pollinisateurs sauvages permettrait d'adopter une vision d'ensemble des espèces pollinisatrices d'une plaine céréalière intensive et de leur potentiel de pollinisation (Garibaldi et al., 2013 ; Rader et al., 2016).

### III. De l'importance de la dynamique spatio-temporelle des milieux agricoles et de la complémentarité des habitats

#### *Pour la diversité des pollinisateurs*

Même si nos résultats tendent à montrer que la plupart des abeilles retrouvées sur notre zone d'étude présentent le même profil écologique (solitaires et fouisseuses ; [Forrest et al., 2015](#) ; [Pisanty & Mandelik, 2015](#)) (**Chapitre 1**), nous avons constaté que la variabilité de leurs sites de nidification est grande (sable, terre, bois mort, coquilles de mollusques, etc. ; [Falk & Lewington, 2015](#)) bien que non présentée dans cette étude. De la même manière, les abeilles que nous avons retrouvées peuvent faire de quelques millimètres à plusieurs centimètres. Nos résultats montrent aussi que bien que certaines espèces d'abeilles ne soient retrouvées que dans un seul type d'habitat au sein des agroécosystèmes (cultures ou habitats semi-naturels), la majorité voit leurs individus se répartir entre plusieurs types d'habitats (**Chapitre 1**).

Chaque habitat offre différentes ressources florales – allant de la strate herbacée à arborée ([Cole et al., 2017](#)) – caractérisées par différentes phénologies et différentes morphologies – allant de fleurs grandes et symétriques à des fleurs profondes et zygomorphes. Les préférences des pollinisateurs de notre zone d'étude en termes de fleurs sont variées (**Chapitre 2**), et dépendent pour beaucoup de la morphologie et de la phénologie de chacun des acteurs de l'interaction. Maintenir la diversité des ressources florales au sein de l'agroécosystème dépend alors de la diversité des pollinisateurs, et inversement ([A. B. Bennett & Isaacs, 2014](#) ; [Rivers-Moore et al., 2020](#)).

Les habitats semi-naturels abritant une grande diversité de fleurs sont primordiaux pour conserver les pollinisateurs sauvages ([Rollin et al., 2013](#)), mais la floraison des grandes cultures permet de supporter une forte abondance de pollinisateurs au sein des paysages en fournissant beaucoup de ressources ([Ragué, 2021](#)). A l'inverse, entre les pics de floraison des cultures, la présence d'habitats semi-naturels assure la pérennité de l'ensemble des pollinisateurs, qu'ils soient très généralistes ou très spécialistes. Ainsi, moyennant des quantités et qualités de pollen et nectar suffisantes ([Müller et al., 2006](#)), certains insectes pourraient se contenter de fleurs de culture si elles étaient présentes continuellement ([Requier et al., 2015](#)) tandis que d'autres pourraient se cantonner aux fleurs sauvages si elles étaient présentes abondamment ([Bretagnolle & Gaba, 2015](#)). Nos résultats montrent que la plupart du temps, c'est vers les deux types de ressources que se tournent les espèces pollinisatrices (**Chapitres 2 et 3**), et par conséquent dans les deux types d'habitats (cultures et habitats semi-naturels) qu'elles co-occurrent (**Chapitre 1**). La complémentarité spatiale et temporelle de ces habitats est alors à l'origine du maintien d'une grande diversité de pollinisateurs, elle-même à l'origine d'une assurance écologique responsable du maintien de la stabilité de l'écosystème ([Hoehn et](#)

al., 2008 ; Martins et al., 2015 ; Yachi & Loreau, 1999). Profiter de la complémentarité de ces habitats et du caractère généraliste de certaines espèces pour leur alimentation serait un moyen de conserver cette diversité de pollinisateurs. Nous suggérons alors d'étudier les apports de la diversification des cultures au sein des agroécosystèmes, dans le but d'étendre dans le temps la floraison des cultures – aujourd'hui très ponctuelle – et offrir aux espèces généralistes des ressources supplémentaires. En ce sens, l'abondance de la ressource dans les habitats semi-naturels ne serait plus un facteur limitant au maintien des pollinisateurs dans ces paysages, l'accueil de beaucoup d'espèces pollinisatrices par les cultures soulageant la pression de compétition pour la ressource dans les habitats semi-naturels.

### *Pour les ressources florales des pollinisateurs*

L'abeille domestique a tendance à s'accaparer les fleurs de culture à floraison massive, et les pollinisateurs sauvages sont retrouvés sur les fleurs sauvages (**Chapitres 2 et 3**). Mais les fleurs de culture à floraison massive ont aussi été montrées comme une ressource très appréciée des pollinisateurs sauvages (Westphal et al., 2009). Cependant, ces ressources florales cultivées ne sont disponibles que temporairement dans la saison d'activité des pollinisateurs : le colza en avril-mai et le tournesol et juillet-août. Les pollinisateurs doivent en dehors de ces périodes se tourner vers les autres cultures entomophiles (par ex. luzerne) et les fleurs sauvages, que ce soit dans les parcelles ou les habitats semi-naturels (Bretagnolle & Gaba, 2015). Nos résultats suggèrent que le recouvrement de niche entre les pollinisateurs domestiques et sauvages pendant la période de disette n'est pas très élevé au sein des parcelles agricoles, que l'on considère uniquement les fleurs adventices ou les fleurs de champs de luzerne, prairies, etc. (**Chapitre 2**). Ce recouvrement est donc beaucoup moins élevé que lors de périodes de floraison du colza et du tournesol. Pourtant, ce recouvrement en période de disette devrait selon d'autres études être particulièrement fort (Thomson, 2006). Nous en déduisons que c'est majoritairement vers les habitats semi-naturels que se tournent les pollinisateurs pendant cette période, car cet échantillonnage (mis à part les prairies) n'était pas inclus dans les **Chapitres 2 et 3**. Ainsi, dans les habitats semi-naturels, les bourdons et les abeilles solitaires utilisent près de la moitié des ressources florales aussi utilisées par l'abeille domestique (Steffan-Dewenter & Tscharrntke, 2000). Plus le recouvrement de niche que nous avons calculé est bas dans les parcelles en période de disette, plus cela suggère qu'il est fort dans les habitats semi-naturels non échantillonnés, tels que les haies ou bosquets. Tout ceci de façon provisoire, en attendant la prochaine période de floraison des cultures oléagineuses que sont colza et tournesol. La capacité des habitats semi-naturels de notre zone d'étude à supporter l'arrivée massive de pollinisateurs dès la floraison des cultures terminée est mal connue (Rollin, 2013), et dépend du type et de la quantité de fleurs qui s'y trouvent (Ragué, 2021).

Assurer la continuité de la disponibilité des ressources et maintenir des habitats semi-naturels riches en ressources est donc primordial. La proximité de ces habitats et des cultures semble déterminant, car les pollinisateurs sauvages ont un rayon de vol limité (Gathmann & Tscharntke, 2002 ; Greenleaf et al., 2007) alors que l'abeille domestique a la possibilité de se déplacer beaucoup plus loin (Beekman & Ratnieks, 2000). De plus, la dispersion des pollinisateurs se faisant à faible échelle spatiale, la proximité des deux types de milieu pourrait faciliter le passage d'un milieu à l'autre (Ragué et al., 2022 ; Zurbuchen et al., 2010). Maintenir la qualité et la quantité des ressources florales au sein des habitats semi-naturels est un enjeu qui nécessite notamment la réduction de l'intensité de leur gestion : la diminution de la fréquence de fauchage ou de pâturage est connue pour conduire à une plus grande diversité de plantes sauvages au sein des habitats prairiaux (Blüthgen et al., 2012). Le maintien de ces plantes sauvages à l'intérieur même des parcelles cultivées est beaucoup plus complexe, car ces espèces peuvent entrer en compétition avec les fleurs cultivées et ne sont donc souvent pas les bienvenues dans les parcelles agricoles. Dans ces parcelles cultivées, une gestion moins intensive des cultures et la promotion de l'agriculture biologique sont évidemment des perspectives pour réduire le recouvrement de niche entre pollinisateurs pendant la floraison des cultures, et offrir des ressources autres que celles des habitats semi-naturels hors de cette floraison des cultures (Forrest et al., 2015 ; Gabriel et al., 2013 ; Rundlöf et al., 2008).

### *Pour la compétition entre pollinisateurs*

Le recouvrement de niche alimentaire que nous avons mis en évidence (**Chapitre 2**) peut être à l'origine d'une compétition pour la ressource alimentaire entre les différents pollinisateurs. Au sein des parcelles cultivées, nous avons montré que le recouvrement est très fort lors du pic de floraison du colza – moins pendant celui du tournesol –, suggérant une possible compétition pour la ressource entre l'abeille domestique et les autres pollinisateurs. Pourtant, une utilisation différenciée des ressources est faite par les abeilles domestiques et les abeilles sauvages (Rollin et al., 2013 ; Urbanowicz et al., 2020) : dans les agroécosystèmes, les abeilles domestiques sont davantage observées et plus abondantes dans les colzas et tournesols, alors que dans le même temps les bourdons et autres abeilles sauvages sont retrouvés dans les habitats semi-naturels (Rollin et al., 2013).

Le recouvrement de niche alimentaire et la compétition qui pourrait découler du butinage du colza et éventuellement du tournesol poussent sûrement les populations d'abeilles sauvages vers les habitats semi-naturels (Rollin et al., 2013). Mais ce n'est pas pour autant que les niches s'en retrouvent complètement ségréguées : les individus butinant au cœur des parcelles à cette période – par impossibilité ou incapacité d'accéder à d'autres habitats (Gathmann & Tscharntke, 2002 ; Williams & Kremen, 2007 ; Wright et al., 2015) – souffrent de cette compétition potentielle (Herbertsson et al., 2016). Ceci est valable pour les abeilles sauvages, mais nos études ont aussi inclus d'autres groupes de pollinisateurs tels que les syrphes et les papillons (**Chapitres 2 et 3**). En effet, peu d'études



se sont intéressées à cette compétition potentielle avec des pollinisateurs autres que les abeilles sauvages avant ce manuscrit (voir S. A. M. Lindström et al., 2016 ; Wignall et al., 2020a). Pourtant, la plupart des groupes de pollinisateurs sont négativement affectés par l'abondance de l'abeille domestique au sein de leur écosystème, et notamment les syrphes (S. A. M. Lindström et al., 2016). D'après nos résultats, les syrphes sont effectivement de grands butineurs de fleurs de colza (**Chapitre 3**), tout comme l'abeille domestique, engendrant un fort recouvrement de niche alimentaire entre eux au printemps (**Chapitre 2**). Cet attrait pour le colza fait aussi apparaître un recouvrement de niche entre les papillons et les syrphes, étonnamment plus qu'entre les papillons et les abeilles domestiques (**Chapitre 2**). Nous proposons donc que de futures études se posent la question d'une compétition potentielle qui apparaîtrait entre les différents groupes de pollinisateurs sauvages uniquement, de son impact sur les espèces sauvages désavantagées par cette compétition, et de ses liens indirects avec la présence de l'abeille domestique dans le paysage.

Au-delà du comportement généraliste et dominant de cette abeille domestique, il semble que la culture en elle-même – et particulièrement le colza – soit propice à la mise en place d'une compétition entre pollinisateurs, qu'ils soient sauvages ou domestiques (**Chapitre 2**). Améliorer la diversité des ressources dans les parcelles de cultures à floraison massive et y développer une grande diversité florale sauvage semble une des clés pour y favoriser le partage des ressources entre insectes. En effet, il est difficile d'examiner les effets de l'abeille domestique dans la compétition inter-pollinisateurs au sein des agroécosystèmes indépendamment des effets de la gestion du milieu (utilisation de pesticides, élimination des adventices, etc.) (Paini, 2004).

Bien entendu, les particularités de l'espèce *A. mellifera* et sa gestion par l'humain lui donnent tout de même intrinsèquement une capacité compétitrice hors pair (Crane, 1990 ; Morse, 1991 ; Von Frisch, 1965). Restreindre l'installation de ruches au centre de parcelles – ou du moins à des emplacements éloignés des habitats semi-naturels propices aux pollinisateurs sauvages – pourrait réduire le potentiel de compétition de cette espèce avec les autres insectes pollinisateurs (Mallinger et al., 2017). De même, l'absence d'analyse spatiale dans notre étude du recouvrement de niche (**Chapitre 2**) ne permet pas de conclure à une compétition effective : poursuivre ces travaux en analysant l'évolution du recouvrement le long d'un gradient de densité d'*A. mellifera* par parcelle pourrait par la suite nous permettre de vérifier nos hypothèses de compétition entre cette espèce et les autres. De plus, l'étude de la valeur sélective des individus de pollinisateurs sauvages serait nécessaire pour connaître le véritable impact de l'abeille domestique sur les autres espèces pollinisatrices (Wojcik et al., 2018), et distinguer la compétition par exploitation de la compétition par interférence (Birch, 1957).

## IV. De l'importance des grandes cultures dans les relations plantes-pollinisateurs

### *Pour les pollinisateurs*

Les fleurs de grandes cultures oléagineuses telles que le colza et le tournesol sont une source majeure de pollen et de nectar pour certaines espèces pollinisatrices, notamment l'abeille domestique (**Chapitres 2 et 3**). En offrant une quantité considérable de ressources aux pollinisateurs généralistes lors de leurs pics de floraison, ces deux cultures se sont rendues indispensables à l'équilibre de l'écosystème agricole actuel sur la ZAPVS (Bretagnolle & Gaba, 2015 ; Ragué, 2021 ; Rollin et al., 2013). Les cultures telles que colza et tournesol sont bénéfiques à beaucoup de pollinisateurs (Westphal et al., 2003), malgré leur intérêt limité pour les pollinisateurs spécialistes et pour les pollinisateurs incompatibles avec ces fleurs (morphologie, phénologie, comportement : cf. définition des *forbidden links* ; Jordano et al., 2003 ; Vázquez et al., 2009). Ressources uniques et omniprésentes, ces cultures à floraison massive excluent par essence certains pollinisateurs du paysage : le colza a par exemple tendance à favoriser la présence des bourdons à langues courtes au détriment des bourdons à langue longue, plus spécialisés et plus rares (Diekötter et al., 2010). En effet, le bourdon le plus abondant dans nos données est une espèce à langue courte (*B. terrestris* avec 3097 individus) (**Chapitre 1**), mais d'autres bourdons à langue courte font partie des espèces les plus menacées de notre zone d'étude (par ex. *B. ruderarius*, *B. soroeensis*, Drossart et al., 2019). Les cultures à floraison massive ont donc des effets contrastés sur les populations de pollinisateurs : une seule et même fleur n'est pas une ressource idéale, mais elle reste une ressource. En revanche, les parcelles de maïs et autres céréales sont très peu utiles pour la conservation des espèces pollinisatrices, et dans ces parcelles les pollinisateurs doivent compter sur la présence de fleurs adventices (Bourgeois et al., 2019). La présence d'habitats semi-naturels à proximité de ces grandes cultures de céréales serait un moyen de compléter la ressource que constituent les adventices des parcelles et de maintenir les populations de pollinisateurs dans un simple mais nécessaire objectif de conservation, et non dans un objectif de pollinisation (cultures anémophiles).

### *Pour leurs ressources florales*

Dans le **Chapitre 3**, nous avons montré que les interactions échantillonnées au sein des parcelles cultivées impliquent de nombreuses adventices de culture. Bien que l'abeille domestique ait une relation quasiment exclusive avec le tournesol lors de sa floraison,

elle se nourrit abondamment sur les plantes sauvages en dehors des pics de floraison des cultures à floraison massive (**Chapitre 2**). Les pollinisateurs sauvages, et notamment les papillons, butinent quant à eux presque exclusivement des fleurs adventices quelle que soit la culture. Ces adventices ne sont cependant pas retrouvées en même quantité dans les différentes cultures qui composent un paysage agricole : elles sont plus densément présentes dans les parcelles de colza, c'est-à-dire un tiers de plus que dans les céréales de type blé et le tournesol, et près de deux fois plus que dans les parcelles de maïs (Bourgeois et al., 2020). Enfin, elles sont logiquement très abondantes dans les prairies (Gaba et al., 2020). Or, notre zone d'étude est composée à plus de 40% de parcelles de céréales, dont le maïs (Bretagnolle et al., 2018) – bien que la sole de la surface agricole utilisable soit très variable en fonction de la région de France que l'on considère (INSEE, 2021). La surface consacrée aux prairies permanentes, qui accueillent énormément d'adventices, est quant à elle en net recul dans certaines régions (Faïq et al., 2013). De plus, ces plantes adventices présentes dans les grandes cultures sont très souvent éliminées par l'humain à cause de leur potentiel compétitif avec les plantes de cultures, que ce soit pour la lumière ou les nutriments (Ryan et al., 2009), et leur potentiel effet négatif sur les rendements (Oerke, 2006). Mais le bénéfice qu'apportent ces espèces adventices aux pollinisateurs en supplémentant l'offre en ressources florales cultivées est incontestable (Bretagnolle & Gaba, 2015). Maintenir la diversité végétale des prairies et augmenter celle des céréales et maïs n'est pas forcément source de pertes de rendement, comme prouvé sur notre zone d'étude (Catarino et al., 2019b). Préserver les adventices de culture – ressource principale de beaucoup d'espèces pollinisatrices au sein des parcelles – *via* une réduction de la gestion intensive des parcelles, de même que garder des rendements satisfaisants, semble un objectif de gestion atteignable. La perte progressive des habitats semi-naturels dans le paysage (Goulson et al., 2008 ; Howard et al., 2003) ne peut être compensée par la présence d'adventices au sein des parcelles, mais cette présence est un des leviers pour ralentir le déclin des insectes en milieu agricole (Bretagnolle & Gaba, 2015 ; Carvalheiro et al., 2011).

### *Pour les interactions plantes-pollinisateurs*

Nous avons vu que les réseaux plantes-pollinisateurs se structurent différemment dans les grandes cultures, et particulièrement dans le tournesol et le colza (**Chapitre 3**). La relation entre les espèces super-généralistes que sont *A. mellifera* et la fleur de culture y est complexe : alors que ce lien semble être une source d'emboîtement et donc de stabilité du réseau au sein des parcelles de colza (Olesen et al., 2007), il est une relation presque exclusive au sein des champs de tournesol, empêchant d'autres insectes d'accéder à cette fleur. Ainsi, la compétition que nous avons conjecturée comme faible en tournesol de par le faible recouvrement de niche (**Chapitre 2**), pourrait être un artéfact et résulter d'une compétition totalement excluante d'*A. mellifera* sur les autres insectes. Des protocoles plus adaptés pour des recherches plus ciblées sur les véritables processus de compétition à l'œuvre dans ces parcelles sont nécessaires (Wojcik et al., 2018).

## V. Les limites des études

### *Les questions posées a posteriori de l'échantillonnage*

L'une des particularités de la ZAPVS est d'accumuler des données sur le long terme (Bretagnolle et al., 2018). Cet avantage est contrebalancé par ses conséquences : l'analyse des données est conditionnée par la mise en place de questions auxquelles les données seraient susceptibles de répondre *a posteriori* de l'échantillonnage. Bien entendu certaines études sont mises en place spécialement en réponse à une question posée (voir Ragué, 2021), mais beaucoup bénéficient des avantages et des inconvénients des données long-terme. Ainsi, la problématique d'une étude n'est acceptable que si les données disponibles peuvent y répondre, limitant par ce biais le spectre de questions de recherche possibles. De plus, les changements de protocoles sur plusieurs années sont inévitables, rendant la tâche plus complexe lors de l'analyse des données et empêchant souvent la mise en évidence de tendances temporelles (voir Chapitre 1). Mais cet inconvénient reste tolérable tant l'utilité des études pluri-annuelles et leurs apports à la recherche est grande.

### *La non-exhaustivité de l'échantillonnage des abeilles*

L'échantillonnage des abeilles sur notre zone d'étude a été montré comme lacunaire. Ces lacunes restent plus marquées dans les cultures (71% de complétion) que dans les habitats semi-naturels (85% de complétion) d'après les estimations du Chapitre 1. Rollin (2013) avait estimé une richesse spécifique d'abeilles sur notre zone entre 238 et 251 espèces et nous avons trouvé 288 espèces dans notre étude. Il semblerait même que, selon nos estimations, la richesse puisse atteindre 361 espèces. Contrairement à nos attentes, la compilation des données de piégeage par la méthode des filets et la méthode des bols colorés n'a donc pas été suffisante pour permettre un échantillonnage des plus exhaustifs, même si elle a permis de détecter beaucoup d'espèces. Westphal et al. (2008) avaient montré que la méthode des bols colorés était plus efficace que celle des filets pour échantillonner les abeilles, bien que ces deux méthodes soient complémentaires (voir aussi Krahnert et al., 2021 ; Thompson et al., 2021a). Nielsen et al. (2011) avaient montré que coupler les deux méthodes permettait une meilleure représentativité de la richesse spécifique en abeilles, bien que ces méthodes puissent être peu efficaces sur d'autres taxons (cf. partie suivante, Hussain et al., 2018). De ce fait, il semble ici qu'un facteur autre que la méthode d'échantillonnage limite l'exhaustivité de notre recensement des abeilles. En effet, la durée de l'échantillonnage est conséquente puisqu'elle couvre 11 ans de suivi, mais elle ne couvre qu'une petite partie de l'année pour chaque année de suivi. Ainsi, l'échantillonnage intra-annuel pourrait être à l'origine de la non-exhaustivité du piégeage.

Toutes les cultures sont échantillonnées pendant leur pic de floraison. Par conséquent nous n'avons pas d'idée des abeilles qui butinent les adventices de ces cultures en dehors de la floraison de la culture. La saison d'échantillonnage sur la ZAPVS se base sur la période d'activité de l'abeille domestique et se déroule d'avril à septembre (Odoux et al., 2014), or beaucoup d'espèces d'abeilles volent dès mars et certaines vivent jusqu'en octobre (Bellman, 2019). A l'échelle d'une seule et même saison, la variabilité des conditions environnementales, la densité des ressources florales et le temps dédié à l'échantillonnage sont également susceptibles de moduler les probabilités de détection des espèces (Mahon & Hodge, 2022). Par ailleurs, Ragué (2021) a montré que les données « pollinisateurs » de la ZAPVS étaient potentiellement biaisées par un fort effet de l'année qui influencerait sur la diversité et l'abondance des pollinisateurs, bien qu'aucune explication simple n'ait été trouvée à ces différences qui résultent sûrement de très nombreux paramètres. Nous avons ainsi trouvé que l'année 2017 était caractérisée par une diversité spécifique plus forte que les autres années étudiées, sans parvenir à en dégager une raison ostensible (Appx 3.5.). De plus, l'effort d'échantillonnage par parcelle reste assez limité : par exemple, trois transects de 50 m par parcelle ne permettent étonnamment – mais souvent – de n'échantillonner que deux ou trois insectes qui butinent, un patron redondant au sein de nos données qui a aussi empêché l'étude des réseaux d'interaction à l'échelle parcellaire (**Chapitre 3**).

### *La surreprésentation de l'abeille domestique au sein des données*

Parmi les plus de 37 000 interactions répertoriées dans notre base de données de la méthode des filets (2015-2020), la grande majorité sont des interactions impliquant l'abeille domestique. Elle représente notamment dans les champs de tournesol et de colza respectivement 92% et 77% des interactions échantillonnées (**Chapitre 3**). Le régime alimentaire de cette abeille est constitué à 99% de nectar et de pollen de tournesol pendant son pic de floraison, et à 94% de nectar et de pollen de colza pendant son pic de floraison (**Chapitre 2**). Pourtant, on sait qu'il existe en champ de colza un partitionnement des ressources (Ragué, 2021), qui n'a pas été clairement mis en évidence ici (**Chapitres 2 et 3**) : l'abeille domestique visite les fleurs cultivées et les pollinisateurs sauvages visitent les fleurs sauvages. L'absence d'échantillonnage des habitats semi-naturels ou haies adjacentes aux parcelles par la méthode des filets pour les années 2015 à 2020 est donc regrettable, puisqu'il aurait pu mettre en évidence de nombreuses interactions non observées dans ces données. De même, les cultures de tournesol et de colza étant étudiées pendant leurs pics respectifs, en centre et en bordure de parcelle, l'omniprésence de l'espèce *A. mellifera* est accentuée par l'effet de débordement des cultures lors de leur floraison (Ragué et al., 2022), qui pousse aussi cette espèce vers les adventices de bord de champ. Échantillonner les cultures à floraison massive en dehors de ces pics pourrait permettre de mieux valoriser les interactions d'autres espèces pollinisatrices avec les adventices, et ainsi mieux détecter les pollinisateurs sauvages. De plus, la

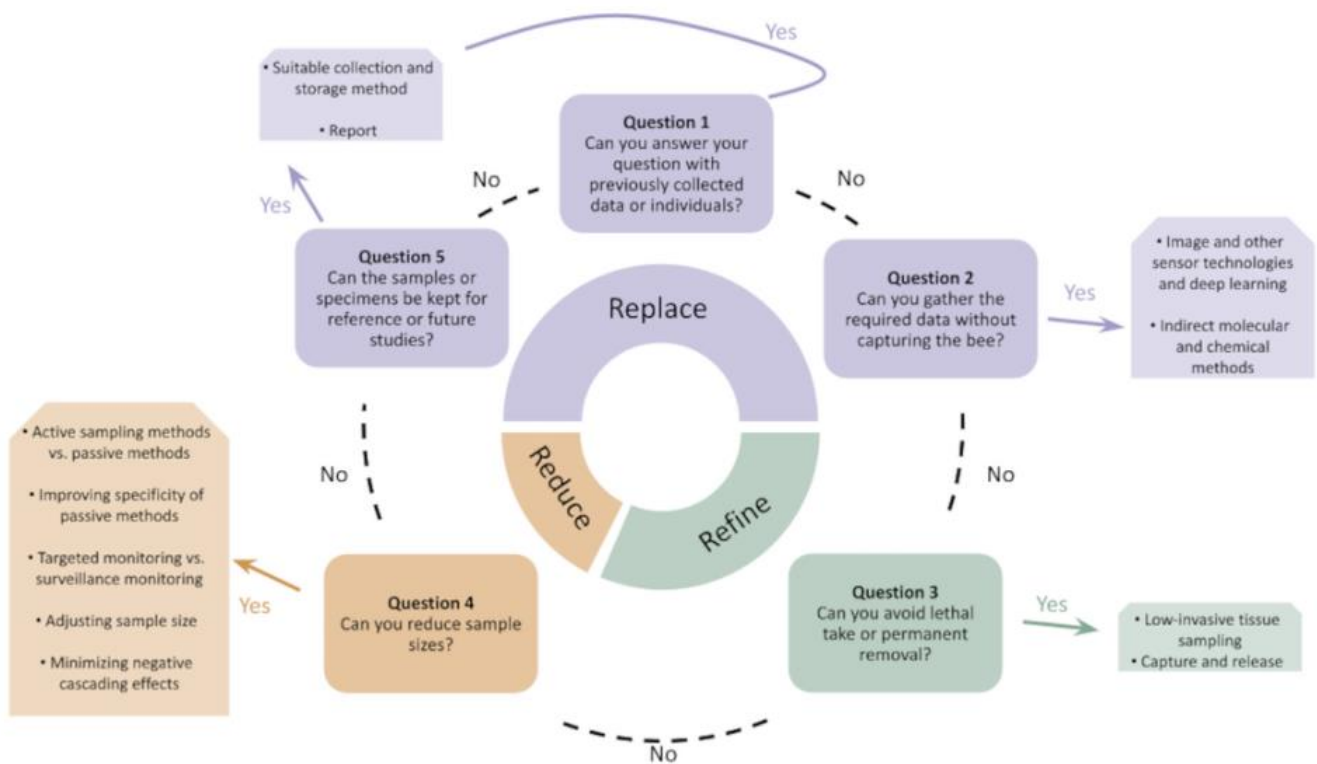
correspondance des dates d'échantillonnage et de la période d'activité d'*A. mellifera* participe à sa surreprésentation au sein des données (Odoux et al., 2014 ; Rollin, 2013).

Deux des trois chapitres de ce manuscrit se basent uniquement sur la méthode des filets (**Chapitres 2 et 3**), qui est connue pour échantillonner *A. mellifera* de manière correcte et représentative. Bien que l'échantillonnage par la méthode des bols colorés ne permette pas de recenser les interactions, il a l'avantage de capter beaucoup d'espèces de pollinisateurs (**Chapitre 1**), notamment des abeilles sauvages de petite taille telles que des *Lasioglossum* (Krahner et al., 2021). L'abeille domestique est peu capturée avec le piégeage par les bols colorés, mais ce dernier permet une meilleure estimation de la diversité en espèces d'abeilles sauvages (Nielsen et al., 2011) et dans le même temps sous-estime l'abondance de l'abeille domestique (St. Clair et al., 2020 ; Westphal et al., 2008).

Trois espèces de syrphes, *M. mellinum*, *E. balteatus* et *S. scripta*, semblent tenir des rôles de généralistes majeurs et abondants dans nos données (**Chapitres 2 et 3**), leur conférant une place d'espèces dominantes dans l'agroécosystème. Il reste complexe de savoir si notre échantillonnage est adapté à leur capture, et si leur abondance est sous-estimée par une méthode peu adaptée – alors que nous sommes certains des niveaux d'efficacité de nos protocoles sur la détection d'*A. mellifera* (Westphal et al., 2008). Premièrement, l'efficacité de nos méthodes sur la capture des syrphes est décrite comme très dépendante de l'habitat échantillonné (Földesi & Kovács-Hostyánszki, 2014 ; Thompson et al., 2021a). Secondement, des méthodes telles que des points d'observation (l'observateur se focalise sur un individu végétal pendant quelques minutes et compte le nombre de visites sur ce pied) sembleraient plus adaptées aux syrphes, car ces derniers planent près du sol et sont potentiellement peu capturés par la méthode des filets (Hussain et al., 2018). Au contraire, cette méthode est peu efficace pour le recensement des abeilles (Westphal et al., 2008). Cette technique des points d'observation s'oppose à celles que nous avons utilisées par le faible niveau de perturbation de l'écosystème qu'elle provoque : l'observateur recense uniquement le groupe taxonomique d'intérêt, ne perturbe qu'une petite zone de l'écosystème par sa présence et évite une forte létalité de l'échantillonnage (Costello et al., 2016 ; Hussain et al., 2018). Tout l'intérêt de repenser les méthodes utilisées, dans ce manuscrit comme dans le reste de la recherche sur les relations plantes-pollinisateurs, est discuté dans la partie suivante.

### *Vers une modernisation des méthodes ?*

Ce manuscrit présente des études réalisées de manière assez classique et répandue dans le domaine de l'écologie des pollinisateurs et de leurs interactions avec les plantes. Que ce soit scientifiquement ou éthiquement, des études similaires mais utilisant d'autres méthodes d'échantillonnage et d'analyse seraient nécessaires. En effet, l'intérêt pour les études traitant des interactions plantes-pollinisateurs s'est considérablement accru ces dernières années auprès de tous les publics (Hall & Steiner, 2019 ; Wignall et al., 2019). De nombreuses méthodes d'analyse ont vu le jour (Ouadah et al., 2022) : il pourrait par



**Fig. D3.**

Diagramme de décision proposé pour remplacer, affiner et réduire les captures d'abeilles sauvages dans la recherche, et les méthodes alternatives aidant à poursuivre ces meilleures pratiques.

**Issue de Montero-Castaño et al., 2022, *Conservation Science and Practice*.**

exemple être intéressant d'étudier la structure des réseaux d'interaction (**Chapitre 3**) par le prisme de ces méthodes plus modernes que les très classiques métriques de réseaux, de plus en plus décriées pour leur utilisation trop systématisée dans la littérature (Simmons et al., 2019). C'est aussi les méthodes de piégeage utilisées dans ces études qui sont aujourd'hui décriées (**Chapitre 1**) : la méthode des bols colorés est indéniablement létale pour les insectes – y compris non cibles – et la méthode des filets l'est aussi lorsque les espèces en présence sont trop complexes à déterminer à vue – ce qui implique souvent que ces espèces soient rares (Barrett et al., 2023 ; McCravy, 2018). Bien que ces méthodes létales ne semblent pas affecter la structure de la communauté d'abeilles en termes d'abondance, de richesse spécifique et de composition des groupes fonctionnels (à hauteur d'un échantillonnage toutes les deux semaines avec des bols colorés et des filets ; Gezon et al., 2015), la question du bien-être animal reste centrale (Barrett et al., 2023). De nombreux scientifiques cherchent à présent à adopter des méthodes plus éthiques (Montero-Castaño et al., 2022 ; Tepedino & Portman, 2021), à travers des arbres de décision pour réduire le recours systématique aux méthodes létales (Fig. D3) ou à travers le développement de nouvelles méthodes d'échantillonnage *via* la technologie (Curran et al., 2020). L'expérience de l'observateur, la documentation photographique des individus (MacPhail et al., 2019), l'utilisation de méthodes dommageables mais pas létales pour identifier les individus (par ex. prélèvement de bout d'antenne soumis ensuite à des identifications d'ADN ; Packer & Darla-West, 2021) sont autant de méthodes possibles pour se passer des méthodes létales. Le développement du *barcoding* moléculaire du

pollen transporté par les insectes (Lucas et al., 2018), bien que létal pour les pollinisateurs, permet quant à lui d'épargner un grand nombre d'individus. Pour autant, le coût économique et le travail humain que ces méthodes nécessitent, ainsi que la faible puissance statistique qu'elles génèrent, agissent en leur défaveur (Packer & Darla-West, 2021). Comme énoncé par Tepedino & Portman (2021), connaître et décrire les espèces d'abeilles qui nous entourent est crucial, mais la course aux espèces rares est plus susceptible de les desservir que de les préserver, et la conservation de l'écosystème en lui-même reste certainement la meilleure solution de protection de ces espèces.



## VI. Conclusion

Une plaine agricole, bien que soumise à de fortes pressions anthropiques, reste d'après nos recherches un milieu qui accueille énormément d'espèces pollinisatrices. Très affectés par la gestion intensive de ce milieu en partie responsable du déclin de leurs populations, il est urgent de mieux comprendre les pollinisateurs en présence et leurs besoins, notamment alimentaires. Ces derniers se nourrissent du pollen et du nectar des fleurs, dont la disponibilité est très variable dans les agroécosystèmes caractérisés par les floraisons massives mais courtes des cultures oléagineuses. Cette variabilité de la disponibilité en ressources alimentaires implique un inévitable partage des ressources – plus ou moins intense – entre les différents pollinisateurs qui peuplent ce milieu.

Nous avons montré que les nombreuses espèces d'abeilles sauvages présentes sur notre zone, ainsi que celles de syrphes et de papillons, connaissent de fortes fluctuations dans le degré de recouvrement de leurs niches alimentaires tout au long de leur saison d'activité. Bien que beaucoup d'espèces pollinisatrices soient présentes uniquement dans les habitats semi-naturels, la majorité de celles que nous avons trouvées occurrent aussi dans les parcelles cultivées, qui leur offrent une provision massive de fleurs. Le partage des ressources varie ainsi en fonction de la période de l'année (selon la floraison massive des cultures oléagineuses) et du type de culture dans laquelle elles butinent (selon la diversité végétale et la part de plantes entomophiles dans cette culture). Ces insectes subissent un fort recouvrement de niche lors de la floraison du colza, où beaucoup d'espèces butinent la fleur de colza. Au contraire, ces niches sont plus ségréguées lors de la floraison du tournesol, où les fleurs de tournesol sont accaparées par une seule espèce : l'abeille domestique. Ces résultats sont importants pour mieux comprendre les enjeux propres à chaque culture : malgré un recouvrement de niche non négligeable lors de la floraison du colza qui serait potentiellement source de compétition entre pollinisateurs, les visites sur le tournesol lors de sa floraison sont assurées par une unique espèce et font naître beaucoup de questions quant à la pérennité de sa pollinisation. En effet, plus la pollinisation d'une fleur est effectuée par une grande diversité d'espèces, plus l'assurance écologique qui en découle permet le maintien de cette fleur dans les paysages.

Poursuivre l'étude de l'écologie de ces insectes pour proposer des mesures adéquates dans les politiques agricoles futures est nécessaire, tant les cultures oléagineuses sont dépendantes de certaines espèces pollinisatrices. Ainsi, étudier conjointement l'ensemble des grands groupes taxonomiques d'insectes pollinisateurs – en allant des Hyménoptères aux Lépidoptères en passant par les Diptères et autres ordres – est indispensable pour avoir une vision globale du service de pollinisation et de son efficacité dans les agroécosystèmes. De plus, les grandes cultures composant ces agroécosystèmes ne sont pas à considérer comme un même ensemble : par exemple, le colza et le tournesol n'impliquent pas du tout le même patron d'utilisation et de partage des ressources par les insectes pollinisateurs, et par conséquent pas les mêmes enjeux de conservation des pollinisateurs et de leurs services associés.

# » Bibliographie «

- Aebi, A., & Neumann, P. (2011). Endosymbionts and honey bee colony losses? *Trends in Ecology & Evolution*, 26(10), 494. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.008>
- Aebi, A., Vaissière, B. E., vanEngelsdorp, D., Delaplane, K. S., Roubik, D. W., & Neumann, P. (2012). Back to the future: *Apis* versus non-*Apis* pollination—a response to Ollerton et al. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(3), 142–143. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.017>
- Aickin, M., & Gensler, H. (1996). Adjusting for multiple testing when reporting research results: The Bonferroni vs Holm methods. *American Journal of Public Health*, 86(5), 726–728. <https://doi.org/10.2105/AJPH.86.5.726>
- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2009). The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current Biology*, 19(11), 915–918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Albrecht, M., Padrón, B., Bartomeus, I., & Traveset, A. (2014). Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant–pollinator networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1788), article 20140773. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0773>
- Alexandratos, N., & Bruinsma, J. (2012). *World Agriculture towards 2030/2050: The 2012 revision* (12–03; ESA Working Paper, p. 154). FAO.
- Allsopp, M. H., de Lange, W. J., & Veldtman, R. (2008). Valuing insect pollination services with cost of replacement. *PLoS ONE*, 3(9), article e3128. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003128>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>
- Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26(2), 173–178. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- Amiet, F. (1996). Apidae 1: *Apis*, *Bombus*, *Psithyrus*. CSCF.
- Amiet, F. (1999). Apidae 2: *Colletes*, *Dufourea*, *Hylaeus*, *Nomia*, *Nomioides*, *Rhophitoides*, *Rophites*, *Sphecodes*, *Systropha*. CSCF.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., & Neumeyer, R. (2001). Apidae 3: *Halictus*, *Lasioglossum*. CSCF.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., & Neumeyer, R. (2004). Apidae 4: *Anthidium*, *Chelostoma*, *Coelioxys*, *Dioxys*, *Heriades*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Osmia*, *Stelis*. CSCF.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., & Neumeyer, R. (2007). Apidae 5: *Ammobates*, *Ammobatoides*, *Anthophora*, *Biastes*, *Ceratina*, *Dasygaster*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Eucera*, *Macropis*, *Melecta*, *Melitta*, *Nomada*, *Pasites*, *Tetralonia*, *Thyreus*, *Xylocopa*. CSCF.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., & Neumeyer, R. (2010). Apidae 6: *Andrena*, *Melitturga*, *Panurginus*, *Panurgus*. CSCF.
- Antoine, C. M., & Forrest, J. R. K. (2021). Nesting habitat of ground-nesting bees: A review. *Ecological Entomology*, 46(2), 143–159. <https://doi.org/10.1111/een.12986>
- Aynaud, T., Blondel, V. D., Guillaume, J.-L., & Lambiotte, R. (2013). Multilevel local optimization of modularity. In C.-E. Bichot & P. Siarry (Eds.), *Graph Partitioning* (pp. 315–345). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9781118601181.ch13>
- Ballet, B., & Prost, C. (2022). *L'utilisation du territoire en 2019—Enquêtes Teruti 2018-2019-2020* (12; AGRESTE Chiffres et Données, p. 54). Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire - Secrétariat général - Service de la statistique et de la prospective.
- Barabási, A. (2002). *Linked: The New Science of Networks* (Première édition). Perseus Books Group.

- Barrett, M., Fischer, B., & Buchmann, S. (2023). Informing policy and practice on insect pollinator declines: Tensions between conservation and animal welfare. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, article 1071251. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1071251>
- 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*, article e328. <https://doi.org/10.7717/peerj.328>
- Bascompte, J. (2019). Mutualism and biodiversity. *Current Biology*, *29*(11), 467–470. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.062>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, *38*, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, *312*(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., & Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, *458*(7241), 1018–1020. <https://doi.org/10.1038/nature07950>
- Baumont, R., Plantureux, S., Farrié, J. P., Launay, F., Michaud, A., & Pottier, E. (2011). *Prairies permanentes: Des références pour valoriser leur diversité*. Institut de l'élevage.
- Beekman, M., & Ratnieks, F. L. W. (2000). Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L.: Honey-bee foraging. *Functional Ecology*, *14*(4), 490–496. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00443.x>
- Bellman, H. (2019). *Abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe — Identification, comportement, habitat* (Edition augmentée). Delachaux et Niestlé.
- Bendel, C. R., Kral-O'Brien, K. C., Hovick, T. J., Limb, R. F., & Harmon, J. P. (2019). Plant–pollinator networks in grassland working landscapes reveal seasonal shifts in network structure and composition. *Ecosphere*, *10*(1), article e02569. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2569>
- Benjamin, A., & McCallum, B. (2011). *Bees in the City: The Urban Beekeepers' Handbook*. Guardian Books.
- Bennett, A. B., & Isaacs, R. (2014). Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *193*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.016>
- Bennett, J. M., Steets, J. A., Burns, J. H., Burkle, L. A., Vamosi, J. C., Wolowski, M., Arceo-Gómez, G., Burd, M., Durka, W., Ellis, A. G., Freitas, L., Li, J., Rodger, J. G., Ștefan, V., Xia, J., Knight, T. M., & Ashman, T.-L. (2020). Land use and pollinator dependency drives global patterns of pollen limitation in the Anthropocene. *Nature Communications*, *11*, article 3999. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17751-y>
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(4), 182–188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., & Kunin, W. E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, *313*(5785), 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>

- Billaud, O., Vermeersch, R., & Porcher, E. (2021). Citizen science involving farmers as a means to document temporal trends in farmland biodiversity and relate them to agricultural practices. *Journal of Applied Ecology*, 58(2), 261–273. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13746>
- Birch, L. C. (1957). The meanings of competition. *The American Naturalist*, 91(856), 5–18. <https://doi.org/10.1086/281957>
- Blamey, M., & Grey-Wilson, C. (2003). *La flore d'Europe occidentale* (Première édition). Flammarion.
- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T. A., & Tschardtke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146(1), 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.09.005>
- Blondel, V. D., Guillaume, J.-L., Lambiotte, R., & Lefebvre, E. (2008). Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2008(10), article P10008. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008>
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11(3), 185–195. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.01.001>
- Blüthgen, N., Dormann, C. F., Prati, D., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Hölzel, N., Alt, F., Boch, S., Gockel, S., Hemp, A., Müller, J., Nieschulze, J., Renner, S. C., Schöning, I., Schumacher, U., Socher, S. A., Wells, K., Birkhofer, K., Buscot, F., Oelmann, Y., Rothenwöhler, C., Scherber, C., Tschardtke, T., Weiner, C. N., Fischer, M., Kalko, E. K. V., Linsenmair, K. E., Schulze, E.-D., Weisser, W. W. (2012). A quantitative index of land-use intensity in grasslands: Integrating mowing, grazing and fertilization. *Basic and Applied Ecology*, 13(3), 207–220. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.04.001>
- Blüthgen, N., Freund, J., Vázquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89(12), 3387–3399. <https://doi.org/10.1890/07-2121.1>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(9), 1–12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17(4), 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>
- Bocquet-Appel, J.-P. (2011). The agricultural demographic transition during and after the agriculture inventions. *Current Anthropology*, 52(4), 497–510. <https://doi.org/10.1086/659243>
- Boerema, A., Rebelo, A. J., Bodi, M. B., Esler, K. J., & Meire, P. (2017). Are ecosystem services adequately quantified? *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 358–370. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12696>
- Bohan, D. A., Powers, S. J., Champion, G., Haughton, A. J., Hawes, C., Squire, G., Cussans, J., & Mertens, S. K. (2011). Modelling rotations: Can crop sequences explain arable weed seedbank abundance?: Crop sequence effects on seedbanks. *Weed Research*, 51(4), 422–432. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00860.x>
- Bohan, D. A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddoni-Nezhad, A., Blüthgen, N., Pockock, M. J. O., Muggleton, S., Evans, D. M., Astegiano, J., Massol, F., Loeuille, N., Petit, S., & Macfadyen, S. (2013). Networking Agroecology. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 49, pp. 1–67). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00001-9>
- Bommarco, R., Marini, L., & Vaissière, B. E. (2012). Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia*, 169(4), 1025–1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2271-6>
- Bosch, J., & Vicens, N. (2002). Body size as an estimator of production costs in a solitary bee: Body size in a solitary bee. *Ecological Entomology*, 27(2), 129–137. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00406.x>
- Botineau, M. (2010). *Botanique systématique et appliquée des plantes à fleurs* (Première édition). Lavoisier.

- Bourgeois, B., Gaba, S., Plumejeaud, C., & Bretagnolle, V. (2020). Weed diversity is driven by complex interplay between multi-scale dispersal and local filtering. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1930), article 20201118. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1118>
- Bourgeois, B., Munoz, F., Fried, G., Mahaut, L., Armengot, L., Denelle, P., Storkey, J., Gaba, S., & Violle, C. (2019). What makes a weed a weed? A large-scale evaluation of arable weeds through a functional lens. *American Journal of Botany*, 106(1), 90–100. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1213>
- Boyer, P. (2015). *Abeilles sauvages*. Ulmer.
- Breeze, T. D., Bailey, A. P., Balcombe, K. G., & Potts, S. G. (2011). Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 142(3–4), 137–143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.020>
- Bretagnolle, V., Berthet, E., Gross, N., Gauffre, B., Plumejeaud, C., Houte, S., Badenhassner, I., Monceau, K., Allier, F., Monestiez, P., & Gaba, S. (2018). Towards sustainable and multifunctional agriculture in farmland landscapes: Lessons from the integrative approach of a French LTSER platform. *Science of The Total Environment*, 627, 822–834. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.142>
- Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891–909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>
- Bretagnolle, V., Gaba, S., Möhring, N., Gay, C., & Cerisier, H. (2022). *Pollinisateurs au carrefour des enjeux agro-écologiques: Une démarche de recherche action et de sciences citoyennes* (p. 46) [Rapport final scientifique d'activité]. Ministère de la Transition écologique et solidaire.
- Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F.-X., & Huard, F. (2010). Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research*, 119(1), 201–212. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.07.012>
- Bronstein, J. L. (2009). The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97(6), 1160–1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01566.x>
- Brown, M. J. F., & Paxton, R. J. (2009). The conservation of bees: A global perspective. *Apidologie*, 40(3), 410–416. <https://doi.org/10.1051/apido/2009019>
- Bugnon, F., Goux, R., & Loiseau, J. E. (1995). *Nouvelle flore de Bourgogne* (Seconde édition). Bulletin scientifique de Bourgogne.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Canard, E. (2011). *Neutralité et Espace dans les réseaux d'interactions écologiques*. Université de Montpellier 2.
- Canard, E., Mouquet, N., Maescot, L., Gaston, K. J., Gravel, D., & Mouillot, D. (2012). Emergence of structural patterns in neutral trophic networks. *PLoS ONE*, 7(8), article e38295. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038295>
- Cane, J. H., & Tepedino, V. J. (2017). Gauging the effect of honey bee pollen collection on native bee communities: *Apis* pollen depletion and native bees. *Conservation Letters*, 10(2), 205–210. <https://doi.org/10.1111/conl.12263>
- Cardinal, S., Straka, J., & Danforth, B. N. (2010). Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(37), 16207–16211. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006299107>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D.

- S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carpentier, C., Barabás, G., Spaak, J. W., & De Laender, F. (2021). Reinterpreting the relationship between number of species and number of links connects community structure and stability. *Nature Ecology & Evolution*, 5(8), 1102–1109. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01468-2>
- Carvalho, L. G., Veldtman, R., Shenkute, A. G., Tesfay, G. B., Pirk, C. W. W., Donaldson, J. S., & Nicolson, S. W. (2011). Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity: Weeds maximize nature benefits to crops. *Ecology Letters*, 14(3), 251–259. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x>
- Casanelles-Abella, J., & Moretti, M. (2022). Challenging the sustainability of urban beekeeping using evidence from Swiss cities. *Npj Urban Sustainability*, 59, 457–470. <https://doi.org/10.1038/s42949-021-00046-6>
- Catarino, R., Bretagnolle, V., Perrot, T., Vialoux, F., & Gaba, S. (2019a). Bee pollination outperforms pesticides for oilseed crop production and profitability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1912), article 20191550. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1550>
- Catarino, R., Gaba, S., & Bretagnolle, V. (2019b). Experimental and empirical evidence shows that reducing weed control in winter cereal fields is a viable strategy for farmers. *Scientific Reports*, 9(1), article 9004. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45315-8>
- Chacoff, N. P., Resasco, J., & Vázquez, D. P. (2018). Interaction frequency, network position, and the temporal persistence of interactions in a plant–pollinator network. *Ecology*, 99(1), 21–28. <https://doi.org/10.1002/ecy.2063>
- Chacoff, N. P., Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Stevani, E. L., Dorado, J., & Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network: Sampling a plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81(1), 190–200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01883.x>
- Chakraborty, P., Chatterjee, S., Smith, B. M., & Basu, P. (2021). Seasonal dynamics of plant pollinator networks in agricultural landscapes: How important is connector species identity in the network? *Oecologia*, 196(3), 825–837. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04975-y>
- Chambres d’agriculture France. (2019). *Prairie permanente, prairie temporaire et jachère: Successions possibles et impossibles de codes culture* (Service Politiques Agricoles et Filières, Direction de l’Economie des Agricultures et des Territoires, p. 13). Ministère de l’agriculture de l’agroalimentaire et de la forêt.
- Clark, M., & Tilman, D. (2017). Comparative analysis of environmental impacts of agricultural production systems, agricultural input efficiency, and food choice. *Environmental Research Letters*, 12(6), article 064016. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6cd5>
- Clauset, A., Newman, M. E. J., & Moore, C. (2004). Finding community structure in very large networks. *Physical Review E*, 70(6), article 066111. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.70.066111>
- Cole, L. J., Brocklehurst, S., Robertson, D., Harrison, W., & McCracken, D. I. (2017). Exploring the interactions between resource availability and the utilisation of semi-natural habitats by insect pollinators in an intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 157–167. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.007>
- Colla, S. R., & MacIvor, J. S. (2017). Questioning public perception, conservation policy, and recovery actions for honeybees in North America: Questioning public perception. *Conservation Biology*, 31(5), 1202–1204. <https://doi.org/10.1111/cobi.12839>
- Conway, G. R. (1987). The properties of agroecosystems. *Agricultural Systems*, 24(2), 95–117. [https://doi.org/10.1016/0308-521X\(87\)90056-4](https://doi.org/10.1016/0308-521X(87)90056-4)
- Corbet, S. A., Williams, I. H., & Osborne, J. L. (1991). Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European community. *Bee World*, 72(2), 47–59. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1991.11099079>

- Costello, M. J., Beard, K. H., Corlett, R. T., Cumming, G. S., Devictor, V., Loyola, R., Maas, B., Miller-Rushing, A. J., Pakeman, R., & Primack, R. B. (2016). Field work ethics in biological research. *Biological Conservation*, 203, 268–271. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.008>
- Crane, E. (1990). *Bees and Beekeeping: Science, Practice, and World Resources* (Première édition). Cornell University Press.
- Cresswell, J. E., Davies, T. W., Patrick, M. A., Russell, F., Pennel, C., Vicot, M., & Lahoubi, M. (2004). Aerodynamics of wind pollination in a zoophilous flower, *Brassica napus*. *Functional Ecology*, 18(6), 861–866. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00917.x>
- Crochard, L., Julliard, R., Gaba, S., Bretagnolle, V., Baude, M., & Fontaine, C. (2022). Weeds from non-flowering crops as potential contributors to oilseed rape pollination. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 336, article 108026. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108026>
- Csardi, G., & Nepusz, T. (2006). The *igraph* software package for complex network research. *InterJournal - Complex Systems*, 1695. <https://igraph.org>
- Curran, M. F., Summerfield, K., Alexander, E.-J., Lanning, S. G., Schwyter, A. R., Torres, M. L., Schell, S., Vaughan, K., Robinson, T. J., & Smith, D. I. (2020). Use of 3-Dimensional videography as a non-lethal way to improve visual insect sampling. *Land*, 9(10), article 340. <https://doi.org/10.3390/land9100340>
- Dathe, H. H. (1980). Die Arten der Gattung *Hylaeus* f. in Europa (Hymenoptera: Apoidea, Colletidae). *Mitteilungen Aus Dem Zoologischen Museum*, 56, 207–294. <https://publikationen.ub.uni-frankfurt.de/frontdoor/index/index/year/2010/docId/13650>
- de Manincor, N., Hautekèete, N., Mazoyer, C., Moreau, P., Piquot, Y., Schatz, B., Schmitt, E., Zélazny, M., & Massol, F. (2020). How biased is our perception of plant-pollinator networks? A comparison of visit- and pollen-based representations of the same networks. *Acta Oecologica*, 105, article 103551. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103551>
- De Palma, A., Kuhlmann, M., Roberts, S. P. M., Potts, S. G., Börger, L., Hudson, L. N., Lysenko, I., Newbold, T., & Purvis, A. (2015). Ecological traits affect the sensitivity of bees to land-use pressures in European agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1567–1577. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12524>
- Debastiani, V. J., & Pillar, V. D. (2012). SYNCSA — R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics*, 28(15), 2067–2068. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts325>
- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., Henry, M., Julliard, R., & Fontaine, C. (2014). Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(4), 212–217. <https://doi.org/10.1890/130054>
- Delemotte-Blarel, I., Lecut, M., Hennebois, E., & Desmet, B. (2021). *Les prairies permanentes en 2017* (3; AGRESTE Dossiers, p. 18). AGRESTE - Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de la région Hauts-de-France - Service régional de l'information statistique et économique.
- Delignette-Muller, M. L., & Dutang, C. (2015). *fitdistrplus*: An R Package for Fitting Distributions. *Journal of Statistical Software*, 64(4), 1–34. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>
- Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech, J.-M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 81–106. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091440>
- Desquilbet, M., Dorin, B., & Couvet, D. (2017). Land sharing vs land sparing to conserve biodiversity: How agricultural markets make the difference. *Environmental Modeling & Assessment*, 22(3), 185–200. <https://doi.org/10.1007/s10666-016-9531-5>



- Dicks, L. V., Showler, D. A., & Sutherland, W. J. (2010). *Bee conservation: Evidence for the effects of interventions*. William J. Sutherland (Eds). Pelagic. <https://doi.org/10.13140/2.1.2844.8966>
- Diekötter, T., Kadoya, T., Peter, F., Wolters, V., & Jauker, F. (2010). Oilseed rape crops distort plant–pollinator interactions. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 209–214. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01759.x>
- Dormann, C. F., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Drossart, M., & Gérard, M. (2020). Beyond the decline of wild bees: Optimizing conservation measures and bringing together the actors. *Insects*, 11(9), article 649. <https://doi.org/10.3390/insects11090649>
- Drossart, M., Rasmont, P., Vanormelingen, P., Dufrêne, M., Folschweiller, M., Pauly, A., Vereecken, N. J., Vray, S., Zambra, E., D'Haeseleer, J., & Michez, D. (2019). *Belgian Red List of Bees. Belgian Science Policy 2018 (BRAIN-be—(Belgian Research Action through Interdisciplinary Networks))*. Presse universitaire de l'Université de Mons.
- Duchenne, F., Porcher, E., Mihoub, J.-B., Lois, G., & Fontaine, C. (2022). Controversy over the decline of arthropods: A matter of temporal baseline? *Peer Community Journal*, 2, article e33. <https://doi.org/10.1101/2022.02.09.479422>
- Duchenne, F., Wüest, R. O., & Graham, C. H. (2022). Seasonal structure of interactions enhances multidimensional stability of mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289, article 20220064. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0064>
- Duelli, P., & Obrist, M. K. (2003). Biodiversity indicators: The choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98(1–3), 87–98. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00072-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00072-0)
- Duffus, N. E., & Morimoto, J. (2022). Current conservation policies in the UK and Ireland overlook endangered insects and are taxonomically biased towards Lepidoptera. *Biological Conservation*, 266, article 109464. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109464>
- Dumont, A. M., Wartenberg, A. C., & Baret, P. V. (2021). Bridging the gap between the agroecological ideal and its implementation into practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 41, article 32. <https://doi.org/10.1007/s13593-021-00666-3>
- Dunn, L., Lequerica, M., Reid, C. R., & Latty, T. (2020). Dual ecosystem services of syrphid flies (Diptera: Syrphidae): pollinators and biological control agents. *Pest Management Science*, 76(6), 1973–1979. <https://doi.org/10.1002/ps.5807>
- Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., Journet, E.-P., Aubertot, J.-N., Savary, S., Bergez, J.-E., & Sarthou, J. P. (2015). How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1259–1281. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1>
- Dussaix, C. (2013). *Syrphes de la Sarthe – Éthologie, écologie, répartition et développement larvaire (Diptera, Syrphidae)* (Vol. 9). Invertébrés armoricains, les Cahiers du GRETTA.
- Dyer, A. G., Rosa, M. G. P., & Reser, D. H. (2008). Honeybees can recognise images of complex natural scenes for use as potential landmarks. *Journal of Experimental Biology*, 211(8), 1180–1186. <https://doi.org/10.1242/jeb.016683>
- Ebeling, A., Klein, A.-M., Schumacher, J., Weisser, W. W., & Tschardtke, T. (2008). How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos*, 117(12), 1808–1815. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16819.x>
- Egerer, M., & Kowarik, I. (2020). Confronting the modern gordian knot of urban beekeeping. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(11), 956–959. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.07.012>

- Eriksson, O. (1993). The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68(2), 371–374. <https://doi.org/10.2307/3544854>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M., & Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes: Heterogeneity and biodiversity. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Faiq, C., Fuzeau, V., Cahuzac, E., Allaire, G., Therond, O., Bortzmeyer, M., & Bonnet, X. (2013). *Les prairies permanentes: Évolution des surfaces en France - Analyse à travers le Registre Parcellaire Graphique* (96; Études et documents, p. 14). Service de l'Économie, de l'Évaluation et de l'Intégration du Développement Durable (SEEIDD) du Commissariat Général au Développement Durable (CGDD).
- Fairhurst, S. M., Cole, L. J., Kocarkova, T., Jones-Morris, C., Evans, A., & Jackson, G. (2021). Agronomic traits in oilseed rape (*Brassica napus*) can predict foraging resources for insect pollinators. *Agronomy*, 11(3), article 440. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030440>
- Falk, S. J., & Lewington, R. (2015). *Field guide to the bees of Great Britain and Ireland* (Première édition). British Wildlife Publishing.
- Fantinato, E., Del Vecchio, S., & Buffa, G. (2019). The co-occurrence of different grassland communities increases the stability of pollination networks. *Flora*, 255, 11–17. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.03.017>
- FAO. (2021). *FAOSTAT statistical database*. <https://www.fao.org/faostat/fr/#home> [consulté le 29/07/2023]
- FAO. (2023). *Crop prospects and food situation #2, July 2023*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc6806en>
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2013). What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks? *Ecological Indicators*, 31, 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.025>
- Ferrer-Paris, J. R., Sánchez-Mercado, A., Vilorio, Á. L., & Donaldson, J. (2013). Congruence and diversity of butterfly-host plant associations at higher taxonomic levels. *PLoS ONE*, 8(5), article e63570. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063570>
- Földesi, R., & Kovács-Hostyánszki, A. (2014). Hoverfly (Diptera: Syrphidae) community of a cultivated arable field and the adjacent hedgerow near Debrecen, Hungary. *Biologia*, 69(3), 381–388. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0315-y>
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2005). Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, 4(1), article e1. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>
- Fontaine, C., Thébault, E., & Dajoz, I. (2009). Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3027–3033. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0635>
- Forrest, J. R. K., Thorp, R. W., Kremen, C., & Williams, N. M. (2015). Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 706–715. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12433>
- Fortel, L. (2014). *Ecologie et conservation des abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation*. Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse.
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79, 811–817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x>
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T. A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., Wiedenhoft, M., Simmons, S., Allen, P., Altieri, M., Flora, C., & Poincelot, R.

(2003). Agroecology: The ecology of food systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 22(3), 99–118. [https://doi.org/10.1300/J064v22n03\\_10](https://doi.org/10.1300/J064v22n03_10)

Frankie, G. W., Thorp, R. W., Hernandez, J., Rizzardi, M., Ertter, B., Pawelek, J. C., Witt, S. L., Schindler, M., Coville, R., & Wojcik, V. A. (2009). Native bees are a rich natural resource in urban California gardens. *California Agriculture*, 63(3), 113–120. <https://doi.org/10.3733/ca.v063n03p113>

FRB. (2016). *Les acteurs français se mobilisent pour les pollinisateurs – Plus de 250 initiatives en faveur des pollinisateurs mises en regard de l'Évaluation de l'IPBES* (Série FRB, Expertise et synthèse, COS, p. 52). Comité français pour l'IPBES.

Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1), 238–243. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.029>

Frier, S. D., Somers, C. M., & Sheffield, C. S. (2016). Comparing the performance of native and managed pollinators of Haskap (*Lonicera caerulea*: Caprifoliaceae), an emerging fruit crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 219, 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.12.011>

Fründ, J., Linsenmair, K. E., & Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, 119(10), 1581–1590. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18450.x>

Gaba, S., Bretagnolle, F., Rigaud, T., & Philippot, L. (2014). Managing biotic interactions for ecological intensification of agroecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, article 29. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00029>

Gaba, S., Cheviron, N., Perrot, T., Piutti, S., Gautier, J.-L., & Bretagnolle, V. (2020). Weeds enhance multifunctionality in arable lands in South-West of France. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, article 71. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00071>

Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, S., Guillemin, J.-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., & Reboud, X. (2017). Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: A review of current knowledge. *Weed Research*, 57(3), 123–147. <https://doi.org/10.1111/wre.12245>

Gabriel, D., Sait, S. M., Kunin, W. E., & Benton, T. G. (2013). Food production vs. biodiversity: Comparing organic and conventional agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 355–364. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12035>

Gadom, S., & Roux-Fouillet, J.-M. (2016). *Plan national d'actions «France Terre de pollinisateurs» pour la préservation des abeilles et des insectes pollinisateurs sauvages* (Office Pour les Insectes et leur Environnement, p. 136). Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie.

Gadom, S., Simon, A., Bayan, T., & Vandeweghe, R. (2022). *Identification des insectes pollinisateurs sauvages fréquentant les jachères messicoles et optimisation de leur composition floristique* (Rapport final 2021-2022, p. 194). Office pour les insectes et leur environnement.

Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68(3), 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>

Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Carvalho, L. G., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Greenleaf, S. S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Potts, S. G., Ricketts, T. H., Szentgyörgyi, H., Klein, A. M. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits: Habitat isolation and pollination stability. *Ecology Letters*, 14(10), 1062–1072. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x>

- 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., Dudenhoffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Klein, A. M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339(6127), 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Garnier, E., & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Gathmann, A., & Tschardt, T. (2002). Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 71(5), 757–764. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00641.x>
- Geldmann, J., & González-Varo, J. P. (2018). Conserving honey bees does not help wildlife. *Science*, 359(6374), 392–393. <https://doi.org/10.1126/science.aar2269>
- Gerland, P., Raftery, A. E., Ševčíková, H., Li, N., Gu, D., Spoorenberg, T., Alkema, L., Fosdick, B. K., Chunn, J., Lalic, N., Bay, G., Buettner, T., Heilig, G. K., & Wilmoth, J. (2014). World population stabilization unlikely this century. *Science*, 346(6206), 234–237. <https://doi.org/10.1126/science.1257469>
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., & 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>
- Geslin, B., Le Féon, V., Kuhlmann, M., Vaissière, B. E., & Dajoz, I. (2016). The bee fauna of large parks in downtown Paris, France. *Annales de La Société Entomologique de France (N.S.)*, 51(5–6), 487–493. <https://doi.org/10.1080/00379271.2016.1146632>
- Gezon, Z. J., Wyman, E. S., Ascher, J. S., Inouye, D. W., & Irwin, R. E. (2015). The effect of repeated, lethal sampling on wild bee abundance and diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1044–1054. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12375>
- Ghazoul, J. (2005). Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 367–373. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.026>
- Giannini, T. C., Garibaldi, L. A., Acosta, A. L., Silva, J. S., Maia, K. P., Saraiva, A. M., Guimarães, P. R., & Kleinert, A. M. P. (2015). Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant–bee networks. *PLoS ONE*, 10(9), article e0137198. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137198>
- Gibbs, J., Brady, S. G., Kanda, K., & Danforth, B. N. (2012). Phylogeny of halictine bees supports a shared origin of eusociality for *Halictus* and *Lasioglossum* (Apoidea: Anthophila: Halictidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(3), 926–939. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.08.013>
- Gill, R. J., Baldock, K. C. R., Brown, M. J. F., Cresswell, J. E., Dicks, L. V., Fountain, M. T., Garratt, M. P. D., Gough, L. A., Heard, M. S., Holland, J. M., Ollerton, J., Stone, G. N., Tang, C. Q., Vanbergen, A. J., Vogler, A. P., Woodward, G., Arce, A. N., Boatman, N. D., Brand-Hardy, R., Breeze, T. D., Green, M., Hartfield, C. M., O'Connor, R. S., Osborne, J. L., Phillips, J., Sutton, P. B., & Potts, S. G. (2016). Protecting an ecosystem service. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 54, pp. 135–206). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.10.007>
- Gillespie, C. S. (2015). Fitting heavy tailed distributions: The *powerLaw* package. *Journal of Statistical Software*, 64(2), 1–16. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i02>
- Glossaire INRAE. (2017). *Un glossaire pour une compréhension mutuelle*. <https://www6.inrae.fr/informed-foresterra/Actualites/Glossaire> [consulté le 12/07/2023]
- Godfray, H. C. J., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., Nisbett, N., Pretty, J., Robinson, S., Toulmin, C., & Whiteley, R. (2010). The future of the global food system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1554), 2769–2777. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0180>

- Golding, Y. C., & Edmunds, M. (2000). Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1446), 903–909. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1088>
- González-Varo, J. P., & Traveset, A. (2016). The labile limits of forbidden interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(9), 700–710. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.009>
- Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 1–26. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355>
- Goulson, D. (2014). *A Sting in the Tale: My Adventures with Bumblebees* (Première édition). Picador.
- Goulson, D., Lepais, O., O'Connor, S., Osborne, J. L., Sanderson, R. A., Cussans, J., Goffe, L., & Darvill, B. (2010). Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival: Landscape effects on bumblebee nest survival. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1207–1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01872.x>
- Goulson, D., Lye, G. C., & Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 53(1), 191–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>
- Goulson, D., & Sparrow, K. R. (2009). Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation*, 13(2), 177–181. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9140-y>
- Grassini, P., Eskridge, K. M., & Cassman, K. G. (2013). Distinguishing between yield advances and yield plateaus in historical crop production trends. *Nature Communications*, 4, article 2918. <https://doi.org/10.1038/ncomms3918>
- Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W., & Balmford, A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307(5709), 550–555. <https://doi.org/10.1126/science.1106049>
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Guimarães Jr, P. R., Jordano, P., & Thompson, J. N. (2011). Evolution and coevolution in mutualistic networks: Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters*, 14(9), 877–885. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01649.x>
- Guimarães Jr, P. R., Sazima, C., dos Reis, S. F., & Sazima, I. (2007). The nested structure of marine cleaning symbiosis: Is it like flowers and bees? *Biology Letters*, 3(1), 51–54. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0562>
- Habel, J. C., Ulrich, W., Biburger, N., Seibold, S., & Schmitt, T. (2019). Agricultural intensification drives butterfly decline. *Insect Conservation and Diversity*, 12, 289–295. <https://doi.org/10.1111/icad.12343>
- Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M. A. M., Brown, L. E., Carstensen, D. W., Alves-Dos-Santos, I., Dupont, Y. L., Edwards, F. K., Genini, J., Guimarães, P. R., Jenkins, G. B., Jordano, P., Kaiser-Bunbury, C. N., Ledger, M. E., Maia, K. P., Marquitti, F. M. D., Mclaughlin, Ó., Morellato, L. P. C., O'Gorman E. J., Trøjelsgaard, K., Tylianakis, J. M., Vidal, M. M., Woodward, G., & Olesen, J. M. (2012). Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 46, pp. 89–210). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>
- Hall, D. M., & Steiner, R. (2019). Insect pollinator conservation policy innovations at subnational levels: Lessons for lawmakers. *Environmental Science & Policy*, 93, 118–128. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.12.026>
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., & de Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12(10), article e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>

- Hanson, T. (2018). *Buzz: The nature and necessity of bees* (Edition illustrée). Basic Books.
- Harmon-Threatt, A. (2020). Influence of nesting characteristics on health of wild bee communities. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 39–56. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-024955>
- Harrington, R., Anton, C., Dawson, T. P., de Bello, F., Feld, C. K., Haslett, J. R., Kluvánková-Oravská, T., Kontogianni, A., Lavorel, S., Luck, G. W., Rounsevell, M. D. A., Samways, M. J., Settele, J., Skourtos, M., Spangenberg, J. H., Vandewalle, M., Zobel, M., & Harrison, P. A. (2010). Ecosystem services and biodiversity conservation: Concepts and a glossary. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2773–2790. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9834-9>
- Heal, J. (1982). Colour patterns of Syrphidae: IV. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax*. *Heredity*, 49, 95–109. <https://doi.org/10.1038/hdy.1982.68>
- Hegland, S. J., & Totland, Ø. (2005). Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*, 145(4), 586–594. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0165-6>
- Henckel, L., Börger, L., Meiss, H., Gaba, S., & Bretagnolle, V. (2015). Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), article 20150002. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0002>
- Henry, M., & Rodet, G. (2018). Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Scientific Reports*, 8(1), article 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>
- 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. (2020). Gradual replacement of wild bees by honeybees in flowers of the Mediterranean Basin over the last 50 years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287, article 20192657. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.2657>
- Hilgers, L., Herder, F., Hadiaty, R. K., & Pfaender, J. (2018). Alien attack: Trophic interactions of flowerhorn cichlids with endemics of ancient Lake Matano (Sulawesi, Indonesia). *Evolutionary Ecology Research*, 19, 575–590. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:91770807>
- Hill, S. B., & MacRae, R. J. (1996). Conceptual framework for the transition from conventional to sustainable agriculture. *Journal of Sustainable Agriculture*, 7(1), 81–87. [https://doi.org/10.1300/J064v07n01\\_07](https://doi.org/10.1300/J064v07n01_07)
- Hines, H. M., & Hendrix, S. D. (2005). Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: Effects of local and landscape floral resources. *Environmental Entomology*, 34(6), 1477–1484. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.6.1477>
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Tallowin, J., Thompson, K., Díaz, S., Cabido, M., Grime, J. P., Wilson, P. J., Band, S. R., Bogard, A., Cabido, R., Cáceres, D., Castro-Díez, P., Ferrer, C., Maestro-Martínez, M., Pérez-Rontomé, M. C., Charles, M., Cornelissen, J. H. C., Dabbert, S., Pérez-Harguindeguy, N., Krimly, T., Sijtsma, F. J., Strijker, D., Vendramini, F., Guerrero-Campo, J., Jones, G., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Villar-Salvador, P., & Zak, M. R. (2005). How much will it cost to save grassland diversity? *Biological Conservation*, 122(2), 263–273. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.016>
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2283–2291. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>
- Holland, J. M., Thomas, C. F. G., Birkett, T., Southway, S., & Oaten, H. (2005). Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 1140–1152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01083.x>

- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6(2), 65–70. <https://www.jstor.org/stable/4615733>
- Holzschuh, A., Dormann, C. F., Tscharntke, T., & Steffan-Dewenter, I. (2013). Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia*, 172(2), 477–484. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2515-5>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., & Tscharntke, T. (2007). Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: Effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology*, 44, 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2008). Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, 117(3), 354–361. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16303.x>
- Howard, D. C., Watkins, J. W., Clarke, R. T., Barnett, C. L., & Stark, G. J. (2003). Estimating the extent and change in broad habitats in Great Britain. *Journal of Environmental Management*, 67(3), 219–227. [https://doi.org/10.1016/S0301-4797\(02\)00175-5](https://doi.org/10.1016/S0301-4797(02)00175-5)
- Howlett, B. G., Lankin-Vega, G. O., & Jesson, L. K. (2019). *Bombus terrestris*: A more efficient but less effective pollinator than *Apis mellifera* across surveyed white clover seed fields. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 47(1), 32–47. <https://doi.org/10.1080/01140671.2018.1466341>
- Hoyle, M., & Cresswell, J. E. (2007). The effect of wind direction on cross-pollination in wind-pollinated GM crops. *Ecological Applications*, 17(4), 1234–1243. <https://doi.org/10.1890/06-0569>
- Huber, M. (2018). Resource geographies I: Valuing nature (or not). *Progress in Human Geography*, 42(1), 148–159. <https://doi.org/10.1177/0309132516670773>
- Hudewenz, A., & Klein, A. (2015). Red mason bees cannot compete with honey bees for floral resources in a cage experiment. *Ecology and Evolution*, 5(21), 5049–5056. <https://doi.org/10.1002/ece3.1762>
- Hussain, R. I., Walcher, R., Brandl, D., Arnberger, A., Zaller, J. G., & Frank, T. (2018). Efficiency of two methods of sampling used to assess the abundance and species diversity of adult Syrphidae (Diptera) in mountainous meadows in the Austrian and Swiss Alps. *European Journal of Entomology*, 115, 150–156. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.014>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- IEEP. (2019). *Member States initiatives to support wild pollinators populations: France* (p. 16). IEEP for the European Commission.
- INRAE. (2021). *Agriculture biologique : Vers un changement d'échelle* (Dossier de presse, p. 35).
- INSEE. (2021). *Identité agricole des régions* (Fiche 3.2.; La France et ses territoires – Insee Références, pp. 122–123). INSEE.
- IPBES. (2016). *The assessment report on pollinators, pollination and food production: Summary for policymakers*. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- IPBES (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services*. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio E.S., H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y. J. Shin, I. J. Visseren-Hamakers, K. J. Willis, and C. N. Zayas (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages.

- James, A., Pitchford, W., & Plank, M. (2012). Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature*, 487, 227–230. <https://doi.org/10.1038/nature11214>
- 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. *Landscape Ecology*, 24(4), 547–555. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9331-2>
- Jauker, F., & Wolters, V. (2008). Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia*, 156(4), 819–823. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1034-x>
- Javorek, S. K., Mackenzie, K. E., & Vander Kloet, S. P. (2002). Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on Lowbush Blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*). *Annals of the Entomological Society of America*, 95(3), 345–351. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2002\)095\[0345:CPEABH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2002)095[0345:CPEABH]2.0.CO;2)
- Johnson, S., Domínguez-García, V., & Muñoz, M. (2013). Factors determining nestedness in complex networks. *PLoS ONE*, 8, article e74025. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074025>
- Johst, K., Drechsler, M., Thomas, J., & Settele, J. (2006). Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology*, 43(2), 333–342. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01125.x>
- Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30(12), 1883–1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763>
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1), 69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Junker, R. R., Blüthgen, N., Brehm, T., Binkenstein, J., Paulus, J., Martin Schaefer, H., & Stang, M. (2013). Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology*, 27(2), 329–341. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12005>
- Junker, R. R., Daehler, C. C., Dötterl, S., Keller, A., & Blüthgen, N. (2011). Hawaiian ant-flower networks: Nectar-thieving ants prefer undefended native over introduced plants with floral defenses. *Ecological Monographs*, 81(2), 295–311. <https://doi.org/10.1890/10-1367.1>
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B., & Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: A quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13(4), 442–452. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01437.x>
- Kallis, G., Gómez-Baggethun, E., & Zografos, C. (2013). To value or not to value? That is not the question. *Ecological Economics*, 94, 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2013.07.002>
- Kearns, C. A. (2001). North American Dipteran pollinators: assessing their value and conservation status. *Conservation Ecology*, 5(1), article 5. <https://doi.org/10.5751/ES-00262-050105>
- Kleijn, D., & Sutherland, W. J. (2003). How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 40, 947–969. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00868.x>
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L. G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M'Gonigle, L. K., Rader, R., Ricketts, T. H., Williams, N. M., Lee Adamson, N., Ascher, J. S., Báldi, A., Batáry, P., Benjamin, F., Biesmeijer, J. C., Blitzer, E. J., Bommarco, R., Brand, M. R., Bretagnolle, V., Button, L., Cariveau, D. P., Chifflet, R., Colville, J. F., Danforth, B. N., Elle, E., Garratt, M. P. D., Herzog, F., Holzschuh, A., Howlett, B. G., Jauker, F., Jha, S., Knop, E., Krewenka, K. M., Le Féon, V., Mandelik, Y., May, E. A., Park, M. G., Pisanty, G., Reemer, M., Riedinger, V., Rollin, O., Rundlöf, M., Sardiñas, H. S., Scheper, J., Sciligo, A. R., Smith, H. G., Steffan-Dewenter, I., Thorp, R., Tschamtkke, T., Verhulst, J., Viana, B. F., Vaissière, B. E., Veldtman, R., Westphal, C. & Potts, S. G. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient



argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications*, 6(1), article 7414. <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>

Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tschamtker, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>

Knop, E., Kleijn, D., Herzog, F., & Schmid, B. (2006). Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 43, 120–127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01113.x>

Kohsaka, R., Park, M. S., & Uchiyama, Y. (2017). Beekeeping and honey production in Japan and South Korea: Past and present. *Journal of Ethnic Foods*, 4(2), 72–79. <https://doi.org/10.1016/j.jef.2017.05.002>

Kones, J. K., Soetaert, K., Van Oevelen, D., & Owino, J. (2009). Are network indices robust indicators of food web functioning? A Monte Carlo approach. *Ecological Modelling*, 220, 370–382. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.10.012>

Kovács-Hostyánszki, A., Földesi, R., Báldi, A., Endrédi, A., & Jordán, F. (2019). The vulnerability of plant-pollinator communities to honeybee decline: A comparative network analysis in different habitat types. *Ecological Indicators*, 97, 35–50. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.047>

Krahner, A., Schmidt, J., Maixner, M., Porten, M., & Schmitt, T. (2021). Evaluation of four different methods for assessing bee diversity as ecological indicators of agro-ecosystems. *Ecological Indicators*, 125, article 107573. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107573>

Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology?: Ecology of ecosystem services. *Ecology Letters*, 8(5), 468–479. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x>

Kremen, C., Williams, N. M., & Thorp, R. W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(26), 16812–16816. <https://doi.org/10.1073/pnas.262413599>

Krunić, M., & Stanisavljević, L. (2006). Augmentation of managed populations of *Osmia cornuta* and *O. rufa* (Hymenoptera: Megachilidae) in Southeastern Europe. *European Journal of Entomology*, 103(3), 695–697. <https://doi.org/10.14411/eje.2006.091>

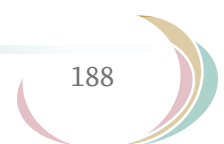
Kuhlmann, M., Ascher, J. S., Dathe, H. H., Ebmer, A. W., Hartmann, P., Michez, D., Müller, A., Patiny, S., Pauly, A., Praz, C., Rasmont, P., Risch, S., Scheuchl, E., Schwarz, M., Terzo, M., Williams, P. H., Amiet, F., Baldock, D., Berg, Ø., Bogusch, P., Calabuig, I., Cederberg, B., Gogala, A., Gusenleitner, F., Josan, Z., Madsen, H. B., Nilsson, A., Ødegaard, F., Ortiz-Sanchez, J., Paukkunen, J., Pawlikowski, T., Quaranta, M., Roberts, S. P. M., Sáropataki, M., Schwenninger, H. R., Smit, J., Söderman, G., & Tomozei, B. (2015). Checklist of the Western Palaearctic bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). [https://westpalbees.myspecies.info/\[consulté le 11/07/2023\]](https://westpalbees.myspecies.info/[consulté%20le%2011/07/2023])

Labonté, A., Monticelli, L. S., Turpin, M., Felten, E., Laurent, E., Matejicek, A., Biju-Duval, L., Ducourtieux, C., Vieren, E., Deytieux, V., Cordeau, S., Bohan, D., & Vanbergen, A. J. (2023). Individual flowering phenology shapes plant-pollinator interactions across ecological scales affecting plant reproduction. *Ecology and Evolution*, 13(1), article e9707. <https://doi.org/10.1002/ece3.9707>

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

Landi, P., Minoarivelo, H. O., Brännström, Å., Hui, C., & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: A review of the theory. *Population Ecology*, 60(4), 319–345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>

Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., & Dormann, C. F. (2012). Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS ONE*, 7(4), article e35954. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035954>



- Lázaro, A., Müller, A., Ebmer, A. W., Dathe, H. H., Scheuchl, E., Schwarz, M., Risch, S., Pauly, A., Devalez, J., Tscheulin, T., Gómez-Martínez, C., Pappas, E., Pickering, J., Waser, N. M., & Petanidou, T. (2021). Impacts of beekeeping on wild bee diversity and pollination networks in the Aegean Archipelago. *Ecography*, *44*(9), 1353–1365. <https://doi.org/10.1111/ecog.05553>
- Le Driant, F. (2019). *Flore Alpes*. <https://www.florealpes.com> [consulté le 03/05/2023]
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B. E., & Baudry, J. (2013). Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *166*, 94–101. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.020>
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettire, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., & Burel, F. (2010). Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *137*(1–2), 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.01.015>
- Leandro, C., Jay-Robert, P., & Vergnes, A. (2017). Bias and perspectives in insect conservation: A European scale analysis. *Biological Conservation*, *215*, 213–224. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.033>
- Lessard, J.-P., Belmaker, J., Myers, J. A., Chase, J. M., & Rahbek, C. (2012). Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology & Evolution*, *27*(11), 600–607. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.006>
- Lewis, R. J., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. (2016). Estimating dark diversity and species pools: An empirical assessment of two methods. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(1), 104–113. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12443>
- Liao, J., Bearup, D., & Strona, G. (2022). A patch-dynamic metacommunity perspective on the persistence of mutualistic and antagonistic. *Ecology*, *103*(6), article e3686. <https://doi.org/10.1002/ecs.3686>
- Lindström, L. I., & Hernández, L. F. (2015). Developmental morphology and anatomy of the reproductive structures in sunflower (*Helianthus annuus*): A unified temporal scale. *Botany*, *93*(5), 307–316. <https://doi.org/10.1139/cjb-2014-0245>
- 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 of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1843), article 20161641. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1641>
- Liu, Y., Pan, X., & Li, J. (2015). A 1961–2010 record of fertilizer use, pesticide application and cereal yields: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *35*(1), 83–93. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0259-9>
- Loconto, A., Desquilbet, M., Moreau, T., Couvet, D., & Dorin, B. (2020). The land sparing – land sharing controversy: Tracing the politics of knowledge. *Land Use Policy*, *96*, article 103610. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2018.09.014>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, *294*(5543), 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lorenz, S., & Stark, K. (2015). Saving the honeybees in Berlin? A case study of the urban beekeeping boom. *Environmental Sociology*, *1*(2), 116–126. <https://doi.org/10.1080/23251042.2015.1008383>
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, *107*(2), 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Loy, X., & Brosi, B. J. (2022). The effects of pollinator diversity on pollination function. *Ecology*, *103*(4), article e3631. <https://doi.org/10.1002/ecs.3631>
- Lucas, A., Bodger, O., Brosi, B. J., Ford, C. R., Forman, D. W., Greig, C., Hegarty, M., Neyland, P. J., & de Vere, N. (2018). Generalisation and specialisation in hoverfly (Syrphidae) grassland pollen transport networks

revealed by DNA metabarcoding. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1008–1021. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12828>

Ma, A., Lu, X., Gray, C., Raybould, A., Tamaddoni-Nezhad, A., Woodward, G., & Bohan, D. A. (2019). Ecological networks reveal resilience of agro-ecosystems to changes in farming management. *Nature Ecology & Evolution*, 3(2), 260–264. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0757-2>

Macfadyen, S., Gibson, R. H., Symondson, W. O. C., & Memmott, J. (2011). Landscape structure influences modularity patterns in farm food webs: Consequences for pest control. *Ecological Applications*, 21(2), 516–524. <https://doi.org/10.1890/09-2111.1>

MacInnis, G., Normandin, E., & Ziter, C. D. (2023). Decline in wild bee species richness associated with honey bee (*Apis mellifera* L.) abundance in an urban ecosystem. *PeerJ*, 11, article e14699. <https://doi.org/10.7717/peerj.14699>

Mackowiak, C. (2009). *Le déclin de l'abeille domestique Apis mellifera en France*. Université Nancy-I.

MacPhail, V. J., Richardson, L. L., & Colla, S. R. (2019). Incorporating citizen science, museum specimens, and field work into the assessment of extinction risk of the American Bumble bee (*Bombus pensylvanicus* De Geer 1773) in Canada. *Journal of Insect Conservation*, 23(3), 597–611. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00152-y>

Magrach, A., González-Varo, J. P., Boiffier, M., Vilà, M., & Bartomeus, I. (2017). Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nature Ecology & Evolution*, 1(9), 1299–1307. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0249-9>

Magrach, A., Holzschuh, A., Bartomeus, I., Riedinger, V., Roberts, S. P. M., Rundlof, M., Vujic, A., Wickens, J. B., Wickens, V. J., Bommarco, R., Gonzalez-Varo, J. P., Potts, S. G., Smith, H. G., Steffan-Dewenter, I., & Vila, M. (2018). Plant–pollinator networks in semi-natural grasslands are resistant to the loss of pollinators during blooming of mass-flowering crops. *Ecography*, 41(1), 62–74. <https://doi.org/10.1111/ecog.02847>

Mahon, N., & Hodge, S. (2022). Evaluating the effects of observation period, floral density, and weather conditions on the consistency and accuracy of timed pollinator counts. *Journal of Pollination Ecology*, 32, 124–138. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2022\)699](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2022)699)

Malézieux, E., Beillouin, D., & Makowski, D. (2022). *Mieux nourrir la planète: Diversifier les cultures pour construire des systèmes alimentaires durables* (58; Perspectives, p. 4). CIRAD. <https://doi.org/10.19182/perspective/36931>

Malinowska, E., Jankowski, K., Sosnowski, J., & Wiśniewska-Kadżajan, B. (2015). Pesticide residues in cereal crop grains in Poland in 2013. *Environmental Monitoring and Assessment*, 187(6), article 329. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4566-7>

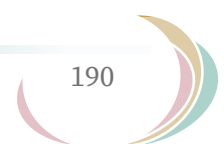
Mallinger, R. E., Gaines-Day, H. R., & Gratton, C. (2017). Do managed bees have negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PLoS ONE*, 12(12), article e0189268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189268>

Mammola, S., Riccardi, N., Prié, V., Correia, R., Cardoso, P., Lopes-Lima, M., & Sousa, R. (2020). Towards a taxonomically unbiased European Union biodiversity strategy for 2030. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1940), article 20202166. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2166>

Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., & Kremen, C. (2012). Complementary habitat use by wild bees in agromorphological landscapes. *Ecological Applications*, 22(5), 1535–1546. <https://doi.org/doi:10.1890/11-1299.1>

Marcacci, G., Grass, I., Rao, V. S., Kumar, S. S., Tharini, K. B., Belavadi, V. V., Nölke, N., Tschardt, T., & Westphal, C. (2022). Functional diversity of farmland bees across rural–urban landscapes in a tropical megacity. *Ecological Applications*, 32(8), article e2699. <https://doi.org/10.1002/eap.2699>

Mariani, M. S., Ren, Z.-M., Bascompte, J., & Tessone, C. J. (2019). Nestedness in complex networks: Observation, emergence, and implications. *Physics Reports*, 813, 1–90. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2019.04.001>



- Marmarot, J., Rodriguez, A., & Mouchart, A. (2011). *Mauvaises herbes des cultures*. Association de Coordination Technique Agricole.
- Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2015). Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>
- Massol, F., & Petit, S. (2013). Interaction Networks in Agricultural Landscape Mosaics. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 49, pp. 291–338). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00005-6>
- Mathiasson, M. E., & Rehan, S. M. (2020). Wild bee declines linked to plant–pollinator network changes and plant species introductions. *Insect Conservation and Diversity*, 13(6), 595–605. <https://doi.org/10.1111/icad.12429>
- Matsuzawa, T., & Kohsaka, R. (2021). Status and trends of urban beekeeping regulations: A global review. *Earth*, 2(4), 933–942. <https://doi.org/10.3390/earth2040054>
- Maxwell, S., Fuller, R., Brooks, T., & Watson, J. (2016). The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536, 143–145. <https://doi.org/10.1038/536143a>
- McCravy, K. W. (2018). A review of sampling and monitoring methods for beneficial arthropods in agroecosystems. *Insects*, 9(4), article 170. <https://doi.org/10.3390/insects9040170>
- McCravy, K. W., Geroff, R. K., & Gibbs, J. (2019). Bee (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) functional traits in relation to sampling methodology in a restored tallgrass prairie. *Florida Entomologist*, 102(1), 134–140. <https://doi.org/10.1653/024.102.0122>
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. V. (2007). Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10(8), 710–717. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Mesquida, J., Pham-Délégue, M., Marilleau, R., Le Métayer, M., & Renard, M. (1991). La sécrétion nectarifère des fleurs de cybrides mâles-stériles de colza d’hiver (*Brassica napus* L.). *Agronomie*, 11(3), 217–227. <https://doi.org/10.1051/agro:19910308>
- Metera, E., Sakowski, T., Słoniewski, K., & Romanowicz, B. (2010). Grazing as a tool to maintain biodiversity of grassland – a review. *Animal Science Papers and Reports*, 28(4), 315–334. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:59353686>
- Meunier, J.-Y., Geslin, B., Issertes, M., Mahé, G., Vyghen, F., Labrique, H., Dutour, Y., Poncet, V., Migliore, J., & Nève, G. (2023). Apoidea of the collections of Lyon, Aix-en-Provence, Marseille and Toulon Museums of Natural History (France). *Biodiversity Data Journal*, 11, article e99650. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e99650>
- Meyer, S., Wesche, K., Krause, B., & Leuschner, C. (2013). Dramatic losses of specialist arable plants in Central Germany since the 1950s/60s – A cross-regional analysis. *Diversity and Distributions*, 19(9), 1175–1187. <https://doi.org/10.1111/ddi.12102>
- Michener, C. D. (1974). *The social behavior of the bees: A comparative study*. Belknap Press of Harvard University Press.
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (Seconde édition). Johns Hopkins University Press.
- Moerman, R., Vanderplanck, M., Fournier, D., Jacquemart, A.-L., & Michez, D. (2017). Pollen nutrients better explain bumblebee colony development than pollen diversity. *Insect Conservation and Diversity*, 10(2), 171–179. <https://doi.org/10.1111/icad.12213>

- Montero-Castaño, A., Koch, J. B. U., Lindsay, T. T., Love, B., Mola, J. M., Newman, K., & Sharkey, J. K. (2022). Pursuing best practices for minimizing wild bee captures to support biological research. *Conservation Science and Practice*, 4(7), article e12734. <https://doi.org/10.1111/csp2.12734>
- Moore, D. (2001). Honey bee circadian clocks: Behavioral control from individual workers to whole-colony rhythms. *Journal of Insect Physiology*, 47(8), 843–857. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00057-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00057-9)
- Moore, L. G., & Kosut, M. (2013). *Buzz: Urban beekeeping and the power of the bee*. New York University Press.
- Moquet, L., Laurent, E., Bacchetta, R., & Jacquemart, A.-L. (2018). Conservation of hoverflies (Diptera, Syrphidae) requires complementary resources at the landscape and local scales. *Insect Conservation and Diversity*, 11(1), 72–87. <https://doi.org/10.1111/icad.12245>
- Morandin, L. A., & Kremen, C. (2013). Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecological Applications*, 23(4), 829–839. <https://doi.org/10.1890/12-1051.1>
- Morris, M. G. (2000). The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*, 95, 129–142. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00028-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00028-8)
- Morrison, B. M. L., Brosi, B. J., & Dirzo, R. (2020). Agricultural intensification drives changes in hybrid network robustness by modifying network structure. *Ecology Letters*, 23(2), 359–369. <https://doi.org/10.1111/ele.13440>
- Morse, R. A. (1991). Honeybees forever. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(10), 337–338. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90043-W](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90043-W)
- Mudri-Stojnić, S., Andrić, A., Markov-Ristić, Z., Aleksandar, Đ., & Vujić, A. (2021). Contribution to the knowledge of the bee fauna (Hymenoptera, Apoidea, Anthophila) in Serbia. *ZooKeys*, 1053, 43–105. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1053.67288>
- Müller, A., Diener, S., Schnyder, S., Stutz, K., Sedivy, C., & Dorn, S. (2006). Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee–flower relationships. *Biological Conservation*, 130(4), 604–615. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.023>
- Nardelli, V., D’Amico, V., Ingegno, M., Della Rovere, I., Iammarino, M., Casamassima, F., Calitri, A., Nardiello, D., Li, D., & Quinto, M. (2021). Pesticides contamination of cereals and legumes: Monitoring of samples marketed in Italy as a contribution to risk assessment. *Applied Sciences*, 11(16), article 7283. <https://doi.org/10.3390/app11167283>
- Neal, P. R., Dafni, A., & Giurfa, M. (1998). Floral symmetry and its role in plant–pollinator systems: Terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 345–373. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.345>
- Neyton, S., Abbady, D., & Sarthou, J. P. (2022). *Agroécosystème: Définition*. Dictionnaire d’agroécologie. <https://doi.org/10.17180/ys6m-a511>
- Nichols, R. N., Goulson, D., & Holland, J. M. (2019). The best wildflowers for wild bees. *Journal of Insect Conservation*, 23(5–6), 819–830. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00180-8>
- Nicholson, A. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2(1), 9–65. <https://doi.org/10.1071/ZO9540009>
- Nielsen, A., Steffan-Dewenter, I., Westphal, C., Messinger, O., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., Settele, J., Szentgyörgyi, H., Vaissière, B. E., Vaitis, M., Woyciechowski, M., Bazos, I., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Kunin, W. E., Tscheulin, T., Lamborn, E., & Petanidou, T. (2011). Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: Importance of habitat type and sampling techniques. *Ecological Research*, 26(5), 969–983. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0852-1>
- Nieto, A., Roberts, S. P. M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J. C., Bogusch, P., Dathe, H. H., De la Rúa, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-Sánchez, F. J.,

- Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S. G., Praz, C., Quaranta, M., Michez, D. (2014). *European red list of bees*. Publication Office of the European Union. <https://data.europa.eu/doi/10.2779/77003> [consulté le 19/06/2023]
- Noskiewicz, J. (1936). Die palaearktischen *Colletes*-Arten [*Les Colletes paléarctiques*]. Wydawnictwo Towarzystwa Naukowego we Lwowie.
- Odoux, J.-F., Aupinel, P., Gateff, S., Requier, F., Henry, M., & Bretagnolle, V. (2014). ECOBEE: A tool for long-term honey bee colony monitoring at the landscape scale in West European intensive agroecosystems. *Journal of Apicultural Research*, 53(1), 57–66. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.53.1.05>
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31–43. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2020). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Okuyama, T., & Holland, J. N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, 11(3), 208–216. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01137.x>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2011a). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1706), 725–732. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1371>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Olesen, J. M., Stefanescu, C., & Traveset, A. (2011b). Strong, long-term temporal dynamics of an ecological network. *PLoS ONE*, 6(11), article e26455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026455>
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M., & Crockett, R. (2014). Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science*, 346(6215), 1360–1362. <https://doi.org/10.1126/science.1257259>
- Ollerton, J., Price, V., Armbruster, W. S., Memmott, J., Watts, S., Waser, N. M., Totland, Ø., Goulson, D., Alarcón, R., Stout, J. C., & Tarrant, S. (2012). Overplaying the role of honey bees as pollinators: A comment on Aebi and Neumann (2011). *Trends in Ecology & Evolution*, 27(3), 141–142. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.12.001>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Osytnchyuk, A. Z., & Ponomareva, A. A. (1978). *Chast 6. Anthophoridae in: Panfilov V.V., Osychnyuk A.Z. & Ponomareva A.A. - Opredelitel' nasekomykh evropejskoj chasti SSSR. Tom. III. Pereponchatokrylye. Pervaya chast. Akademiia nauk SSSR.*
- Ouah, S., Latouche, P., & Robin, S. (2022). Motif-based tests for bipartite networks. *Electronic Journal of Statistics*, 16(1), 293–330. <https://doi.org/10.1214/21-EJS1944>
- Pacini, E., Nepi, M., & Vesprini, J. L. (2003). Nectar biodiversity: A short review. *Plant Systematics and Evolution*, 238(1–4), 7–21. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0277-y>
- Packer, L., & Darla-West, G. (2021). Bees: How and why to sample them. In J. C. Santos & G. W. Fernandes (Eds.), *Measuring Arthropod Biodiversity* (pp. 55–83). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-53226-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-53226-0_3)
- Paini, D. R. (2004). Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology*, 29(4), 399–407. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01376.x>

- Palmer, M. W., & Maurer, T. A. (1997). Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science*, 8(2), 235–240. <https://doi.org/10.2307/3237352>
- Park, T. (1954). Experimental studies of interspecies competition II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology*, 27(3), 177–238. <https://doi.org/10.1086/physzool.27.3.30152164>
- Pasher, J., Mitchell, S. W., King, D. J., Fahrig, L., Smith, A. C., & Lindsay, K. E. (2013). Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology*, 28(3), 371–383. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9852-6>
- Patiny, S., & Terzo, M. (2010). *Catalogue et clé des sous-genres et espèces du genre Andrena de Belgique et du nord de la France (Hymenoptera, Apoidea)*. Laboratoire de Zoologie, Université de Mons.
- Payrató-Borràs, C., Hernández, L., & Moreno, Y. (2019). Breaking the spell of nestedness: The entropic origin of nestedness in mutualistic systems. *Physical Review X*, 9(3), article 031024. <https://doi.org/10.1103/PhysRevX.9.031024>
- Payrató-Borràs, C., Hernández, L., & Moreno, Y. (2020). Measuring nestedness: A comparative study of the performance of different metrics. *Ecology and Evolution*, 10(21), 11906–11921. <https://doi.org/10.1002/ece3.6663>
- Pearson, K. (1900). On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 50(302), 157–175. <https://doi.org/10.1080/14786440009463897>
- Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., & Bretagnolle, V. (2018). Bees increase oilseed rape yield under real field conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 266, 39–48. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.020>
- Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., Saintilan, A., & Bretagnolle, V. (2019). Experimental quantification of insect pollination on sunflower yield, reconciling plant and field scale estimates. *Basic and Applied Ecology*, 34, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.09.005>
- Pervanchon, F., & Blouet, A. (2002). *Lexique des qualificatifs de l'agriculture* (45; Courrier de l'environnement de l'INRA, p. 19). ENSAIA, UMR Agronomie et Environnement.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P., & Pantis, J. D. (2008). Long-term observation of a pollination network: Fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization: High plasticity in plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, 11(6), 564–575. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x>
- Petersen, J. D., Reiners, S., & Nault, B. A. (2013). Pollination services provided by bees in pumpkin fields supplemented with either *Apis mellifera* or *Bombus impatiens* or not supplemented. *PLoS ONE*, 8(7), article e69819. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069819>
- Picard, F., Daudin, J.-J., Koskas, M., Schbath, S., & Robin, S. (2008). Assessing the exceptionality of network motifs. *Journal of Computational Biology*, 15(1), 1–20. <https://doi.org/10.1089/cmb.2007.0137>
- Pineda, A., Morales, I., Marcos-García, M. A., & Fereres, A. (2007). Oviposition avoidance of parasitized aphid colonies by the syrphid predator *Episyrphus balteatus* mediated by different cues. *Biological Control*, 42(3), 274–280. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.05.017>
- Pisanty, G., & Mandelik, Y. (2015). Profiling crop pollinators: Life history traits predict habitat use and crop visitation by Mediterranean wild bees. *Ecological Applications*, 25(3), 742–752. <https://doi.org/10.1890/14-0910.1>
- Plantureux, S., & Amiaud, B. (2010). *E-FLORA-sys, a website tool to evaluate agronomical and environmental value of grasslands*. Proceedings 23<sup>rd</sup> EGF General Meeting, Kiel. [eflorasys.univ-lorraine.fr](http://eflorasys.univ-lorraine.fr) [consulté le 07/04/2023]

- Plantureux, S., Pottier, E., & Carrère, P. P. (2012). La prairie permanente: Nouveaux enjeux, nouvelles définitions? *Fourrages*, 211, 181–193. (hal-02651709)
- Pocock, M. J. O., Evans, D. M., & Memmott, J. (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335(6071), 973–977. <https://doi.org/10.1126/science.1214915>
- Pognat, J.-M., & Prost, C. (2021). *Surfaces 2021: Progression des céréales à l'exception du maïs et des orges de printemps, recul des oléagineux, des pommes de terre et des betteraves* (2021–053; AGRESTE Infos Rapides Grandes Cultures et Fourrages, p. 4). Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation - Secrétariat Général - Service de la statistique et de la prospective.
- Poisot, T., Stouffer, D. B., & Kéfi, S. (2016). Describe, understand and predict: Why do we need networks in ecology? *Functional Ecology*, 30(12), 1878–1882. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12799>
- Ponisio, L. C., Gaiarsa, M. P., & Kremen, C. (2017). Opportunistic attachment assembles plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, 20(10), 1261–1272. <https://doi.org/10.1111/ele.12821>
- Porcher, E., & Fontaine, C. (2019). Paysages, pollinisateurs et niveaux de pollinisation. *Paysage, biodiversité fonctionnelle et santé des plantes*, 9-10-275-0345-2. mnhn-02915524, 145–164.
- Portman, Z. M., Bruninga-Socular, B., & Cariveau, D. P. (2020). The state of bee monitoring in the United States: A call to refocus away from bowl traps and towards more effective methods. *Annals of the Entomological Society of America*, 113(5), 337–342. <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa010>
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- 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., & Vanbergen, A. J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540, article 7632. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Power, A. G. (2010). Ecosystem services and agriculture: Tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1554), 2959–2971. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0143>
- Powney, G. D., Carvell, C., Edwards, M., Morris, R. K. A., Roy, H. E., Woodcock, B. A., & Isaac, N. J. B. (2019). Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nature Communications*, 10, article 1018. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08974-9>
- Pywell, R. F., Warman, E. A., Carvell, C., Sparks, T. H., Dicks, L. V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C. N. R., & Sherwood, A. (2005). Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation*, 121(4), 479–494. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.020>
- Pywell, R. F., Warman, E. A., Sparks, T. H., Greatorex-Davies, J. N., Walker, K. J., Meek, W. R., Carvell, C., Petit, S., & Firbank, L. G. (2004). Assessing habitat quality for butterflies on intensively managed arable farmland. *Biological Conservation*, 118(3), 313–325. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.011>
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. <https://www.R-project.org/>
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P. D., Howlett, B. G., Winfree, R., Cunningham, S. A., Mayfield, M. M., Arthur, A. D., Andersson, G. K. S., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Entling, M. H., Foully, B., Freitas, B. M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul, J., Griffin, S. R., Gross, C. L., Herbertsson, L., Herzog, F., Hipólito, J., Jaggard, S., Jauker, F., Klein, A. M., Kleijn, D., Krishnan, S., Lemos, C. Q., Lindström, S. A. M., Mandelík, Y., Monteiro, V. M., Nelson, W., Nilsson, L., Pattemore, D. E., de O. Pereira, N., Pisanty, G., Potts, S. G., Reemer, M., Rundlöf, M., Sheffield, C. S., Scheper, J., Schüepp, C., Smith, H. G., Stanley, D. A., Stout, J. C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Vergara, C. H., Viana, B. F., & Woyciechowski,



- M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 146–151. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112>
- Rader, R., Howlett, B. G., Cunningham, S. A., Westcott, D. A., Newstrom-Lloyd, L. E., Walker, M. K., Teulon, D. A. J., & Edwards, W. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1080–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x>
- Ragué, M. (2021). *Dynamiques spatiale et temporelle des paysages agricoles: Conséquences sur les interactions plantes-pollinisateurs et la pollinisation*. La Rochelle Université.
- Ragué, M., Bretagnolle, V., Martin, O., Perrot, T., Gautier, J.-L., Carpentier, F., & Gaba, S. (2022). Pollination efficiency in farmland landscapes: Exploring the relative roles of spillover, dilution and complementarity between habitats. *Landscape Ecology*, 37(9), 2413–2433. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01482-0>
- Rahimi, E., & Jung, C. (2023). Plant–pollinator metanetworks in fragmented landscapes: A simulation study. *Ecological Processes*, 12, article 29. <https://doi.org/10.1186/s13717-023-00442-z>
- Rands, M. R. W., & Sotherton, N. W. (1986). Pesticide use on cereal crops and changes in the abundance of butterflies on arable farmland in England. *Biological Conservation*, 36(1), 71–82. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(86\)90102-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(86)90102-3)
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21(1), 24–43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)
- Rasmont, P., Devalez, J., Pauly, A., Michez, D., & Radchenko, V. G. (2017). Addition to the checklist of IUCN European wild bees (Hymenoptera: Apoidea). *Annales de La Société Entomologique de France (N.S.)*, 53(1), 17–32. <https://doi.org/10.1080/00379271.2017.1307696>
- Rasmont, P., Ebmer, A. W., Banaszak, J., & van der Zanden, G. (1995). Hymenoptera Apoidea Gallica—Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bulletin de La Société Entomologique de France*, 100, 1–98.
- Rasmont, P., Pauly, A., Terzo, M., Patiny, S., Michez, D., Iserbyt, S., Barbier, Y., & Haubruge, E. (2005). The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. *FAO Report*, 1–18.
- Ray, D. K., Ramankutty, N., Mueller, N. D., West, P. C., & Foley, J. A. (2012). Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications*, 3, article 1293. <https://doi.org/10.1038/ncomms2296>
- Reams, T., & Rangel, J. (2022). Understanding the enemy: A review of the genetics, behavior and chemical ecology of *Varroa destructor*, the parasitic mite of *Apis mellifera*. *Journal of Insect Science*, 22(1), article 18. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab101>
- Reganold, J. P., & Wachter, J. M. (2016). Organic agriculture in the twenty-first century. *Nature Plants*, 2(2), article 15221. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.221>
- Renner, S. S., Graf, M. S., Hentschel, Z., Krause, H., & Fleischmann, A. (2021). High honeybee abundances reduce wild bee abundances on flowers in the city of Munich. *Oecologia*, 195(3), 825–831. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04862-6>
- Requier, F., Odoux, J.-F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A., & Bretagnolle, V. (2015). Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications*, 25(4), 881–890. <https://doi.org/10.1890/14-1011.1>
- 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., Morandin, L. A., Ochieng', A., & Viana, B. F. (2008). Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecology Letters*, 11(5), 499–515. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01157.x>

- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., & Bockstaller, C. (2014). A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecological Indicators*, *45*, 320–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022>
- Riedinger, V., Mitesser, O., Hovestadt, T., Steffan-Dewenter, I., & Holzschuh, A. (2015). Annual dynamics of wild bee densities: Attractiveness and productivity effects of oilseed rape. *Ecology*, *96*(5), 1351–1360. <https://doi.org/10.1890/14-1124.1>
- Rivers-Moore, J., Andrieu, E., Vialatte, A., & Ouin, A. (2020). Wooded semi-natural habitats complement permanent grasslands in supporting wild bee diversity in agricultural landscapes. *Insects*, *11*(11), article 812. <https://doi.org/10.3390/insects11110812>
- Robertson, M. (2012). Measurement and alienation: Making a world of ecosystem services: Measurement and alienation. *Transactions of the Institute of British Geographers*, *37*(3), 386–401. <https://doi.org/10.1111/j.1475-5661.2011.00476.x>
- Rodger, J. G., Bennett, J. M., Razanajatovo, M., Knight, T. M., van Kleunen, M., Ashman, T.-L., Steets, J. A., Hui, C., Arceo-Gómez, G., Burd, M., Burkle, L. A., Burns, J. H., Durka, W., Freitas, L., Kemp, J. E., Li, J., Pauw, A., Vamosi, J. C., Wolowski, M., Xia, J., & Ellis, A. G. (2021). Widespread vulnerability of flowering plant seed production to pollinator declines. *Science Advances*, *7*(42), article eabd3524. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd3524>
- Rollin, O. (2013). *Etude multi-échelle du patron de diversité des abeilles et utilisation des ressources fleuries dans un agrosystème intensif*. Université d'Avignon.
- Rollin, O., Benelli, G., Benvenuti, S., Decourtye, A., Wratten, S. D., Canale, A., & Desneux, N. (2016). Weed-insect pollinator networks as bio-indicators of ecological sustainability in agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *36*(1), article 8. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0342-x>
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B. E., & Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *179*, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.07.007>
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Fortel, L., Guilbaud, L., & Henry, M. (2015). Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodiversity and Conservation*, *24*(5), 1195–1214. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0852-x>
- Rollin, O., & Garibaldi, L. A. (2019). Impacts of honeybee density on crop yield: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *56*(5), 1152–1163. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13355>
- Rollin, O., Pérez-Méndez, N., Bretagnolle, V., & Henry, M. (2019). Preserving habitat quality at local and landscape scales increases wild bee diversity in intensive farming systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *275*, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.012>
- Rooney, N., McCann, K. S., & Moore, J. C. (2008). A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*, *11*(8), 867–881. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01193.x>
- 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), article e0222316. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222316>
- Rosa, A. S., Blochtein, B., Ferreira, N. R., & Witter, S. (2010). *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) as a potential *Brassica napus* pollinator (cv. Hyola 432) (Brassicaceae), in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, *70*(4), 1075–1081. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842010000500024>
- Roulston, T. H., Cane, J. H., & Buchmann, S. L. (2000). What governs protein content of pollen: Pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs*, *70*(4), 617–643. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0617:WGPCOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0617:WGPCOP]2.0.CO;2)

- Roulston, T. H., Smith, S. A., & Brewster, A. L. (2007). A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80(2), 179–181. [https://doi.org/10.2317/0022-8567\(2007\)80\[179:ACOPTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2317/0022-8567(2007)80[179:ACOPTA]2.0.CO;2)
- Ruiz-Rosado, O. (2006). Agroecología: Una disciplina que tiende a la transdisciplina. *Interciencia*, 31(2), 140–145. <https://www.redalyc.org/pdf/339/33911311.pdf>
- Rundlöf, M., Nilsson, H., & Smith, H. G. (2008). Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. *Biological Conservation*, 141(2), 417–426. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.011>
- Ryan, M. R., Smith, R. G., Mortensen, D. A., Teasdale, J. R., Curran, W. S., Seidel, R., & Shumway, D. L. (2009). Weed-crop competition relationships differ between organic and conventional cropping systems. *Weed Research*, 49(6), 572–580. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00736.x>
- Sahli, H. F., & Conner, J. K. (2007). Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 94(2), 203–209. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.2.203>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2021). Further evidence for a global decline of the entomofauna. *Austral Entomology*, 60, 9–26. <https://doi.org/10.1111/aen.12509>
- Sazatornil, F. D., Moré, M., Benitez-Vieyra, S., Cocucci, A. A., Kitching, I. J., Schlumpberger, B. O., Oliveira, P. E., Sazima, M., & Amorim, F. W. (2016). Beyond neutral and forbidden links: Morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth-plant networks. *Journal of Animal Ecology*, 85(6), 1586–1594. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12509>
- Schatz, B., Maxime, D., Mickael, H., Benoît, G., Fabrice, A., Colette, S., Maxence, G., & Denis, M. (2021). Pollinator conservation in the context of global changes with a focus on France and Belgium. *Acta Oecologica*, 112, article 103765. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103765>
- Schenk, M., Mitesser, O., Hovestadt, T., & Holzschuh, A. (2018). Overwintering temperature and body condition shift emergence dates of spring-emerging solitary bees. *PeerJ*, 6, article e4721. <https://doi.org/10.7717/peerj.4721>
- Scheper, J., Badenhauer, I., Kantelhardt, J., Kirchweger, S., Bartomeus, I., Bretagnolle, V., Clough, Y., Gross, N., Raemakers, I., Vilà, M., Zaragoza-Trello, C., & Kleijn, D. (2023). Biodiversity and pollination benefits trade off against profit in an intensive farming system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(28), article e2212124120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2212124120>
- Schils, R., Olesen, J. E., Kersebaum, K.-C., Rijk, B., Oberforster, M., Kalyada, V., Khitrykau, M., Gobin, A., Kirchev, H., Manolova, V., Manolov, I., Trnka, M., Hlavinka, P., Palosuo, T., Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., Lorgeou, J., Marrou, H., Danalatos, N., Archontoulis, S., Fodor, N., Spink, J., Roggero, P. P., Bassu, S., Pulina, A., Seehusen, T., Uhlen, A. K., Żyłowska, K., Nieróbca, A., Kozyra, J., Silva, J. V., Maçãs, B. M., Mínguez, M. I., Eckersten, H., Levy, L., Herrera, J. M., Hiltbrunner, J., Kryvobok, O., Kryvoshein, O., de Groot, H., Lesschen, J. P., van Bussel, L., Wolf, J., Zijlstra, M., van Loon, M.P., & van Ittersum, M. K. (2018). Cereal yield gaps across Europe. *European Journal of Agronomy*, 101, 109–120. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.09.003>
- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51(3), 408–418. <https://doi.org/10.2307/1935376>
- Seiler, G. J. (1997). Anatomy and morphology of sunflower. In *Sunflower technology and production*, A. A. Schneiter. *Agronomy Monographs* (Vol. 35, pp. 67–111). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr35.c3>

- Shennan, C. (2008). Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 717–739. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2180>
- Shields, W. M. (1982). *Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex*. State University of New York Press.
- Sidemo-Holm, W., Carrié, R., Ekroos, J., Lindström, S. A. M., & Smith, H. G. (2021). Reduced crop density increases floral resources to pollinators without affecting crop yield in organic and conventional fields. *Journal of Applied Ecology*, 58, 1421–1430. <https://doi.org/DOI:10.1111/1365-2664.13887>
- Simmons, B. I., Cirtwill, A. R., Baker, N. J., Wauchope, H. S., Dicks, L. V., Stouffer, D. B., & Sutherland, W. J. (2019). Motifs in bipartite ecological networks: Uncovering indirect interactions. *Oikos*, 128(2), 154–170. <https://doi.org/10.1111/oik.05670>
- Sivinski, J., Wahl, D., Holler, T., Dobai, S. A., & Sivinski, R. (2011). Conserving natural enemies with flowering plants: Estimating floral attractiveness to parasitic Hymenoptera and attraction's relationship to flower and plant morphology. *Biological Control*, 58(3), 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.05.002>
- Smit, H. J., Metzger, M. J., & Ewert, F. (2008). Spatial distribution of grassland productivity and land use in Europe. *Agricultural Systems*, 98(3), 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2008.07.004>
- Somerville, D. C. (2001). *Nutritional value of bee collected pollens: A report for the rural industries research and development corporation*. Rural Industries Research and Development Corp.
- Spichiger, R., Savolainen, V. V., & Figeat, M. (2000). *Botanique systématique des plantes à fleurs: Une approche phylogénétique nouvelle des angiospermes des régions tempérées et tropicales* (Première édition). Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Spieth, H. R., & Cordes, R. (2012). Geographic comparison of seasonal migration events of the large white butterfly, *Pieris brassicae*. *Ecological Entomology*, 37(6), 439–445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01385.x>
- Sponsler, D. B., & Bratman, E. Z. (2021). Beekeeping in, of or for the city? A socioecological perspective on urban apiculture. *People and Nature*, 3(3), 550–559. <https://doi.org/10.1002/pan3.10206>
- St. Clair, A. L., Dolezal, A. G., O'Neal, M. E., & Toth, A. L. (2020). Pan traps for tracking honey bee activity-density: A case study in soybeans. *Insects*, 11(6), article 366. <https://doi.org/10.3390/insects11060366>
- Staniczenko, P. P. A., Kopp, J. C., & Allesina, S. (2013). The ghost of nestedness in ecological networks. *Nature Communications*, 4(1), 1391. <https://doi.org/10.1038/ncomms2422>
- Stanley, D. A., Gunning, D., & Stout, J. C. (2013). Pollinators and pollination of oilseed rape crops (*Brassica napus* L.) in Ireland: Ecological and economic incentives for pollinator conservation. *Journal of Insect Conservation*, 17(6), 1181–1189. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9599-z>
- Stanley, D. A., & Stout, J. C. (2014). Pollinator sharing between mass-flowering oilseed rape and co-flowering wild plants: Implications for wild plant pollination. *Plant Ecology*, 215(3), 315–325. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0301-7>
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S. G., & Packer, L. (2005). Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12), 651–652. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.09.004>
- Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2000). Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia*, 122(2), 288–296. <https://doi.org/10.1007/s004420050034>
- Stein, K., Coulibaly, D., Stenchly, K., Goetze, D., Porembski, S., Lindner, A., Konaté, S., & Linsenmair, E. K. (2017). Bee pollination increases yield quantity and quality of cash crops in Burkina Faso, West Africa. *Scientific Reports*, 7(1), article 17691. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17970-2>

- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N. D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G. R., Rakosy, L., & Ramwell, C. (2009). Ecological impacts of early 21<sup>st</sup> century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management*, 91(1), 22–46. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005>
- Stoate, C., Boatman, N. D., Borralho, R. J., Carvalho, C. R., Snoo, G. R. de, & Eden, P. (2001). Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 63(4), 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A. M., Bocci, G., & Albrecht, M. (2017). Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1856–1864. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12907>
- Swinton, J., Ochu, E., & The MSI Turing's Sunflower Consortium. (2016). Novel Fibonacci and non-Fibonacci structure in the sunflower: Results of a citizen science experiment. *Royal Society Open Science*, 3(5), article 160091. <https://doi.org/10.1098/rsos.160091>
- Tela Botanica. (2020). *Données d'observations publiques produites par le réseau Tela Botanica, dans le cadre du programme Flora Data*. <https://www.tela-botanica.org> [consulté le 07/04/2023]
- Tepedino, V. J., & Portman, Z. M. (2021). Intensive monitoring for bees in North America: Indispensable or improvident? *Insect Conservation and Diversity*, 14(5), 535–542. <https://doi.org/10.1111/icad.12509>
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Thompson, A., Frenzel, M., Schweiger, O., Musche, M., Groth, T., Roberts, S. P. M., Kuhlmann, M., & Knight, T. M. (2021a). Pollinator sampling methods influence community patterns assessments by capturing species with different traits and at different abundances. *Ecological Indicators*, 132, article 108284. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108284>
- Thompson, A., Ştefan, V., & Knight, T. M. (2021b). Oilseed rape shares abundant and generalized pollinators with its co-flowering plant species. *Insects*, 12(12), article 1096. <https://doi.org/10.3390/insects12121096>
- Thomson, D. M. (2006). Detecting the effects of introduced species: A case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos*, 114(3), 407–418. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14604.x>
- 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>
- Tischler, W. (1965). *Agrarökologie*. Gustav Fischer Verlag.
- Traveset, A., & Richardson, D. M. (2014). Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091857>
- Troudet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., & Legendre, F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, 7(1), article 9132. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Kahmen, A., Klein, A.-M., Buchmann, N., Perner, J., & Tscharntke, T. (2008). Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS Biology*, 6(5), article e122. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060122>

- Udvardy, M. D. F. (1951). The significance of interspecific competition in bird life. *Oikos*, 3(1), 98–123. <https://doi.org/10.2307/3565132>
- Ullmann, K. S., Meisner, M. H., & Williams, N. M. (2016). Impact of tillage on the crop pollinating, ground-nesting bee, *Peponapis pruinosa* in California. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 240–246. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.002>
- Ullyett, G. C. (1950). Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 234, 77–174. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1098/rstb.1950.0001>
- Ulrich, W., & Almeida-Neto, M. (2012). On the meanings of nestedness: Back to the basics. *Ecography*, 35(10), 865–871. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07671.x>
- Urbanowicz, C., Muñiz, P. A., & McArt, S. H. (2020). Honey bees and wild pollinators differ in their preference for and use of introduced floral resources. *Ecology and Evolution*, 10(13), 6741–6751. <https://doi.org/10.1002/ece3.6417>
- Valdovinos, F. S. (2019). Mutualistic networks: Moving closer to a predictive theory. *Ecology Letters*, 22(9), 1517–1534. <https://doi.org/10.1111/ele.13279>
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., & Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant–pollinator networks. *Scientific Reports*, 9, article 4711. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>
- van der Steen, J. J. M. (2015). The Foraging Honey Bee. *BBKA News - The British Bee Journal, February Issue*, 43–46. <https://edepot.wur.nl/335934>
- Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Wathélet, B., Wattiez, R., & Michez, D. (2014). How does pollen chemistry impact development and feeding behaviour of polylectic bees? *PLoS ONE*, 9(1), article e86209. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086209>
- vanEngelsdorp, D., Evans, J. D., Saegerman, C., Mullin, C., Haubruge, E., Nguyen, B. K., Frazier, M., Frazier, J., Cox-Foster, D., Chen, Y., Underwood, R., Tarpay, D. R., & Pettis, J. S. (2009). Colony Collapse Disorder: A descriptive study. *PLoS ONE*, 4(8), article e6481. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006481>
- vanEngelsdorp, D., Hayes, J., Underwood, R. M., & Pettis, J. (2008). A survey of honey bee colony losses in the U.S., fall 2007 to spring 2008. *PLoS ONE*, 3(12), article e4071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004071>
- vanEngelsdorp, D., Speybroeck, N., Evans, J. D., Nguyen, B. K., Mullin, C., Frazier, M., Frazier, J., Cox-Foster, D., Chen, Y., Tarpay, D. R., Haubruge, E., Pettis, J. S., & Saegerman, C. (2010). Weighing risk factors associated with bee Colony Collapse Disorder by classification and regression tree analysis. *Journal of Economic Entomology*, 103(5), 1517–1523. <https://doi.org/10.1603/EC09429>
- Vázquez, D. P. (2005). Degree distribution in plant–animal mutualistic networks: Forbidden links or random interactions? *Oikos*, 108, 421–426. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13619.x>
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90(8), 2039–2046. <https://doi.org/10.1890/08-1837.1>
- Velthuis, H. H. W., & van Doorn, A. (2006). A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie*, 37(4), 421–451. <https://doi.org/10.1051/apido:2006019>
- Vereecken, N., & Jacobi, B. (2018). *Abeilles sauvages: Un guide, un carnet de terrain* (Première édition). Glénat.
- Viik, E. (2012). *The impact of spring oilseed rape fertilization and pesticide application on bees (Apoidea)*. Estonian University of Life Sciences.
- Visscher, P. K., & Seeley, T. D. (1982). Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 63(6), 1790–1801. <https://doi.org/10.2307/1940121>

- Von Frisch, K. (1965). *Tanzsprache und Orientierung der Bienen* (Première édition). Springer Verlag.
- Wakgari, M., & Yigezu, G. (2021). Honeybee keeping constraints and future prospects. *Cogent Food & Agriculture*, 7(1), article 1872192. <https://doi.org/10.1080/23311932.2021.1872192>
- Warren, M. S., Maes, D., van Swaay, C. A. M., Goffart, P., Van Dyck, H., Bourn, N. A. D., Wynhoff, I., Hoare, D., & Ellis, S. (2021). The decline of butterflies in Europe: Problems, significance, and possible solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2), article e2002551117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002551117>
- Watanabe, M. E. (1994). Pollination worries rise as honey bees decline. *Science*, 265(5176), 1170–1170. <https://doi.org/10.1126/science.265.5176.1170>
- Westerkamp, C., & Gottsberger, G. (2000). Diversity Pays in Crop Pollination. *Crop Science*, 40, 1209–1222. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4051209x>
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Vaissière, B. E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J. C., Kunin, W. E., Settele, J., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 78(4), 653–671. <https://doi.org/10.1890/07-1292.1>
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2003). Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters*, 6(11), 961–965. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00523.x>
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2009). Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 187–193. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01580.x>
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., & David, C. (2009). Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(4), 503–515. <https://doi.org/10.1051/agro/2009004>
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.-F., Ferrer, A., & Peigné, J. (2014). Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7>
- Wignall, V. R., Alton, K., & Ratnieks, F. L. W. (2019). Garden centre customer attitudes to pollinators and pollinator-friendly planting. *PeerJ*, 7, article e7088. <https://doi.org/10.7717/peerj.7088>
- Wignall, V. R., Brolly, M., Uthoff, C., Norton, K. E., Chipperfield, H. M., Balfour, N. J., & Ratnieks, F. L. W. (2020a). Exploitative competition and displacement mediated by eusocial bees: Experimental evidence in a wild pollinator community. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(12), article 152. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02924-y>
- Wignall, V. R., Campbell-Harry, I., Davies, N. L., Kenny, S. D., McMinn, J. K., & Ratnieks, F. L. W. (2020b). Seasonal variation in exploitative competition between honeybees and bumblebees. *Oecologia*, 192(2), 351–361. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04576-w>
- Willcox, B. K., Aizen, M. A., Cunningham, S. A., Mayfield, M. M., & Rader, R. (2017). Deconstructing pollinator community effectiveness. *Current Opinion in Insect Science*, 21, 98–104. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.012>
- Williams, N. M., Crone, E. E., Roulston, T. H., Minckley, R. L., Packer, L., & Potts, S. G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143(10), 2280–2291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.024>
- Williams, N. M., & Kremen, C. (2007). Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications*, 17(3), 910–921. <https://doi.org/10.1890/06-0269>
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology* (Première édition). Princeton University Press.

- Wilson, E. (2013). *The social conquest of Earth*. Harvard University Press.
- Wilson, J. S., Griswold, T., & Messinger, O. J. (2008). Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: Are pan traps sufficient? *Journal of the Kansas Entomological Society*, 81(3), 288–300. <https://doi.org/10.2317/JKES-802.06.1>
- Winfree, R. (2010). The conservation and restoration of wild bees: Wild bee conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1), 169–197. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05449.x>
- Winfree, R., Bartomeus, I., & Cariveau, D. P. (2011). Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042>
- Winfree, R., Reilly, J. R., Bartomeus, I., Cariveau, D. P., Williams, N. M., & Gibbs, J. (2018). Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science*, 359(6377), 791–793. <https://doi.org/10.1126/science.aao2117>
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J., & Kremen, C. (2007). Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters*, 10(11), 1105–1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01110.x>
- Wintermantel, D., Odoux, J.-F., Chadoeuf, J., & Bretagnolle, V. (2019). Organic farming positively affects honeybee colonies in a flower-poor period in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 56, 1960–1969. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13447>
- Wojcik, V. A., Morandin, L. A., Davies Adams, L., & Rourke, K. E. (2018). Floral resource competition between honey bees and wild bees: Is there clear evidence and can we guide management and conservation? *Environmental Entomology*, 47(4), 822–833. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy077>
- Wood, T. J., Holland, J. M., & Goulson, D. (2015). Pollinator-friendly management does not increase the diversity of farmland bees and wasps. *Biological Conservation*, 187, 120–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.022>
- Wood, T. J., Michez, D., Paxton, R. J., Drossart, M., Neumann, P., Gérard, M., Vanderplanck, M., Barraud, A., Martinet, B., Leclercq, N., & Vereecken, N. J. (2020). Managed honey bees as a radar for wild bee decline? *Apidologie*, 51(6), 1100–1116. <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00788-9>
- Woodcock, B. A., Garratt, M. P. D., Powney, G. D., Shaw, R. F., Osborne, J. L., Soroka, J., Lindström, S. A. M., Stanley, D., Ouvrard, P., Edwards, M. E., Jauker, F., McCracken, M. E., Zou, Y., Potts, S. G., Rundlöf, M., Noriega, J. A., Greenop, A., Smith, H. G., Bommarco, R., van der Werf, W., Stout, J. C., Steffan-Dewenter, I., Morandin, L., Bullock, J. M., & Pywell, R. F. (2019). Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nature Communications*, 10(1), article 1481. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09393-6>
- Wootton, J. T. (1994). The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 443–466. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>
- Wright, I. R., Roberts, S. P. M., & Collins, B. E. (2015). Evidence of forage distance limitations for small bees (Hymenoptera: Apidae). *European Journal of Entomology*, 112(2), 303–310. <https://doi.org/10.14411/eje.2015.028>
- Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4), 1463–1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>
- Yanega, D. (1990). Philopatry and nest founding in a primitively social bee, *Halictus rubicundus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 37–42. <https://doi.org/10.1007/BF00183311>
- Zechmeister, H. G., Schmitzberger, I., Steurer, B., Peterseil, J., & Wrba, T. (2003). The influence of land-use practices and economics on plant species richness in meadows. *Biological Conservation*, 114(2), 165–177. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00020-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00020-X)



Zhang, J. L., & Ma, K. P. (2014). *spaa*: An R package for computing species association and niche overlap. *Research Progress of Biodiversity Conservation in China*, 10, 165–174. <https://cran.r-project.org/web/packages/spaa/index.html>

Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K., & Swinton, S. M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64(2), 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>

Zobel, M. (1997). The relative of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), 266–269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3)

Zones Ateliers CNRS. (2023). *Les Zones Ateliers*. <http://www.za-inee.org/> [consulté le 12/07/2023]

Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 674–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01675.x>

# Annexes

# Activités annexes

Du 02 novembre 2020 au 31 octobre 2023

## ○ Communications orales

1. « Réseaux plantes-pollinisateurs en plaine céréalière intensive »  
Webinaire Pollinisateurs, Pollinisation & Changements globaux (3 décembre 2021, visioconférence)  
Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle
2. « Les réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs sont-ils semblables d'une culture à l'autre en milieu agricole ? »  
Colloque des doctorants BIOSENA - Poster (2 février 2022, Le Teich)  
Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle
3. « Les réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs sont-ils semblables d'une culture à l'autre en milieu agricole ? »  
Colloque des doctorants de deuxième année (5 mai 2022, La Rochelle)  
Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle
4. « How the structure and composition of plant-pollinator networks are affected by the dynamic of agricultural landscapes? »  
Colloque des doctorants du département Santé des Plantes & Environnement INRAE (22 juin 2022, Bordeaux)  
Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle
5. « The structure of plant-pollinator networks is affected by crop type in a highly dynamic agricultural landscape »  
Groupement de Recherche PollinEco « Pollinisation, réseaux d'interactions et fonctionnalité des écosystèmes » 4<sup>èmes</sup> rencontres (6 octobre 2022, visioconférence)  
Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle
6. « La fleur et le pollinisateur : étude d'une interaction dans les différentes cultures d'une plaine agricole »  
38<sup>ème</sup> Festival International du Film Ornithologique (28 octobre 2022, Ménégoûte)  
Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle

7. « *The structure of plant-pollinator networks is affected by crop type in a highly dynamic agricultural landscape* »  
Conférence SFE<sup>2</sup>-GfÖ-EEF (23 novembre 2022, Metz)  
Claire Gay, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle

## ○ Enseignements

1. Vacation 13.34 HETD « *Practical internship in Chizé - promotion 2021* »  
Appui au projet d'étude de Master 1 Sciences pour l'environnement parcours gestion de l'environnement et écologie littorale (La Rochelle Université, du 13 au 17 septembre 2021)
2. Vacation 5.34 HETD « *Practical internship in Chizé - promotion 2022* »  
Appui au projet d'étude de Master 1 Sciences pour l'environnement parcours gestion de l'environnement et écologie littorale (La Rochelle Université, du 12 au 16 septembre 2022)

## ○ Animations à destination du grand public

1. « *Pollinisation & Pollinisateurs* »  
Fête de la Science (8 octobre 2021, Chizé)  
Animation d'un atelier sur la pollinisation et les pollinisateurs, à l'attention de classes de primaire  
En collaboration avec Adrien Berquer, Agathe Gaffard, Claire Lamare & Thomas Schneider--Bruchon
2. « *Des plantes aux oiseaux en passant par les insectes : destins liés* »  
Fête de la Science (7 & 8 octobre 2022, Villiers-en-bois)  
Animation d'un atelier sur le lien entre plantes, insectes et oiseaux dans les plaines agricoles, à l'attention de classes de primaire et du grand public  
En collaboration avec Thomas Schneider--Bruchon

## ○ Réalisation de supports de vulgarisation & supports promotionnels

1. Supports « *Les paysages agricoles favorables aux auxiliaires et pollinisateurs* »  
Séminaire BeeFriendly - Groupe de Travail Cultures annuelles (25 mars 2022, Villiers-en-bois)  
Réalisation de 6 flyers de vulgarisation sur les travaux de la Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre  
En collaboration avec Hugo Cerisier
2. Supports « *31<sup>ème</sup> Fête de la Science* »  
Fête de la Science (7 & 8 octobre 2022, Villiers-en-bois)  
Réalisation du flyer et des affiches promotionnelles du CEBC  
En collaboration avec Yves Cartailier, Elva Fuentes, Léa Lorrain-Soligon & Thomas Schneider--Bruchon

## ○ Formations suivies et validées par l'école doctorale

1. « Formation au logiciel QGIS (Système d'Information Géographique) »  
David Pinaud (CEBC, 25h, du 8 décembre 2020 au 10 décembre 2020)
2. « Formation R : Modélisation statistique »  
David Pinaud (CEBC, 21h, du 15 décembre 2020 au 17 décembre 2020)
3. « LaTeX : Rédaction de documents scientifiques »  
Benoît Simon-Bouhet (La Rochelle Université, 16h, du 9 février 2021 au 10 février 2021)
4. « MOOC Intégrité scientifique dans les métiers de la recherche »  
Projet Université de Bordeaux (En ligne, 15h, terminée le 4 mars 2021)
5. « Doctoriales de la Biodiversité »  
Réseau BIOSENA (Maison de la Nature et du Bassin d'Arcachon, 20h, du 2 février 2022 au 4 février 2022)
6. « Propriété intellectuelle et valorisation de la recherche »  
Cyrille Chapon (La Rochelle Université, 15h, du 31 mars 2022 au 1<sup>er</sup> avril 2022)
7. « Colloque des doctorants 2022 »  
Ecole Doctorale Euclide (La Rochelle Université, 20h, du 4 mai 2022 au 6 mai 2022)

## ○ Autres formations suivies

- ✧ « Chercher un emploi après un CDD au CNRS »  
Emilie Carpentier (In Team Consultants – CNRS Délégation Régionale Aquitaine, 21h, 6, 7 & 13 mars 2023)
- ✧ « Nouveau chapitre de thèse (bilan de compétences) »  
Frédérique Deloffre-Vye (CroiSsens Consulting – La Rochelle Université, 3h, du 17 mai 2023 au 14 juin 2023)

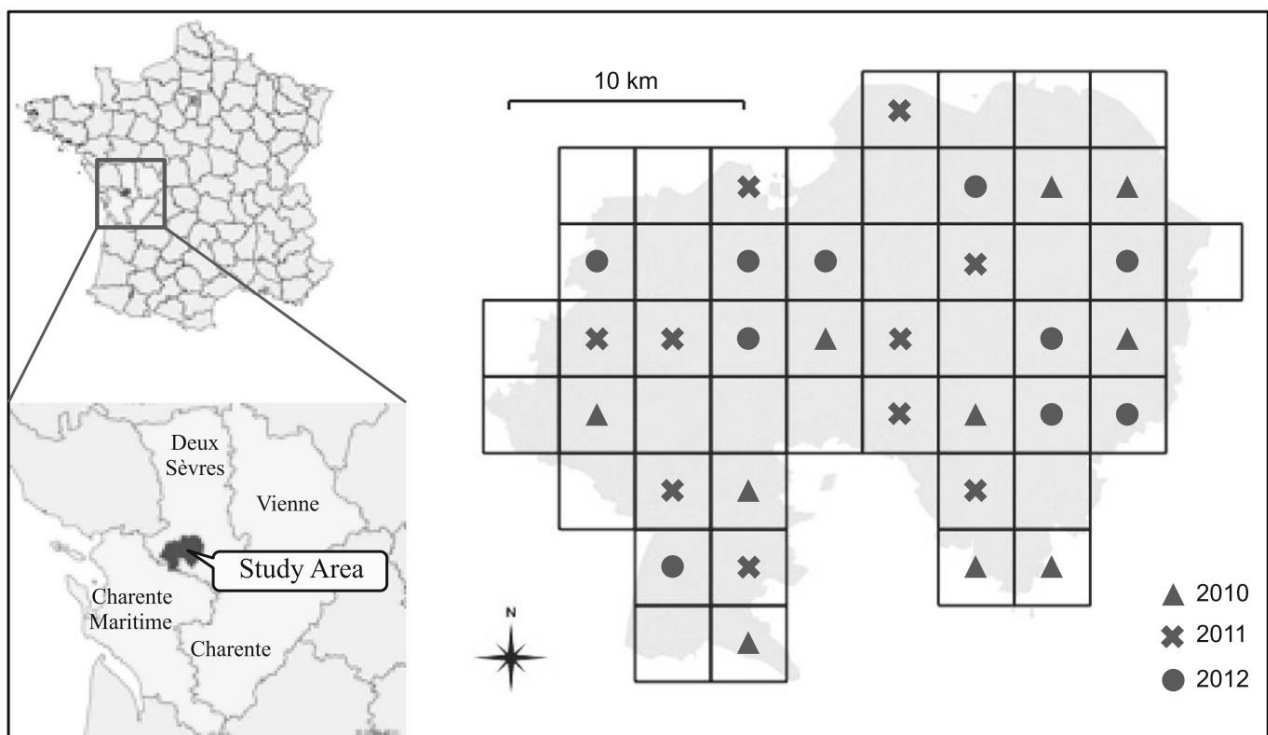
## ○ Participations intra-équipe

- ✧ Membre actif « Cellule d'animation Résilience »  
Animation de séminaires et d'activités de cohésion de l'Equipe Résilience (Villiers-en-bois, 2020-2021)  
En collaboration avec Elsa Berthet, Claire Lamare & Niklas Möhring

# Annexes

## du Chapitre n°1

### Appx 1.1.

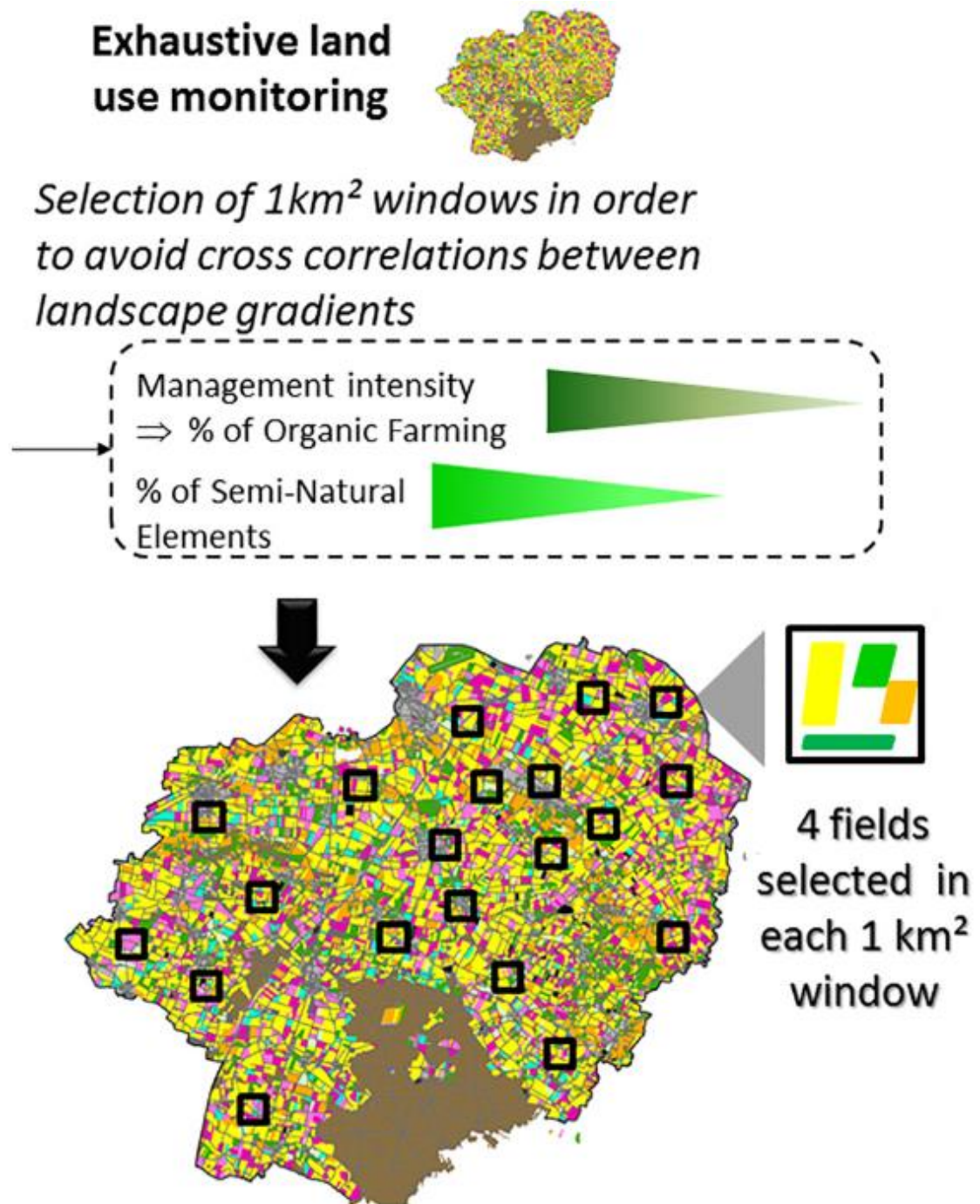


#### Supplementary figure (from Rollin et al., 2015).

Situation and map of the study area, an intensive agricultural territory in western France (Zone Atelier 'Plaine et Val de Sèvre').

Dark lines delineate the 3.3 x 3.3-km spacing grid from which 30 grid cells were randomly drawn without replacement for bee sampling. Dark triangles, crosses and circles indicate the grid cells randomly selected in 2010, 2011 and 2012, respectively. All relevant flowering habitats (mass-flowering crops and semi-natural habitats) were sampled within each grid cell, though the numbers of sampling sites varied among periods and grid cells due to phenological of plant species.

## Appx 1.2.

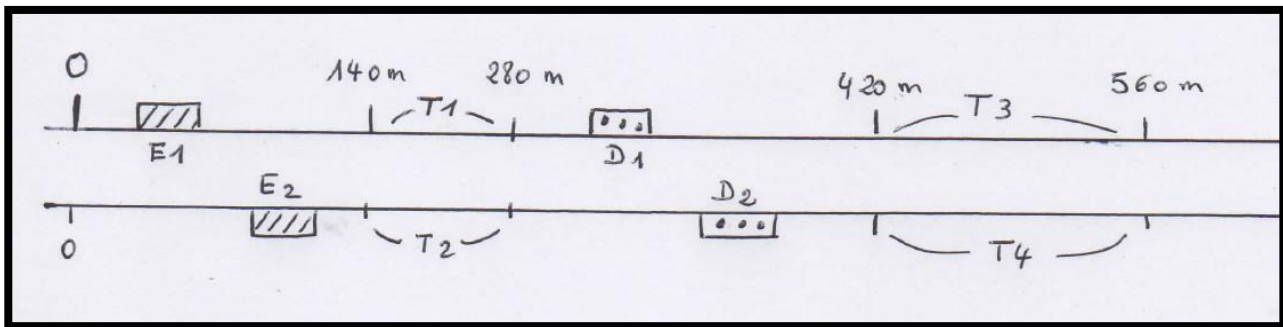


Supplementary figure (from Bretagnolle et al., 2018).

The ZAPVS monitoring strategy applied since 2013.

Based on the exhaustive land use knowledge, 1 km<sup>2</sup> windows are selected in order to avoid cross correlation between landscape gradients (here % of organic farming and % of semi-natural habitats). In each 1 km<sup>2</sup> window, four fields are selected and biodiversity, ecosystem functions and agricultural practices are monitored in each of these fields.

## Appx 1.3.



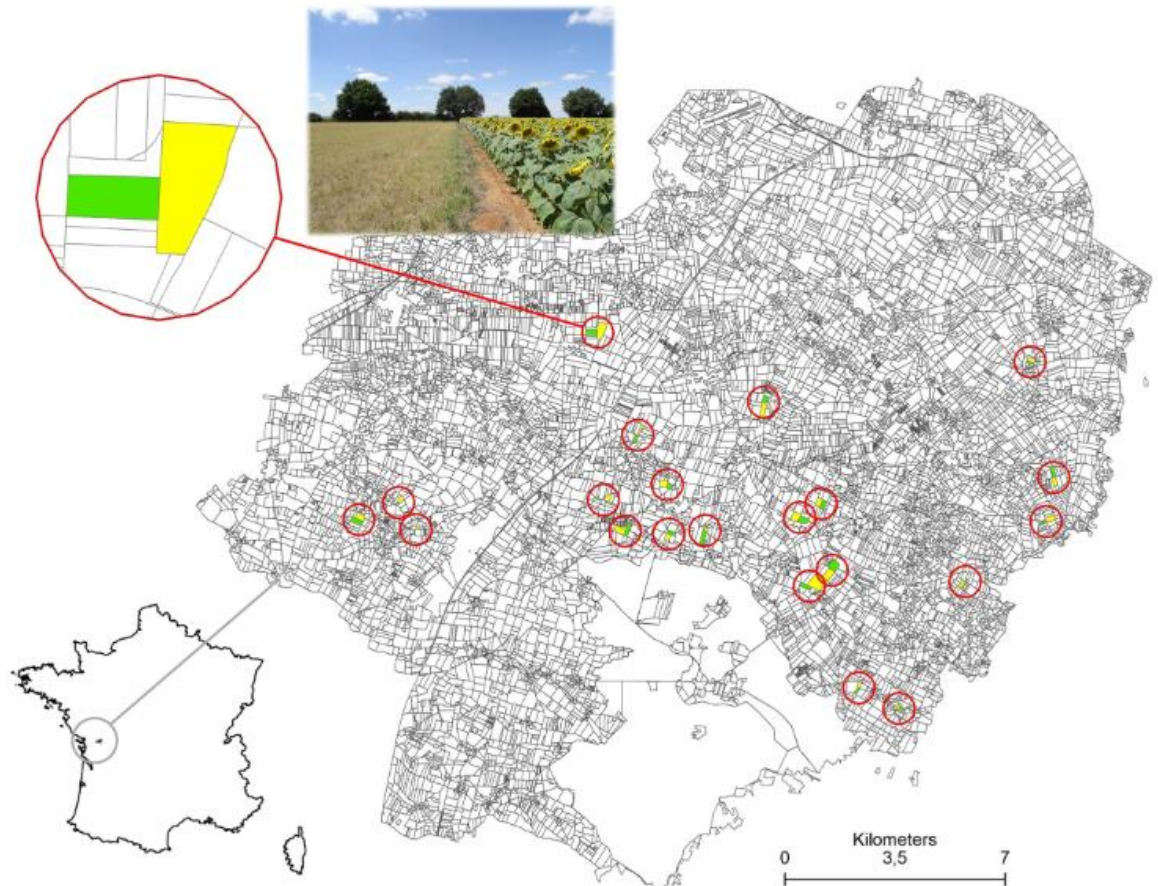
Supplementary figure (from the 'Office National des Forêts' data, 2015:2017).

The monitoring, which includes two treatments of the vegetation.

Letters E: on the ground, total cut of the vegetation 14 m x 5 m; the 14 m are measured parallel to the direction of the seedling line; Letters D: on the ground cutting of 50% of the vegetation at the time of the installation of the plot; Letters T: control section of the same length for each modality.



## Appx 1.4.



### Supplementary material 4 (from Scheper et al., 2023).

#### Study region and experimental setup.

Twenty-one pairs of grassland (green) and sunflower (yellow) fields were selected across the study region in Southwest France. Study landscapes (500 m radius around the edge between the two fields in each pair) are indicated by red circles.

## Appx 1.5.

Supplementary table.  
Species list.

**See next pages.**

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Andrena aeneiventris</i>	Andrenidae	28	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2015, 2017	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Andrena aglissima</i>	Andrenidae	100	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Above ground	Oligolectic to polylectic	Communal	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena alfenella</i>	Andrenidae	137	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena bimaculata</i>	Andrenidae	1	Multi-crop transect method	2018	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena bucephala</i>	Andrenidae	19	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2013, 2014, 2015, 2016	Absent	Underground	Polylectic	Communal	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena carantonica</i>	Andrenidae	90	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Communal	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena chrysopyga</i>	Andrenidae	2	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method	2013, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena chrysoceles</i>	Andrenidae	133	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena cineraria</i>	Andrenidae	368	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena decipiens</i>	Andrenidae	73	Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Andrena distinguenda</i>	Andrenidae	642	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena dorsata</i>	Andrenidae	253	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena flavipes</i>	Andrenidae	3117	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Andrena florea</i>	Andrenidae	30	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2012, 2013, 2015, 2017	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena fulva</i>	Andrenidae	6	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2014	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena fulvago</i>	Andrenidae	7	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method	2013, 2014, 2017, 2018	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena fulvata</i>	Andrenidae	25	Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena fulvida</i>	Andrenidae	8	Multi-crop pan-trap method	2013, 2014	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Near threatened
<i>Andrena gravida</i>	Andrenidae	43	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena haemorrhoa</i>	Andrenidae	1031	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena hattorfiana</i>	Andrenidae	3	Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2015, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Near threatened

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Andrena helvola</i>	Andrenidae	3	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2014, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena hesperia</i>	Andrenidae	6	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2013, 2014	Absent	Not known	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena humilis</i>	Andrenidae	164	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena hypopolia</i>	Andrenidae	5	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena impunctata</i>	Andrenidae	9	Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2015	Absent	Not known	Not known	Solitary	Not known	Least concern
<i>Andrena labialis</i>	Andrenidae	60	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2019, 2020	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena lagopus</i>	Andrenidae	20	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2018, 2019, 2020	Present	Not known	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena lepida</i>	Andrenidae	1	Multi-habitat transect method	2012	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena minutilla</i>	Andrenidae	389	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena minutuloides</i>	Andrenidae	278	Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena nana</i>	Andrenidae	170	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Andrena nigroaenea</i>	Andrenidae	422	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena nigroolivacea</i>	Andrenidae	424	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Not known	Not known	Solitary	Not known	Least concern
<i>Andrena nitida</i>	Andrenidae	79	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena nitidiuscula</i>	Andrenidae	4	Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2012, 2017	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena nitidula</i>	Andrenidae	1	Multi-crop pan-trap method	2018	Absent	Underground	Not known	Solitary	Not known	Data deficient
<i>Andrena niveata</i>	Andrenidae	14	Multi-crop pan-trap method	2013, 2015, 2016, 2019	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena nuptialis</i>	Andrenidae	19	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2013, 2014, 2016, 2017, 2018	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Andrena ovatula</i>	Andrenidae	28	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Near threatened
<i>Andrena pandellei</i>	Andrenidae	1	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena pilipes</i>	Andrenidae	18	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Andrena polita</i>	Andrenidae	1	Multi-crop pan-trap method	2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena propinqua</i>	Andrenidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Underground	Not known	Solitary	Not known	Data deficient
<i>Andrena proxima</i>	Andrenidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Andrena pusilla</i>	Andrenidae	8	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2014, 2016	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena ranunculi</i>	Andrenidae	120	Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012	Absent	Not known	Not known	Solitary	Not known	Least concern
<i>Andrena rhenana</i>	Andrenidae	57	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2017	Absent	Not known	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena rosae</i>	Andrenidae	7	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena rufula</i>	Andrenidae	34	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2014, 2016, 2017, 2018	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Andrena russula</i>	Andrenidae	1	Multi-crop pan-trap method	2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena simontornyiella</i>	Andrenidae	97	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2014	Absent	Not known	Not known	Solitary	Not known	Least concern
<i>Andrena spreta</i>	Andrenidae	3	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Underground	Not known	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena strohmeilla</i>	Andrenidae	12	Forest pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Not known
<i>Andrena subopaca</i>	Andrenidae	261	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Andrena synalpheia</i>	Andrenidae	1	Multi-crop transect method	2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena thoracica</i>	Andrenidae	2	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method	2015, 2016	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena trimmerana</i>	Andrenidae	21	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient
<i>Andrena truncatilabris</i>	Andrenidae	1	Multi-habitat transect method	2012	Absent	Not known	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Andrena ventricosa</i>	Andrenidae	3	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Data deficient

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Andrena viridescens</i>	Andrenidae	4	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Anthidium strigatum</i>	Megachilidae	1	Multi-crop transect method	2017	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Anthidium cingulatum</i>	Megachilidae	1	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Anthidium manicatum</i>	Megachilidae	21	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2014, 2015, 2017	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Anthidium oblongatum</i>	Megachilidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Anthidium septemspinosum</i>	Megachilidae	53	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2019	Present	Not known	Polylectic	Not known	Univoltine	Data deficient
<i>Anthophora plumipes</i>	Apidae	80	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2016, 2018	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Anthophora pubescens</i>	Apidae	1	SF-crop transect method	2015	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Data deficient
<i>Anthophora senescens</i>	Apidae	1	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Not known	Not known	Solitary	Not known	Data deficient
<i>Apis mellifera</i>	Apidae	48906	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Eusocial	Not known	Data deficient
<i>Bombus campestris</i>	Apidae	2	Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2012, 2018	Absent	Social parasite	Polylectic	Eusocial	Univoltine to bivoltine	Least concern
<i>Bombus hortorum</i>	Apidae	31	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2014, 2015	Absent	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine to bivoltine	Least concern
<i>Bombus humilis</i>	Apidae	12	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2013, 2014, 2015	Absent	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine to bivoltine	Least concern



Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Bombus hypnorum</i>	Apidae	3	Multi-crop pan-trap method	2013, 2014	Absent	Above ground	Polylectic	Eusocial	Univoltine to bivoltine	Least concern
<i>Bombus jonellus</i>	Apidae	3	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2015, 2016	Absent	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine to bivoltine	Least concern
<i>Bombus lapidarius</i>	Apidae	3969	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Bombus lucorum</i>	Apidae	57	Forest pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2015, 2016, 2017	Absent	Above ground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Bombus muscorum</i>	Apidae	6	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2012, 2013, 2015	Absent	Above ground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Vulnerable
<i>Bombus pascuorum</i>	Apidae	397	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine to bivoltine	Least concern
<i>Bombus pratorum</i>	Apidae	78	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019	Present	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine to bivoltine	Least concern
<i>Bombus ruderarius</i>	Apidae	48	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Bombus ruderatus</i>	Apidae	160	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Bombus soroeensis</i>	Apidae	7	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2013, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Bombus sylvarum</i>	Apidae	86	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2018, 2019	Present	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Bombus terrestris</i>	Apidae	3097	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Bivoltine	Least concern
<i>Bombus vestalis</i>	Apidae	2	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2017, 2019	Present	Social parasite	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Bombus veteranus</i>	Apidae	1	Multi-crop pan-trap method	2017	Absent	Above ground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Ceratina chalybea</i>	Apidae	2	Forest pan-trap method, SF-crop transect method	2015, 2016	Absent	Not known	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Ceratina cucurbitina</i>	Apidae	25	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018	Absent	Not known	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Ceratina cyanea</i>	Apidae	26	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019	Present	Above ground	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Chelostoma campanularum</i>	Megachilidae	4	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method	2013, 2017	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Chelostoma emarginatum</i>	Megachilidae	1	Forest pan-trap method	2015	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Chelostoma florissome</i>	Megachilidae	7	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2015, 2016	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Chelostoma foveolatum</i>	Megachilidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Not known	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Chelostoma rapunculi</i>	Megachilidae	4	Multi-crop pan-trap method	2013, 2015	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Coelioxys argenteus</i>	Megachilidae	2	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Coelioxys inermis</i>	Megachilidae	3	Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2013, 2014, 2015	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Coelioxys obtusus</i>	Megachilidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Colletes daviesanus</i>	Colletidae	6	Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Colletes hederæ</i>	Colletidae	1	SF-crop transect method	2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Colletes similis</i>	Colletidae	11	Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2017	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Dasypoda hirtipes</i>	Melittidae	5	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method	2014, 2016, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Eucera longicornis</i>	Apidae	1	SF-crop transect method	2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Eucera nigrescens</i>	Apidae	262	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Eucera nigrifacies</i>	Apidae	11	Multi-crop pan-trap method	2013, 2014, 2015, 2018	Absent	Not known	Not known	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Eucera taurica</i>	Apidae	1	Multi-crop pan-trap method	2015	Absent	Not known	Not known	Solitary	Not known	Data deficient
<i>Halictus compressus</i>	Halictidae	4	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Communal to eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Halictus langobardicus</i>	Halictidae	39	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2012, 2015, 2016, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Halictus maculatus</i>	Halictidae	233	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Halictus quadricinctus</i>	Halictidae	13	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2013, 2014, 2015, 2016, 2018, 2020	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Near threatened

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Halictus rubicundus</i>	Halictidae	17	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Halictus scabiosae</i>	Halictidae	5031	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Halictus sexinctus</i>	Halictidae	1	Forest pan-trap method	2015	Absent	Underground	Polylectic	Communal	Not known	Least concern
<i>Halictus simplex</i>	Halictidae	5114	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Oligolectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Heriades crenulata</i>	Megachilidae	9	Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2015	Absent	Underground	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Heriades rubicola</i>	Megachilidae	6	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2014, 2015, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Heriades truncorum</i>	Megachilidae	60	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2014, 2015, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Hoplitis anthocopoides</i>	Megachilidae	2	Forest pan-trap method	2015, 2017	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hoplitis leucomelana</i>	Megachilidae	36	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2019	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hoplitis tridentata</i>	Megachilidae	2	SF-crop transect method	2015	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Hylaeus angustatus</i>	Colletidae	2	Multi-crop pan-trap method	2014, 2015	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Hylaeus annularis</i>	Colletidae	33	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2014, 2015, 2016, 2017, 2020	Present	Above and Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Hylaeus brevicornis</i>	Colletidae	20	Forest pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2014, 2015, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine to bivoltine	Least concern
<i>Hylaeus clypearis</i>	Colletidae	91	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2017	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus communis</i>	Colletidae	79	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Above and Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Hylaeus confusus</i>	Colletidae	77	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, SF-crop transect method	2013, 2014, 2015, 2017, 2018	Absent	Above and Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Hylaeus cornutus</i>	Colletidae	10	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus dilatatus</i>	Colletidae	38	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2019, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus duckei</i>	Colletidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Hylaeus euryscapus</i>	Colletidae	10	Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2012, 2015	Absent	Above ground	Not known	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Hylaeus gibbus</i>	Colletidae	14	Forest pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2015	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus gredderi</i>	Colletidae	43	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2014, 2015, 2017	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Hylaeus hyalinatus</i>	Colletidae	3	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2015	Absent	Above and Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus incongruus</i>	Colletidae	11	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2015, 2016, 2017	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Hylaeus nigrinus</i>	Colletidae	8	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2012, 2014, 2015	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus punctatus</i>	Colletidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus punctatissimus</i>	Colletidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Hylaeus rubicola</i>	Colletidae	2	Forest pan-trap method	2017	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Data deficient
<i>Hylaeus signatus</i>	Colletidae	47	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015	Absent	Above and Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Hylaeus taeniolatus</i>	Colletidae	3	SF-crop transect method	2015	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Lasioslossum albipes</i>	Halictidae	22	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, SF-crop transect method	2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioslossum albocinctum</i>	Halictidae	3	Multi-crop pan-trap method	2015, 2016	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Lasioslossum angusticeps</i>	Halictidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Above and Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Near threatened
<i>Lasioslossum brevicorne</i>	Halictidae	1	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Near threatened
<i>Lasioslossum buccale</i>	Halictidae	1	Multi-crop pan-trap method	2015	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Data deficient
<i>Lasioslossum calceatum</i>	Halictidae	624	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Lasioglossum clypeare</i>	Halictidae	39	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2013, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019	Present	Not known	Oligolectic	Not known	Not known	Near threatened
<i>Lasioglossum corvinum</i>	Halictidae	15	Multi-habitat transect method	2011, 2012	Absent	Not known	Polylectic	Not known	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum discum</i>	Halictidae	6	Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2015	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Not known	Not known
<i>Lasioglossum fulvicorne</i>	Halictidae	51	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	Halictidae	2238	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum griseolum</i>	Halictidae	164	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Not known	Polylectic	Not known	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum interruptum</i>	Halictidae	1212	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum laticeps</i>	Halictidae	338	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum lativentre</i>	Halictidae	79	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	Halictidae	1031	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum limbellum</i>	Halictidae	40	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2014, 2015, 2016, 2017	Absent	Underground	Not known	Solitary	Not known	Data deficient
<i>Lasioglossum lineare</i>	Halictidae	107	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2017	Absent	Underground	Oligolectic	Eusocial	Not known	Data deficient
<i>Lasioglossum lucidulum</i>	Halictidae	1	Multi-crop transect method	2017	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum majus</i>	Halictidae	8	Multi-crop pan-trap method	2014, 2015, 2016	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Near threatened
<i>Lasioglossum malachurum</i>	Halictidae	21720	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum marginatum</i>	Halictidae	8	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2014, 2019	Present	Not known	Polylectic	Eusocial	Bivoltine	Least concern
<i>Lasioglossum mediterraneum</i>	Halictidae	2	Multi-habitat transect method	2011, 2012	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Lasioglossum minutissimum</i>	Halictidae	63	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Lasioglossum minutulum</i>	Halictidae	1	Forest pan-trap method	2015	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Not known	Near threatened
<i>Lasioglossum morio</i>	Halictidae	7028	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Above and Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern



Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Lasioglossum nigripes</i>	Halictidae	97	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2019	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum nitidiusculum</i>	Halictidae	7	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2015, 2016, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum nitidulum</i>	Halictidae	11	Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2014, 2015, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum pallens</i>	Halictidae	54	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2019	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum parvulum</i>	Halictidae	19	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2013, 2014, 2015, 2017, 2018	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum pauperatum</i>	Halictidae	436	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Not known	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	Halictidae	7991	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum politum</i>	Halictidae	892	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	Halictidae	16	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2014, 2015, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Lasioglossum puncticolle</i>	Halictidae	522	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Univoltine	Least concern
<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	Halictidae	31	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2014, 2015, 2016, 2017	Absent	Underground	Oligolectic	Solitary	Not known	Near threatened
<i>Lasioglossum quadrimotatum</i>	Halictidae	1	SF-crop transect method	2015	Absent	Underground	Not known	Solitary	Not known	Near threatened
<i>Lasioglossum subhirtum</i>	Halictidae	29877	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Lasioglossum tricinatum</i>	Halictidae	1	Forest pan-trap method	2015	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Data deficient
<i>Lasioglossum villosulum</i>	Halictidae	1942	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Polylectic	Eusocial	Bivoltine	Least concern
<i>Lasioglossum xanthopus</i>	Halictidae	71	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Near threatened
<i>Lasioglossum zonulum</i>	Halictidae	179	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Lithurgus chrysurus</i>	Megachilidae	18	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2014, 2015, 2017	Absent	Not known	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Lithurgus cornutus</i>	Megachilidae	17	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017	Absent	Not known	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Megachile apicalis</i>	Megachilidae	1	Multi-crop transect method	2017	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Megachile centuncularis</i>	Megachilidae	29	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, SF-crop transect method	2013, 2014, 2015, 2017, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Megachile circumincta</i>	Megachilidae	3	Multi-habitat transect method	2012	Absent	Above and Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Megachile ericetorum</i>	Megachilidae	22	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Megachile lagopoda</i>	Megachilidae	5	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2015, 2017	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Megachile leuchella</i>	Megachilidae	4	Multi-habitat transect method	2010, 2011	Absent	Above and Underground	Oligolectic	Solitary	Not known	Least concern
<i>Megachile maritima</i>	Megachilidae	11	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2017	Absent	Above and Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Megachile melanopyga</i>	Megachilidae	3	Multi-crop pan-trap method	2014, 2015	Absent	Not known	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Megachile pilidens</i>	Megachilidae	14	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2013, 2014, 2015, 2017	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Megachile pyrenaica</i>	Megachilidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Above and Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Data deficient
<i>Megachile pyrenaica</i>	Megachilidae	1	Multi-habitat transect method	2010	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Data deficient
<i>Megachile rotundata</i>	Megachilidae	5	Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2015, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient
<i>Megachile versicolor</i>	Megachilidae	4	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2014, 2015	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Data deficient

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Megachile willughbiella</i>	Megachilidae	6	Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2017	Absent	Above and Underground	Polylectic	Communal	Bivoltine	Least concern
<i>Melecta albifrons</i>	Apidae	1	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Melitta haemorrhoidalis</i>	Melittidae	2	Multi-crop pan-trap method	2013, 2015	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Melitta leporina</i>	Melittidae	275	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SE-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	Present	Underground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Melitta tricincta</i>	Melittidae	1	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Underground	Monolectic to oligolectic	Solitary	Univoltine	Near threatened
<i>Melitturga clavicornis</i>	Andrenidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Underground	Polylectic	Solitary	Not known	Near threatened
<i>Nomada bifasciata</i>	Apidae	17	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada bispinosa</i>	Apidae	2	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2014, 2018	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Nomada bluethgeni</i>	Apidae	6	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Nomada conjungens</i>	Apidae	2	Multi-crop pan-trap method	2014, 2015	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada discrepans</i>	Apidae	4	Forest pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2015, 2017	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Nomada distinguenda</i>	Apidae	18	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SE-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2018	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Bivoltine	Least concern
<i>Nomada emarginata</i>	Apidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada fabriciana</i>	Apidae	35	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2018	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Bivoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Nomada facilis</i>	Apidae	4	Multi-crop pan-trap method	2015, 2016, 2017	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Nomada flava</i>	Apidae	31	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2016	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada flavoguttata</i>	Apidae	320	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Not known	Least concern
<i>Nomada flavopicta</i>	Apidae	4	Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2014, 2015	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada fucata</i>	Apidae	16	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2014, 2015, 2017, 2020	Present	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Bivoltine	Least concern
<i>Nomada fulvicornis</i>	Apidae	2	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method	2013, 2017	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Bivoltine	Least concern
<i>Nomada goodeniana</i>	Apidae	73	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2016, 2018	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada hirtipes</i>	Apidae	3	Multi-crop pan-trap method	2014, 2016	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada kohli</i>	Apidae	8	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2013, 2014, 2015, 2017	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Nomada lathburiana</i>	Apidae	54	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2016	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada marshamella</i>	Apidae	2	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2014	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Bivoltine	Least concern
<i>Nomada panzeri</i>	Apidae	3	Forest pan-trap method	2016	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Nomada rubiginosa</i>	Apidae	4	Multi-habitat transect method	2011, 2012	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Nomada ruficornis</i>	Apidae	10	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2016	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada rufipes</i>	Apidae	1	Multi-habitat transect method	2012	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada sexfasciata</i>	Apidae	14	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2015, 2016, 2017, 2019, 2020	Present	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada signata</i>	Apidae	4	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2013, 2014, 2017	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada stigma</i>	Apidae	4	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Bivoltine	Least concern
<i>Nomada succincta</i>	Apidae	1	Multi-crop transect method	2017	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Nomada tridentirostris</i>	Apidae	2	Forest pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2015	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Bivoltine	Least concern
<i>Nomada zonata</i>	Apidae	15	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2014, 2015, 2018	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Bivoltine	Least concern
<i>Osmia aurulenta</i>	Megachilidae	29	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2015, 2016	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Osmia bicolor</i>	Megachilidae	12	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2014, 2015	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Osmia bicornis</i>	Megachilidae	40	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Osmia brevicornis</i>	Megachilidae	7	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method	2013, 2015, 2016	Absent	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Osmia caeruleascens</i>	Megachilidae	14	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Bivoltine	Least concern
<i>Osmia cornuta</i>	Megachilidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Osmia gallarum</i>	Megachilidae	1	Multi-crop pan-trap method	2013	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Osmia leaiana</i>	Megachilidae	13	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2012, 2013, 2015, 2017	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Osmia niveata</i>	Megachilidae	59	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Osmia rufohirta</i>	Megachilidae	11	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2015, 2016	Absent	Above ground	Not known	Solitary	Not known	Least concern
<i>Osmia spinulosa</i>	Megachilidae	375	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Above ground	Oligolectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Osmia submicans</i>	Megachilidae	2	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Panurgus dentipes</i>	Andrenidae	72	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2011, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Not known	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Pseudoanthidium nanum</i>	Megachilidae	1	SF-crop transect method	2015	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Rhopitoides canus</i>	Halictidae	19	Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2013, 2014, 2015, 2016, 2017	Absent	Underground	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Seladonia confusa</i>	Halictidae	1	SF-crop transect method	2015	Absent	Underground	Oligolectic	Communal to eusocial	Not known	Least concern
<i>Seladonia smaragdula</i>	Halictidae	305	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Not known	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern

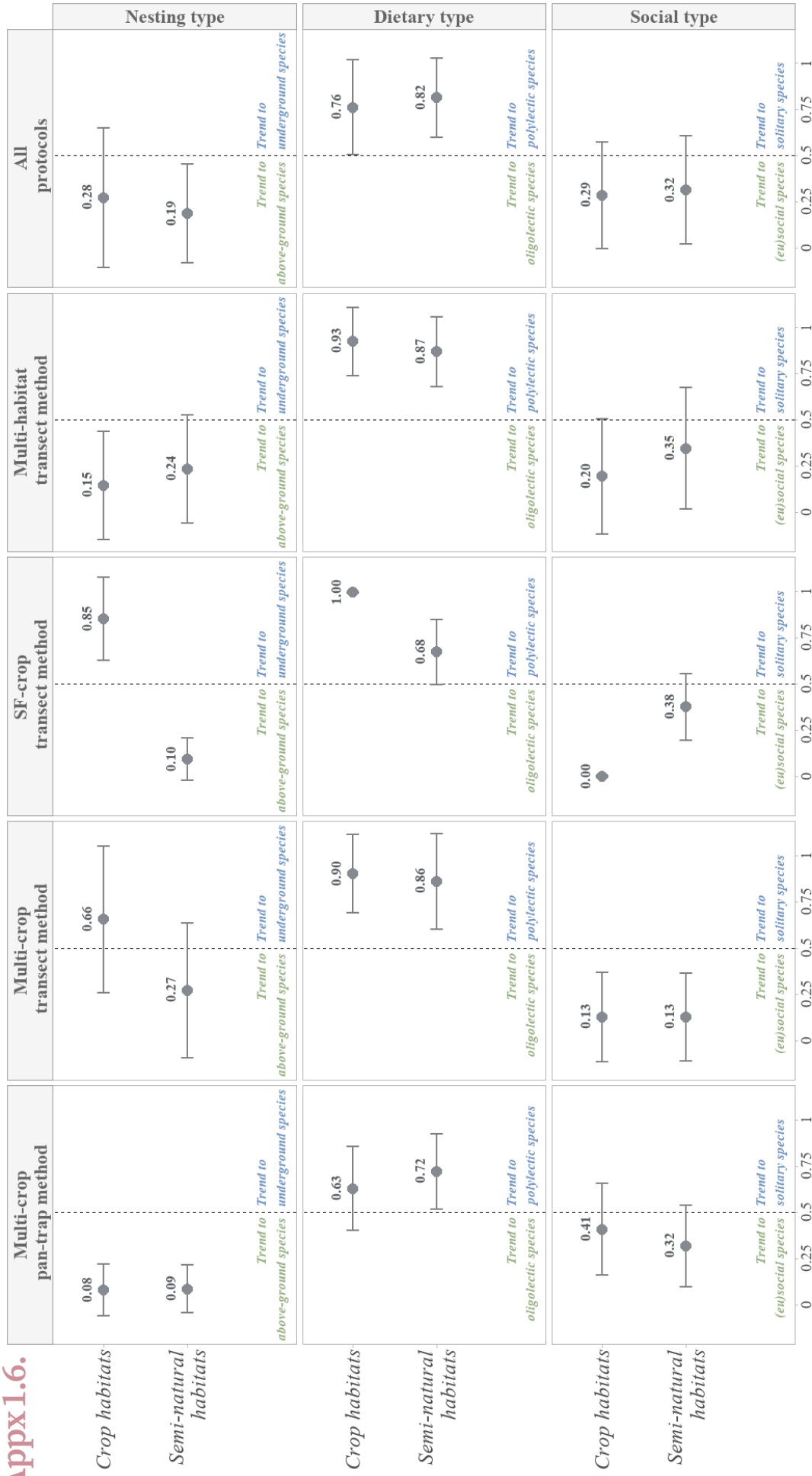
Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Seladonia subaurata</i>	Halictidae	53	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Seladonia tumulorum</i>	Halictidae	187	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018	Absent	Underground	Polylectic	Eusocial	Not known	Least concern
<i>Sphecodes crassus</i>	Halictidae	3	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2012, 2018	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Not known	Least concern
<i>Sphecodes croaticus</i>	Halictidae	38	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2014	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Near threatened
<i>Sphecodes ephippius</i>	Halictidae	90	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes ferruginatus</i>	Halictidae	2	Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2012, 2015	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes Geoffrellus</i>	Halictidae	1	Multi-crop transect method	2019	Present	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Not known	Least concern
<i>Sphecodes gibbus</i>	Halictidae	29	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2014, 2015, 2020	Present	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Not known	Least concern
<i>Sphecodes hyalinatus</i>	Halictidae	2	Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2015, 2016	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Near threatened
<i>Sphecodes longulus</i>	Halictidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes majalis</i>	Halictidae	1	Multi-habitat transect method	2012	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Near threatened
<i>Sphecodes marginatus</i>	Halictidae	5	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2011, 2017, 2018	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes miniatus</i>	Halictidae	2	Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2015, 2019	Present	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern



Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Sphecodes monilicornis</i>	Halictidae	296	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019	Present	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes niger</i>	Halictidae	4	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2014	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes pellucius</i>	Halictidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes pseudofasciatus</i>	Halictidae	7	Forest pan-trap method	2015, 2017	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Data deficient
<i>Sphecodes puncticeps</i>	Halictidae	33	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2018	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes reticulatus</i>	Halictidae	2	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2015	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes rubicundus</i>	Halictidae	2	Multi-crop transect method	2017	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Near threatened
<i>Sphecodes ruficus</i>	Halictidae	70	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method	2013, 2014, 2015, 2016, 2018, 2019	Present	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Sphecodes rufiventris</i>	Halictidae	4	Forest pan-trap method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2015, 2016	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Sphecodes spinulosus</i>	Halictidae	3	Multi-habitat transect method	2011, 2012	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Near threatened
<i>Stelis breviscula</i>	Megachilidae	4	Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2014, 2015	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Stelis francaonica</i>	Megachilidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Data deficient
<i>Stelis odontopyga</i>	Megachilidae	15	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2014, 2017	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Stelis ornata</i>	Megachilidae	2	Multi-crop pan-trap method	2013, 2014	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern

Bee species	Bee family	Number of observations	Sampling protocol types	Years of observation	Presence during the last two years of sampling	Nesting type	Foraging behaviour	Sociality	Voltinism	European Red List status
<i>Stelis phaeoptera</i>	Megachilidae	7	Forest pan-trap method, Multi-crop pan-trap method, SF-crop transect method	2014, 2015, 2017	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Data deficient
<i>Stelis punctulatissima</i>	Megachilidae	1	Multi-habitat transect method	2012	Absent	Cleptoparasite	Polylectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Stelis similima</i>	Megachilidae	4	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Cleptoparasite	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Tetralonia malvae</i>	Apidae	6	Multi-crop pan-trap method	2013, 2014, 2017	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Tetraloniella alticincta</i>	Apidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Univoltine	Least concern
<i>Tetraloniella dentata</i>	Apidae	1	Multi-habitat transect method	2011	Absent	Not known	Oligolectic	Not known	Univoltine	Not known
<i>Trachusa interrupta</i>	Megachilidae	16	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method, SF-crop transect method	2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Endangered
<i>Vestitolalictus pollinosus</i>	Halictidae	1	Multi-crop pan-trap method	2018	Absent	Not known	Not known	Not known	Not known	Least concern
<i>Xylocopa iris</i>	Apidae	1	Multi-crop pan-trap method	2014	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Xylocopa valga</i>	Apidae	11	Multi-crop pan-trap method, Multi-habitat transect method	2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2018	Absent	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern
<i>Xylocopa violacea</i>	Apidae	42	Multi-crop pan-trap method, Multi-crop transect method, Multi-habitat transect method	2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2016, 2017, 2018, 2020	Present	Above ground	Polylectic	Solitary	Univoltine	Least concern

## Appx1.6.



*Average proportion of species major attribute per field*

### Supplementary figure.

Average major species attribute's proportion by field in the bee's communities of crop habitats and semi-natural habitats, according to the considered trait and protocol ( $\pm$  standard-deviation) – taking into account the number of individuals

Proportion calculation method: for each field: (number of individuals with the major trait's attribute) / (number of individuals with the major trait's attribute + number of individuals with the minor trait's attribute). 'Major' and 'minor' definitions depend on the number of species with the attribute: the major trait is the one belonging to the highest number of species compared to other attributes. The more the mean value ( $\pm$ sd) is closed to the dashed line, the more both attributes are equally distributed in the bee individuals. (If the value is above 0.5, then the trend is in favor of the major trait's attribute (in blue); if the value is below 0.5, then the trend is in favor of the minor trait's attribute (in green)).

# Annexes

## du Chapitre n°2

### Appx2.1.

Types of floral morphological traits selected in the study	Functional roles in plant-pollinator interactions (not exhaustive)	References
<b>Corolla color</b>	Reflection of pollinator visual spectrum wavelengths	<i>Mulligan &amp; Kevan, 1973</i> <i>Junker et al., 2013</i> <i>Ricou et al., 2014</i> <i>Gaba et al., 2017</i>
	Restricted access to certain pollinators (body size, proboscis size)	<i>Sivinski et al., 2011</i> <i>Junker et al., 2013</i> <i>Ricou et al., 2014</i> <i>Gaba et al., 2017</i>
<b>Corolla shape</b>	‘Platform’ for insects (capitulum)	<i>Neal et al., 1998</i> <i>Sivinski et al., 2011</i> <i>Reyes et al., 2016</i>
	Recognition of the plant by the pollinator ‘Platform’ for insects (lower lip)	<i>Neal et al., 1998</i> <i>Sivinski et al., 2011</i> <i>Ricou et al., 2014</i> <i>Reyes et al., 2016</i> <i>Gaba et al., 2017</i>
<b>Corolla symmetry</b>	Restricted access to certain pollinators (body size vs corolla diameter)	<i>Wäckers et al., 1996</i> <i>Campbell et al., 2012</i> <i>Ricou et al., 2014</i> <i>Gaba et al., 2017</i>
<b>Corolla size</b>	Increased probability of interaction (number of pollinators on inflorescence)	<i>Klumpers et al., 2019</i>
<b>Inflorescence size</b>	Recognition and identification of the plant by the pollinator (‘visual landmark’)	<i>Dyer, 1996</i>
<b>Plant size</b>		

### Supplementary table.

Roles of floral traits chosen in the study on the attractiveness and foraging success of pollinators.

#### Additional references (not included in the manuscript):

Campbell, A.J., Biesmeijer, J.C., Varma, V., & Wäckers, F.L. (2012). Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic and Applied Ecology*, 13, 363–370.

Dyer, F.C. (1996). Spatial memory and navigation by honeybees on the scale of the foraging range. *The Journal of Experimental Biology*, 199, 147–154.

Klumpers, S.G., Stang, M., & Klinkhamer, P.G. (2019). Foraging efficiency and size matching in a plant-pollinator community: the importance of sugar content and tongue length. *Ecology Letters*, 22, 469–479.

Mulligan, G.A. & Kevan, P.G. (1973). Color, brightness, and other floral characteristics attracting insects to the blossoms of some Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany*, 51, 1939–1952.

Reyes, E., Sauquet, H., & Nadot, S. (2016). Perianth symmetry changed at least 199 times in angiosperm evolution. *Taxon*, 65, 945–964.

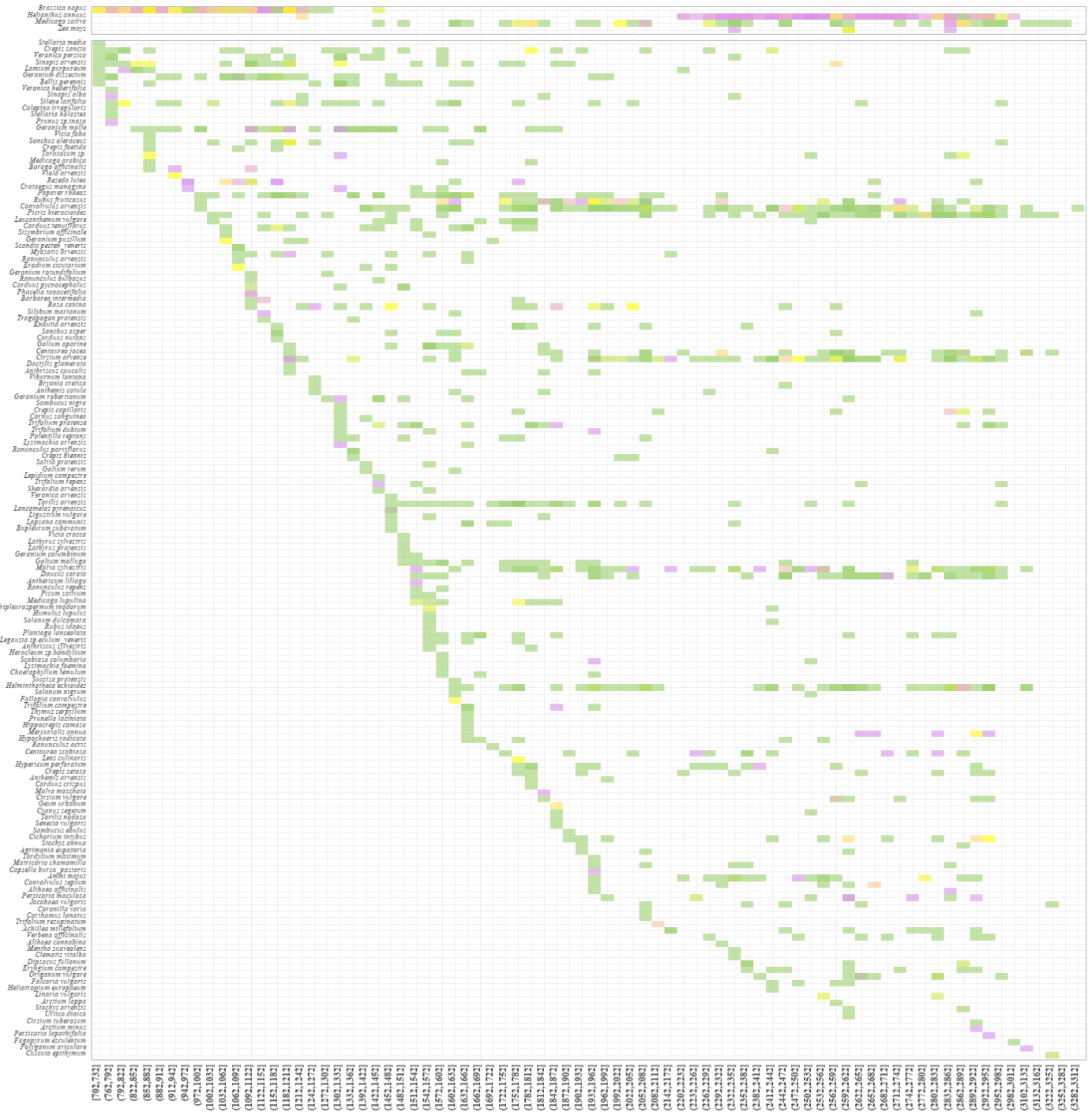
Wäckers, F.L., Bjornsen, A., & Dorn, S. (1996). A comparison of flowering herbs with respect to their nectar accessibility for the parasitoid *Pimpla turionellae*. *Proceedings of Experimental Applied Entomology*, 7, 177–182.

## Appx2.2.

Additive explanation: Two temporal heatmaps were used to analyse the phenology of species: one for plants and one for pollinators. The x-axis scale has been adapted to smooth out inter-annual phenology differences as much as possible. Indeed, using data from the Niort meteorological station, an accumulation of daily temperatures (°C) per year was done. Each date of sampling over the years 2015 to 2020 was associated with a cumulative value, to replace the days by 'degree days' (accumulation of temperatures allowing the evolution of the stages of growth). We have freed ourselves from the notion of 'basic temperature' (temperature below which the growth of the organism considered is nil, and which differs between all species) which would have complicated the analysis. Since these degree days have replaced dates, classes of degree days have been created to make it possible to have several observations per x-axis unit. Each plant and each pollinator was represented on the heatmaps thanks to the value of the first degree day when the considered species appeared.

**See next pages.**

Plant species



Degree day

Type of visitors

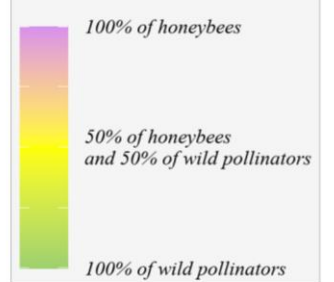
**Supplementary figure.**

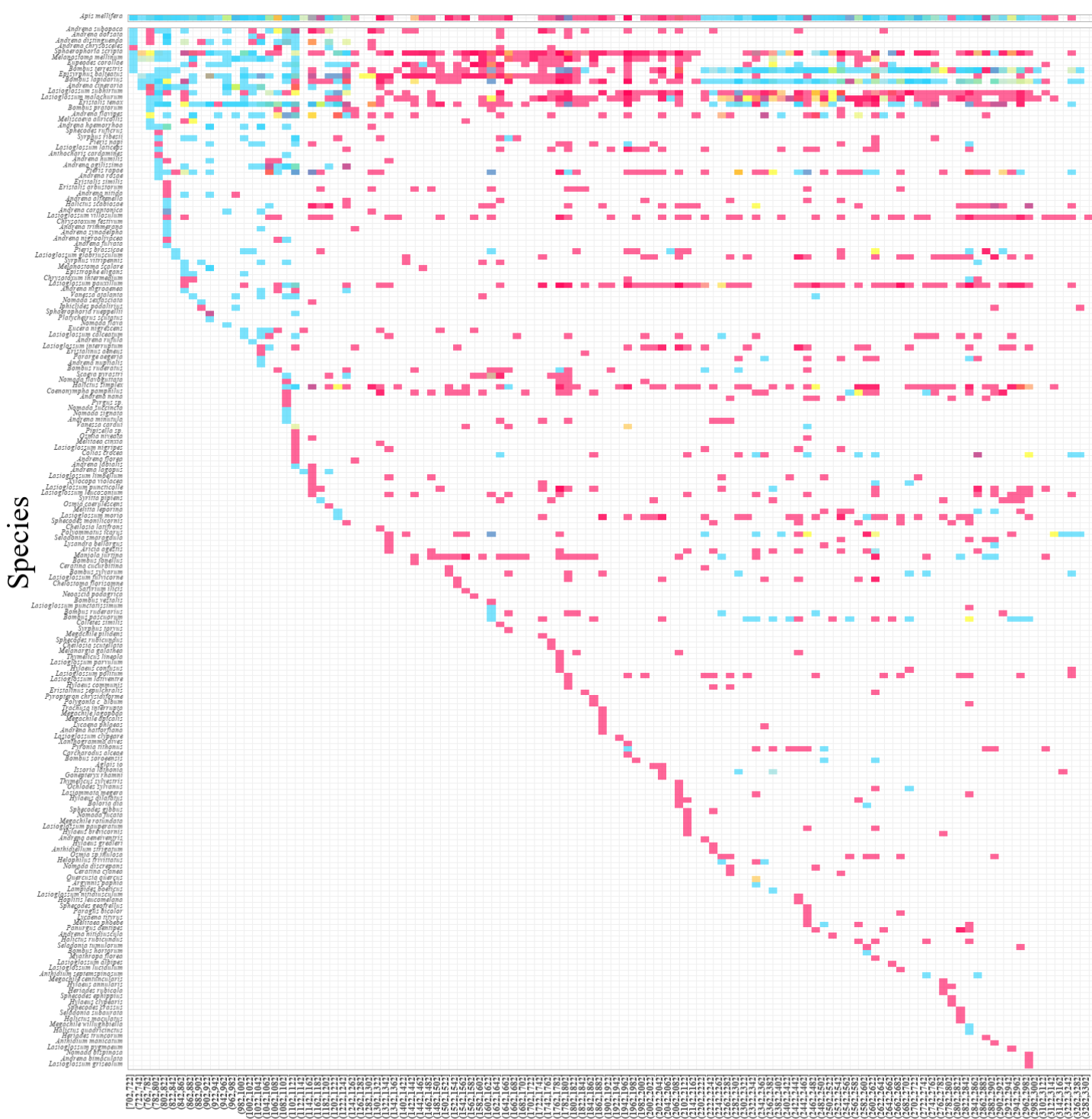
Visits of plants by wild and managed pollinators according to degree-day classes (°C).

Uncolored boxes: absence of the plant on the x-axis degree-day.

x-axis: Degree-day classes (°C).

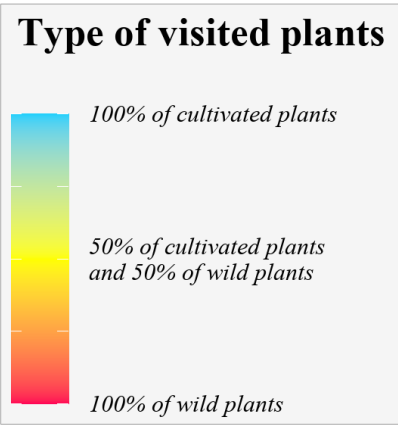
y-axis: Cultivated plant species in the top rectangle and wild plant species in the bottom rectangle.





Species

Degree day



**Supplementary figure.**

Presence of pollinators and type of plants visited (wild or cultivated) according to degree-day classes (°C).

Uncolored boxes: absence of the pollinator on the x-axis degree-day.

x-axis: Degree-day classes (°C).

y-axis: Honeybee species (*A. mellifera*) in the top rectangle and species of wild pollinators in the bottom rectangle.

## Appx 2.3.

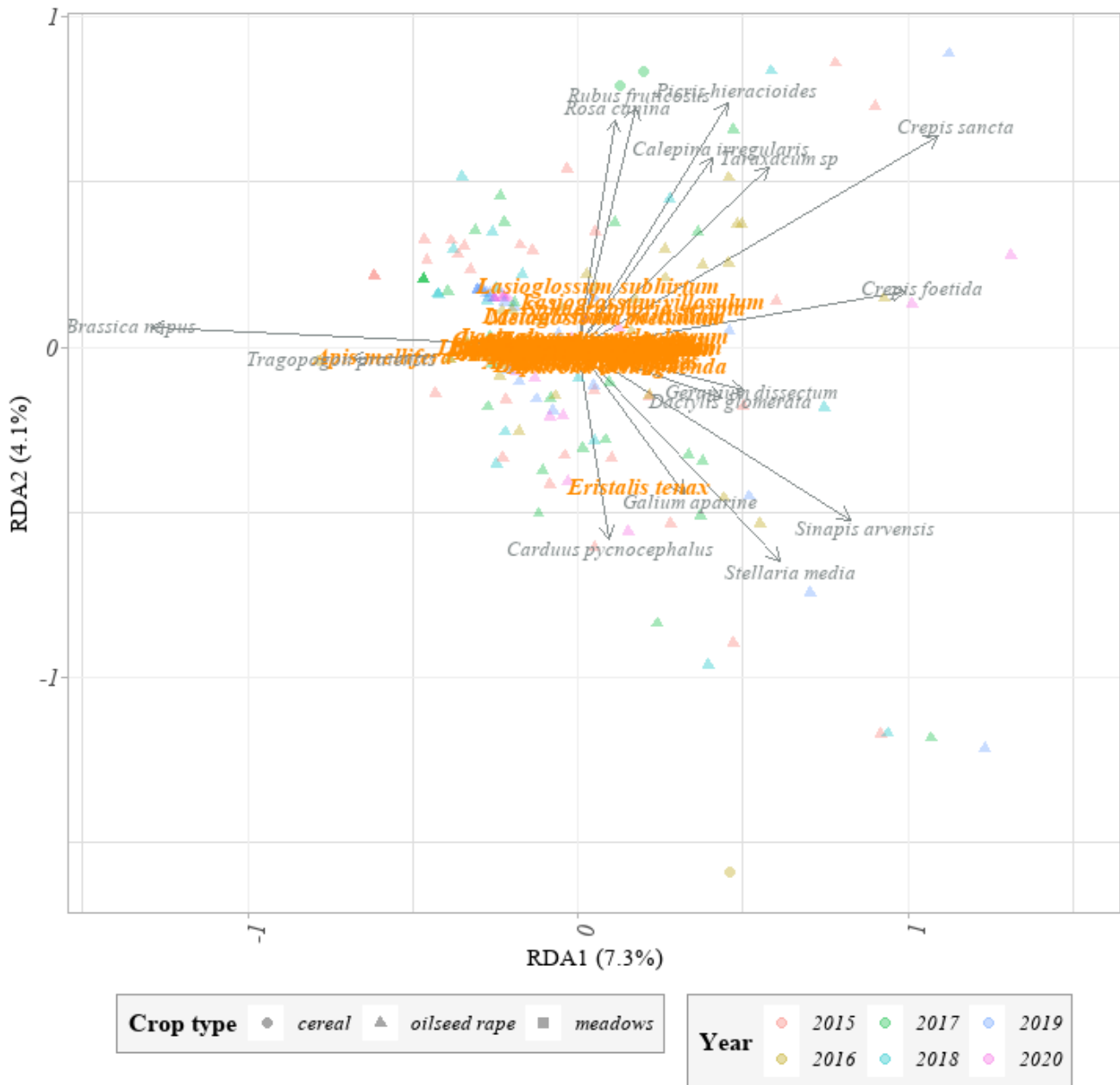
Additive explanation: A partial redundancy analysis called partial RDA (Partial Redundancy Analysis) was done (Borcard et al., 1992; Van den Wollenbergh, 1977). This approach was based on the correlation of the abundance of plants and pollinators in agricultural fields. The fields were characterized by the interactions between pollinators and plants. The objective was to determine whether *A. mellifera* was found in the same type of fields, in terms of flora, as wild pollinators. The pollinator abundance table had undergone a Hellinger transformation. The Hellinger distance allowed the correct use of the RDA despite the large number of zeros in the abundance table (Legendre & Gallagher, 2001). Numbers of visits on each plant were used as environmental variables, following a method analogous to that of Rosa García and Miñarro (2014). These quantities of interactions observed on the plant species were considered as proxies for the abundance per field of the interacting plant species, because the true abundance of flowers per field was not available in this dataset. For plants and pollinators, all species listing only one interaction were removed from the data because this interaction could not be representative of the diet. An RDA for each period was carried out, thanks to a selection of explanatory variables by ordistep (i.e. stepwise model) with a forward direction (Borcard et al., 2018) and significance checking by permutation tests (Legendre et al., 2011). The year and the crop type were entered as co-variables of the partial RDAs.

**See next pages.**

### **Additional references:**

- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical ecology with R*. 2nd ed. New York : Springer International Publishing, 440 p.
- Legendre, P., & Gallagher, E.D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280.
- Legendre, P., Oksanen, J., & Ter Braak, C.J.F. (2011). Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 269–277.
- Rosa García, R. & Miñarro, M. (2014). Role of floral resources in the conservation of pollinator communities in cider-apple orchards. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 183, 118–126.
- Van den Wollenberg, A.L. (1977). Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika*, 42, 207–219.





**Supplementary figure.**

Biplot of the partial redundancy analysis during the OSR flowering period, for the abundance of honeybees and wild pollinators according to environmental variables by site.

Covariate(s): year, crop.

Variables: Responses (orange): Abundances (Hellinger transformed) of honeybees and wild pollinator species; Environmental (grey): Number of interactions involving species of cultivated and wild plants.

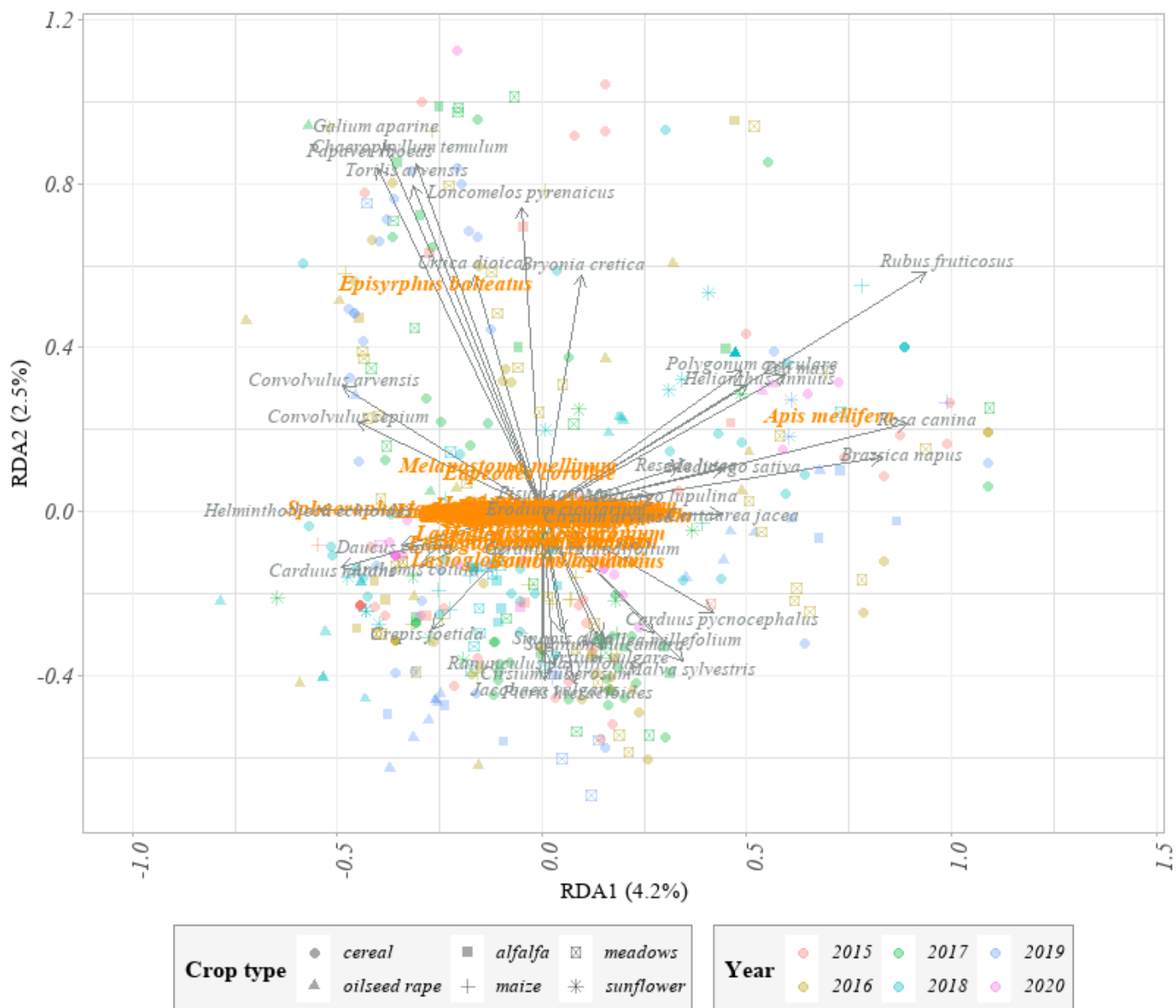
Colors of dots: year; Shapes of dots: type of crops.

Eigenvalues: RDA1: 0.026; RDA2: 0.015; PCA1: 0.066; PCA2: 0.038

Proportion constrained: 0.187; Unconstrained: 0.667

F value (for all axes) of the anova on the model selected by ordistep with a forward direction: 2.508

P-value (for all axes) of the anova on the model selected by ordistep with a forward direction: 0.001



**Supplementary figure.**

Biplot of the partial redundancy analysis during the dearth period, for the abundance of honeybees and wild pollinators according to environmental variables by site.

Covariate(s): year, crop.

Variables: Responses (orange): Abundances (Hellinger transformed) of honeybees and wild pollinator species; Environmental (grey): Number of interactions involving species of cultivated and wild plants.

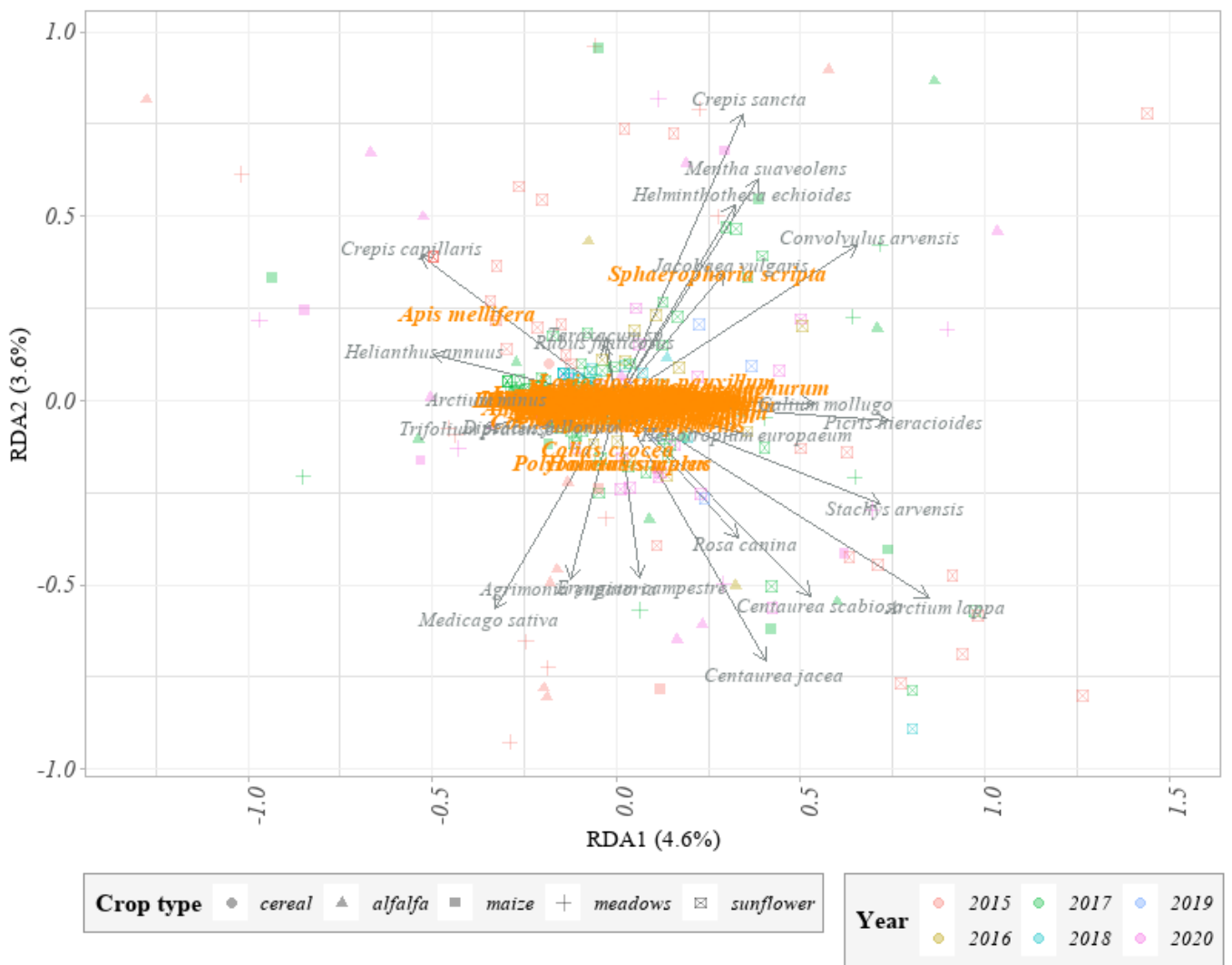
Colors of dots: year; Shapes of dots: type of crops.

Eigenvalues: RDA1: 0.034; RDA2: 0.021; PCA1: 0.095; PCA2: 0.068

Proportion constrained: 0.151; Unconstrained: 0.739

F value (for all axes) of the anova on the model selected by ordistep with a forward direction: 1.810

P-value (for all axes) of the anova on the model selected by ordistep with a forward direction: 0.001



### Supplementary figure.

Biplot of the partial redundancy analysis during the SF flowering period, for the abundance of honeybees and wild pollinators according to environmental variables by site.

Covariate(s): year, crop.

Variables: Responses (orange): Abundances (Hellinger transformed) of honeybees and wild pollinator species; Environmental (grey): Number of interactions involving species of cultivated and wild plants.

Colors of dots: year; Shapes of dots: type of crops.

Eigenvalues: RDA1: 0.014; RDA2: 0.011; PCA1: 0.041; PCA2: 0.024

Proportion constrained: 0.163; Unconstrained: 0.560

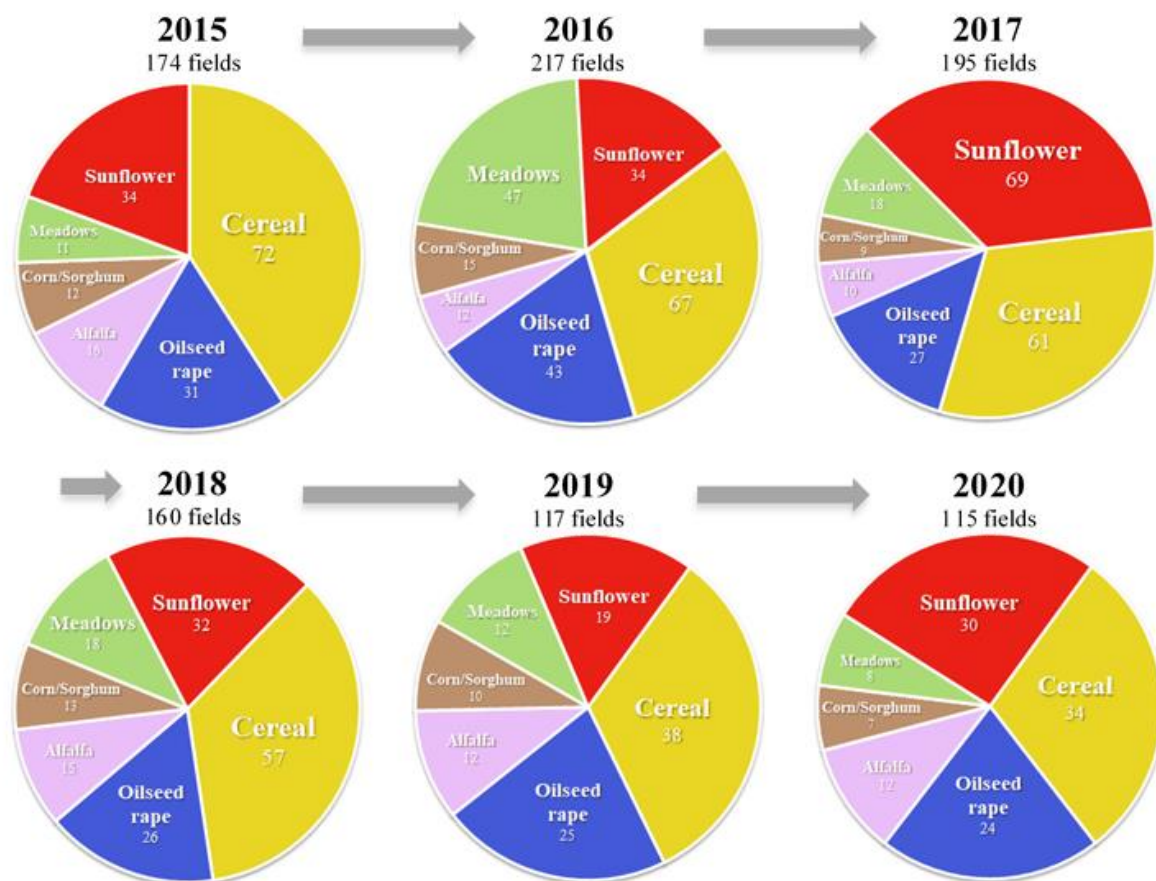
F value (for all axes) of the anova on the model selected by ordistep with a forward direction: 3.029

P-value (for all axes) of the anova on the model selected by ordistep with a forward direction: 0.001

# Annexes

## du Chapitre n°3

### Appx3.1.a.



**Supplementary figure.**

Number of sampled fields per year and per crop, for 6 years of data.

Red: sunflower crop; Brown: corn and sorghum crop; Yellow: cereal crop; Blue: oilseed rape crop; Pink: alfalfa crop; Green: meadows.

## Appx 3.1.b.

### Supplementary table.

Number of sampled fields per year and per crop, for 6 years of data.

	<i>2015</i>	<i>2016</i>	<i>2017</i>	<i>2018</i>	<i>2019</i>	<i>2020</i>	<b>Total</b>	
Number of sampled crop fields	Cereal	70	65	61	57	38	34	<b>325</b>
	Oilseed rape	30	45	27	26	26	24	<b>178</b>
	Alfalfa	16	11	10	14	13	12	<b>76</b>
	Corn/Sorghum	12	17	9	13	10	7	<b>68</b>
	Meadows	12	46	19	18	11	8	<b>114</b>
	Sunflower	34	33	69	32	19	30	<b>217</b>
	<b>Total</b>	<b>174</b>	<b>217</b>	<b>195</b>	<b>160</b>	<b>117</b>	<b>115</b>	<b>978</b>
Number of sampled period fields	Oilseed rape flowering period	31	59	35	27	29	32	<b>218</b>
	Dearth period	76	108	81	61	40	28	<b>389</b>
	Sunflower flowering period	67	50	79	72	48	55	<b>371</b>
	<b>Total</b>	<b>174</b>	<b>217</b>	<b>195</b>	<b>160</b>	<b>117</b>	<b>115</b>	<b>978</b>

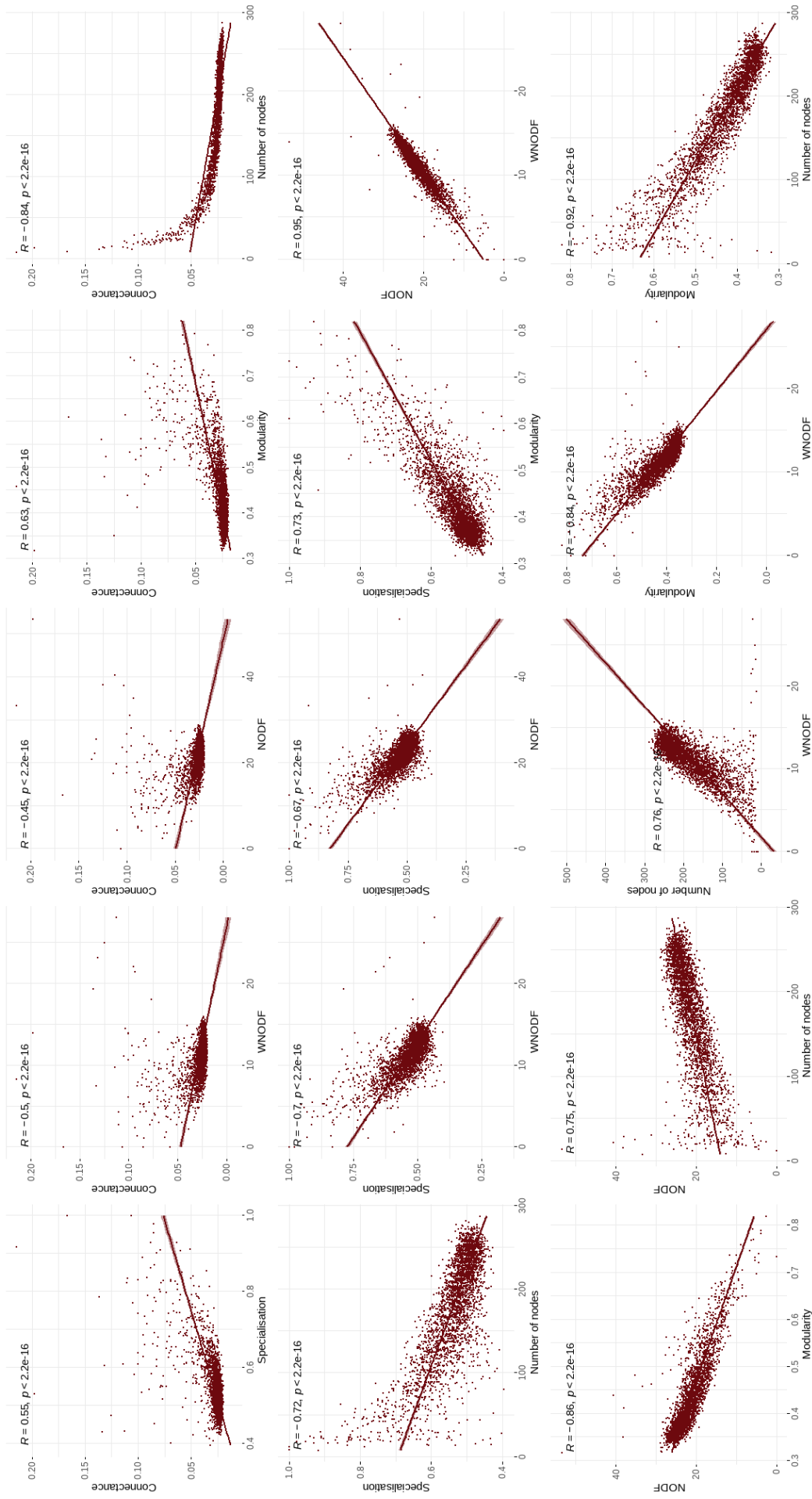
## Appx 3.2.

### Supplementary table.

Description of metrics used in the subnetwork analyses and species-level analyses.

	Definition	Type of targeted data	Value range	Interpretation	Observations on network size and composition	R package used
<i>Number of nodes</i>	The number of species in the interaction network (one node is equal to one species of plant or pollinator)	Occurrence	2 to high numbers	The higher the number of nodes, the more species there are interacting in the network	-	NetIndices (Kones et al., 2009)
<i>Connectance</i>	Ratio between the number of links performed, i.e. performed interactions, and the number of possible links	Occurrence	0 to 100	The higher the connectance, the more potential interactions in the network are actually realised	Decrease with network size (Blütthgen et al., 2007)	NetIndices (Kones et al., 2009)
<i>Modularity</i>	Property that explores to what extent the network is constituted of weakly interlinked subsets of species (modules), which nevertheless are internally constituted of strongly interacting species; thus, it seeks to detect sub-communities among our groups	Occurrence	0 to 1	The higher the modularity, the more closely the module's species are related to each other; better than they are with the species of other modules	Greedy Louvain algorithm method (Blondel et al., 2008) more performant on various network sizes (Aynaud et al., 2013)	igraph (Csardi & Nepusz, 2006)
<i>NODF</i>	( <i>Nestedness metrics based on Overlap and Decreasing Fill</i> ) Property that explores to what extent the partners of specialists are a subset of the partners of generalists (Almeida-Neto et al., 2008)	Occurrence	0 to 100	The higher the nestedness, the more the partners of a species of a given degree are a subset of the partners of species of higher degree	Underestimated in case of pool of same degree species (Staniczenko et al., 2013) and negatively correlated with network size (Payrató-Bonräs et al., 2020)	vegan (Oksanen et al., 2020)
<i>WNODF</i>	( <i>Weighted Nestedness metrics based on Overlap and Decreasing Fill</i> ) Quantitative alternative to NODF, built for quantitative networks (Almeida-Neto & Ulrich, 2011)	Abundance	0 to 100	See NODF section	-	vegan (Oksanen et al., 2020)
$H_2'$	( <i>Standardised two-dimensional Shannon entropy</i> ) Degree of specialisation between two parties in the entire network (Blütthgen et al., 2006)	Abundance	0 to 1	The higher the $H_2'$ , the fewer interaction frequencies are evenly distributed	Independent of network size (Blütthgen et al., 2007)	bipartite (Dormann et al., 2009)
$d'$	( <i>Standardised Kullback-Leibler distance</i> ) Degree of interaction specialisation at the species level (Blütthgen et al., 2006)	Abundance	0 to 1	The higher the $d'$ , the more specialised the species	Not applicable (species-level metric)	bipartite (Dormann et al., 2009) corrected by De Manincor (2019)

## Appx 3.3.



### Supplementary figure.

Spearman correlations between the chosen metrics.

These points constitute for each graph 3000 values: all sampling thresholds combined (groups of 5 plots sampled 100 times to groups of 295 plots sampled 100 times), and all crops combined (overall network of the study site). Spearman rho interpretation: 0 to  $\pm 0.20$  negligible,  $\pm 0.41$  to  $\pm 0.60$  moderate,  $\pm 0.61$  to  $\pm 0.80$  strong, and  $\pm 0.81$  to  $\pm 1.00$  very strong. (Prion & Haerling, 2009)

**Additional reference (not included in the manuscript):**

Prion, S. & Haerling, K. (2014). Making sense of methods and measurement: Spearman-rho ranked-order correlation coefficient. *Clinical Simulation in Nursing*, 10, 535–536. <https://doi.org/10.1016/j.ecns.2014.07.005>

## Appx 3.4.

### Supplementary table.

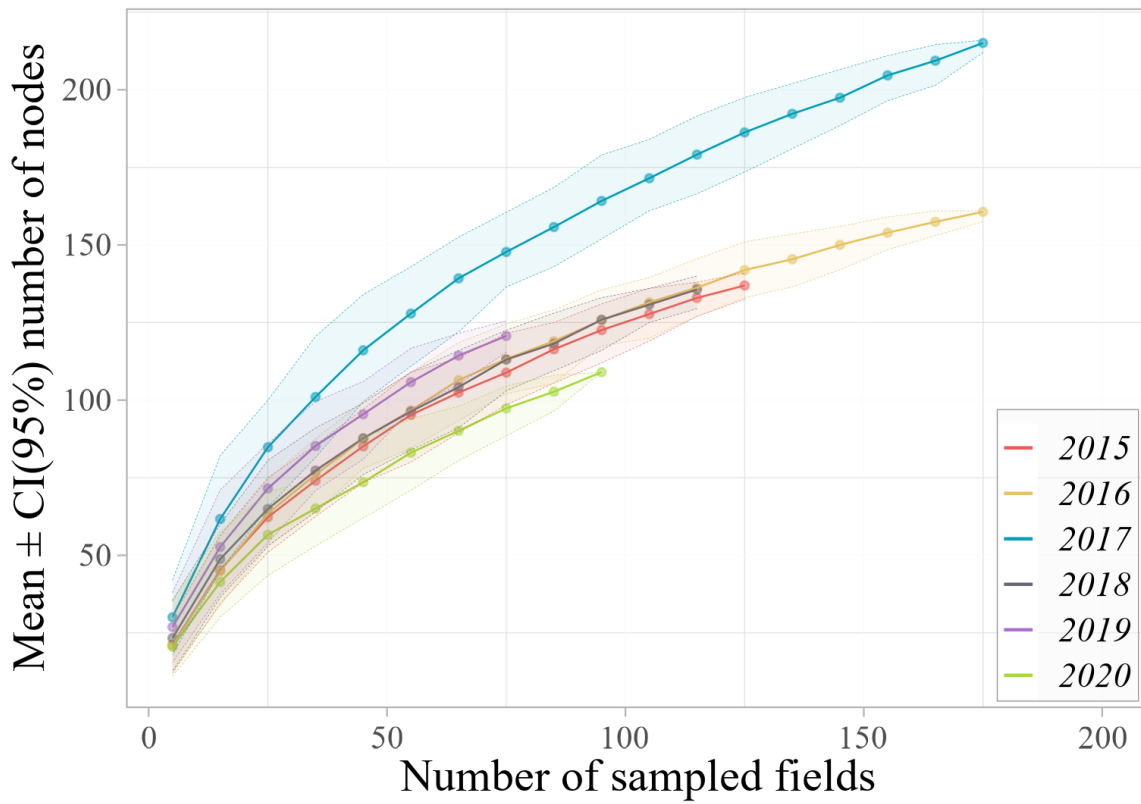
Most likely degree distribution laws for each subnetwork (crop, period) and for the total network (six years, six crops, all species).

When laws are bolded, the degree distribution of the considered group follows this law and the second-best one is rejected ( $\Delta_{AIC} > 2$ ). In other cases, the second-best law cannot be dismissed.

	Degree distribution	
	Best law	Next-best law
Cereal	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=871)	Lognormal (AIC=897)
Oilseed rape	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=691)	Powerlaw (AIC=708)
Alfalfa	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=465)	Powerlaw (AIC=477)
Corn/Sorghum	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=270)	Lognormal (AIC=273)
Meadows	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=739)	Lognormal (AIC=760)
Sunflower	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=802)	Powerlaw (AIC=823)
Oilseed rape bloom	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=651)	Lognormal (AIC=667)
Dearth period	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=1317)	Powerlaw (AIC=1355)
Sunflower bloom	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=982)	Powerlaw (AIC=1016)
Total	<b>Fisher's logseries</b> (AIC=2096)	Lognormal (AIC=2169)



## Appx 3.5.



### Supplementary figure.

Mean values of number of nodes ( $\pm 95\%$  confidence intervals) for years, based on the number of sampled fields (x-axis).

Red points and line: 2015; Yellow points and line: 2016; Blue points and line: 2017; Brown points and line: 2018; Purple points and line: 2019; Green points and line: 2020.

# Appx 3.6.

## Supplementary table.

Statistical tests' results for the differences in the number of interactions per fortnight.

Fortnight	ANOVA P-value	F-value	df	Tukey HSD test results				
				Compared crops	Difference in the observed means	Lower end point of the interval	Upper end point of the interval	P-value adjusted
1-15 April								
16-30 April	0.010	6.945	1	OSR-cereal	4.596	1.115	8.077	0.010
1-15 May	0.000	8.916	2	meadows-cereal	-0.207	-3.539	3.124	0.988
				OSR-cereal	2.19	0.852	3.528	0.001
				OSR-meadows	2.397	-0.720	5.514	0.165
16-31 May	0.000	18.180	3	alfalfa-cereal	2.967	0.088	5.847	0.041
				meadows-cereal	3.078	1.610	4.546	0.000
				OSR-cereal	2.343	1.247	3.439	0.000
				meadows-alfalfa	0.111	-3.022	3.244	1.000
				OSR-alfalfa	-0.625	-3.601	2.352	0.947
1-15 June	0.000	9.096	3	OSR-meadows	-0.735	-2.387	0.916	0.653
				alfalfa-cereal	2.502	0.881	4.124	0.001
				meadows-cereal	1.597	0.543	2.651	0.001
				OSR-cereal	0.743	-2.241	3.727	0.916
				meadows-alfalfa	-0.905	-2.691	0.881	0.553
16-30 June	0.018	2.833	5	OSR-alfalfa	-1.759	-5.074	1.555	0.514
				OSR-meadows	-0.854	-3.931	2.222	0.888
				alfalfa-cereal	1.377	-0.880	3.634	0.495
				corn-cereal	2.247	-2.164	6.658	0.684
				meadows-cereal	1.379	-0.052	2.810	0.066
				SF-cereal	-2.551	-8.765	3.663	0.844
				OSR-cereal	0.947	-1.310	3.204	0.831
				corn-alfalfa	0.870	-4.022	5.763	0.996
				meadows-alfalfa	0.003	-2.552	2.558	1.000
				SF-alfalfa	-3.928	-10.492	2.637	0.517
				OSR-alfalfa	-0.429	-3.524	2.665	0.999
				meadows-corn	-0.868	-5.438	3.703	0.994
				SF-corn	-4.798	-12.378	2.782	0.452
OSR-corn	-1.300	-6.192	3.593	0.973				
SF-meadows	-3.930	-10.258	2.398	0.474				
OSR-meadows	-0.432	-2.987	2.123	0.997				
1-15 July	0.000	20.160	5	OSR-SF	3.498	-3.066	10.063	0.641
				corn-cereal	-0.441	-5.688	4.807	1.000
				meadows-cereal	-0.292	-2.639	2.055	0.999
				SF-cereal	4.114	2.523	5.705	0.000
				OSR-cereal	-3.103	-8.351	2.144	0.512
				corn-alfalfa	-1.149	-6.526	4.228	0.988
				meadows-alfalfa	-1.000	-3.623	1.624	0.871
				SF-alfalfa	3.406	1.430	5.383	0.000
				OSR-alfalfa	-3.811	-9.188	1.566	0.309
				meadows-corn	0.149	-5.271	5.569	1.000
				SF-corn	4.555	-0.583	9.692	0.111
				OSR-corn	-2.663	-9.832	4.507	0.883
				SF-meadows	4.406	2.316	6.495	0.000
				OSR-meadows	-2.812	-8.231	2.608	0.649
OSR-SF	-7.217	-12.355	-2.080	0.001				
16-31 July	0.000	23.380	4	alfalfa-cereal	0.436	-4.543	5.414	0.999
				corn-cereal	-1.667	-6.684	3.351	0.891
				meadows-cereal	0.722	-4.285	5.730	0.995
				SF-cereal	2.354	-2.518	7.226	0.674
				corn-alfalfa	-2.102	-3.762	-0.443	0.005
				meadows-alfalfa	0.287	-1.343	1.916	0.989
				SF-alfalfa	1.918	0.770	3.066	0.000
				meadows-corn	2.389	0.643	4.135	0.002
				SF-corn	4.021	2.712	5.329	0.000
SF-meadows	1.631	0.361	2.901	0.005				
1-15 August	0.000	6.966	3	corn-alfalfa	-0.576	-1.845	0.693	0.642
				meadows-alfalfa	-0.175	-1.56	1.210	0.988
				SF-alfalfa	0.926	-0.213	2.066	0.155
				meadows-corn	0.401	-0.812	1.614	0.827
				SF-corn	1.502	0.580	2.425	0.000
SF-meadows	1.101	0.024	2.179	0.043				
16-31 August	0.098	2.657	2	corn-alfalfa	-2.626	-5.671	0.419	0.098
				meadows-alfalfa	-1.420	-3.882	1.042	0.327
				meadows-corn	1.206	-1.897	4.309	0.591

Phil demanda à Ralph :  
« *Que feriez-vous si vous étiez coincé au même endroit, et que chaque jour était exactement le même, et que rien de ce que vous faisiez n'avait d'importance ?* »

Ralph répondit :  
« *Cela résume à peu près tout pour moi.* »

## Compréhension du rôle des pollinisateurs dans les paysages agricoles dans différents contextes de gestion

### Résumé :

Conserver les espèces pollinisatrices est un enjeu majeur, notamment en milieu agricole où elles sont indispensables à la pollinisation de différentes cultures. Ici, nous avons décidé de caractériser ces espèces et leurs ressources florales dans une plaine céréalière intensive, à travers l'utilisation de plusieurs années de données acquises grâce à plusieurs protocoles d'échantillonnage. Cette plaine se caractérise par une forte dynamique spatio-temporelle, résultant des floraisons massives mais brèves des cultures oléagineuses.

Nous avons recensé sur cette plaine près d'un tiers des espèces d'abeilles trouvées en France, dont certaines sont rares, et avons cherché à mieux comprendre leur écologie afin d'aider au maintien de cette diversité.

Les abeilles co-occurrent avec d'autres pollinisateurs (papillons, syrphes) qui sont pour certains peu étudiés dans la littérature : une analyse de la niche alimentaire de l'ensemble de ces pollinisateurs a permis de mieux comprendre leur partage des ressources. La floraison du tournesol, contrairement à celle du colza, conduit à un faible recouvrement de niche entre pollinisateurs mais crée des réseaux d'interaction peu équilibrés où la quasi-totalité des liens de la fleur de culture s'établissent avec une seule espèce pollinisatrice, l'abeille domestique. À l'inverse, lors de la floraison du colza, l'abeille domestique et la fleur de colza possèdent chacune de nombreux partenaires d'interaction et sont des espèces clés maintenant une forte stabilité du réseau. Établir une dichotomie entre ces cultures à floraison massive – trop souvent considérées de manière monolithique – semble judicieux pour les recherches futures.

**Mots-clés :** Abeille domestique, Pollinisateurs sauvages, Partage des ressources florales, Cultures à floraison massive, Réseau d'interaction, Echantillonnage long-terme

## Understanding pollinators' role in agricultural landscapes under different management contexts

### Summary:

The conservation of pollinators is a major issue, especially in farmlands where they are essential for pollinating different crops. Here, we have decided to characterize these species and their floral resources in an intensive agricultural plain, using several years of data acquired thanks to several sampling protocols. This plain is characterized by a strong spatio-temporal dynamic, resulting from the massive but brief flowering of oleaginous plants crops.

In this study site, we have sampled nearly a third of the bee species already found in France, some of them being rare, and have sought to better understand their ecology in order to help to maintain this species diversity.

Bees co-occur with other pollinators (butterflies, hoverflies), among which some are little studied in previous literature: an analysis of the food habits of all of these pollinators has enabled to better understand their sharing of floral resources. The sunflower flowering, unlike that of oilseed rape, leads to a low niche overlap between pollinators but creates unbalanced interaction networks where almost all the links of the crop flower are established with a single pollinator species, the honeybee. Conversely, during oilseed rape flowering, the honeybee and the oilseed rape flower each have many interaction partners and are key species, maintaining a strong network stability. Introduce a dichotomy between these both mass-flowering crops – too often considered as monolithic – seems a wise advice for future research.

**Keywords:** Honeybee, Wild pollinators, Floral resource sharing, Mass-flowering crops, Interaction network, Long-term sampling

Centre d'Études biologiques de Chizé  
405 route de Prissé-la-Charrière - 79360 Villiers-en-Bois



INRAE



Centre d'Études  
Biologiques de  
Chizé

Zones  
Ateliers  
LTSER FRANCE PLAINES ET VALS DE SEVRE

SHOWCASE